



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Interferencia química entre *Skiffia bilineata* y
Poecilia reticulata

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

Evelyn Guadalupe Quiroz López



DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Constantino de Jesús Macías García

(2014)



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno

Quiroz
López
Evelyn Guadalupe
406111454
Universidad Nacional Autónoma de
México
Facultad de Ciencias
Biología
5538305880
5518128547

2. Datos del tutor:

Dr. Macías García
Constantino de Jesús

3. Datos sinodal 1:

Dr. Zuñiga Vega
José Jaime

4. Datos del sinodal 2:

Dra. Guevara Fiore
Palestina

5. Datos del sinodal 3:

Dra. Valero Méndez
Alejandra

6. Datos del sinodal 4:

Dr. Bautista Ortega
Amando

7. Datos del trabajo escrito:

Interferencia química entre *Skiffia bilineata* y *Poecilia reticulata*
41 pp.
2014

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

Dr. Constantino

Te agradezco el que me hayas aceptado en el laboratorio desde mis inicios y formación de bióloga en ésta área de la conducta animal. Aprendí mucho a lo largo de estos años, muchas gracias.

Dra. Alejandra Valero

Muchísimas gracias por tu apoyo y enseñanzas. Gracias por haberme aceptado como alumna del Verano Científico y de Servicio Social. Me ha dado mucho gusto conocerte y aprender de ti lo poco que se del mundo de los peces y la evolución. Te aprecio mucho.

Dra. Palestina, al *Dr. Jaime* y al *Dr. Amando*, les agradezco mucho el que hayan aceptado ser mis sinodales y apoyarme en este proceso de revisión.

Agradezco a los profesores e investigadores *Zenón*, *Gio*, *Marta Juana* por sus grandiosas enseñanzas, mucho de lo que aprendí en sus clases, prácticas de campo y conversaciones fuera del aula influyo en generar un mayor gusto e interés por la biología. Es un placer aprender con ustedes.

Agradezco infinitamente a la UNAM, evidentemente mi segundo hogar, por todo el apoyo y bondades que me ha brindado y me sigue dando, es un orgullo ser universitaria.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Mamá

Gracias mamá por creer y confiar en mí. Como tú me decías, “es solo un trámite, tú puedes”, pues sí, sí lo es pero envuelto en un mundo de experiencias, vivencias, esfuerzos, sueños, aprendizajes y muchas cosas más. Fue más que un trámite, fue la culminación de una etapa muy grande e importante. Te pido que me disculpes por haberla prolongado tanto. Te agradezco todo lo que me has dado, las alegrías, tus enormes enseñanzas, tu paciencia, los momentos juntas, las pláticas infinitas, tus ocurrencias y espontaneidades divertidísimas y únicas en ti, todo lo que has hecho por apoyarnos, principalmente por estar conmigo y no dudar de mi capacidad. Te amo y te admiro mucho.

Tía Dora

Bien sabes que eres otra madre para nosotras, principalmente para mí y que sin tu apoyo quizás nada de esto hubiera pasado. Gracias por tu infinito amor, por estar siempre presente en los momentos y etapas más importantes de nuestra formación y por seguir confiando en nosotras, eso no tiene ningún precio. Gracias tía, mil gracias. Te quiero mucho.

Marsia

Querida hermana, mi mayor admiración y orgullo eres tú. Gracias por tu apoyo y nobleza en este proceso, por haber cedido en que yo me fuera y todo lo que ha implicado. Te amo mucho, y mil

gracias por estar ahí, a pesar de nuestras enormes diferencias, al final eso mismo nos hace estar unidas. Tenemos que seguir construyendo el mundo porque amamos lo que hacemos. Te amo hermana.

Papá

La vida nos ha demostrado que el tiempo y la distancia no ha sido una barrera para mantener el contacto y el cariño. Gracias papá por ser esa personita llena de nobleza, de mucho amor y de un conocimiento e inteligencia que de nadie más lo he conocido. Te quiero mucho papá. De igual forma, agradezco mucho a mi abuela Nora por estar presente y a toda mi hermosa familia Boliviana, a mis primas adoradas Mónica y Sandra, y a mí linda tía Ruth. ¡Quiero seguir viendo el Illimani!

Abuelita Carmen

Siempre, siempre, siempre, estás presente, pues hasta podría jurar que te siento todo el tiempo. No sabes lo mucho que te extraño, me encantaría que vieras esto o contártelo como solía hacerlo. Tu estuviste presente en parte de este proceso, es por eso que tiene un valor muy importante. Gracias por tu ayuda, por tu apoyo y por querernos tanto, gracias por haber sido tan importante en nuestras vidas, pues lo que vivimos a tu lado fue la mejor etapa de nuestras vidas, llena de felicidad, inocencia, alegría, vacaciones, la mejor comida, cariño, amor e infinitas regañadas y enseñanzas (“sino está ahí, por ahí debe de estar” “yo no digo nada, pero te voy a decir”, “ver, oír y callar”, “hija de la...”). Definitivamente, nadie ha tenido la mejor abuelita del mundo como tú lo fuiste para nosotras. Te amo.

Daniel

Mi testigo y confidente de este proceso, no tengo más que agradecerte todo el apoyo que de ti he recibido, tú INIFINITA paciencia y amor. Es una fortuna el haberte encontrado en este proceso, me has llenado de más felicidad y amor. Gracias por tantos momentos inigualables. Espero que sigamos juntos en este andar por la vida, te quiero muchísimo. Muchas gracias la Sra. Alejandrina y al Sr. Marco por su apoyo y cariño, al igual que de Andrés.

Familia

Mi querida y hermosa familia sinaloense, tengo tantos tíos y primos que mi lista sería muy larga de expresar lo importante que han sido en mi vida y principalmente en esta etapa, sin embargo quiero agradecer particularmente a mi *tío Rafa*, por su apoyo incondicional desde que nací, por haberme permitido entrar a su familia cuando ingrese a la UNAM, agradezco infinitamente toda la ayuda y oportunidad brindada, mi más grande admiración y cariño a mi *tía Chayo* que nunca me negó nada, gracias por el cariño y compañía de mis primas que a pesar de las discusiones tremendas les tengo un gran aprecio, a mi *tío Octavio* por su cariño y enseñanzas que han sido parte de mi base y formación académica ¡te quiero mucho tío!, a mi tío Alberto por su cariño y apoyo incondicional sin dudarlo en ningún momento y enseñarme que la gente puede ser feliz con lo que sabe hacer, a mi entrañable y pedazo de cielo, mi *tío Rica* por su particular alegría, porque siempre se preocupo por mi y trato de incluirme, y a mi tío Miguel por procurar que las cosas que estuviera haciendo siempre tengan un excelente resultado para mi formación. Gracias a todos mis primos, en especial a Miguel Omar por esas platicas de apoyo y discusión de todo tema, espero siempre sea así. Gracias a cada uno de ustedes, los quiero muchísimo

Mona, Copito, Arenita, Chancla, Sunny, Congo, mis hermosos y más añorados compañeros de vida, los extraño tanto. Gracias por tantos momentos de felicidad y por mostrarme desde muy pequeña que el ser humano no es el centro del universo, sino ustedes.

En el andar por la vida (de mi vida cortita pero bien bonita) me he encontrado a personas maravillosas, a grandes amigos de los cuales quiero expresar mi más grande agradecimiento y cariño, pues queriendo y no estuvieron en todo mi proceso de formación de bióloga y de tesis y que espero poder seguir teniendo presente:

Paola

¡Qué suerte y alegría conocerte! Muchísimas gracias, porque me hiciste sentir un miembro más de tu familia al abrirme las puertas de tu casa, el conocer a tus papás, hermana, tío y Mino me hizo sentirme en confianza y cobijada (hasta ahora) al encontrarme lejos de mi casa, muchas gracias por todo. ¡qué bonitos tiempos de universitaria! ¿O

no? Te aprecio muchísimo mi Pao y toda tu hermosa familia. Gracias Sra. Araceli por curarme.

Olivia (cuando digo tu nombre no puedo evitar gritar al estilo Culiacán).

Sin planearlo ni nada, estuvimos juntas nuevamente y de igual forma estamos “medio” lejos, pero juntas. Gracias Olivia por tu apoyo. He aprendido mucho de ti, y más por que el concepto de amistad no lo tenía claro hasta que pasamos este tiempo en el mismo lugar, en el mismo espacio y con la misma gente (como la canción). Gracias por la motivación e impulso que me das cada que puedes. Te quiero mucho maniwis.

Ernesto

Muchas gracias por tu linda amistad y paciencia, has sido un gran amigo, gracias por echarme la mano en algunos momentos complicados. ¡Tenemos que ir a Garibaldi más seguido!

Edith

Ha sido lindísimo conocerte, y creo que fue en el momento preciso. Gracias por ayudarme a no sentirme sola y lejos de casa y a tener bien presente de donde venía y a qué venía, fue y es una experiencia llena de vida y diversión tenerte de mi amiga. Gracias por escucharme, leerme y aconsejarme en plena locura y momentos de tristeza, bien sabes por todo lo que he pasado y que a veces no fue fácil y a veces fue hermoso, te quiero mucho. De igual manera, me ha dado mucho gusto convivir con *Salvador*, pues es una persona llena de optimismo y visión que siempre me contagia. Seguramente *Leo* los seguirá transformando en personas más excepcionales de lo que son.

Tania, Nachito, Alexis, Susana, es inevitable no olvidarse de cualquier aspecto que concierne a nuestro bellissimo Sinaloa cuando estamos juntos, espero que esas fiestas y platicas “intelectuales” científicas-políticas sigan presentándose iporque se siente uno en casa!

A mis *queridos amigos* de la universidad, mi hermosa amiga *Yaxem*, llena de magia y de coraje

al igual que tu mami, a mi querida y tierna *Maricela*, a la estrella fugaz *Moisés Dina* ¿dónde andas?, *Alejandra Celeste, Emanuel Cantoya, Marco, Laura, Luis Alberto, Judith, Ixchel, Zitlali, Diego Maradona, Rodrigo, Denisse*, ha sido un enorme placer y gusto conocerlos, los aprecio mucho. Gracias por cada una de las experiencias vividas, por lo enseñado y aprendido, por mostrarme que hay gente hermosa haciendo cosas lindas en este mundo tan raro, por la pasión a la ciencia y a la biología, espero nunca perdamos el contacto, de verdad que me han hecho muy feliz durante mi formación de biólogo. A mi amigo *Noé Pacheco* agradezco mucho el que me hayas orientarme cuando llegue a la Facultad de Ciencias por primera vez, nunca voy a olvidar como me trataste y con qué tranquilidad me explicaste todo lo que acontecía en ese lugar, mi segundo hogar. Gracias por tu apoyo y orientación cuando acudía a ti.

A mis amigos del laboratorio y del taller de *Conducta Animal*, ha sido bellissimo pasar con ustedes momentos muy lindos y de estrés en algún momento. Pamela, a pesar de que te conocí ya casi al final de todo esto, el significado de tu amistad y apoyo moral y académico ha sido muy importante para mí, eres una grandiosa persona, la mera mera de los peces, gracias *Pam. Víctor*, de verdad que padre tenerte de amigo y haber incursionado contigo esta área de la ciencia, eres una gran persona. *Alejandra Parga*, fue muy divertido haber hecho el proyecto de las mariposas, a pesar de las presiones ambientales por las que vivimos en aquella época jajaja, eres muy buena en esta área, me ha dado mucho gusto conocerte. A mis amiguitas *Eira, Nadia, Monze, Ruth, Yoli, Marce, Melissa, Bibiana* gracias por todo, por sus sugerencias, apoyo y opiniones, son grandiosas. *Elia* hermosa, muchas gracias por tu total apoyo, sin ti posiblemente la parte metodológica de mi tesis hubiese tardado más, gracias por escucharme y enseñarme muchas cosas, entre esas a ti misma, de verdad que me ha sorprendido lo linda y perseverante que eres. *Edgar*, muchas gracias, porque a demás de que me apoyaste mucho en todo mi trabajo, conocí en ti a una gran persona, muchas gracias.

ÍNDICE

I.	RESUMEN	7
II.	INTRODUCCIÓN	8
	2.1. Comunicación animal	8
	2.2. Pistas y señales	8
	2.3. Evolución de señales	9
	2.4. Las señales en la elección de pareja	10
	2.5. Selección sexual	10
	2.6. Comunicación química animal	12
III.	JUSTIFICACIÓN	15
IV.	HIPÓTESIS	16
V.	OBJETIVOS	16
VI.	PREDICCIONES	16
VII.	METODOLOGÍA	17
	7.1. Especies de estudio	17
	Poecilia reticulata (I)	19
	Skiffia bilineata (II)	19
	7.2. Obtención de individuos	20
	7.3. Individuos de estudio y metodología experimental	20
VIII.	PROTOCOLO EXPERIMENTAL	21
	8.1. Pruebas piloto	23
IX.	OBTENCIÓN DE DATOS	24
X.	ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	26
XI.	RESULTADOS	27
	11.1. Frecuencias de la conducta de los machos al olor de las hembras	27
	11.2. Duración de la conducta de los machos al olor de las hembras	27
	Respuesta de machos al olor de hembras <i>S. bilineata</i>	27
	Respuesta de machos al olor hembras <i>P. reticulata</i>	28
XII.	DISCUSIÓN	30
XIII.	CONCLUSIONES	36
IV.	LITERATURA CITADA	37

I. RESUMEN

Los animales obtienen información del ambiente por medio de pistas y señales. Estas últimas son generadas por un emisor para comunicar acerca de su condición e intención a un receptor, produciendo en él una respuesta que les beneficie a ambos. Las pistas no son empleadas para comunicar entre especies ya que éstas solo proporcionan información a los organismos acerca de aspectos relevantes que ocurren en el ambiente como la presencia de depredadores, refugios, alimento, huellas, alarmas, senderos o caminos y de reconocimiento entre especies.

Las hembras de algunas especies de peces liberan señales químicas que transmiten información acerca de su identidad, sexo y estado reproductivo, éstas son importantes porque influyen en la intensidad del cortejo del macho a hembras. Los machos del pez *Poecilia reticulata* o guppies originarios de Trinidad y Tobago son atraídas visualmente por hembras de *Skiffia bilineata*, endémica de la Mesa Central de México. Las hembras *S. bilineata* son acosadas constantemente por machos guppies aun en presencia de hembras coespecíficas, lo cual les ocasiona altos costos energéticos y reproductivos. Se ha visto que los machos *P. reticulata* cortejan a hembras de *S. bilineata* durante el parto e incluso intentan copular con ellas. Es probable que los machos guppies sean atraídos por alguna sustancia química que la hembra libera durante el parto.

