



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**SELECCIÓN NATURAL Y SELECCIÓN SEXUAL
SOBRE LA FORMA Y EL TAMAÑO CORPORAL DE
LOS MACHOS DE *POECILIOPSIS INFANS*
(PISCES:POECILIIDAE)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

NABILA SALEH SUBAIE



DIRECTOR DE TESIS:

DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA

2015

Ciudad Universitaria, D. F.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno

Saleh

Subaie

Nabila

55-30-45-35

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

308301355

2. Datos del tutor

Dr.

Zúñiga

Vega

José

Jaime

3. Datos del sinodal 1

Dr.

Munguía

Steyer

Roberto

4. Datos del sinodal 2

Dr.

Cachón

Guillen

Alberto

Vladimir

5. Datos del sinodal 3

M. en C.

Ramírez

Cruz

Gonzalo

Ángel

6. Datos del sinodal 4

M en C.

Núñez

Castillo

Oswaldo

7. Datos de la tesis

Selección natural y selección sexual sobre la forma y el tamaño corporal de los machos de *Poeciliopsis infans* (pisces:poeciliidae)

85 p,

2015

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y a la Facultad de Ciencias por abrirme sus puertas y permitirme concluir mis estudios.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y a la Secretaría de Educación Pública (SEP) por el financiamiento del proyecto No. 129675 “El significado adaptativo de la superfecundación en peces vivíparos de la familia Poeciliidae”.

A mi asesor, el Dr. José Jaime Zúñiga Vega.

A los miembros de mi jurado, el Dr. Roberto Munguía Steyer, el Dr. Alberto Vladimir Cachón Guillén, el M. en C. Oswaldo Nuñez Castillo y el M. en C. Gonzalo Ángel Ramírez Cruz, gracias por sus valiosos comentarios y correcciones para esta tesis.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por permitirme ser parte de los estudiantes de la Facultad de Ciencias y lograr mi formación como Bióloga.

A mi madre Najieh Subaie quien hizo un gran esfuerzo día con día para que pudiera lograr mis metas, sin ti esto no hubiera sido posible. Gracias mamá por darme apoyo incondicional. Gracias por enseñarme a usar las herramientas para salir adelante. Te quiero madre y siempre estarás en mi corazón.

A mis hermanos Faissal y Jaffar quienes han sido mis guías y ejemplos a seguir en la vida. Son las personas más especiales y los mejores hermanos del mundo. Gracias por estar a mi lado y ayudarme en todo. Fay gracias por acompañarme hasta en mis desveladas y por reírte de *toooooo*das mis tonterías.

A la persona que es como mi padre Guillermo Hidalgo Ibarra. Memo es usted una persona maravillosa, gracias por ser parte de esto, por ayudarme y regañarme, por enseñarme a ser un buen ser humano y entender a los demás. Gracias por abrirme las puertas a Super-Issste para poder solventar mis estudios. Espero que en otra vida usted sea mi padre de verdad. ¡Lo quiero mucho!

A Eduardo Montesano Villavicencio quien estuvo a mi lado en todo momento, gracias por tu comprensión, tu cariño y tus palabras de aliento. Gracias por ser parte de mi vida y hacer que cada uno de mis días fuera muy feliz.

A los hermanitos Claudelia y Germán Jaber Ferretis, sin ustedes este logro no hubiera sido posible. Los dos son muy valiosos para mí y agradezco lo que cada uno hizo para que saliera adelante. Siempre estarán en mi corazón.

Jaime eres simplemente el mejor tutor que pude haber tenido para realizar mi tesis de licenciatura. Gracias por apoyarme en todo momento, por ser paciente y ayudarme a lograr esta meta. Gracias por compartir tus conocimientos y ayudarme a aplicarlos en este proyecto. Después de todo, nos hicimos buenos amigos.

A Patricia Frías Álvarez por apoyarme en todo momento. Patty eres una persona sumamente especial y muy inteligente, gracias por regalarme tantos momentos juntas. Agradezco que la universidad me permitiera conocerte. Sigue adelante que eres una excelente investigadora.

A Ana Laura Hernández Rosas, por el trabajo realizado en conjunto. Gracias por las cosas que pude aprender mientras trabajamos juntas, por nuestros errores y aciertos.

A todas las personas que participaron en el trabajo de campo: Patricia Frías Álvarez, Irene Zapata Morán, Paulina García Avilés, Claudia Olivera Tlahuel, Israel Solano Zavaleta, Alejandro Molina, Pedro Eloy Mendoza Hernández, Ana Laura Hernández Rosas, Oscar Olivares Loyola y Luis Felipe Vázquez Vega.

A Patricia Frías Álvarez, Paulina García Avilés, Claudia Olivera Tlahuel, Alejandro Molina, Ana Laura Hernández Rosas, Al M. en C. Ignacio Andrés Morales Salas y la M. en C. Estela Pérez Cruz por su ayuda en el cuidado y mantenimiento de los peces en cautiverio.

Al Biól. Edgar Ávila Luna por la asesoría en el cuidado y tratamiento de las enfermedades de los peces en cautiverio. A la M. en C. Beatriz Zúñiga Ruiz, a la M. en C. María Eugenia Muñiz de León, al M. en C. José Luis Bortolini Rosales y al Biól. Marco Antonio Romero Romero por su apoyo logístico.

A la Dra. María Teresa Valverde Valdés, la Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders, el Dr. Carlos Martorell Delgado, el Dr. Eduardo Alberto Pérez García, el Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo y el Dr. José Jaime Zúñiga Vega por sus valiosas clases de taller y por sus aportaciones para esta tesis. Gracias por su comprensión y paciencia.

A Gonzalo Ángel Ramírez Cruz por su ayuda en la edición de fotografías para esta tesis.

A los técnicos de laboratorio Mariana Hernández Apolinar y Pedro Eloy Mendoza Hernández por su apoyo en la realización de este proyecto.

A todos mis compañeros y profesores de laboratorio. Victor Taracena, Bruno Barrales, Gonzalo Ramírez, Patricia Frías, Mónica Vázquez, Irene Zapata, Paulina García, Claudia Olivera, Natalia Ochoa, Valeria Petrone, Irene Pisanty, Consuelo Bonfil, Teresa Valverde, Jaime Zúñiga, Pedro Mendoza y Mariana Hernández, les doy las gracias por compartir este proceso, por sus risas y los momentos juntos. Gracias a todos por regalarme un poco de ustedes. Los quiero a todos.

Ella sin saberlo dijo no.

Él sin saberlo dijo sí.