En este trabajo se analizó la conducta de los machos *P. reticulata* y *S. bilineata* hacia sustancias químicas que liberan las hembras coespecíficas y heteroespecíficas en condición de parturientas y vírgenes. Se encontró que los machos goodeidos perciben pistas de hembras poeciliidas que los distrae posiblemente porque se parecen a las señales de sus propias hembras. En cambio los guppies no parecen mayoritariamente confundidos por las pistas de hembras goodeidas, probablemente reconocen con mayor certeza las señales de sus hembras. A los machos de *S. bilineata* les atrajo el olor de hembras coespecíficas y heteroespecíficas, más el de hembras vírgenes que el de parturientas. Quizás esta respuesta de los machos provoque interferencia en la conducta reproductiva de la especie nativa (*S. bilineata*) ocasionando que se reduzca la tasa de encuentro con hembras de su especie. La respuesta de los machos *S. bilineata* a las hembras vírgenes de ambas especies sugiere que la sustancia química que liberan en esta condición se basa en el mismo componente químico. Esto último es lo más probable, ya que los machos guppies parecen discernir entre hembras de ambas especies.

II. INTRODUCCIÓN

2.1. Comunicación animal

La comunicación animal es la transferencia de información de un emisor a un receptor. Los animales obtienen información del ambiente, incluyendo otros coespecíficos, a través de diferentes modalidades sensoriales (química, auditiva, visual, etc.) (Smith y Harper 1995; Krebs y Dawkins 1997; Beynon-Davies 2010). La transferencia de información entre miembros de una misma especie constituye una forma de comunicación, y se encuentra sujeta a los procesos evolutivos como la selección natural (Andersson 1994). La evolución de la comunicación animal es el resultado de la selección natural, la cual determina qué individuos son capaces de detectar información y señales relevantes para su supervivencia, como el reconocimiento, organización social y reproducción (Darwin 1871; Ryan 1993; 1998; Krebs y Dawkins 1997; Ptacek 2000; Cate y Rowe 2007; Seyfarth *et al.* 2010).

La comunicación ocurre cuando la acción de un animal influye en la conducta de otro (Wiley 1983; Endler 1993) siendo el emisor beneficiado. La selección natural favorece emisores que provocan una respuesta que le beneficie al receptor (Krebs y Davies 1997), sin embargo, no siempre la información transmitida les confiere ventajas al emisor y receptor (Bradbury y Vehrencamp 2011). La comunicación animal es un proceso complejo que se ha moldeado en el transcurso de la evolución, en muchos casos favoreciendo que algunas especies sean capaces de distinguir de un ambiente heterogéneo información relevante para su supervivencia (Bradbury y Vehrencamp 2011).

2.2. Pistas y señales

La detección y monitoreo de una pista (“*cue*”) es el proceso clave de la evolución de las señales en la comunicación animal (Smith y Harper 1995; Bradbury y Vehrencamp 2011). La diferencia entre una señal y una pista es que esta última no comunica o informa acerca de la condición del individuo (Krebs y Dawkins 1997). Una pista es un atributo del ambiente o de una especie que puede ser usado por otros individuos pero que no evolucionó para influir en su conducta. Las pistas proveen información relevante al individuo acerca de su entorno, por ejemplo cambios de temperatura en el ambiente, humedad, ruido como alarmas y cantos, colores, rastros como el plumaje de algún ave, entre otros (Krebs y Davies 1997). Los animales emplean diversas pistas para detectar características o cualidades ocultas de otros individuos y de su entorno, sin embargo en algunos casos pueden transmitir información no intencional en lugar de señales intencionales (Dawkins y Guilford 1996; Krebs y Davies 1997). Las pistas también son utilizadas como barreras reproductivas entre especies, por ejemplo, se ha reportado que los machos de grillos del género *Laupala* usan pistas químicas para distinguir entre individuos coespecíficos de heteroespecíficos, esto

sugiere que algunas pistas son utilizadas para reconocimiento interespecífico y así como para la elección de pareja (Leonard y Hedrick 2009).

Una señal es un rasgo o carácter adaptativo que un emisor envía para proveer información que puede cambiar o alterar la conducta de otros individuos de manera que el remitente sea beneficiado (Zahavi 1991). Todo aquel rasgo, característica o conducta de un animal que influye en el comportamiento de otros organismos, como la coloración, despliegues, sustancias químicas y cantos elaborados, son interpretadas como señales si han evolucionado por selección natural y selección sexual e influyen en el comportamiento de otros organismos (Andersson 1994; Krebs y Dawkins 1997; Rufus 1997). Un rasgo o carácter es una señal si contiene información que pueda ser recibida y distinguida por el receptor y provocar en él una respuesta que sea favorable para el emisor (Zahavi 1991). Las señales químicas también son empleadas en distintos tipos de interacción social entre animales, como indicadores de atracción sexual, receptividad o condición reproductiva. Se ha visto que algunas especies además utilizan diferentes señales al mismo tiempo en diferentes modalidades (multimodales) para comunicarse (Uetz 2010). Por ejemplo las colonias de hormigas *Myrmecocystus mimicus* combinan las señales químicas con señales de vibración que producen por la estridulación, percusión y estimulación táctil durante el cortejo, y que también emplean como señales de alarma y defensa al buscar alimento (Holldobler 1999).

2.3. Evolución de señales

Las señales son caracteres o rasgos especiales que evolucionan a consecuencia de las acciones de los individuos. La evolución de las señales ocurre cuando el emisor produce señales que influyen en la conducta del receptor, siendo el emisor el beneficiado, mientras que en el caso del receptor, la selección natural favorece la respuesta a señales que le confieran un beneficio o ventaja. El emitir señales y responder a ellas puede favorecer la comunicación para ambas partes. Este proceso de comunicación del emisor y el receptor y la presión de la selección natural son importantes en la evolución de las señales. Bajo estos indicadores que llevan a la evolución de la señal, existen dos características de una señal: la validez o su eficacia y la estrategia de la señal; la primera se refiere a la capacidad de la señal de ser detectada exitosamente por el receptor de interés, mientras que la segunda asegura que la información de ésta sea confiable y honesta (Bradbury y Vehrencamp 2011). En el caso de las pistas, los procesos pre adaptativos que llevan a su evolución ocurren cuando un animal detecta cambios en el ambiente o de otros animales, como asociar una indicación de receptividad de una hembra, un patrón de conducta o estructuras de cortejo, sonidos, olores, proveniente de otro organismo, cuando ésta no ha sido generada para proporcionar información dirigida al receptor. Esto llega a ocurrir debido que la pista es un producto inevitable de alguna actividad realizada por un individuo en un contexto específico o por factores del ambiente. Esto no siempre provee información relevante a otros animales, ya que generalmente los animales han evolucionado mecanismos que les ayudan a reaccionar a ciertas pistas que les permiten tomar las mejores decisiones. Si el receptor se

beneficia de la información, subsecuentemente mejorará la detección de la información que sea relevante para él, aunque esto pueda tener un alto costo al modificar o perfeccionar sus modalidades sensoriales para detectar y discriminar mejor entre pistas y señales (Bradbury y Vehrencamp 2011). En ocasiones las pistas y señales, llegan a ser confusas o difícil de detectar. En el caso de las señales, la emisión baja de ésta puede ser difícil de distinguirla de una pista, en cambio, la información que proporciona una pista que llega a ser fácilmente detectable por receptores, es más probable que se establezca como una señal, en lugar de una pista que es difícil de detectar. Comprender la historia evolutiva de las señales nos permite entender qué costos y beneficios están implicados en la evolución de las señales (Krebs y Davies 1997).

2.4. Las señales en la elección de pareja

En la naturaleza se presentan diferentes mecanismos de reconocimiento de pareja, como el visual, químico, auditivo, que a su vez influyen en la elección de pareja, interacción que ocurre también en especies lejanamente emparentadas (Ryan 1993; 1998; Krebs y Dawkins 1997; Ptacek 2000; Cate y Rowe 2007; Seyfarth *et al.* 2010). Es decir que cuando diferentes especies interactúan entre sí pueden distinguirse o reconocerse por medio de éstas diferentes modalidades sensoriales. Cuando los intereses del emisor y receptor son distintos en la elección de pareja, se presenta un conflicto sexual, esto ocurre si las respuestas de ambos no les confieren alguna ventaja para ellos, principalmente para el emisor. Esta interacción se presenta cuando se proporciona información engañosa.

En la reproducción animal ambos sexos recurren a un intercambio de señales y pistas que les permite reconocerse (Dawkins y Guilford 1996). Para que el apareamiento proceda eficazmente, los individuos deben identificarse y obtener parejas, muchas veces basándose en información honesta acerca de la receptividad y condición reproductiva de ellos (Ryan y Rand 1993). Sin embargo se corre el riesgo que tanto el emisor como el receptor emitan información que varíe en su eficacia y honestidad (Bradbury y Vehrencamp 2011).

2.5. Selección sexual

La reproducción sexual exitosa implica la elección de un compañero, no solo de la especie y el sexo adecuado, sino también de la calidad y compatibilidad genética adecuada (Andersson 1994). Charles **Darwin** (1859) estableció que la selección sexual surge de ciertas ventajas que tienen algunos individuos del mismo sexo y especie sobre otros para atraer pareja. La selección sexual beneficia a individuos que presentan caracteres y conductas de su especie esenciales en el cortejo, las cuales juegan un rol importante en el apareamiento, ya que determinan los mecanismos de aislamiento reproductivo o barreras biológicas durante la reproducción que llegan a reducir el intercambio genético o hibridación entre especies distintas (Darwin 1871). Esto ocurre cuando la especie conserva sus estrategias de cortejo y reconocimiento que evitan la probabilidad de aparearse con otra especie. La reproducción es una característica de los seres vivos, y todo atributo que ha evolucionado se ha transmitido a lo largo de eventos reproductivos (Marynard

Smith 1987), tal es el caso de la adaptación de las estrategias de reconocimiento y producción de pistas o señales honestas que emplean los animales, las cuales llegan a conferirle más ventajas en su reproducción que en su supervivencia (Ryan 1993; 1998; McLenna y Ryan 2008).

Existen otros modelos que complementan la teoría de la selección sexual, los cuales explican cómo evoluciona la elección de pareja (Andersson 1994). Ronald A. **Fisher** (1930) desarrolló el modelo “runaway” o “desbocado”, en el que explica porqué a las hembras les son más atractivos como pareja reproductiva los machos con características extravagantes y llamativas. Fisher (1939) propuso que la presencia de caracteres atractivos en los machos, se expresan en ellos a consecuencia de la evolución en la preferencia y elección que tienen las hembras por estos (Andersson 1994). Fisher explicó que la tendencia por elegir ese carácter será heredada, de tal modo que las generaciones siguientes, los machos expresarán el rasgo extravagante y las hembras la preferencia arbitraria y atracción por este (Fisher 1930).

Más adelante, **Zahavi** (1975) propuso el modelo de “handicap” donde indicó que la elaboración de señales atractivas de los machos está asociada con su calidad genética, de esta forma las hembras aseguran la calidad y honestidad de la señal durante la elección de pareja, las cuales se heredarán a su descendencia. Las teorías de Darwin y los modelos de selección sexual no explican en su totalidad qué otras funciones tienen las señales independientemente de estar implicadas en la elección de pareja (Zahavi 1981; 1987), por lo tanto, las señales pueden estar evolucionando bajo otros contextos de interacción, (como de defensa, juego, forrajeo) y no únicamente como explican los modelos básicos de elección de pareja y expresión de caracteres sexuales atractivos como los modelos de “runaway” y “handicap”. Más adelante, **Zahavi (1991)**, explicó que la evolución de las señales está involucrada en otras interacciones y mecanismos además de la selección sexual que conlleva a la expresión y extravagancia en ellas. Zahavi (1991) propuso el modelo de “selección de la señal” en el que expone que las señales pueden estar evolucionando por diferentes procesos de selección. Ésta teoría explica que la confiabilidad de una señal depende de la calidad genética y fenotípica del individuo que la posee; de esta manera, sólo aquellos individuos que están en buena condición pueden mantener el nivel de elaboración de una señal y con ello transmitir un mensaje confiable, es decir que, los receptores obtendrán información honesta por medio de las señales que son costosas de producir.

Existen otros modelos que explican cómo los animales interactúan entre sí y con el ambiente para obtener información de su entorno y búsqueda de pareja por medio de señales y pistas. Dentro del contexto de selección de pareja. **Ryan** (1993; 1998) explicó que los animales que utilizan una señal en específico para atraer pareja, independientemente de la modalidad sensorial, en ocasiones, un receptor coespecífico no logra detectarla y ser atraído fácilmente por ella, sin embargo llega a ocurrir lo contrario cuando individuos lejanamente emparentados son atraídos por la señal e incluso responden a ella, cuando en realidad ésta sería una pista. Ryan explica que la respuesta de heteroespecíficos a estas pistas se debe a que ambas especies posiblemente conservan o comparten un rasgo ancestral en común, característica que también

puede ayudar a discriminar y reconocerse entre especies cuando comparten el mismo ambiente. Con respecto a la evolución y función de los sistemas sensoriales involucrados en las conductas de elección de pareja **Endler** (1991) propuso el modelo de “Impulso sensorial” (Sensory drive), que explica que los sistemas sensoriales están bajo selección directa de funciones que no están directamente relacionadas con la elección de pareja, cómo pueden ser el encontrar comida o escapar de depredadores. La evidencia asociada a los modelos mencionados indican que hay procesos evolutivos que ocurren en los sistemas sensoriales y en las señales durante la divergencia evolutiva de las especies y en el reconocimiento entre especies (Dawkins y Guilford 1991).

2.6. Comunicación química animal

En la naturaleza se presentan diferentes mecanismos de interacción animal que a su vez influyen en la elección de pareja, lo cual también ocurre en especies lejanamente emparentadas (Ryan 1993; 1998; Krebs y Dawkins 1997; Ptacek 2000; Cate y Rowe 2007; Seyfarth *et al.* 2010). Esto se puede presentar cuando las señales que median la comunicación y reconocimiento animal dependen de las diferentes formas de interacción y de las presiones del ambiente, por ejemplo, la señalización química es una de las modalidades de reconocimiento que utilizan algunas especies para comunicarse (Liley 1982; Cate y Rowe 2007; Lozano 2009). Las sustancias químicas que median las interacciones entre los organismos se clasifican de acuerdo a la función o efecto que tienen en ellos. Por ejemplo las señales químicas que inducen a un comportamiento específico en un organismo son denominadas semioquímicas (Norlund y Lewis 1976; Babier 1979). Éstas se clasifican dependiendo si la interacción es entre la misma especie (homeoquímicas) o entre diferentes especies (aleloquímicos; Karlson y Lüscher 1959; Nordlund y Lewis 1975; Rogel 1978; Mondragón-Ceballos 1994; Corkum y Belenger 2007).

Los aleloquímicos son las sustancias químicas involucradas en las interacciones interespecíficas y se dividen en tres subgrupos; alomonas, kairomonas, sinomonas. La clasificación de una sustancia dentro de un grupo u otro se basa en el tipo de interacción, beneficio-respuesta del emisor y el receptor (Nordlund y Lewis 1975). Las alomonas son sustancias químicas que alteran la respuesta de individuos de otra especie, confiriéndole únicamente ventajas al emisor. Las kairomonas son sustancias químicas producidas por organismos de una especie, que beneficia al receptor de otra especie. Las sinomonas son sustancias químicas producidas por un individuo, que al ser detectadas por otra especie induce a una respuesta que favorece a ambos.

Dentro de las sustancias homeoquímicas, se encuentran las feromonas. La función de las feromonas son diversas, van desde marcaje de camino o territorio, alarma, reconocimiento y atracción sexual (Nordlund y Lewis 1975). La percepción o detección de una feromona u hormona sexualmente atractiva provocan en el receptor cambios en su conducta o fisiología, dependiendo de cuál sea el mensaje que transmite el remitente (Cerdeña-Molina *et al.* 2000).

El mecanismo o modalidad (e.g. auditivo, táctil, visual, químico) por el cual los sistemas sensoriales de los animales perciben el ambiente, nos puede indicar cómo ocurre el reconocimiento entre especies, por ejemplo, el evitar invasiones por especies nocivas e interferencia reproductiva (Corkum y Belanger 2007; Mehtaa *et al.* 2007; Bishop y Hutchings 2010). Los olores pueden ser importantes en el reconocimiento de especies en muchos animales (Tabla 1) y a su vez pueden proporcionar información para la evaluación y reconocimiento de los individuos, como acerca de sus diferencias o similitudes entre ellos (McIennan y Ryan 2008). Sin embargo estas pistas y señales químicas, no son tan eficaces, aun cuando comparten el mismo canal de comunicación. Por ejemplo, el no reconocerse como especies distintas puede tener consecuencias en el desplazamiento del hábitat e incluso en la reproducción de éstas. Esto ocurre en presencia de especies invasoras, las cuales pueden tener gran impacto, incluyendo la extinción de poblaciones nativas (Clavero *et al.* 2009). Cuando las especies exóticas llegan a establecerse en una localidad, la situación de riesgo a la que se enfrentan las especies nativas puede tener más de una amenaza de manera directa o indirectamente, como la interferencia en la reproducción, teniendo por consecuencia el desplazamiento y extinción local de las especies endémicas.

Las especies invasoras han sido introducidas a causa de las actividades humanas o de manera accidental por medios naturales. Los ambientes acuáticos han demostrado ser extremadamente sensibles, ya que las especies nativas en riesgo se enfrentan a más de una amenaza a la vez. Tal es el caso de la carpa común (*Cyprinos carpio*) y el pez dorado (*Carassius auratus*), estas especies han sido introducidas en muchas regiones, como en las islas Británicas, donde más del 38% de las especies nativas han hibridado con estos peces (Ptacek 2000). Se sabe que ambas especies han hibridado entre ellas debido a que los machos de la carpa común responden a sustancias químicas liberadas en la etapa pre-ovulatoria de hembras del pez dorado.

Tabla 1. Estudios experimentales en diferentes animales en los que se evaluó la función de las señales químicas en diferentes tipos de interacción (inter-intraespecífica) en el contexto de reconocimiento y elección de pareja.

Especie	Señales químicas	Resultado	Referencia
<i>Gryllus integer</i> y <i>G. lineaticeps</i> .	Ambas especies utilizan señales químicas en la elección de pareja y para identificar entre especies.	Son atraídos por señales químicas de especies diferentes. Los machos cortejan con la misma intensidad a hembras de heteroespecíficos y conspecíficos, atraídos por señales químicas.	Leonard y Hendrick 2009.
<i>Evarcha culicivora</i>	Machos y hembras identifican parejas potenciales y la habilidad de cada sexo para aparearse mediante señales químicas.	Las señales químicas son muy importantes para los adultos, ya que permiten determinar la edad, elegir parejas potenciales e identificar a coespecíficos y heteroespecíficos.	Cross y Jackson 2009.
<i>Mauremys leprosa</i>	Las hembras reconocen a individuos coespecíficos mediante el uso de señales químicas.	Eligen a machos saludables mediante señales químicas. Las hembras modifican su conducta y el uso de espacio en respuesta al estímulo químico liberado por los machos.	Ibañez, <i>et al.</i> 2012.
<i>Plethodon glutinosus</i> y <i>P. jordani</i>	Los machos pueden distinguir entre hembras heteroespecíficas y coespecíficas por medio de señales químicas.	El detectar hembras heteroespecíficas por medio de señales químicas, la hibridación puede ser evitada en poblaciones simpátricas.	Dawley 1984.
<i>Poecilia reticulata</i>	Los machos distinguen a hembras que liberan diferentes sustancias químicas de acuerdo a su estado reproductivo.	Los machos evalúan el estado reproductivo de las hembras en base a su conducta y sustancias odoríficas liberadas.	Guevara-Fiore <i>et al.</i> 2009.
<i>Xiphophorus birchmanni</i>	Las hembras distinguen bien entre machos bien alimentados y no alimentados a través de señales químicas	Es probable que la condición nutricional del macho se relacione con la producción de feromonas sexuales que pueden ser indicadores de calidad.	Fisher y Rosenthal 2006
<i>Xiphophorus nigrensis</i> y <i>X. pygmaeus</i>	Las hembras de ambas especies les atrae el olor de machos de <i>X. nigrensis</i> ya que cortejan más que los machos <i>X. pygmaeus</i> .	Posiblemente las sustancias odoríficas de <i>X. nigrensis</i> sean más atractivas para ambas hembras.	Crapon de Caprona y Ryan 1990
<i>Oreochromis niloticus</i>	Utilizan señales químicas para comunicarse e incrementar el reconocimiento coespecífico.	La comunicación química la emplean para señales de alarma que bajan la agresión interespecífica. Esto modula el reconocimiento coespecífico, aumenta la estabilidad jerárquica y disminuye la confrontación.	Giaquinto y Volpato 1997.
<i>Diceros bicornis</i>	Discriminan y distinguen entre individuos por medio de los olores fecales y en la orina.	Las sustancias químicas dan información acerca de la edad, sexo e identificación de coespecíficos. Las señales químicas probablemente sean importantes para la organización social y espacial.	Linklater <i>et al.</i> 2013.

III. JUSTIFICACIÓN

En países tropicales y subtropicales se han introducido frecuentemente los poecílidos *Gambusia affinis* y el guppy *Poecilia reticulata* nativo de Trinidad y Tobago (Magurran 2005) con la finalidad de controlar las poblaciones de mosquitos portadores del parásito de la malaria o paludismo (Deacon *et al.* 1964; Courtenay *et al.* 1988; Magurran y Seghers 1990; Magurran *et al.* 1992). Esto también ha ocurrido en México, donde el guppy ha entrado en contacto con especies nativas como son los miembros de la familia Goodeidae, especies vivíparas endémicas de México (Miller 2009). Tal es el caso del pez goodeido *Skiffia bilineata*, endémico de los cuerpos de agua dulce de la Mesa Central de México, que se encuentra en peligro de extinción (NOM-ECOL-059-1994, Valero *et al.* 2008) cuyo hábitat remanente se encuentran cohabitando los peces guppies invasores. Ambas especies son filogenéticamente lejanas. Los machos guppies cortejan la mayor parte del tiempo a las hembras goodeidos aun en presencia de las hembras coespecíficas (Valero *et al.* 2010). Previos estudios han demostrado que los machos guppies son atraídos visualmente por las hembras de *S. bilineata* (Valero *et al.* 2010). Esta situación ha generado interferencia en el cortejo, como lo mostraron Valero y sus colaboradores, quienes encontraron que los machos de guppy intentan copular con las hembras del goodeido *Skiffia bilineata*, a quienes posiblemente dañan, puesto que los goodeidos no han evolucionado mecanismos para evitar los efectos negativos del uso de gonopodios (con ganchos) en la fecundación (Deaton 2008).

Observaciones no cuantificadas (Valero *com. pers.*) sugieren que ésta conducta ocurre principalmente antes y durante el parto. Es posible que las hembras parturientas de *S. bilineata* liberen sustancias químicas que atraigan a machos guppies. El acoso interespecífico puede imponer costos significativos a las hembras goodeidos, como atraer depredadores, reducir la tasa de alimentación y el éxito reproductivo con machos de su especie.

En este estudio se explora la posibilidad de que la presencia de *P. reticulata* en localidades de *S. bilineata* interfiera con la comunicación química entre machos y hembras de esta especie endémica, particularmente durante la etapa de parto de las hembras *S. bilineata*.

IV. HIPÓTESIS

En peces vivíparos la ovulación ocurre poco antes del parto (Wourms y Lombardi 1988; Rocha *et al.* 2008), proponemos que durante este periodo las hembras liberan sustancias que son potencialmente detectadas por los machos. De ser así, los machos que se dirijan a la fuente de estas sustancias tendrían ventajas sobre otros machos para encontrar hembras que estén en condición de ser fecundadas. Este proceso llevará a equivocaciones cuando coexistan especies cuyas sustancias químicas relacionadas con la ovulación y el parto sean parecidas.

V. OBJETIVOS

Determinar si las señales químicas usadas por hembras de *Poecilia reticulata* (Poeciliidae) y de *Skiffia bilineata* (Goodeidae) son suficientemente parecidas entre sí como para atraer a los machos de ambas familias, lo que explicaría por qué los machos de guppies acosan constantemente a hembras goodeidos particularmente alrededor del parto.

VI. PREDICCIONES

- ✓ Dentro de cada especie, si en efecto las sustancias químicas permiten a los machos descubrir la presencia de una hembra fértil en las inmediaciones, al detectar esas sustancias deberían nadar siguiendo el gradiente de concentración.
- ✓ Si las sustancias son compartidas entre Goodeidae y Poeciliidae, entonces los machos de ambas familias seguirán las concentraciones de sustancias producidas por hembras parturientas de ambas familias.

VII. METODOLOGÍA

7.1. Especies de estudio

7.1.1. *Poecilia reticulata*

La especie *Poecilia reticulata*, mejor conocida como guppy pertenece a la familia Poeciliidae y al orden Cyprinodontes, son peces lecitotróficos y vivíparos (Figura 1). Son originarios del norte de Guyana, Trinidad y Tobago (Magurran 2005). Esta especie fue introducida a México en los años cincuenta, con el objetivo de combatir al mosquito de la malaria. Actualmente se ha propagado exitosamente en varias partes de México, incluyendo segmentos de los ríos Ameca, Balsas y Lerma Santiago, donde habitan peces de la familia Goodeidae, que actualmente se encuentran en peligro de extinción (Valero *et al.* 2008).

Los machos guppies se caracterizan por presentar una aleta anal modificada para la cópula, llamada gonopodio que presenta estructuras espinosas (Liley 1966). Debido a los carotenoides obtenidos de su alimentación, los machos presentan diferentes patrones de coloración: negro, rojo, amarillo, anaranjado y blanco (Magurran 2005, Figura 2). En esta especie los machos maduran sexualmente entre los cinco y siete meses de edad, y son muy promiscuos desde jóvenes; pasan el 80% de tiempo cortejando e intentando copular con las hembras (Magurran 2005). Las cópulas las obtienen de dos formas (Magurran y Seghers 1990); cuando la hembra está receptiva y coopera al ser cortejada por el macho, o cuando los machos fuerzan la cópula mediante la introducción del gonopodio inseminando a las hembras que no cooperan. Se ha registrado que en presencia de hembras grandes heteroespecíficas -como con hembras de *Skiffia bilineata*- los machos tienden a incrementar los intentos de cópulas, aun cuando son abundantes las hembras de su especie. Valero *et al.* (2008) sugirieron que esto podría deberse, que para machos *P. reticulata* el tamaño de las hembras es un indicador del valor reproductivo. Se sabe que en la especie *P. reticulata*, las hembras indican su estado reproductivo mediante la secreción de hormonas sexuales que atraen a los machos (Liley 1982; Guevara-Fiore *et al.* 2009; Guevara-Fiore 2010). Los machos al detectar estas señales se dirigen a la hembra y mordisquean la zona cloacal (“nipping”; Farr y Herrnkind 1974; Herdman *et al.* 2004, Guevara-Fiore *et al.* 2009), posiblemente para probar y detectar la sustancia. Las hembras pueden almacenar esperma por largos periodos de tiempo (Schmidt 1920; Winge 1937; Magurran 2005).

7.1.2. *Skiffia bilineata*

Los peces de la familia Goodeidae son dulceacuícolas y endémicos de Norte América. Esta familia se divide en dos subfamilias: Empetrichthynae y Goodeinae. La subfamilia Empetrichthynae se distribuye en el Sur Oeste de Estados Unidos, incluye dos géneros y cuatro especies ovíparas (Weeb *et al.* 2004). Por otro lado,

las especies de la subfamilia Goodeinae son peces vivíparos dulceacuícolas, endémicos del Altiplano Mexicano. Esta subfamilia contiene 16 géneros y 36 especies (Webb *et al.* 2004).

Las especies de peces Goodeinae se encuentran en diferentes cuerpos de agua, desde grandes ríos, canales, humedales, lagos, arroyos y manantiales de altitudes que van desde los 1000 a 2300 msnm (De la Vega-Salazar *et al.* 2003; Miller 2009). Presentan viviparidad matrotrofia, esto es que tienen fertilización interna y presencia de trófofotenia (Lombardi y Wourms 1985). La trófofotenia es una estructura presente solo en los miembros de esta subfamilia, la cual permite el intercambio de glucosa, aminoácidos, proteínas y oxígeno entre el embrión y la madre (Lombardi y Wourms 1985).

Skiffia bilineata es sexualmente dimórfica (Figura 1). Los machos alcanzan longitudes de hasta 80 mm, mientras que las hembras miden 60 mm. Se caracterizan por ser de las especies más pequeñas dentro de los goodeidos. Las hembras carecen de órganos de almacenamiento de esperma, por lo tanto la paternidad múltiple está ausente (Macías-García y Saborio 2005). Los machos presentan una estructura urogenital uscular y carecen de gonopodio (Mohesen 1961; Nelson 1975). Para que ocurra la cópula es preciso que ocurra un cortejo que involucra elaborados despliegues, ya que se requiere de la cooperación de la hembra, por lo que el sistema de apareamiento en esta especie está dominado por la elección femenina. El cortejo que realiza el macho incluye diversos despliegues elaborados como el “loop” o la danza en forma de ocho (Méndez 2011).