Cuando ella dijo sí, él ya se había marchado.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	1
SELECCIÓN SEXUAL.....	1
EFECTOS CONJUNTOS DE LA SELECCIÓN SEXUAL Y LA SELECCIÓN NATURAL	2
SELECCIÓN SEXUAL EN LA FAMILIA POECILIIDAE	3
SELECCIÓN SEXUAL Y SELECCIÓN NATURAL SOBRE LA FORMA Y EL TAMAÑO	5
DE LOS MACHOS.....	5
OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	8
OBJETIVO GENERAL	8
OBJETIVOS PARTICULARES	8
HIPÓTESIS.....	8
PREDICCIONES	9
MÉTODOS.....	11
SISTEMA DE ESTUDIO.....	11
ANÁLISIS DE LA FORMA Y EL TAMAÑO.....	15
Morfometría geométrica.....	15
SUPERVIVENCIA	18
Trabajo de campo: captura-marcaje-recaptura	18
Análisis de supervivencia.....	20
EXPERIMENTOS EN LABORATORIO	22
Mantenimiento de los peces	22
NÚMERO DE CÓPULAS	23
Análisis estadístico.....	25
VELOCIDAD DE ESCAPE	27
Análisis estadístico.....	29
RESULTADOS.....	31
ANÁLISIS DE FORMA	31
SUPERVIVENCIA	33
NÚMERO DE CÓPULAS.....	39

VELOCIDAD DE ESCAPE	43
DISCUSIÓN.....	46
SUPERVIVENCIA	46
<i>¿Machos de tamaño relativamente pequeño y delgados (hidrodinámicos) sobreviven más que machos relativamente grandes y robustos?.....</i>	<i>46</i>
NÚMERO DE CÓPULAS	51
<i>¿Machos de tamaño pequeño y delgados (hidrodinámicos) obtienen mayor número de cópulas que machos grandes y con formas robustas?</i>	<i>51</i>
VELOCIDAD DE ESCAPE	56
<i>¿Machos de tamaño pequeño y delgados (hidrodinámicos) son más veloces que machos grandes y con formas robustas?</i>	<i>56</i>
<i>¿La selección natural y la selección sexual actúan de manera similar sobre la forma y el tamaño de los machos?</i>	<i>57</i>
CONCLUSIONES	59

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

Fig. 1. Representación gráfica de las predicciones.....	10
Fig. 2. Fotografía de <i>Poeciliopsis infans</i>	12
Fig. 3. Distribución de <i>Poeciliopsis infans</i>	12
Fig. 4. Sitio de estudio en Mezquital del Oro, Zacatecas.....	14
Fig. 5. Puntos anatómicos homólogos (landmarks) utilizados para el análisis de forma de los machos.....	17
Fig. 6. La figura A es una representación hipotética del tamaño del centroide. La figura B representa deformaciones parciales hipotéticas.....	17
Fig. 7. Fotografía tomada en campo a un macho recién marcado. En esta fotografía se observa la inyección en el pedúnculo caudal.....	19
Fig. 8. Representación esquemática de la pecera experimental para conocer el número de cópulas que obtienen los machos.....	24
Fig. 9. Representación esquemática de la pecera experimental para conocer la velocidad escape de los machos.....	28
Fig. 10. Representación de la forma de los machos de <i>Poeciliopsis infans</i> (redes de deformación) de acuerdo con el primer y segundo ejes de variación de la forma (RW1 y RW2)	32
Fig. 11. Probabilidad de supervivencia respecto a la forma (RW1) y el tamaño (centroide) de los machos de <i>Poeciliopsis infans</i>	36
Fig. 12. Probabilidad de captura de los machos en: A) lluvias, B) secas frías y C) secas cálidas	38
Fig. 13. Número de cópulas que obtienen los machos con hembras de tamaño pequeño en función de su forma (RW1) y tamaño	41
Fig. 14. Número de cópulas que obtienen los machos con hembras de tamaño grande en función de su forma (RW1) y su tamaño	42
Fig. 15. Velocidad de escape de los machos en función del primer eje de variación de la forma (RW1)	45

Fig. 16. Posible selección disruptiva actuando sobre el número de cópulas que obtienen los machos de <i>Poeciliopsis infans</i>	53
Fig. 17. Forma y tamaño de los machos de <i>Poeciliopsis infans</i> con mayor probabilidad de sobrevivir y formas y tamaños con mayor éxito reproductivo	58
Cuadro 1. Ejemplos hipotéticos de historias de captura	20
Cuadro 2. Ejemplos de modelos con sentido biológico realizados para el análisis del número de cópulas obtenidas por los machos	26
Cuadro 3. Ejemplos de modelos con sentido biológico realizados para el análisis de velocidad de escape de los machos	30
Cuadro 4. Resultados del proceso de selección de modelos que intentan explicar las fuentes de variación en la supervivencia de los machos	34
Cuadro 5. Resultados del proceso de selección de modelos que intentan explicar las fuentes de variación en el número de cópulas que obtienen los machos de <i>Poeciliopsis infans</i>	40
Cuadro 6. Resultados del proceso de selección de modelos que intentan explicar las fuentes de variación de la velocidad de escape de los machos de <i>Poeciliopsis infans</i>	44

RESUMEN

La selección natural y la selección sexual pueden afectar de manera conjunta los rasgos fenotípicos. En algunas especies de la familia de peces Poeciliidae los machos obtienen cópulas acosando a las hembras e introduciendo su órgano copulador (gonopodio) en el poro genital de las hembras aparentemente sin su consentimiento. Por lo tanto, los machos deben nadar rápido y hábilmente hacia las hembras. Utilizamos a *Poeciliopsis infans* como sistema de estudio para saber qué tamaños y formas de los machos los hacen mejores para obtener cópulas. Además, pusimos a prueba si estos mismos tamaños y formas tienen probabilidades de supervivencia más altas, posiblemente a través de movimientos rápidos que los pueden ayudar a escapar de los depredadores. Estimamos la supervivencia en la vida silvestre con métodos de marcaje y recaptura (selección natural), medimos la velocidad del nado y cuantificamos el número de cópulas exitosas en el laboratorio (selección sexual), y utilizamos técnicas de morfometría geométrica para medir el tamaño y la forma de los peces. Nuestros resultados indican que los machos más grandes y más delgados tienen probabilidades de supervivencia mayores. También observamos una mayor rapidez en machos delgados. Adicionalmente, obtuvimos evidencia de selección disruptiva o diversificadora en términos de éxito de apareamiento: los machos más grandes con cuerpos más robustos, así como los machos de menor tamaño con cuerpos delgados lograron la mayor cantidad de cópulas exitosas. Nuestros resultados demuestran una compleja interacción entre la selección natural y la selección sexual actuando sobre el tamaño y la forma de los machos.

ABSTRACT

Natural and sexual selection may interact in shaping phenotypic traits. In some species of the fish family Poeciliidae, males achieve copulation by harassing females and thrusting their intromittent organ (gonopodium) towards the female genital pore. Hence, males must swim fast and skillfully towards females. We used *Poeciliopsis infans* as our model system and asked if particular sizes and shapes of males are better in achieving copulations. In addition, we asked if the same sizes and shapes have higher survival probabilities, presumably through fast swimming that may help in avoiding predators. We estimated male survival in the wild (natural selection), measured swimming velocity and quantified the number of successful copulations in the laboratory (sexual selection), and used geometric morphometric techniques to measure body size and shape. Our results indicate that larger and streamlined males have higher survival probabilities. We also observed faster swimming velocity in more elongated males. In addition, we found evidence of disruptive selection in terms of mating success. The largest males with deepest bodies as well as the smallest males with thinnest bodies achieved more successful copulations. We provide evidence of a complex interaction between natural and sexual selection shaping the size and shape of these males.