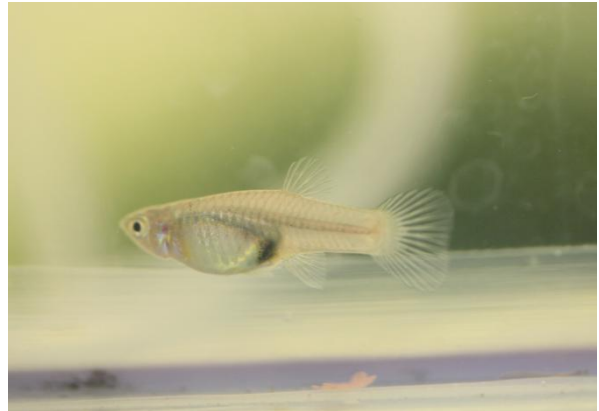
Estudios previos han demostrado que los machos guppies cortejan e intentan cópulas forzadas con hembras de *S. bilineata*, incluso cuando las hembras de su especie están presentes (Valero *et al.* 2008). Las hembras goodeidos se caracterizan por vibrar constantemente al ser acosadas por machos o hembras agresivas, conducta que en una especie cercanamente emparentada (*Girardinichthys multiradiatus*) aumenta el consumo de oxígeno (Valero *et al.* 2008). El acoso interespecífico puede imponer costos significativos a las hembras goodeidos, como atraer depredadores, reducir la tasa de alimentación y el éxito reproductivo con machos de su especie. Incluso, los intentos de cópula de los machos guppies pueden generarles daño, ya que carecen de defensas contra el gonopodio (Deaton 2008).

***Poecilia reticulata* (I)**

a)



b)

***Skiffia bilineata* (II)**

c)



d)



Figura 1. Hembras y machos de *Poecilia reticulata* (I) y *Skiffia bilineata* (II). Los machos de *guppies* (a) se caracterizan por la presencia de gonopodio y por la variedad de colores que presenten en su cuerpo, principalmente en la cola, las hembras (b) son más grandes y más conspicuas. Las hembras (c) y los machos (d) goodeidos difieren de tamaño y las hembras se caracterizan por la presencia de dos líneas negras verticales que están sobre el costado del cuerpo. Las hembras de ambas especies son muy semejantes morfológicamente. Fotos de Víctor Arguez.

7.3. Obtención de individuos

Los individuos de *P. reticulata* usados en este estudio fueron descendientes de peces originalmente colectados en Teuchitlan, Jalisco en 2005. Los ejemplares de *S. bilineata* fueron descendientes de peces colectados en canales de riego adyacentes al lago Cuitzeo en Felipe Carrillo, Michoacán en 2005. Estas colectas se usaron para establecer poblaciones en encierros o pozas en el Instituto de Ecología de la UNAM. Diferentes encierros en esas pozas albergaron peces de las especies *P. reticulata*, *S. bilineata*, o el también goodeido *Zoogoneticus tequila* en aislamiento o en combinaciones de una especie de goodeido con guppies. Los individuos se colectaron de las pozas a inicios de febrero del 2010 y fueron transferidos a un acuario/laboratorio. En laboratorio se llevaron a cabo los apareamientos para obtener los individuos de estudio. En el caso de *S. bilineata* fueron apareados semanas antes de que *P. reticulata*, debido a que su periodo de gestación es más prolongado (aproximadamente dos meses) que el de *P. reticulata*, que dura un mes aproximadamente (Magurran 2005; Deaton 2008).

Hembras y machos se colectaron en una pecera correspondiente a su especie donde se llevaron a cabo los apareamientos. Las peceras eran de 40 litros (50 cm de largo x 25 cm de ancho), se les colocó musgo (*Vesicularia sp.*), caracoles de agua dulce y un filtro para mantener con oxígeno el agua. Los peces se alimentaron con pulga de agua (*Cladocera*) y hojuelas de alimento comercial para peces (SeraVipan™) y se sometieron a un fotoperiodo de 12/12 horas de luz/obscuridad, usando lámparas fluorescentes de luz de día (que incluye una pequeña proporción de UV).

7.4. Individuos de estudio y metodología experimental

En cuanto se detectaban hembras embarazadas éstas eran separadas y posteriormente colocadas en peceras sin machos. Una vez que estuvieran próximas al parto se colocaron en maternidades individuales dentro de la pecera hasta que nacieron las crías. Tras el parto, las hembras se regresaron a su respectiva pecera, las crías se mantuvieron veinte días en la pecera donde nacieron para asegurar su supervivencia, y posteriormente se asignaron individualmente a envases cuadrados de 500 ml (7.5x7.5x12.5 cm) que se acomodaron dentro en peceras de 100x26.5x30 cm con la finalidad de mantener separados las crías desde muy pequeñas para evitar apareamientos entre hermanos y prevenir cualquier posible aprendizaje químico. Las peceras contenían calentadores con termostato, la temperatura se mantuvo constante a 24° y 26°C. Cada envase contó con su propio sistema de aireación conectado a un compresor. Las crías de *S. bilineata* se sexaron a los dos meses de edad. Esto se determinó una vez que alcanzaron un tamaño de entre 3 y 4cm, cuando se pudo distinguir la forma de sus aletas anal y dorsal para diferenciar entre hembras y machos. Los machos guppy se sexaron en cuanto inicio la modificación de su aleta anal

para transformarse en gonopodio, lo que ocurre poco antes de que se manifieste la coloración llamativa de los machos alrededor de la quinta y séptima semana de edad cuando alcanzan un tamaño entre 9 y 11 mm (Magurran 2005).

Una vez alcanzada la talla y edad adecuadas se seleccionaron 20 machos y 20 hembras, 10 de ellas fueron asignadas al tratamiento **virgen**, por lo que se transfirieron a una pecera sin machos. Las otras 10 hembras fueron asignadas al tratamiento **parturientas**, por lo que se colocaron en otra pecera con 5 machos. Las hembras seleccionadas para el grupo de parturientas de *S. bilineata* se mantuvieron expuestas a machos hasta que se usaron en los experimentos a los dos meses, mientras que las hembras de *P. reticulata* fueron expuestas a machos solamente durante un mes. Estos periodos corresponden a la duración del embarazo en ambas especies. Durante este lapso se monitorearon para determinar cuándo se encontrarán a punto de parir. Al detectar que las hembras embarazadas estuvieran próximas al parto se colocaron en las peceras individuales donde se mantendrían las feromonas/aleloquímicos asociados con el parto.

VIII. PROTOCOLO EXPERIMENTAL

Se seleccionaron pares de hembras de tamaño similar, una virgen y una embarazada. Las hembras vírgenes se usaron como control, ya que se esperaba que los machos pudieran discriminar entre el estado reproductivo de las hembras en relación a su estado de apareamiento o receptividad. Los machos fueron apareados con base en su talla. En total se usaron 10 pares de machos de cada especie y 10 pares de hembras (una virgen y una grávida) de cada especie (Figura 2).

Las hembras de cada tratamiento fueron colocadas individualmente en peceras pequeñas (14x23x12cm); de esa manera mantendrían el olor de cada individuo sin ser mezclado con el de los demás. Se implementó un sistema de aireación para cada pecera con un pequeño sifón para mantenerlas con oxígeno y una tapa de acrílico para protegerlas todo el tiempo. Se introdujo un caracol acuático para limpiar residuos de comida y poco de musgo como refugio. Se alimentaron dos veces al día con hojuelas para peces tropicales de acuario SeraVivan™.

Los machos fueron aislados individualmente en pequeños cilindros de plástico en las peceras grandes (40 L) para evitar interacción entre ellos y para que tuvieran mayor receptividad al momento de detectar las señales químicas durante el experimento.

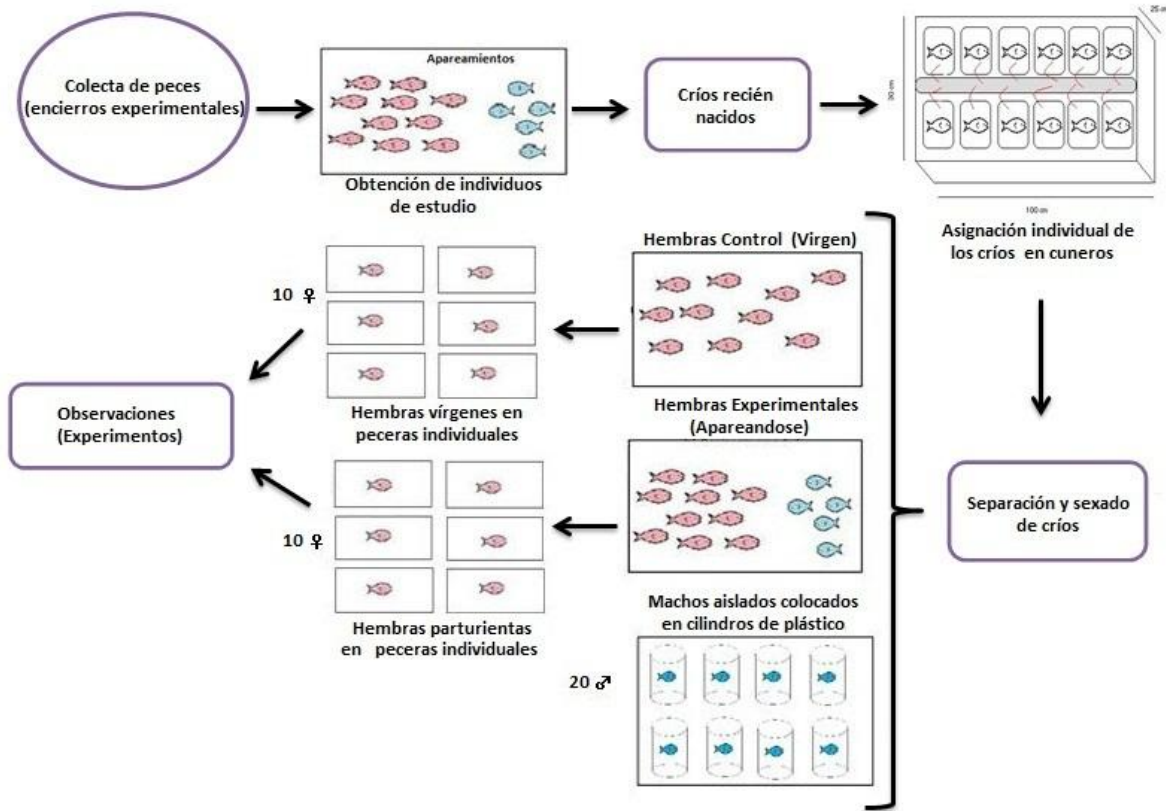


Figura 2. Esquema representativo de procedimiento previo a los experimentos.

Una vez que las hembras parían, las crías se colocaban en peceras individuales. En el caso de *P. reticulata*, el procedimiento para obtener a las hembras grávidas se inició un mes después de que se inició el procedimiento con *S. bilineata* ya que su periodo de embarazo es más corto; por lo tanto al momento de realizar el experimento ambas especies estuvieron simultáneamente embarazadas.

Para evaluar las respuestas de los machos a las sustancias químicas liberadas por las hembras se utilizó una pecera experimental (Figuras 3 y 4) la cual se diseñó de la siguiente manera: se dividió una pecera de 40L en cuatro partes con paredes de acrílico esmerilado (para evitar contacto visual) selladas con silicón para evitar la difusión de sustancias químicas entre compartimentos. Se colocaron sistemas de sifón para transportar el agua de los compartimentos de las hembras hacia cada compartimento de los machos, por medio de mangueras conectadas a los sifones. A cada pared del compartimiento se le hizo un orificio donde se colocaron unas membranas que contenían zeolita; este mineral retiene las sustancias nitrogenadas, filtrándolas e impidiendo que se mezclen en los diferentes compartimentos de la pecera. La presencia de los orificios permitió mantener fijo el volumen de agua en los diferentes tratamientos a pesar de estar siendo bombeada desde los compartimentos de las hembras hacia los de los machos, mientras que la presencia de los filtros de zeolita evitó la mezcla de sustancias químicas de los diferentes tratamientos.

8.1. Pruebas piloto

Para verificar el buen funcionamiento del sistema de la pecera, se realizaron varias pruebas con colorantes que fueron colocados en los compartimentos de las hembras (donde se encontraba la entrada del sifón), con el fin de simular el transporte y difusión de los aleloquímicos/feromonas entre compartimientos (Figura 3). Estas pruebas confirmaron que el sistema funcionaba adecuadamente y que las substancias en el agua solo pasaban de un compartimiento a otro de acuerdo a lo planeado.

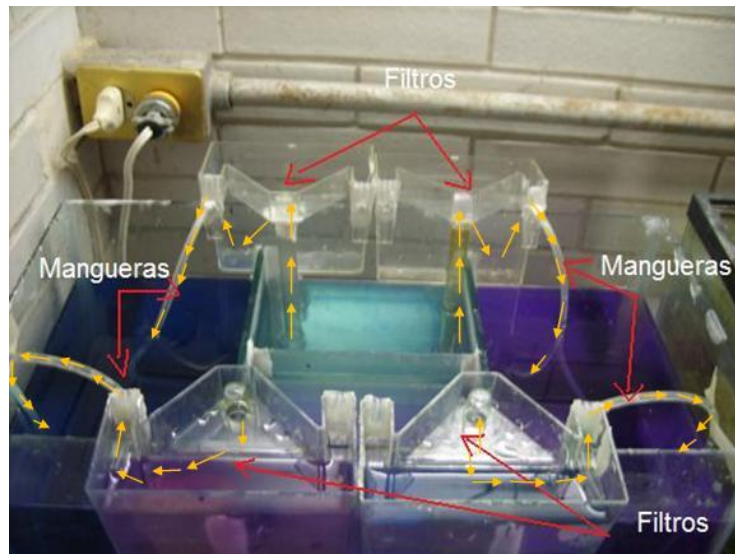


Figura 3. Prueba con colorantes en pecera experimental. Se observa que el colorante que se colocó en los filtros pasó por medio de las mangueras a los compartimientos de los machos en los extremos (en azul y morado) pero no regresó a los compartimientos de las hembras (transparentes en medio). Ver esquema en Figura 4.