INTRODUCCIÓN

SELECCIÓN SEXUAL

Los patrones de comportamiento sexual que se observan en animales son el resultado de presiones selectivas que actúan diferencialmente sobre machos y hembras. Las características fenotípicas de los machos asociadas a su éxito de apareamiento usualmente se encuentran bajo fuerte presión de selección sexual (Andersson, 1994). La selección sexual puede clasificarse en dos tipos: selección intrasexual e intersexual. En la selección intrasexual los machos desarrollan atributos fenotípicos o conductas que les permiten competir con otros machos por el acceso reproductivo a las hembras (Andersson, 1994). En el mérgulo empenachado (*Aethia cristatella*) se ha comprobado que aquellos machos que poseen crestas más largas son más dominantes y consiguen mayor número de apareamientos que machos con crestas cortas, por lo que se favorecen aquellos machos con largos adornos en la cresta (Jones *et al.*, 1998). En lagartos de la especie *Gallotia galloti galloti* existe un comportamiento agresivo entre machos, y el macho ganador tiene acceso a las hembras. Los factores que están relacionados con la probabilidad de victoria en los enfrentamientos entre machos de esta especie son el tamaño y el color de los ocelos laterales (Molina-Borja, 2002). También se ha observado competencia entre los machos de los salmones (*Oncorhynchus tshawytscha*) para aproximarse a los nidos en los que las hembras depositaron los huevos para poder fecundarlos (Baker y Morhardt, 2001).

En el caso de la selección intersexual se observa una interacción entre ambos sexos. Las hembras son las que seleccionan al macho de su preferencia dependiendo de sus características fenotípicas como son los colores y las formas así como las conductas de

cortejo (Andersson, 1994). De esta forma, los machos desarrollan conductas complejas para atraer a las hembras así como ornamentos vistosos para demostrar su calidad. Un ejemplo de este tipo de selección se encuentra en las aves conocidas como “herrerillo común” (*Parus caeruleus*) en donde la hembra selecciona al macho de su preferencia basándose en los sonidos que éste produce y en la coloración de su plumaje (Kempnaers *et al.*, 1992; Andersson *et al.*, 1998). Otro ejemplo es la preferencia que exhiben las hembras de los peces espada (*Xiphophorus helleri*) por machos que presentan espadas caudales de mayor tamaño (Basolo, 1990; Basolo y Trainor, 2002).

EFFECTOS CONJUNTOS DE LA SELECCIÓN SEXUAL Y LA SELECCIÓN NATURAL

Las características que les confieren a los machos ventajas en el éxito de apareamiento pueden tener costos debido al efecto que ejerce la selección natural sobre los rasgos fenotípicos. De hecho, se ha demostrado en diversos estudios que la selección sexual y la selección natural pueden actuar en sentido opuesto. Es decir, ciertos atributos que aumentan la probabilidad de conseguir apareamientos (Hogstad, 1987), incrementan el riesgo de mortalidad (Jones, 1990). Un ejemplo de esto se observa en el pavo real (*Pavo cristatus*), donde los machos se exhiben ante las hembras para conseguir apareamientos. Los machos poseen plumajes adornados, la parte anterior del animal es azul iridiscente, con reflejos verdes en ambos lados de la cabeza y el copete de plumas tiene el eje desnudo blanco y las puntas azul verdosas. Estos plumajes elaborados les permiten ser seleccionados por la hembra dependiendo de qué tan grandes, vistosos y simétricos son. Sin embargo, son pesados y difíciles de manejar por lo que representan una desventaja en términos de su capacidad de supervivencia ante los depredadores (Petrie y Halliday, 1994). Otro ejemplo se encuentra en la hembra de la mosca colgante (*Hylobittacus apicalis*), que selecciona para

el apareamiento al macho que le regale un insecto de tamaño grande que le sirva de alimento. Entre más grande sea el insecto la hembra permitirá que la cópula sea más larga y, por lo tanto, el macho conseguirá un mayor número de huevos fecundados (Thornhill, 1994). Sin embargo el conseguir un regalo nupcial grande le puede representar al macho un alto costo energético que podría disminuir su probabilidad de sobrevivir. Un ejemplo más se observa en las Ranas túngaras (*Physalaemus pustulosus*) ya que la complejidad del canto hace a los machos más atractivos a las hembras pero también atrae a los murciélagos, (*Trachops cirrhosus*) sus depredadores (Akre *et al.* 2011).

También existen características de los machos que incrementan la probabilidad de obtener apareamientos al mismo tiempo que incrementan la probabilidad de supervivencia. Esto se ha observado en el díptero *Drosophila buzzatii*, donde el tamaño corporal de los machos está correlacionado positivamente con la longevidad, el éxito de apareamiento y la resistencia al estrés. Es decir, machos con una longitud del tórax mayor, tienen mayor éxito reproductivo y mayor probabilidad de supervivencia que aquellos con longitudes menores (Beltrán *et al.*, 1998). En estos casos, la selección natural y la selección sexual parecen actuar en el mismo sentido sobre el fenotipo de los machos.

SELECCIÓN SEXUAL EN LA FAMILIA POECILIIDAE

Los peces vivíparos de la familia Poeciliidae representan un buen modelo para entender los efectos de la selección natural y de la selección sexual sobre las características fenotípicas de los machos. Esta familia presenta dos principales tipos de apareamiento. El primero de ellos se basa en el cortejo y la elección femenina de pareja. Por ejemplo, las hembras de guppies (*Poecilia reticulata*) basan la elección del macho en función de

coloraciones vistosas (que reflejan altos niveles de carotenoides; (Evans *et al.*, 2004) y de la intensidad del cortejo (Liley, 1966; Houde, 1997). Sin embargo, los costos de esta coloración son altos para los machos ya que, si bien el color incrementa la probabilidad de éxito de cópulas, puede reducir la probabilidad de supervivencia debido a que también son vistosos para sus depredadores (Evans *et al.*, 2004). Diversas especies de los géneros *Poecilia* y *Xiphophorus* presentan este tipo de apareamiento y los machos desarrollan ornamentos vistosos y conductas de cortejo (Basolo, 1990; Ptacek y Travis, 1996; Ptacek y Travis, 1997).

El segundo sistema de apareamiento está basado en el acoso de las hembras por parte de los machos (Magurran, 2011). Aparentemente las hembras no colaboran con el apareamiento (i.e. no hay elección femenina) por lo que los machos obtienen cópulas a partir de coerción sexual. Los machos fecundan a las hembras introduciendo el órgano copulador característico de todas las especies de peces de la familia Poeciliidae (gonopodio) en el interior del gonoporo femenino (Peden, 1975), sin el consentimiento aparente de las hembras. De este modo, los machos logran cópulas a través de un comportamiento coercitivo, ya que las hembras suelen resistirse (Bisazza *et al.*, 2001; Condon *et al.*, 2006). Las especies de los géneros *Gambusia* y *Poeciliopsis* representan ejemplos de este tipo de apareamiento. Los machos son de tamaño relativamente pequeño y no presentan coloraciones vistosas (Pollux *et al.*, 2014).

SELECCIÓN SEXUAL Y SELECCIÓN NATURAL SOBRE LA FORMA Y EL TAMAÑO DE LOS MACHOS

En el sistema de apareamiento basado en coerción es probable que la selección natural y la selección sexual actúen en sentidos similares sobre el fenotipo de los machos. Es decir, las características que les ayudan a obtener mayor número de cópulas pueden también incrementar su probabilidad de sobrevivir. Se ha demostrado en peces poecílidos (particularmente en *Gambusia holbrooki* y *Poecilia reticulata*; Bisazza y Marin, 1991; Bisazza, 1993; Bisazza y Marin 1995; Bisazza y Pilastro, 1997) que machos más pequeños logran mayor número de cópulas en comparación con machos grandes. Bizzaza y Marin (1995) sugieren que esto se debe a que los machos pequeños menos perceptibles para las hembras y con ello logran acercarse con facilidad para lograr la cópula.

Además del efecto de la selección sexual sobre el tamaño de los machos de peces poecílidos, existen otros factores ecológicos que también tienen efectos sobre el tamaño corporal de los machos. Se han realizado estudios donde se demuestra que la presencia de peces piscívoros tiene un efecto directo sobre las tasas de mortalidad de peces poecílidos y, de hecho, estos depredadores actúan como agentes selectivos del tamaño de sus presas debido a que consumen principalmente individuos de tamaños grandes (Reznick y Endler, 1982; Johnson y Zúñiga-Vega, 2009). Si se toma en cuenta que los peces de tamaños pequeños tienen mayor número de cópulas ya que son imperceptibles para las hembras, se puede sugerir que la supervivencia también debería estar en función del tamaño, ya que los machos de tamaño pequeño no solo serían imperceptibles para las hembras sino también para los depredadores. Es decir, la selección natural (supervivencia) y la selección sexual

(número de cópulas) deberían actuar en direcciones similares en las especies de peces de la familia Poeciliidae en los que el principal sistema de apareamiento es la coerción sexual.

Adicionalmente al efecto potencial del tamaño, la forma corporal podría tener también una influencia importante sobre el éxito de apareamiento y la supervivencia. En peces en general, la forma del cuerpo determina directamente la velocidad de locomoción: peces más hidrodinámicos (delgados y largos) son más rápidos, ágiles y tienen mayor velocidad de escape (Langerhans, 2008; Langerhans y Reznick, 2009). Por lo tanto, la forma de los machos debería determinar el número de cópulas y la probabilidad de supervivencia. Machos pequeños con formas hidrodinámicas deberían obtener mayor número de cópulas (por ser ágiles e imperceptibles a las hembras) y además deberían tener mayores tasas de supervivencia (por poseer cuerpos con formas más hidrodinámicas que les confieren mejores movimientos y mayor velocidad para poder escapar de los depredadores).

En este estudio se propone la hipótesis de que la combinación de morfología y tamaño, la forma definida en este estudio como la información presente en un conjunto de coordenadas después que la localización, la escala y la orientación son excluidas (Kendall, 1997) y el tamaño del centroide (TC) como una medida geométrica del tamaño del cuerpo y se calcula como la raíz cuadrada de las sumas de las distancias cuadradas de cada punto anatómico hacia el centro de la forma (Zelditch *et al.*, 2004), que permite mayor número de cópulas y mayor probabilidad de sobrevivir es la presencia conjunta de tamaño pequeño y morfología hidrodinámica. Para responder esta pregunta se utilizó a una especie de pez vivíparo cuyo tipo de apareamiento es principalmente a través de acoso: *Poeciliopsis infans* (Pisces: Poeciliidae) (Woolman, 1894). Específicamente se evaluó si las tasas de

supervivencia (en condiciones naturales), el número de cópulas y la velocidad de escape (en condiciones de laboratorio) dependen del tamaño y la morfología de los machos.

OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

OBJETIVO GENERAL

Examinar si el tamaño y la morfología de machos de una especie de pez vivíparo con sistema de apareamiento basado en acoso se encuentran sujetos a presiones de selección sexual y selección natural.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Evaluar si las tasas de supervivencia de los machos en condiciones naturales dependen de su tamaño y morfología.
2. Conocer si el número de cópulas que logran los machos en condiciones de laboratorio dependen de su tamaño y su morfología.
3. Determinar si la velocidad de escape de los machos en condiciones de laboratorio dependen de su tamaño y forma corporal.
4. Examinar si la selección natural y la selección sexual actúan en direcciones similares sobre el tamaño y la morfología de los machos.

HIPÓTESIS

Tomando en cuenta que el sistema de apareamiento de *Poeciliopsis infans* está basado principalmente en acoso, la selección natural y la selección sexual deben actuar de manera similar sobre la forma y el tamaño de los machos. Particularmente se espera que machos con formas hidrodinámicas (delgadas) y de menor tamaño tengan mayores tasas de supervivencia y sean mejores obteniendo apareamientos que machos con formas menos hidrodinámicas (robustas) y de mayor tamaño.

PREDICCIONES

1. Se espera que machos de tamaño pequeño sobrevivan más que machos grandes (Figura 1A).
2. Machos más delgados (hidrodinámicos) sobrevivirán más que aquellos con formas robustas (Figura 1B).
3. Se espera que machos pequeños consigan mayor número de cópulas que machos más grandes (Figura 1C).
4. Machos delgados (hidrodinámicos) obtendrán mayor número de cópulas que aquellos con formas robustas (Figura 1D).
5. Se espera que machos pequeños sean más veloces que machos más grandes (Figura 1E).
6. Machos delgados (hidrodinámicos) serán más veloces que aquellos con formas robustas (Figura 1F).