En los compartimientos de cada extremo se colocó a un par de machos de cada especie (el espacio que compartían ambos machos no se separó) y el central se dividió a su vez en dos sectores, uno de los cuales albergó a la hembra virgen y el otro a la embarazada (las posiciones se alternaron entre cada prueba). Se colocaron cuatro sifones externos para que permitiera el transporte del agua por medio de presión de aire generada por un compresor; esto permitiría que el agua donde se encontraba la hembra fuera transportada desde el filtro hasta los compartimientos de los machos mediante el uso de las mangueras. El agua de cada hembra (virgen y parturienta) se agregaba a la pecera experimental unos minutos antes de iniciar las observaciones y posteriormente las hembras se colocaban en los compartimientos correspondientes.

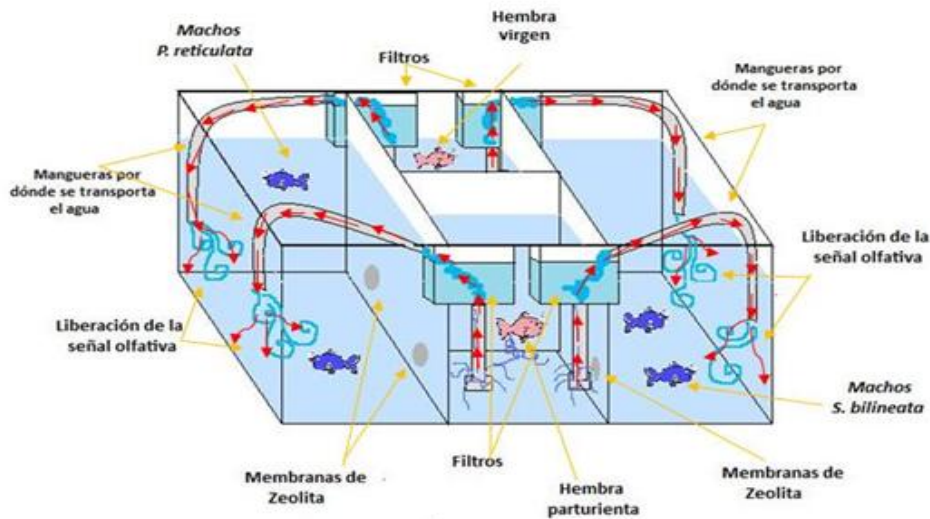


Figura 4. Esquema de la pecera experimental.

IX. OBTENCIÓN DE DATOS

Previamente a las observaciones, se llevaron a cabo pruebas de confiabilidad intra-observador (Martin y Bateson 1986) las cuales indican el grado de similitud que existe entre diferentes observaciones hechas por la misma persona observadora. Estas pruebas intentan medir la conducta a partir del mismo evento con la finalidad de alcanzar una congruencia de un 90% en el registro de cada una de las categorías de conductas establecidas. Esto quiere decir que cada observadora demuestra una buena fidelidad con ella misma durante las observaciones, y verifica que se haya registrado la misma conducta de la misma forma a lo largo de una serie de observaciones.

Las observaciones se iniciaron entre enero y junio del 2011. Durante cada prueba se observó por 20 minutos registrando el tiempo y frecuencia de conductas de los machos hacia el tubo del que presumiblemente recibían las señales olfativas liberadas por cada hembra a una distancia máxima de 3 cm (1.5 veces la longitud del cuerpo del pez aproximadamente). En cada compartimiento se colocaron dos machos de la misma especie, siendo un macho el focal y el otro un acompañante para reducir el estrés que ocasionaría estar sólo durante el proceso experimental. Las conductas registradas fueron: intento de cópula, cortejo, despliegues y agresión entre los machos y entre el macho y el tubo (Figura 5). Esto nos indicó si la señal olfativa fue detectada y si sí respondían a ella con cortejo. El cortejo lejos de la fuente de señales químicas se consideró como conducta isosexual cuando resultaba de la interacción entre los dos machos.

Se realizaron 11 réplicas por especie de hembra, en ellas se registró frecuencia y duración de las conductas de cortejo de los machos de cada especie. Cada observación duró 20 minutos. El criterio que se consideró para el registro de las conductas fue que éstas ocurrieran cuando el macho se acercaba al tubo (lugar de

donde provenía la sustancia química de la hembra) a una distancia de 3 cm aproximadamente, o bien la ocurrencia de interacción entre machos cuando estuvieran alejados del tubo. De los machos *S. bilineata* se registraron cinco conductas; flagging o fin waving (desplazamiento del macho hacia el fondo y hacia el frente de la hembra dejando expuesta la parte ventral de uno de sus flancos de manera recostada a unos 45°), despliegues de aletas (despliegue de las aletas dorsal, anal y caudal, estos movimientos los realizan frente o junto a la hembra, generalmente sus aletas se tornan oscuras), figura en “8” o danza en forma de “8” (los machos se colocan en posición perpendicular frente a la hembra, mostrándole los costados y las aletas dorsal y anal desplegadas, estos movimientos los hace mientras avanza al frente y girando hacia la hembra, repitiendo estos movimientos como en forma de ocho) (Méndez 2011), intento de copula y ataque al otro macho. De los machos de *P. reticulata* se registraron cinco conductas de cortejo; despliegue de aletas (despliegan las aletas anal y caudal), despliegue sigmoide (el macho arquea su cuerpo y las aletas caudales como en forma de “S”), movimiento de gonopodio (los machos hacen movimientos repetidos con el gonopodio simulando “columpiarlo” hacia arriba y abajo varias veces), intento de cópula (los machos intentan meter el gonopodio al poro genital de las hembras de manera rápida, generalmente esto ocurre cuando no hay cortejo) (Liley 1966) y ataque al otro macho. La interacción entre machos se definió como la conducta de un macho dirigida únicamente hacia el otro macho, es decir, las respuestas conductuales que ocurrieron entre machos de la misma especie (persecución, agresión, cortejo) durante la exposición a las sustancias químicas de las hembras.

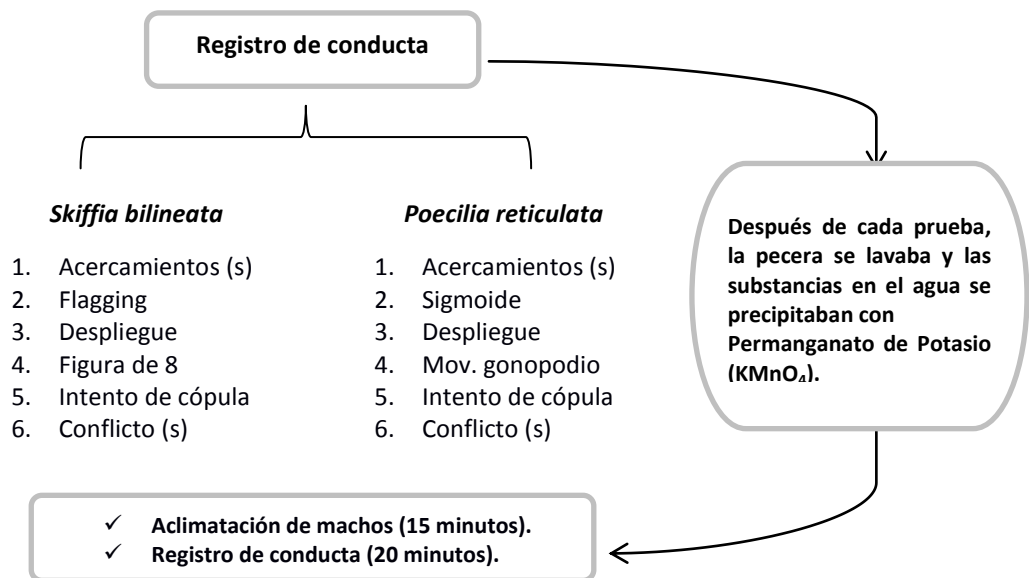


Figura 5. Conductas de cortejo registradas para cada especie.

Se continuaba con otro experimento el mismo día si es que había una hembra que recién había parido de la misma especie con la que se realizó la observación anterior, ya que si había una hembra lista de la otra

especie, no se utilizaba para evitar mezclar las sustancias químicas de ambas especies si es que quedaba algún residuo del olor anterior. Al finalizar cada ronda de pruebas se vaciaba la pecera y se limpiaba junto con los filtros. Para evita mezclar las sustancias químicas, el agua se trataba con permanganato de potasio (KMnO₄) para precipitar los compuestos orgánicos a fin de reutilizar el agua en pruebas posteriores, el agua nueva se declorinaba por 24 horas antes de la observación.

X. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

El análisis se realizó con el programa R CoreTeam (2012) y SPSS (versión 22). Se evaluaron las diferencias en las **frecuencias** y el tiempo de **duración** (segundos) de las respuestas de conducta de los machos de ambas especies a las señales odoríficas de hembras vírgenes y parturientas heteroespecíficas y coespecíficas, y la interacción entre machos (same sex behaviour) o conducta isosexual (recordar que está interacción ocurría lejos de las mangueras del flujo de liberación de los olores mezclados de las hembras parturientas y vírgenes) (Tabla 2). Se analizó por separado la frecuencia y duración de las respuestas de los machos al olor o sustancias químicas asociadas con el estado reproductivo de las hembras (vírgenes o parturientas) y la respuesta de interacción entre machos. Las frecuencias registradas de las diferentes conductas de cortejo de los machos fueron agrupadas debido a que se obtuvieron pocos datos de cada una.

Tabla 2. Orden de pruebas entre machos y hembras parturientas y vírgenes de cada especie de acuerdo al tipo de interacción que se evaluaría.

Machos	Hembras				Interacción entre machos (s.s.b.)
	<i>Skiffia bilineata</i> Virgen	<i>Skiffia bilineata</i> Parturienta	<i>Poecilia reticulata</i> Virgen	<i>Poecilia reticulata</i> Parturienta	
<i>Skiffia bilineata</i>	Coespecífica	Coespecífica	Heteroespecífica	Heteroespecífica	<i>S. bilineata</i> / <i>S. bilineata</i>
<i>Poecilia reticulata</i>	Heteroespecífica	Heteroespecífica	Coespecífica	Coespecífica	<i>P. reticulata</i> / <i>P. reticulata</i>

Se realizó una prueba de **t de Student** con la corrección de **Welch** para evaluar la **frecuencia** de las conductas de los machos de ambas especies en respuesta a los olores de hembras coespecíficas y

heteroespecíficas, así como la *interacción entre machos* o conducta isosexual. Los datos evaluados se agruparon debido a la baja frecuencia que presentaron de acuerdo al tratamiento correspondiente (es decir que no se especificó el análisis a hembras virgen o parturienta, sólo fue por especie).

Las diferencias en la **duración** (segundos) de respuesta de los machos a las señales odoríficas de las hembras vírgenes y parturientas de coespecíficas y heteroespecíficas se analizaron con una **ANOVA de dos vías** y se reportaron por separado la suma total de segundos con su **media** y el **error estándar** (Figura 12 y 13). El análisis de varianza se realizó para el factor de la especie del macho, especie de la hembra y su condición reproductiva. Se evaluó si el macho reaccionó de manera diferente a los olores de hembras vírgenes y parturientas. Se obtuvo la suma total de segundos de cada interacción entre machos (s.s.b.) de *P. reticulata* y *S. bilineata* como respuesta a las sustancias químicas liberadas por las hembras, las cuales se analizaron con la prueba paramétrica **t de Student** con la corrección de **Welch**.

XI. RESULTADOS

11.1. Frecuencias de la conducta de los machos al olor de las hembras

No hubo diferencias en las frecuencias de respuesta de los machos *S. bilineata* ($t = -1.57$, g. l. = 13.03, $p = 0.13$) y machos *P. reticulata* ($t = -1.17$, g. l. = 10, $p = 0.2$) al olor de hembras *S. bilineata* virgen y parturienta. Tampoco hubo diferencias en la frecuencia de respuesta de los machos *P. reticulata* ($t = -1.154$, g. l. = 10, $p = 0.27$) y *S. bilineata* ($t = -1.07$, g. l. = 14.7, $p = 0.29$) al olor de hembras *P. reticulata* virgen y parturienta. La conducta de *interacción entre machos* de *S. bilineata* y *P. reticulata* al olor de hembras *S. bilineata* si fue diferente ($t = 2.21$, g. l. = 18, $p = 0.039$), siendo los machos de *P. reticulata* los que presentaron mayor interacción ($\bar{X} = 23.1$, E.E. = 1.31, $N = 11$) entre ellos que los machos *S. bilineata* ($\bar{X} = 9$, E.E. = 1.33, $N = 11$). En cambio, no se encontraron diferencias significativas ($t = -0.38$, g. l. = 16, $p = 0.70$) en la *interacción entre machos* de *S. bilineata* ($\bar{X} = 4.72$, E.E. = 0.36, $N = 11$) y *P. reticulata* ($\bar{X} = 5.63$, E.E. = 0.60, $N = 11$) hacia el olor de hembras *P. reticulata*.

11.2. Duración de la conducta de los machos al olor de las hembras

► Respuesta de machos al olor de hembras *S. bilineata*

Los machos *P. reticulata* ($\bar{X} = 2.86$, E.E. = 14.46) y *S. bilineata* ($\bar{X} = 59.54$, E.E. = 14.46) son químicamente atraídos ($F_{(1,40)} = 7.67$, $p = 0.0085$, Figura 12) por hembras de *S. bilineata*. Sin embargo, no hubo diferencias significativas ($F_{(1,40)} = 0.07$, $p = 0.79$) en la duración de respuesta de los machos de ambas especies al olor de hembras vírgenes ($\bar{X} = 33.81$; E.E. = 14.46) y parturientas ($\bar{X} = 28.59$, E.E. = 14.46) de *S. bilineata*, al parecer ambos machos fueron atraídos casi el mismo tiempo al olor de hembras goodeidos, por lo tanto, no hubo

interacción significativa entre los factores machos y estado reproductivo de la hembra ($F_{(1, 40)} = 0.00$, $p = 0.98$, Figura 12).

► **Respuesta de machos al olor hembras *P. reticulata***

No hubo diferencias significativas en las respuestas de machos *P. reticulata* ($\bar{X} = 28.63$, E.E. = 13.24) y *S. bilineata* ($\bar{X} = 23.22$, E.E. = 13.24) al olor de hembras de *P. reticulata* ($F_{(1, 40)} = 0.08$, $p = 0.77$, Figura 12). No hubo diferencias significativas ($F_{(1, 40)} = 3.44$, $p = 0.07$, Figura 12) en la duración de respuesta de ambas especies de machos al olor de hembras vírgenes ($\bar{X} = 43.31$, E.E. = 13.24) y parturientas ($\bar{X} = 8.54$, E.E. = 13.24) de *P. reticulata*. No hubo interacción significativa entre los factores machos y estado reproductivo de la hembra ($F_{(1, 40)} = 0.79$, $p = 0.37$, Figura 12).