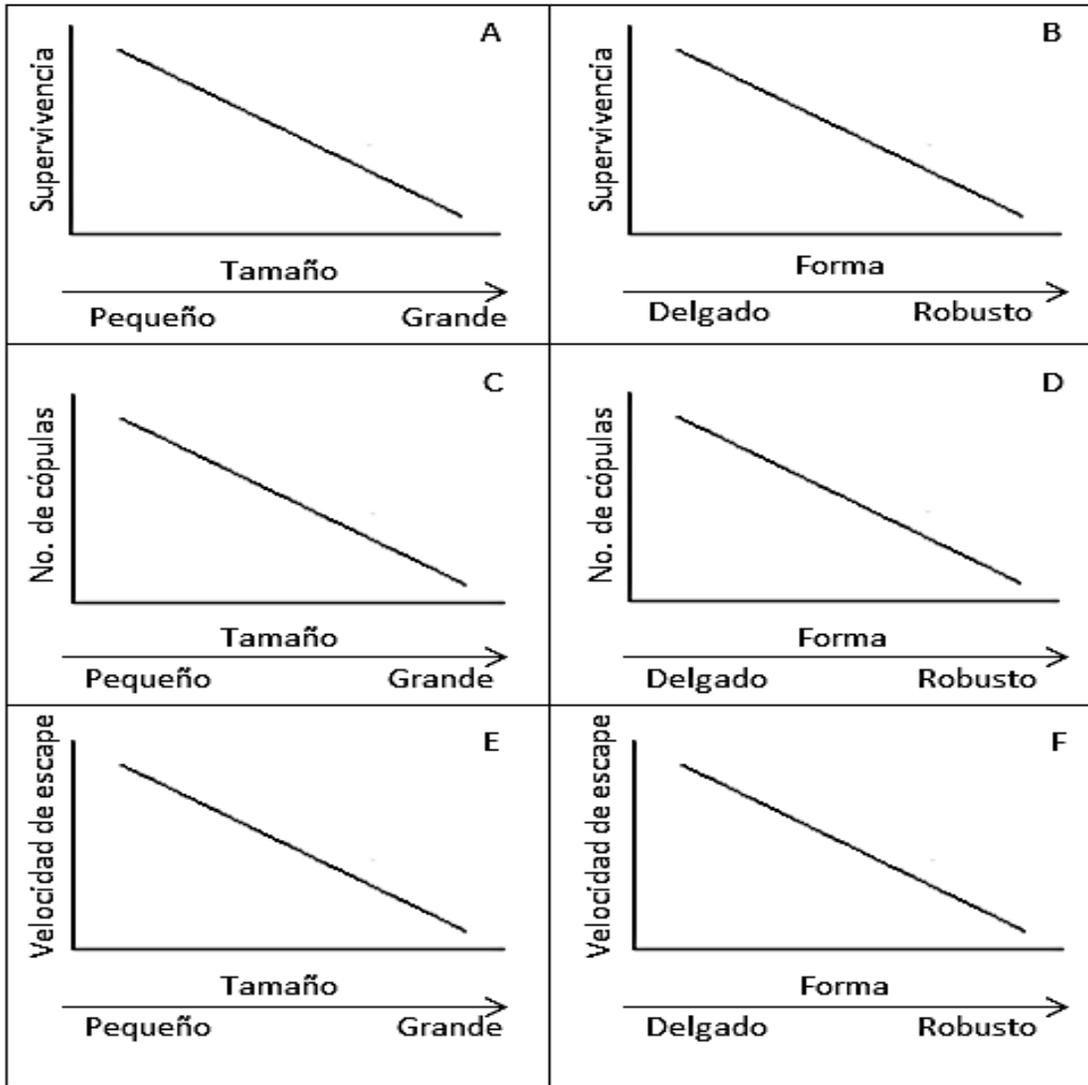


Figura 1. Representación gráfica de las predicciones. Efecto esperado de la forma y el tamaño de los machos de *Poeciliopsis infans* sobre: A y B) la supervivencia; C y D) el número de cópulas; y E y F) la velocidad de escape.

MÉTODOS

SISTEMA DE ESTUDIO

Poeciliopsis infans (Woolman, 1894) es una especie de pez vivíparo dulceacuícola perteneciente a la familia Poeciliidae del orden de los Cyprinodontiformes. Son peces pequeños que pueden medir un máximo de 68 mm de longitud estándar (Miller *et al.*, 2005). Presentan dimorfismo sexual, las hembras son generalmente de mayor talla que los machos, debido a que el crecimiento de los machos se detiene cuando alcanzan la madurez sexual. En cambio las hembras continúan con su crecimiento durante toda su vida (Rosen y Bailey, 1963). Esta especie por lo general carece de coloraciones vistosas, con excepción de algunos machos que pueden desarrollar una coloración nupcial bajo ciertas condiciones como lo son: cuerpo negro con aletas caudales, dorsales y gonopodio de color naranja (Galindo-Villegas, y Sosa-Lima, 2002) (Figura 2). La fecundación es interna a través de la inserción del órgano copulador de los machos (gonopodio) en el poro genital de la hembra. El gonopodio es una modificación de la aleta anal (Rosen y Tucker, 1961). El sistema de apareamiento está basado principalmente en acoso, es decir, la hembra aparentemente no selecciona al macho de su preferencia sino que el macho acosa a la hembra para obtener la cópula (coerción sexual). La reproducción de esta especie ocurre durante todo el año (Frías-Álvarez *et al.*, 2014). Es una especie nativa de las cuencas de los ríos Lerma y Grande de Santiago y de algunos tributarios de los ríos Armería, Coahuayana y Ameca (Figura 3). Se puede encontrar en un rango altitudinal que va de los 600 a los 1900 metros.



Figura 2. Fotografía de *Poeciliopsis infans*. Se observan tres machos distinguibles por ser de menor tamaño y presentar una modificación en la aleta anal, el órgano copulador (gonopodio). El pez más grande es una hembra. Fotografía tomada por Nabila Saleh Subaie, editada por Gonzalo Ángel Ramírez Cruz.

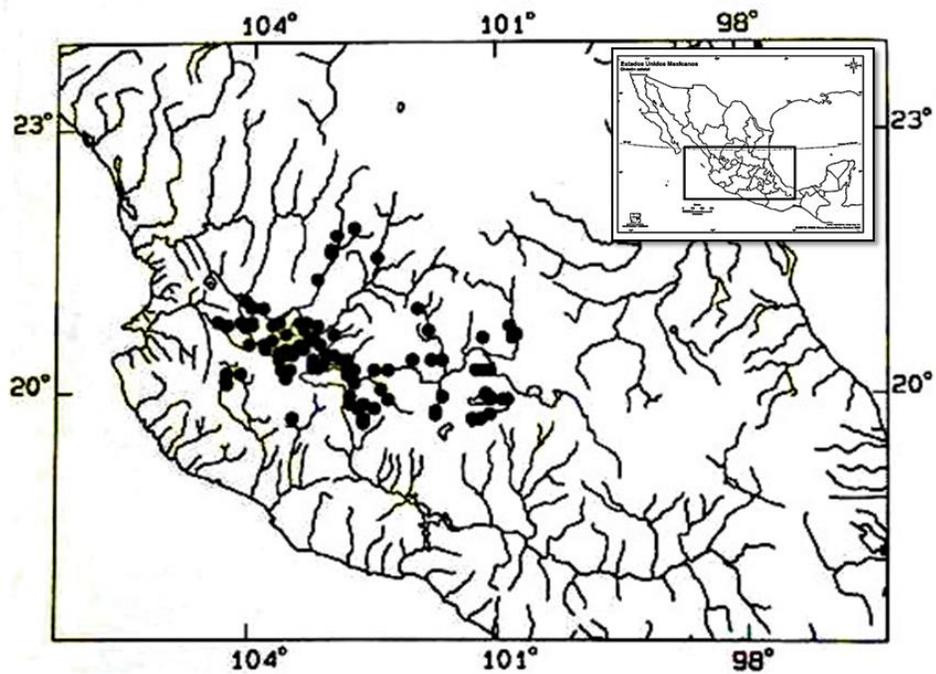


Figura 3. Distribución de *Poeciliopsis infans*. Tomado de Miller *et al.* (2005) Mapa de la República tomado de INEGI (2005).

ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo se realizó en Zacatecas, específicamente en el río que se encuentra en la localidad denominada Mezquital del Oro, el cual es tributario del Río Grande de Santiago. El río Mezquital del Oro se encuentra a una altitud de 1199 m s.n.m. Las coordenadas geográficas son: N 21° 12' 26.1"; O 103° 22' 2.7" (Figura 4). El largo total de la porción del río en la que se trabajó con *P. infans* fue de 170 m por 4 m de ancho en promedio. Las profundidades mínimas y máximas fueron de 0.1 y 1.5 m, respectivamente. Durante la temporada de secas frías la velocidad promedio de la corriente de agua fue de 1.35 km/h con una temperatura de 21.24 °C. En el caso de secas cálidas la velocidad promedio de la corriente de agua fue de 0.1 km/h, con una temperatura de 24.97 °C.

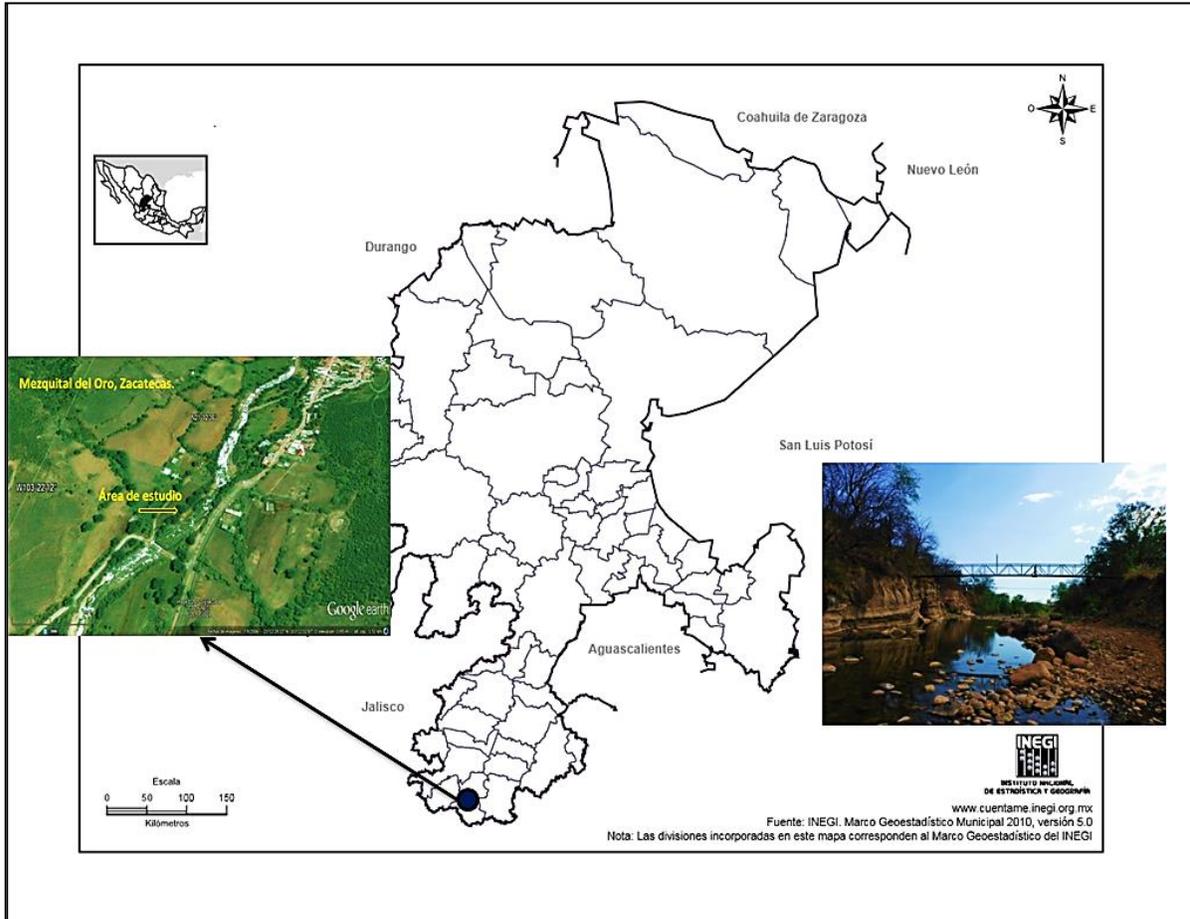


Figura 4. Sitio de estudio en Mezquital del Oro, Zacatecas, N 21° 12' 26.1"; O 103° 22' 2.7". La región marcada con un círculo corresponde al municipio de Mezquital del Oro (Tomado de INEGI, 2010). La imagen de la izquierda muestra el área de estudio (Google Earth, 2006). La fotografía del lado derecho corresponde al sitio de estudio, lugar donde se realizaron los muestreos.

ANÁLISIS DE LA FORMA Y EL TAMAÑO

Morfometría geométrica

Los métodos de morfometría geométrica (MG) son utilizados para el análisis de la forma de los seres vivos (Zelditch *et al.*, 2004). La MG proporciona una comparación y visualización de las diferentes formas entre los individuos de una misma especie o de distintas especies. Estos métodos se basan en la posición de puntos anatómicos homólogos (landmarks o coordenadas anatómicas), que se colocan en fotografías digitales del perfil lateral de cada individuo analizado. Es una técnica que evita reducir la morfología de los individuos a una serie de medidas lineales o angulares en las que se pierde la información concerniente a las relaciones geométricas de las estructuras biológicas.

Para todos los análisis que se realizaron en el presente trabajo (supervivencia, número de cópulas y velocidad de escape) se examinó la forma de cada uno de los machos a través de MG. En el caso de los experimentos de conteo de número de cópulas para conocer el éxito reproductivo se examinó también la forma corporal de las hembras. El procedimiento realizado para medir la forma de las hembras fue el mismo que se utilizó para los machos (Zelditch *et al.* 2004).

A cada uno de los machos se les tomó una fotografía digital del perfil lateral con la mandíbula orientada hacia el lado izquierdo. Se utilizó el programa TPSDIG 2.17 (<http://life.bio.sunysb.edu/morph>; Rohlf, 2013) para colocar 11 puntos anatómicos a cada uno de los individuos (Figura 5). Estos puntos fueron exactamente los mismos que sugieren Langerhans y Makowicz (2009 y 2013).