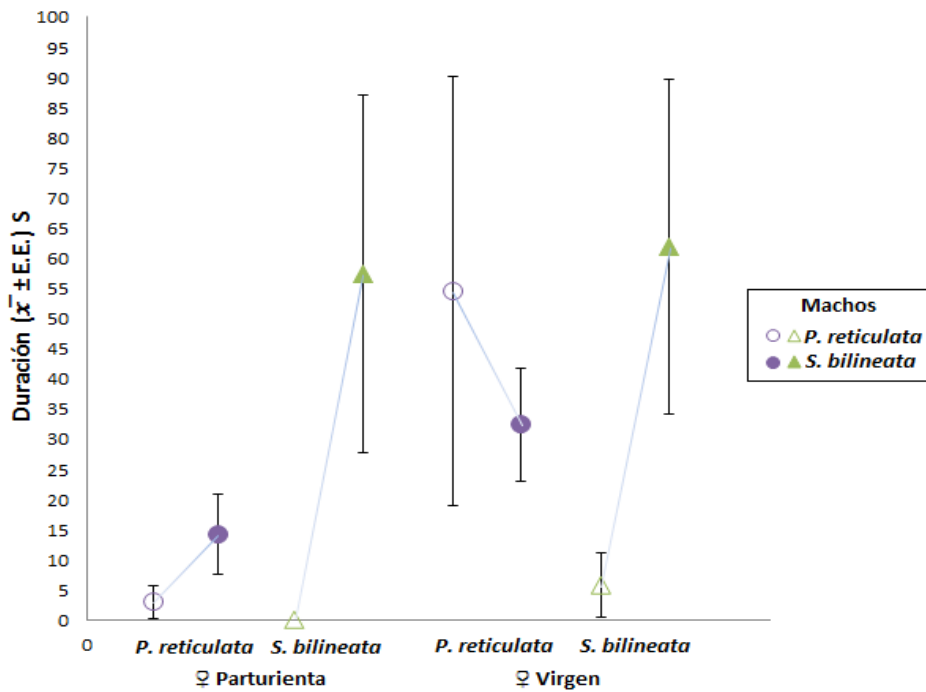


Figura 12. Promedio y error estándar de la duración (segundos) de respuesta de los machos *S. bilineata* y *P. reticulata* a olor de hembras vírgenes y parturientas de coespecíficas y heteroespecíficas.

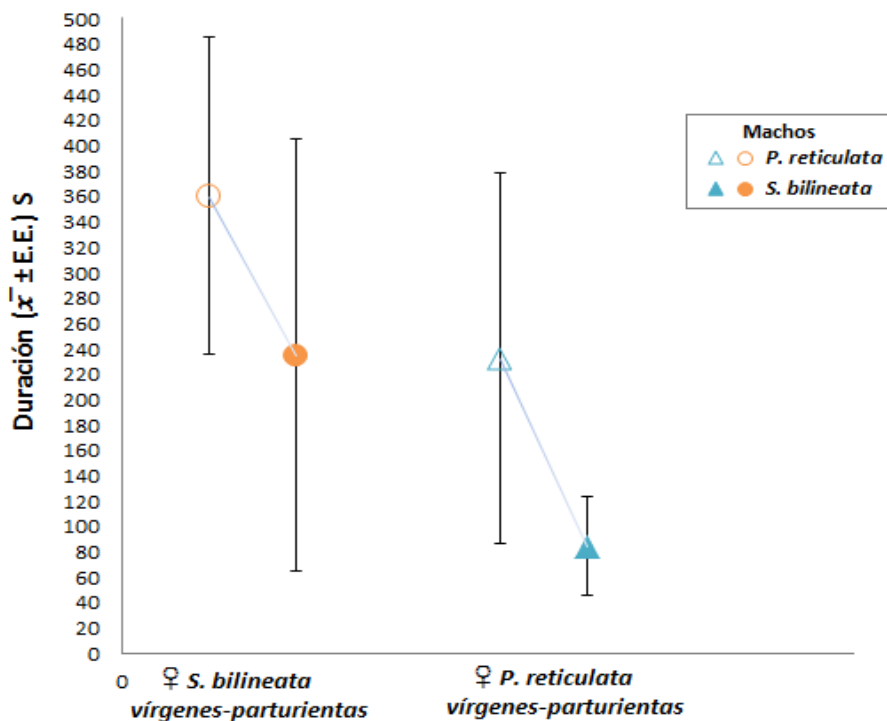


Figura 13. Promedio y error estándar de la duración (segundos) de la interacción entre machos (s.s.b.) como respuesta al olor de hembras coespecíficas y heteroespecíficas.

a. Duración de Interacciones isosexuales entre machos

No hubo diferencias significativas ($t = 0.86$, g. l. = 11.0, $p = 0.40$, Figura 13) en la duración de conductas isosexuales de machos *S. bilineata* al olor de hembras coespecíficas ($\bar{X} = 235.09$, E.E. = 170.3) y heteroespecíficas ($\bar{X} = 83.63$, E.E. = 38.01), ni tampoco hubo diferencias significativas ($t = 0.68$, g. l. = 19.5, $p = 0.50$, Figura 13) en la duración de conductas isosexuales de machos *P. reticulata* al olor de hembras coespecíficas ($\bar{X} = 230.09$, E.E. = 144.69) y heteroespecíficas ($\bar{X} = 360.18$, E.E. = 125.06).

XII. DISCUSIÓN

El objetivo de este trabajo era determinar si los machos de *Poecilia reticulata* son atraídos por señales o pistas químicas de hembras de *Skiffia bilineata* parturientas. Los resultados obtenidos en las diferentes respuestas de los machos a los olores de las hembras sugieren que para los guppies las sustancias químicas de hembras de goodeido son a lo mucho pistas y no señales químicas, ya que no influyen en su conducta probablemente porque no transmiten información relevante. En cambio la respuesta de machos goodeidos hacia los olores de las hembras de ambas especies sugiere que las señales que usan en interacciones intraespecíficas son al menos parecidas a las que producen las hembras de guppies.

Sorpresivamente encontramos que los machos de *Skiffia bilineata* se mostraron receptivos a las pistas odoríficas de hembras coespecíficas y heteroespecíficas, con mayor tendencia a responder al estímulo químico de hembras vírgenes (presumiblemente receptivas) que a parturientas. Por lo tanto aquí se rechaza nuestra primera hipótesis; a los machos guppy no les atraen las pistas odoríficas de las hembras heteroespecíficas. Estos resultados nos indican que los machos sí difieren en la respuesta de atracción hacia hembras coespecíficas y heteroespecíficas, dependiendo del estado reproductivo en el que éstas se encuentren.

La interacción entre machos o conductas isosexuales fue diferente entre *P. reticulata* y *S. bilineata*; los machos de *S. bilineata* presentaron mayor cantidad de enfrentamientos e incluso cortejo hacia el macho coespecífico en presencia de olores de hembras coespecíficas. En cambio la interacción en presencia del estímulo químico de hembras heteroespecíficas fue mucho más baja. La interacción entre machos *P. reticulata* a los olores de hembras heteroespecíficas y coespecíficas fue alta, presentando mayor actividad en olor de hembras heteroespecíficas.

Lo que esperábamos fue que si la presencia de sustancias químicas liberadas por las hembras receptivas permitía a los machos descubrir a una hembra fértil, al detectar esas sustancias nadarían siguiendo el gradiente de concentración. Se encontró que hay liberación de sustancias químicas de hembras *S. bilineata* y que la presencia de éstas sustancias sí atrajo a machos coespecíficos; siendo mucho más atraídos por el olor de hembras vírgenes, que por el de las parturientas. Los machos de *P. reticulata* no fueron atraídos por mucho tiempo por hembras coespecíficas de ningún estado reproductivo, sin embargo respondieron de manera significativa un poco más a hembras vírgenes que a las parturientas, lo que hace suponer que es cuando son receptivas y atractivas para los machos. Esto confirma los resultados de Guevara-Fiore *et al.* (2009).

No hubo diferencias en las frecuencias de respuesta de los machos *S. bilineata* y *P. reticulata* hacia los olores de hembras de ambas especies, pero si hubo diferencias en la duración. Estos resultados

muestran que los machos goodeidos sí responden a un estímulo químico de hembras de *P. reticulata*, en particular a hembras vírgenes, a diferencia de los machos guppy, que no respondieron a olores de hembras de *S. bilineata* de ningún estado reproductivo.

La respuesta receptiva de los machos goodeidos a los olores de hembras vírgenes coespecíficas y heteroespecíficas confirman nuestra segunda predicción; ambas especies comparten las mismas sustancias o posiblemente señales químicas; esto lo muestra la respuesta de machos *S. bilineata* a hembras guppy, sin embargo lo más interesante es que los machos *P. reticulata* no son “engañados” ya que distinguen señales olfativas entre especies. Es probable que ambas especies compartan las mismas señales químicas; es decir, las hembras de ambas especies comparten filogenéticamente el mismo componente químico que proviene de un mismo origen ancestral (McLennan y Ryan 2008; Rollmann *et al.* 2003; Kodric-Brown y Strecker 2001; McLennan y Ryan 1997) y al interactuar ambas especies esto permite que los machos reconozcan estas señales.

Es posible que en ciertas condiciones de los machos se puedan confundir visualmente, sin embargo su olfato los guiará a hembras receptivas de su especie evitando que pierdan tiempo en falsas señales o pistas. Eso no ocurre con los machos *S. bilineata*, los cuales constantemente se distraerán o confundirán con las sustancias químicas de hembras guppy.

Por otro lado, si no existe un componente ancestral en la señalización química de ambas especies, las respuestas de machos *S. bilineata* se deba a otro factor; no pueden distinguir entre olores de las hembras de ambas especies, lo cual nos indique que el sistema de comunicación química en *S. bilineata* no está tan especializado para distinguir entre especies diferentes, lo cual lo lleve a tener equivocaciones y desventajas durante el cortejo al encontrarse en poblaciones con *P. reticulata*, además del acoso sexual que reciben las hembras goodeidos por machos guppies, estas equivocaciones serían costosas a los machos de *S. bilineata* al cortejar hembras coespecíficas debido a la recepción de estas sustancias químicas.

Estudios previos han demostrado que los machos de *P. reticulata* les atraen visualmente hembras goodeidos (Valero *et al.* 2008) y que también las hembras goodeidos llegan a confundir a machos guppies mediante la existencia de un sesgo sensorial (Hernández-González 2011) por pistas visuales, como la coloración y tamaño, lo cual posiblemente le indique la presencia de una pareja potencial para aparearse, confiriéndole desventajas en la reproducción, como el desplazamiento de machos coespecíficos para reproducirse. Probablemente la comunicación y señalización química es un mecanismo poco desarrollado en ambas especies, por lo tanto es posible que sea un medio de atracción o reconocimiento significativo en ambas especies. Los machos *P. reticulata* eligen pareja mediante señales visuales, lo cual se ha reconocido como el patrón de selección más desarrollado durante el cortejo en guppies, al menos en comparación con señales olfativas (Benz y Leger 1993; Magurran 2005; Fisher y Rosenthal 2006; Rosenthal *et al.* 2011). Las pocas respuestas que tuvieron los machos a las pistas químicas de hembras coespecíficas y heteroespecíficas posiblemente se deben a que el contenido de la sustancia química no es claro, para los

machos guppy, lo cual sugiere que el contenido de la sustancia odorífica no es lo suficientemente distinto para atraerlos. Sin embargo no podemos descartar en su totalidad la existencia de una respuesta de atracción a los olores de hembras heteroespecíficas.

El encontrar que los machos de *S. bilineata* son atraídos por hembras coespecíficas durante la condición de virgen o receptiva, confirma la existencia de sustancias químicas que involucran el reconocimiento y elección de pareja en la familia Goodeidae, como lo sugerido por Kingston (1979) en la especie hermana *S. francesae*, donde señaló -sin evidencia experimental- que los machos son atraídos mediante señales químicas por hembras receptivas.

La asimetría en las respuestas de los machos goodeidos a las señales químicas de hembras coespecíficas y heteroespecíficas es similar a la reportada en otras especies como el pez cola de espada (Mclean y Ryan 2008); las hembras *Xiphophorus continens* y *X. montezumae* fueron receptivas a machos de otra especie a pesar de ser filogenéticamente lejanos entre ellos, es decir que fueron más atraídas al olor de machos heteroespecíficos más grandes y que cortejaban más, por encima del olor de machos de su especie que no cortejaban. Estos resultados son semejantes a los obtenidos entre goodeidos y guppies en este trabajo; quizás las respuestas de machos *S. bilineata* a hembras heteroespecíficas se deba a las mismas razones, por lo que es importante tomar en cuenta en próximos estudios y a su vez, evaluar la comunicación visual y química para comparar la respuesta de ambos sistemas sensoriales de las especies estudiadas.

Las interacciones sexuales entre especies o interferencia reproductiva, se han documentado en una amplia gama de animales (Tabla 1) y se sabe que ocurren independientemente de las relaciones filogenéticas que tengan, es decir, la incompatibilidad genética entre especies no es una garantía contra la interferencia reproductiva, además de que puede darse antes, durante o después del apareamiento (Konuma y Chiba 2007; Valero 2009).

Se sabe que los mecanismos precópula como las señales visuales, químicas o acústicas involucran todos los procesos de cortejo y señalización que permiten el reconocimiento de pareja. Sin embargo, estos mecanismos son una barrera relativamente débil y no previenen por completo que se lleve a cabo el apareamiento interespecífico. Esto ocurre cuando la señal es confundida y no llega al remitente, o bien otro factor (biológico o ambiental) impide que la señal sea percibida (Rosenthal *et al.* 2011). Los mecanismos de reproducción mencionados podrían ser otra causa del por qué los machos de *P. reticulata* no se mostraron atraídos por el olor de hembras *S. bilineata*, es decir, que posible mediante éstas estrategias de comunicación y reconocimiento, eviten ser cortejadas o acosadas por machos heteroespecíficos. Los mecanismos precópula tienen la función de evitar el intercambio de genes entre poblaciones en especies diferentes, lo cual es determinante para el origen de nuevas especies.

Sería interesante hacer estudios de peces en estado silvestre ya que desconocemos si las respuestas conductuales observadas en éste trabajo pueden darse en su hábitat natural, y sí realmente factores ambientales como la turbidez y presencia de contaminantes tóxicos (Rosenthal *et al.* 2011) o la

competencia por recursos, eviten que la comunicación y señalización química sea eficaz, y por lo tanto sean una barrera que impida la comunicación e identificación entre ambas especies. Es posible que el medio ambiente en el que se encuentran coexistiendo ambas especies pueda estar influyendo en la intensidad y eficacia de la señal química en ambas especies.

Las características fisiológicas como la reproducción, madurez y desarrollo de los peces podrían estar contribuyendo e influyendo en la comunicación y señalización química entre ambas familias de peces. Se sabe que las señales químicas en los peces juegan un papel importante en sus interacciones, como el cuidado parental, señalización de alarma al detectar depredadores, forrajeo, migración (Gianquinto y Volpato 1997) que también están involucradas en la comunicación e interacción en los sistemas de apareamiento, donde utilizan un conjunto de señales y pistas multimodales para detectar o discriminar a sus congéneres y a heteroespecíficos (Lozano 2009; McLennan y Ryan 2008; Applet y Sorensen 2007) que incluyen las conductas de cortejo, ornamentos morfológicos muy elaborados, coloración e incluso señales químicas como las feromonas y otros compuestos químicos (Olsén y Liley 1993; Gianquinto y Volpato 1997; McLennan y Ryan 1997; Ptacek 2000; Johansson y Jones 2007). Estudios fisiológicos han demostrado que el olfato de los peces es de los sentidos más desarrollados de todos los vertebrados (Wei Ge 2004). La reproducción en los vertebrados está controlada por un eje regulador complejo que actúa en el cerebro, la hipófisis y las gónadas. Por lo tanto las hormonas liberadas por cada uno de estos órganos y cómo influyen éstas en su reproducción han sido estudiadas en casi todos los grupos de peces (Wei Ge 2004). Por ejemplo, los resultados de pruebas electrofisiológicas muestran que los precursores y derivados de ácidos biliares, los esteroides sexuales y prostaglandinas son detectados por los peces que utilizan feromonas para comunicarse (Gianquinto y Volpato 1997). Sin embargo esto no nos responde sí el contenido de los componentes químicos que secretan las hembras de *S. bilineata* y *P. reticulata* como medio de señalización, varían entre el contenido de la hormona o son iguales entre especies distintas, y por consecuencia sea la causa que detone respuestas diferentes a los machos que las detecten, ya que desconocemos hasta el momento la estructura química de estas sustancias, sin embargo, éste estudio nos da una preliminar respuesta de cómo responden químicamente a individuos coespecíficos y a heteroespecíficos.

Las feromonas en los peces además de estar involucradas en la reproducción, influyen en otras funciones, como en el caso de los machos *Clarias gariepinus* donde los estímulos táctiles y olfativos inducen parte del desarrollo del ovario de hembras coespecíficas y a su vez estimulan el crecimiento gonadal en machos coespecíficos (Van y Richter 1991). En algunos Ciprinódontidos, como en la carpa común *Cyprinus carpio*, se ha documentado que el volumen del esperma del macho aumenta como resultado de la presencia de una hembra coespecífica ovulando (Van y Richter 1991; Kodric-Brown y Strecker 2001). Es posible que un tipo de señalización química entre machos y hembras como el de la carpa común esté ocurriendo entre guppies y goodeidos. Podría ser que las respuestas de las hembras de ambas especies también estén influidas por sustancias químicas u hormonas que secretan los machos, y dependiendo del contenido de la

señal sea el tipo de respuesta que hemos observado en las hembras hacia machos coespecíficos y heteroespecíficos en ambas especies. Esto no podríamos contestarlo debido a que tampoco caracterizamos la señal química ya que no se realizaron pruebas de cromatografía, sin embargo sería interesante evaluar en próximas investigaciones, además de considerar señales visuales, táctiles y químicas al mismo tiempo y las respuestas de las hembras a los olores de machos.

Como se ha mencionado anteriormente, los machos guppys acosan a hembras de *S. bilineata*, al ser acosadas por estos machos les generan daños altamente costosos, posiblemente las sustancias químicas que liberan las hembras esté atrayendo a los machos. El conflicto sexual y la selección sexual entre heteroespecíficos se ha reportado en otras especies. Los machos que son atraídos por hembras de otras especies muchas veces se ven afectadas no únicamente por el acoso constante, sino por algún daño físico que llegan a ocasionarles una vez que intentan copular con ellas. Por ejemplo, se sabe que existen otras especies de machos que presentan estructuras en los genitales que llegan a causar un daño y hasta reducir la longevidad de las hembras una vez que intentan inseminarlas (Morrow y Arnqvist 2003). Tal es el caso de las chinches del género *Cimex*; los machos de la especie *C. lectularis* son atraídos por pistas visuales y químicas de hembras *C. lectularis* a las que perforan la pared abdominal con su agudo órgano copulador e inyectan fluidos seminales tóxicos, causando la reducción del tiempo de vida de las hembras por el efecto tóxico de los eyaculados heteroespecíficos.

La selección sexual también puede operar mediante la elección de las hembras (Bateman 1948; Kvarnemo y Simmons 2013) a través de otros sistemas de apareamiento, como el tener múltiples parejas de machos (poliandria) y así incrementar los eventos reproductivos (Becher y Magurran 2004) y obteniendo de ellos beneficios directos (cuidado parental, alimento) e indirectos (asegurar su descendencia, crías de mejor calidad genética). Los resultados obtenidos en éste estudio, posiblemente se deban a que las hembras de *S. bilineata* están manipulando las respuestas de los machos para su beneficio; es decir, que los machos respondieron de manera diferente a los olores de las hembras debido que están siendo estimulados por medio de señales químicas, induciéndolos a una competencia entre ellos. En el caso de las hembras guppy se sabe que estas conductas sin ocurren, e incluso la capacidad de retener esperma se debe a múltiples apareamientos con diferentes machos y posiblemente sean las señales químicas lo que permita atraerlos, sin embargo, es posible que sus machos ya han evolucionado resistencia a tal manipulación.

Los machos *P. reticulata* y *S. bilineata* respondieron de manera diferente a los olores de las hembras, y pudiera ser que sean las hembras que estén manipulando las respuestas de los machos para beneficio; podría ser que las hembras de *S. bilineata* estimulen la competencia entre machos, lo que conduciría a apareamientos con los machos de mayor calidad. Incluso es posible que las hembras de guppy emitan señales con la misma finalidad, pero que sus machos hayan evolucionado resistencia a tal manipulación.

Un futuro trabajo debería de incluir; 1) la evaluación de las respuestas de las hembras a las sustancias químicas de los machos, 2) la caracterización química de las sustancias emitidas por las hembras, y 3) un estudio filogenético, con el fin de desentrañar los orígenes evolutivos independientes de las características de la señal y las preferencias de apareamiento, que han dado origen a las especies actuales.

XIII. CONCLUSIONES

- ✓ Este trabajo sugiere que la interacción química entre ambas especies no ocurre con la misma intensidad que la visual. Es adaptativo para los machos de goodeidos el ser atraídos por hembras. Ello sin embargo puede dar lugar a equivocaciones en el cortejo al encontrarse con otras especies como con *P. reticulata* que produzca aleloquímicos suficientemente parecidos a las señales químicas que usan dentro de su especie.
- ✓ Las diferencias entre ambas especies en las respuestas de la pista olfativa podrían depender de la modalidad a la que es más receptiva cada especie (química o visual).
- ✓ La responsividad de los machos *P. reticulata* y *S. bilineata* a las pistas químicas emitidas por las hembras parece diferir.
- ✓ Los machos *P. reticulata* no son atraídos químicamente por hembras coespecíficas y heteroespecíficas como lo esperábamos.
- ✓ La interacción química entre machos de *S. bilineata* y hembras de *P. reticulata* puede estar interfiriendo en la conducta reproductiva de la especie nativa, al reducir la tasa de encuentro con sus propias hembras.
- ✓ La respuesta receptiva de machos *S. bilineata* a los olores de las hembras coespecíficas y heteroespecíficas nos da una pista de la existencia de una cercanía filogenética entre ambas especies, posiblemente los componentes químicos sean semejantes entre ambas especies.
- ✓ Las interacciones entre machos son compatibles con la idea de que las hembras los manipulan promoviendo competencia entre ellos, y es posible que los guppies hayan escapado a tal manipulación.

XIV. LITERATURA CITADA

- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton New Jersey.
- Applet, C. W. y Sorensen P. W. 2007. Female goldfish signal spawning readiness by altering when and where they release a urinary pheromone. *J. Animal Behaviour*, **74**; 1329-1338.
- Barbier, M. 1979. Introduction to chemical ecology. *J. Biochemical Education*, **8**; 32.
- Bateman, A. J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *J. Heredity* **2**; 349-368.
- Benz, J. J. y Leger, D. W. 1993. Evidence for mate choice by male guppies (*Poecilia reticulata*). *J. Transactions of the Nebraska Academy of Sciences*, **20**; 47-51.
- Becher, S. A. y Magurran A. E. 2004. Multiple mating and reproductive skew in Trinidadian guppies. *J. Proc. R. Soc. Lond.* **271**; 1009-1014.
- Beynon-Davies, P. 2010. Dances with bees: exploring the relevance of the study of animal communication to informatics. *J. International Journal of Information Management*, **3**; 185-198.
- Bishop M.J y Hutchings P.A. 2010 How useful are port surveys focused on target pest identification for exotic species management? *Mar. Pollut. Bull.* doi:10.1016/j.marpolbul.2010.09.014
- Bowcock H., Brown G. P., Shine R. 2008. Sexual communication in cane toads, *Chaunus marinus*: what cues influence the duration of amplexus. *Animal Behaviour* **75**; 1571-1579.
- Bradbury J. W. y Vehrencamp. 2011. *Principles Animal Communication*. Sinauer Associates.
- Cate, C. y Rowe, C. 2007. Biases in signal evolution: learning makes a difference. *J. Ecology and Evolution*. **7**; 380-387.
- Cerda-Molina A. L., Ceballos R. M., Sánchez V. D. 2000. Comunicación química en primates. *Redalyc: Salud Mental* **V. 23**, No 6, 25-32.
- Clavero M., Brotons L., Pons P. y Sol, D. 2009. Prominente role of invasive species in avian biodiversity loss. *J. Biological Conservation*. **142**; 2043-2049.
- Corkum, L. D. y Belanger, R. M. 2007. Use of chemical communication in the management of freshwater aquatic species that are vectors of human diseases or are invasive. *J. General and Comparative Endocrinology*, **153**: 401-417.
- Courtenay, W. R., Robins C. R., Bailey, R. M. and Deacon J. E. 1988. Records of exotic fishes from Idaho and Wyoming. *Great Basin Naturalist* **47**; 523-526.
- Crapon de Caprona, M. D. y Ryan, M. J. 1990. Conspecific mate recognition in swordtails, *Xiphophorus nigrensis* and *X. pygmaeus*: olfactory and visual cues. *J. Animal Behaviour*, **39**; 290-296.
- Cross, F. R. y Jackson R. 2009. Mate-odour identification by both sexes of *Evarcha culicivora* an East African jumping spider. *J. Behavioural Processes*, **81**; 74-79.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection. J. Murray, Ed. London.
- Darwin, C. 1871. The descent of man, and selection in relation of sex. J. Murray, Ed. London, Ed. London.
- Dawkins, M. S. 1995. Unravelling Animal Behaviour. Harlow: Longman.
- Dawkins, M. S. y Guilford, T. 1996. Sensory bias and the adaptiveness of female choice. *The American Naturalist* **148**; 937-942.
- De la Vega-Salazar, M. Y., Avila-Luna E. y Macias-Garcia. C. 2003. Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera of endemic Mexican fish, *Zoogoneticus* and *Skiffia*. *J. Biodiversity and Conservation*, **12**; 2043-2056.
- Deacon, A. E., Hubbs, C. y Zahuranec, B. J. 1964. Some effects of introduced fishes on the native fish fauna of southern Nevada. *Copeia* **2**: 384-388
- Deaton R. 2008. Factors influencing male mating behaviour in *Gambusia affinis* (Baird & Girard) with a coercive mating system. *Journal of Fish Biology*, **72**, 1607-1622.
- Doadrio, I. y Domínguez O. 2004. Phylogenetic relation ships within the fish family Goodeidae base on cytochrome b sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **31**, 416-430.
- Endler J. A. 1993. Some general comments on the evolution and desing of animal signalling systems. *Physiological Transaction of the Royal Society of London, Series B* **340**: 215-225
- Endler, J. A. 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *J. American Society of Naturalists*, **Vol. 139**; 125-153.