Con base en los 11 puntos anatómicos bidimensionales y utilizando un enfoque analítico denominado placa delgada (thin-plate spline) se utilizó el programa tpsRelw 1.54 (<http://life.bio.sunysb.edu/morph>, Rohlf 2013) para calcular el tamaño del centroide de cada uno de los individuos. El tamaño del centroide (TC) es una medida geométrica del tamaño del cuerpo y se calcula como la raíz cuadrada de las sumas de las distancias cuadradas de cada punto anatómico hacia el centro de la forma. Además, a través del programa TPSRELW se obtuvieron también dos medidas de variación individual en la forma definida como la información presente en un conjunto de coordenadas después que la localización, la escala y la orientación son excluidas (Kendall, 1997). En primer lugar, los componentes uniformes que describen cambios en la forma que son geoméricamente uniformes a lo largo de todo el cuerpo del individuo (aumento o disminución general de la longitud o del ancho con respecto a la forma consenso de todos los machos). En segundo lugar, un conjunto de deformaciones parciales, que describen cambios no uniformes en la forma de los machos respecto a la forma consenso. En otras palabras, estas deformaciones parciales miden los cambios en la posición de cierto punto anatómico con respecto a otros (Zelditch *et al.*, 2004).

Una vez que se obtuvieron las deformaciones parciales se calcularon deformaciones relativas (RW, por sus siglas en inglés) de cada macho utilizando un análisis de componentes principales. Por lo tanto, estos RW resumen la mayor cantidad de información morfológica en dos o tres variables que corresponden a los dos o tres componentes principales con mayor cantidad de varianza explicada. En resumen, los RW son ejes ortogonales que resumen la variación de la forma de los individuos en pocas variables (Zelditch *et al.* 2004). Estas RW se utilizaron como las variables que representan la forma

de los peces y se analizó su relación con la supervivencia, el número de cópulas y la velocidad de escape (Figura 6).

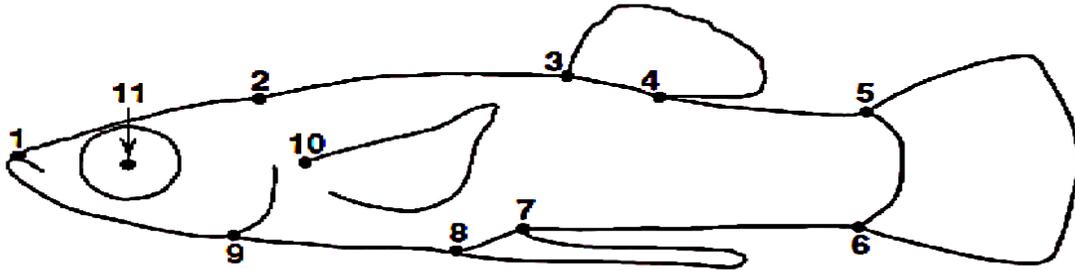


Figura 5. Puntos anatómicos homólogos (landmarks) utilizados para el análisis de forma de los machos. (1) Punto máximo antero-dorsal de la mandíbula, (2) hendidura del final antero-posterior de la cabeza, (3) inserción anterior de la aleta dorsal, (4) inserción posterior de la aleta dorsal, (5) inserción dorsal de la aleta caudal, (6) inserción ventral de la aleta caudal, (7) inserción posterior de la aleta anal, (8) inserción anterior de la aleta anal, (9) inserción del opérculo y perfil ventral del cuerpo, (10) inserción dorsal de la aleta lateral, (11) centro del ojo. Obtenido de Langerhans y Makowicz, 2009.

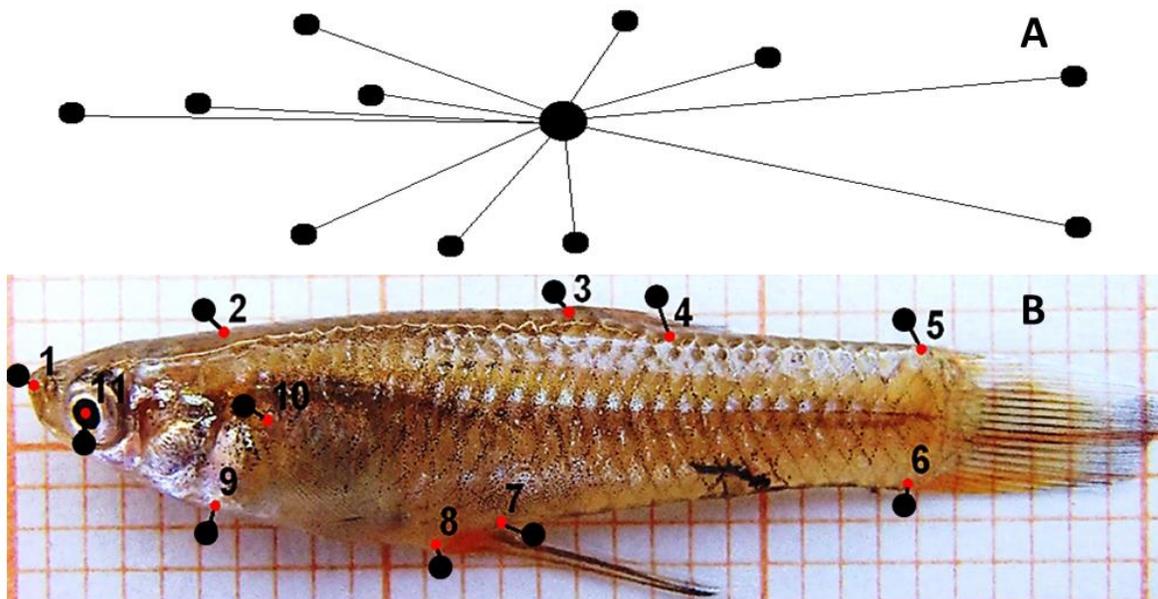


Figura 6. La figura 6A es una representación hipotética del tamaño del centroide (raíz cuadrada de las sumas de las distancias cuadradas de cada punto anatómico hacia el centro de la forma) y la figura 6B representa deformaciones parciales hipotéticas, donde los puntos anatómicos se encuentran numerados y los círculos más grandes hacen referencia a la forma consenso (promedio de cada uno de los puntos). La línea de unión representa cada una de las desviaciones que tiene cada uno de los puntos respecto a la forma consenso.

SUPERVIVENCIA

Trabajo de campo: captura-marcaje-recaptura

Para estimar la tasa de supervivencia (ϕ) de los machos se efectuaron tres visitas al sitio de estudio con la finalidad de capturar, marcar, liberar y recapturar individuos. Las visitas al sitio de estudio se realizaron durante: octubre-noviembre de 2013, enero 2014 y marzo-abril 2014. Estas visitas corresponden a periodos de lluvias, secas frías y secas cálidas, respectivamente. En cada temporada se llevaron a cabo 9 días de trabajo de campo, para un total de 27 ocasiones de captura-marcaje-recaptura. Se estimaron las probabilidades de supervivencia tomando en cuenta los intervalos de tiempo entre temporadas, mediante la especificación de la longitud relativa de cada intervalo de tiempo con respecto a un mes. El programa MARK utiliza estas longitudes relativas como exponentes de los parámetros de interés para la estimación de la supervivencia. De este modo, todas las tasas de supervivencia que reporto en esta investigación están en una escala mensual.