- Endler, J. A. y Basolo, A. L. 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *J. Tree*, **10**; 415-420.
- Farr, J. A. y Herrnkind, W. F. 1974. A quantitative analysis of social interaction of the guppy, *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae) as a function of population density. *J. Anim. Behav.*, **22**; 582-591.
- Fisher, R., A. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon. Oxford.
- Gabirot M., Castilla, A. M., López, P. y Martín, J. 2010. Differences in chemical signals may explain species recognition between an island lizard, *Podarcis atrata*, and related mainland lizards, *P. hispánica*. *J. Biochemical Systematics and Ecology*, **38**; 521-528.
- Giaquito, P. C. y Volpato G. L. 1997. Chemical communication, aggression and conspecific recognition in the fish Nile Tilapia. *Physiology and Behaviour*, **6**; 1333-1338.
- Godfrey-Smith, P. 2013. Information and influence in sender-receiver Models, with applications to animal behavior. *Animal Communication*, 373-396.
- Guevara-Fiore P, Skinner A. y Watt P. J. 2009. Do male guppies distinguish virgin females from recently mated ones? *J. Animal Behaviour* **77**:425-431
- Guevara-Fiore P., Stapley J., Krause J., y Ramnarine W., Watt P. J. 2010. Male mate-searching strategies and female cues: how do male guppies find receptive females?. *Animal Behaviour*, **79**: 1191-1197
- Guevara-Fiore, P. y Stapley, J. 2010. Mating effort and female receptivity: how do male guppies decide when to invest in sex? *J. Behav. Ecol. Sociobiol.* **64**; 1665-1672.
- Hara, T. J. 2005. Chapter 2: Olfactory responses to amino Acids in Rainbow Trout. Pp. 31-33, en Reutter, K. y Kapoor, B. G. Fish Chemosenses. Science Publishers, Inc. Pp: 1-325.
- Herdman, E. J. E., Kelly, C. D. y Godin, J. G. J. 2004. Male mate choice in the guppy (*Poecilia reticulata*): do males prefer larger females as mates? *J. Ethology*, **110**; 97-111.
- Hernández-González. E. 2011. Evaluación de la interferencia reproductiva entre un pez endémico, *Zoogoneticus tequila* (Goodeidae) y el guppy de Trinidad, *Poecilia reticulata* (Poeciliidae) como resultado del uso de canales sensoriales compartidos. Tesis de licenciatura. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Holldobler, B. 1999. Multimodal signals in ant communication. *Journal of Comparative Physiology*, **184**; 129-141.
- Ibáñez, A. I., López P. y Marín. J. 2012. Discrimination of conspecific's chemicals may allow Spanish terrapins to find better partners and avoid competitors. *J. Animal Behaviour*, **83**; 1107-1113.
- Ingrid Ahnesjö, Elisabet Forsgren y Charlotta Kvarnemo. 2008. Chapter 8: Variation in Sexual Selection in Fishes. Pp. 303-335, en Carin Magnhagen, Braithwaite V. A., Forsgren E. y Kapoor B. G. 2008. Fish Behaviour. Ed. Science Publishers. Pp 3-629).
- Izzo, A. S. y Gray D. A. 2011. Heterospecific courtship and sequential mate choice in sister species of field crickets. *J. Animal Behavior*, **81**; 259-264.
- Johansson, B. G. y Jones T. M. 2007. The role of chemical communication in mate choice. *Biological Reviews*, **82**; 265-289.
- Karlson P y Lüscher M. 1959. "Pheromones": a new term for a class of biologically active substances. *Nature* **385**; 725-729.
- Kelley, J. L., Graves, J. A. y Magurran, A. E. 1999. Familiarity breeds contempt in guppies. *Nature* **401**; 661-662.
- Kingston L. D. I. 1979. Behavioral and morphological studies of the Goodeid genus *Ilyodon*, and comparative behavior of fishes of the family Goodeidae. Tesis de doctorado. The University of Michigan, PH. D. (Volumen I y II).
- Kodric-Brown, A. y Strecker, U. 2001. Responses of *Cyprinodon maya* and *C. labiosus* females to visual and olfactory cues of conspecific and heterospecific males. *Biological Journal of the Linnean Society*; **74**; 541-548
- Konuma, J. y Chiba S. 2007. Ecological character displacement caused by reproductive interference. *J. Theoretical Biology*, **247**; 354-364.
- Krebs J. R. y Davies N. B. 1997. *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. Blackwell Science.
- Krebs J. R. y Dawkins. 1997: Chapter 15: Animal Signals: Mind-Reading and Manipulation. Pp.380-402, en Krebs J. R. y Davis N. B. *Behavioral Ecology an Evolutionary Approach*. Fourth Edition. University of Cambridge.

- Kvarnemo, C. y Simmons L. W. 2013. Polyandry as a mediator of sexual selection before and after mating. *Phil. Trans. R. Soc.* **368**; 1-16.
- Laiolo Paola. 2010. The emerging significance of bioacoustics in animal species conservation. *J. Biological Conservation*, **143**: 1635-1645.
- Liley, N. R. 1982. Chemical communication in fish. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* **39**; 22-35.
- Liley, N. R. 1966. Ethological isolating mechanisms in four sympatric species of poeciliid fishes. *Behaviour*, **13**: 1-197.
- Linklater, W. L., Mayer, K. y Swaisgood R. R. 2013. Chemical signals of age, sex and identity in black rhinoceros. *J. Animal Behaviour*, 1-7.
- Lombardi, J. y Wourms, J. 1985. The trophotaenial placenta of a viviparous goodeid fish. I: Ultrastructure of the internal ovarian epithelium, the maternal component. *Journal of Morphology*, **184**; **3**: 277-292.
- Lozano, G. A. 2009. Multiple cues in mate selection: the sexual interference hypothesis. *J. Bioscience hyphotheses*, **2**; 37-42.
- Lynda D. Corkum y Rachell M. Belanger. 2010. Use of chemical communication in the management of freshwater aquatic species that are vectors of human diseases or are invasive. *J. General and Comparative Endocrinology*, **153**: 401-417.
- Macías García, C y González Zuarth, C. 2005. Reproductive Behaviour of Viviparous Fish and Intersexual Conflict. Cap. 19. En: M. C. Uribe y H. J. Grier (Eds.) **Viviparous Fishes. Proceedings of I and II International Symposia**. New Life Publications, Homestead FL, USA. ISBN 0-9645058-5-1
- Macías García, C. y Ramirez, E. 2005. Evidence that sensory traps can evolve into honest signals. *J. Nature* **434**:501-505.
- Macías García, C. y Saborío E. 2004. *Sperm competition in a viviparous fish. Env. Biol. Of Fishes***70**: 211-217.
- Macías-García, C. y Saborío, E. 2004. Sperm competition in a viviparous fish. *Env. Biol. Of Fishes*, **70**: 211-217.
- Macías-García, C., Saborío, E. y Berea, C. 1998. Does male-biased predation lead to male scarcity in viviparous fish? *J. Journal of Fish Biology*, **53**; 104-117.
- Magurran A. E. , Seghers B. H. , Carvalho G. R. y Shaw P. W. 1992. Behavioural consequences of an artificial introduction of guppies (*Poecilia reticulata*) in Trinidad: evidence for the evolution of anti-predator behaviour in the wild. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **248**; 117-122.
- Magurran A. E. y Seghers B. 1994. A cost of sexual harassment in the guppy *Poecilia reticulata*. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **258**; 92-99.
- Magurran A.E. y Seghers B. H. 1990. Population differences in predator recognition and attack cone avoidance in the guppy *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*, **40**; 443-452.
- Magurran, A. E. 2005. Evolutionary Ecology. The Trinidadian Guppy. Oxford Series in Ecology and Evolution.
- Magurran, A. E. y Ramnarine, I. W. 2004. Learned mate recognition and reproductive isolation in guppies. *J. Animal Behaviour*, **67**; 1007-1082.
- Magurran, A. E. y Seghers, B. H. 1990. Risk sensitive courtship in the guppy *Poecilia reticulata*. *J. Behaviour* **112**; 194-201.
- Magurran, A. E., Seghers, B. H., Carvalho, G. R., and Shaw, P. W. 1992. Behavioural consequences of an artificial introduction of guppies (*Poecilia reticulata*) in N. Trinidad: evidence for the evolution of anti-predator behaviour in the wild. *J. Proceedings of the Royal Society of London Series B- Biological Sciences* **248**; 117-122.
- Martin, P. y Bateson, P. 1986. *Measuring Behaviour an Introductory Guide*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard S. J. 1987. How to model evolution. En Dupré, *The Latest on the Best*. MIT Press.
- Mclennan, D. A. y Ryan, M. J. 1997. Responses to conspecific and heterospecific olfactory cues in the swordtail *Xiphophorus cortezi*. *J. Animal Behaviour*; **54**; 1077-1088.
- Mclennan, D. A. y Ryan, M. J. 2008. Female swordtails, *Xiphophorys continens*, prefer the scent of heteroespecific males. *J. animal Behaviour*; **75**; 1731-1737.
- Mehtaa S. V., Haightb R. G., Homansa F. R., Polaskya S. y Venette R. C. 2007. Optimal detection and control strategies for invasive species management. *Ecological Economics*, **61**; 237-245.

- Méndez, J. M. 2011. Relación entre la complejidad del cortejo y la tasa de especiación en la subfamilia Goodeinae (Pisces: Cyprinodontiformes). Tesis profesional de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Miller, R. R. 2009. Los Peces. Familia Goodeidae, Capítulo Seis. Peces Dulceacuícolas de México. *Biodiversidad*; . 292-293.
- Mondragon-Ceballos, R. 1994. Zoosemiótica y cognición. En: Díaz J. (ed.). La Mente y el Comportamiento Animal: Ensayos en Etología Cognitiva. UNAM, México. Fondo de Cultura Económica, 75- 90.
- Moore, D. S. 1998. Estadística aplicada básica. Barcelona. Editor Antoni Bosh Primera.
- Morrow, E. H. y Arnqvist, G. 2003. Costly traumatic insemination and female counter-adaptation in bed bugs. *J. Proceeding of the Royal Society, Series B*, **270**; 2377-2381.
- Nordlund D. A. y Lewis W. J. 1976. Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions. *J. Chemical Ecology*, **2**; 211-220.
- Nordlund, D. A. y Lewis W. 1975. Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions. *J. Chem. Ecol.* **2**; 211-220.
- Pope, D. S. y Haney, B. R. 2008. Interespecific signalling competition between two hood-building fiddler crab species, *Uca latimanus* and *U. musica musica*. *Animal Behaviour*, **76**; 2037-2048.
- Ptacek, M. B. 2000. The role of mating preferences in shaping interspecific divergence in mating signals in vertebrates. *J. Behavioural Processes*; **51**; 111-134.
- R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rocha M. J. Arukwe, A., Kapoor, B. G. 2008. Fish Reproduction. Science Publishers.
- Rogel 1978. A critical evaluation of the possibility of higher primate reproductive and sexual pheromones. *Psychol Bull* **85**:810– 30.
- Rollmann, S. M., Houck L. D. y Feldhoff, R. C. 2003. Conspecific and heteroespecific pheromone effects on female receptivity. *J. Animal Behaviour*, **66**; 857-861.
- Rosenthal, G.G., Fitzsimmons J. N., Woods K.U., Gerlach G. y Fisher H. S. 2011. Tactical release of a sexually-selected pheromone in a swordtail fish. *PLoS One* **6**:16994
- Rufus A. Johnston. 1997. Cap. 7: The Evolution of Animal Signals. Pp 155-178. En Krebs J. R. y Davis N. B. Behavioral Ecology an Evolutionary Approach. Fourth Edition. University of Cambridge.
- Russ, J. M., Jones G., Mackie J. I. y Racey P. A. 2003. Interespecific responses to distress calls in bats (Chiroptera: Vespertilionidae): a function for convergence in call design? *J. Animal Behaviour*, **67**; 1005-1014.
- Ryan, M. J., Rand W., Hurd, P. L., Phelps, M. S. y Rand, A. S. 2003. Generalization in response to mate recognition signals. *J. The American Naturalist*; **3**; 381-394.
- Ryan, M.J y Rand, A.S .1993. Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. *J. Evolution* **47**; 647-657.
- Ryan, M.J. 1998. Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences. *Science* **281**:1999-2002.
- Schmidt, J. 1920. Racial investigations IV. The genetic behavior of a secondary sexual character. *Comptes rendus des travaux du laboratoire Carlsberg. Serie Physiologique*. **14**; 1-12.
- Scott-Phillips, T. C. 2008. Defining biological communication. *J. Evol. Biol.* **21**; 387-395.
- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L, Bergmain, B., Fischer, J., Zueberbühler, K., Hammerschmidt, K. 2010. The central importance of information in studies of animal communication. *J. Animal Behaviour*. **80**; 3-8.
- Siegel, S. y Castellan, N. J. 2007. Capítulo 3: El caso de una Muestra Simple. Estadística No Paramétrica. Aplicada a las ciencias de la conducta. Editorial Trillas. Pp 59-62.
- Simeonovska-Nikolova, D. M. 2007. Interspecific social interactions and behaviour responses of *Apodemus agrarius* and *Apodemus flavicollis* to conspecific and heterospecific odors. *J. Ethol.* **25**; 41-48.
- Smith, J. M y Harper, D. G. C. 1995. Animal Signals: Models and Terminology. *J. theor. Biol.* **177**; 305-311.
- Tanner Colby, J. y Adler Frederic R. 2009. To fight or not to fight: context-dependent interspecific aggression in competing ants: *J. Animal Behaviour*, **77**; 297-305.
- Uetz, G. W. 2010. Multimodal signaling. *J. Elsevier*; 494-504.
- Valero, A. 2010. Mating Interference due to introduction of exotic species. *J. Elsevier*, 413-415.

- Valero, A., Macías García, C. y Magurran A. E. 2008. Heterospecific harassment of native endangered fishes by invasive guppies in Mexico. *J. Biol. Lett.* **4**; 149–152.
- Valero, A., Hudson, R., Luna, E. y Macías García, C. 2005 A cost worth paying: energetically expensive interactions with males protect females from intrasexual aggression. *Behavioural Ecology y Sociobiology*, **59**; 262–269.
- Van Weerd, J. H. y Richter, J. J. 1991. Sex pheromones and ovarian development in teleost fish. *J. Biochemical Physiology*, Vol. 100, **3**; 517-527.
- Webb, S.A., Graves, J.A., Macias-Garcia, C., Magurran, A.E., O’Foighil, D., Ritchie, M.G. 2004. Molecular phylogeny of the live-bearing Goodeidae (Cyprinodontiformes). *Mol. Phylogenet. Evol.* **30**; 527–544.
- Weerd, J. H. y Richter C. J. J. 1991. Sex pheromones and ovarian development in teleost fish. *J. Comp. Biochem. Physiol.* **3**; 517-527.
- Wei Ge. 2004. Chapter 5: Activian *and its Receptors in Fish Reproduction*. Pp. 128-154. En: Melamed P., y Sherwood N. 2004. Hormones and their Receptors in Fish Reproduction. Molecular Aspects of Fish and Marine Biology, Vol 4. World Scientific. Pp. 1-295.
- Wiley R. H. 1983. Cap. 5, The evolution of communication: information and manipulated, en *Animal Behaviour*, Vol. 2 Communication. Blackwell Scientific Publications.
- Wiley R. H. 1994. *Errors, exaggeration and deception in animal communication*. Real, L. A. University of Chicago Press: 157-189.
- Winge, Ö. 1937. Succession of broods in *Lebistes*. *Nature*, **140**; 467-467.
- Wourms, J. P. y Lombardi, J. 1992. Reflections on the Evolution of Piscine Viviparity. *J. Am. Zool.* **32**; 276-293.
- Wyatt, T. D. 2003. *Pheromones and animal behaviour*. Communication by smell and Taste. Cambridge University.
- Yamane T. y Miyatake. 2012. Inhibition of female mating receptivity by male-derived extracts in two *Callosobruchus* species: Consequences for interspecific mating. *Journal of Insect Physiology*, **56**; 1565-1571.
- Zahavi A. 1975. Mate selection: a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* **53**; 205-214.
- Zahavi A. 1981. Natural selection, sexual selection and the selection of signals. *Evolution today*, 133-138.
- Zahavi A. 1987. The theory of signal selection and some of its implications. En V. P. Delfino, ed., *Proceedings of the International Symposium on Biological Evolution*, 305-325. Adriatic Editrice, Bari.
- Zahavi A. 1991. On the definition of sexual selection, Fisher's model, and the evolution of waste and of signal in general. *Animal Behaviour*, **42**:501-503.