Cada día se realizaron redeos aleatorios con una red de arrastre durante dos horas, proceso que se repitió dos veces por día (al final del segundo redeo, los peces del primer y segundo segmento fueron liberados para ser reincorporados a la población de origen de manera aleatoria). Una vez que los peces se encontraban colectados en contenedores con agua del sitio fueron anestesiados con metanosulfonato de triclaína (MS-222TM) cada 100g de anestésico contiene: metanosulfonato de triclaína 80g, excipiente c.p.s. 100g. Se administró a razón de 15-30 mg/l para una sedación de 6 horas, para poder manipularlos con facilidad y evitar estresarlos. El marcaje de cada individuo se llevó a cabo con jeringas para insulina de 1.0 mm (BD Ultra-FineTM) aplicando una inyección de tinta hecha a base de elastómero (tinta fluorescente a rayos UV) de 5 diferentes colores: amarillo, rojo, azul,

negro y morado (Northwest Marine Technology www.nmt.us) en la parte posterior de cada uno de los peces, entre la aleta dorsal y aleta caudal (pedúnculo caudal) sin tocar la columna vertebral (línea lateral). Cada marca individual fue diferente en color, forma y posición. Una vez marcado, a cada pez se le tomó una fotografía sobre papel milimétrico. En cada una de las visitas se repitió el mismo procedimiento. Los machos recapturados fueron registrados y se les tomó nuevamente una fotografía para poder ser identificados posteriormente en laboratorio (Figura 7).



Figura 7. Fotografía tomada en campo a un macho recién marcado. En esta fotografía se observa la inyección de tinta de elastómero en el pedúnculo caudal.

Identificación de individuos e historias de captura

Para la identificación se utilizaron las fotografías tomadas en campo de los individuos que fueron recapturados con ayuda del Software Wild ID (Bolger *et al.*, 2012) así como utilizando las manchas particulares, el marcaje realizado con la inyección de tinta y la posición de parásitos (si es que se encontraban parasitados). Se construyó la historia de captura y recaptura de cada uno de los individuos marcados en campo, donde “0” significa no visto en alguna visita particular y “1” significa que fue recapturado. Dado que el experimento de marcaje y recaptura tuvo una duración total de 27 visitas, la historia de captura de cada uno de los machos consta de 27 valores (Cuadro 1).

Cuadro 1. Ejemplos hipotéticos de historias de captura.

Historias de encuentro	Significado
10000000	Individuo observado únicamente en la primera visita.
11111111	Individuo observado en todas las ocasiones de captura.
10101010	Individuo observado en todas las visitas de captura nones y no observado en todas las visitas pares.

Análisis de supervivencia

Una vez que se identificaron las recapturas, se construyeron las historias de captura y se realizaron los análisis de morfometría geométrica, se estimó la supervivencia utilizando métodos de máxima verosimilitud utilizando el programa MARK (Lebreton *et al.*, 1992; White y Burnham, 1999). Este programa calcula dos parámetros poblacionales: tasas de supervivencia (ϕ) y probabilidad de recaptura (p). Estos dos parámetros pueden variar o no en función de distintos factores. En este estudio se consideró que ϕ puede variar dependiendo del tamaño y de los dos principales ejes de variación de la forma de los machos (las dos primeras deformaciones relativas). Para el caso de p se consideró que puede variar dependiendo del tamaño de los machos y de la temporada (lluvias, secas frías y secas cálidas). También se consideró la posibilidad de que los parámetros no se encontraran afectados por la forma, el tamaño y la temporalidad (modelo nulo o constante). Se construyeron 52 modelos con sentido biológico que incluyeron los factores mencionados y sus efectos aditivos e interactivos. Estos modelos representan las diferentes hipótesis acerca de la posible variación de los dos parámetros anteriores. Estos modelos fueron ajustados a los datos y comparados entre sí.

Los supuestos de los modelos Cormack-Jolly-Seber utilizados en este estudio son:

1. Cada animal marcado en el tiempo (i) tiene la misma probabilidad de ser recapturado.
2. Cada animal marcado en la población en el tiempo (i) tiene la misma probabilidad de sobrevivir al tiempo (i+1).
3. El proceso de colecta de la información durante las visitas es instantáneo, relativo al intervalo de tiempo transcurrido entre el tiempo (i) y el tiempo (i+1).
4. Las marcas no se pierden o borran, son detectables.
5. El área de estudio es constante.
6. La probabilidad de sobrevivir es igual entre los individuos marcados y los no marcados.
7. La probabilidad de individuo ser capturado es igual entre los individuos marcados y no marcados.

Para seleccionar el modelo que mejor se ajusta a los datos, se utilizó el criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AIC_c por sus siglas en inglés; Akaike, 1973). El AIC_c es una medida de que pondera el ajuste (máxima verosimilitud) y parsimonia de cada modelo (Burnham y Anderson, 2002). El modelo con el menor valor de AIC_c es el modelo que mejor ajusta a los datos. Se calculó la diferencia en el valor de AIC_c de cada uno de los modelos con respecto al AIC_c del modelo con el mejor ajuste (ΔAIC_c). En general, una diferencia en el valor de AIC_c mayor a dos unidades entre dos modelos indica que su ajuste es estadísticamente diferente. En cambio, un ΔAIC_c menor a dos unidades indica que ambos modelos ajustan de manera estadísticamente similar en los datos. Además se calculó una medida del apoyo relativo que tiene cada modelo en los

datos, denominada “peso relativo” o “peso AIC” ($wAIC_c$). La suma de todos los pesos es igual a uno (Amstrup et al., 2005). Las estimaciones de supervivencia y probabilidad de captura en función de la forma y el tamaño de los machos se derivaron del modelo con el mejor ajuste en los datos.

EXPERIMENTOS EN LABORATORIO

Mantenimiento de los peces

Los peces fueron colectados del sitio de estudio (Mezquital del Oro, Zacatecas) para ser trasladados posteriormente al laboratorio. Fueron colocados en peceras de 40 litros con sustrato en el fondo y plantas artificiales. Todas las peceras recibieron luz natural con un fotoperiodo aproximado de 12:12 horas, agua libre de cloro y metales pesados, temperatura entre 26 y 28°C, aireación y alimento comercial dos veces por día (TetraMin[®] Tropical Fish Food Flakes). Además de las hojuelas, fueron alimentados con artemia viva (*Artemia* sp.) dos veces por semana. Una vez por semana se limpiaron las peceras y se les cambió el agua.

NÚMERO DE CÓPULAS

Los experimentos fueron realizados para conocer el efecto de la forma y el tamaño sobre el número de cópulas que logran obtener los machos (éxito de apareamiento). Este diseño ha sido utilizado con anterioridad en diversas especies de poecílicos. Está basado en la interacción libre de los individuos en una pecera sin ninguna clase de barrera para registrar una conducta determinada durante un tiempo específico a través de video (Bisazza y Pilastro 1997; Deaton 2008).

La pecera experimental que se utilizó para analizar el número de cópulas tuvo las siguientes características: medidas, $40 \times 20 \times 25$ centímetros (largo, ancho y alto respectivamente), con una capacidad total de 20 litros. Se llenó de agua a una altura de 20 centímetros y dentro de la misma se colocaron dos centímetros de grava (sustrato). Se mantuvo bajo condiciones constantes de oxígeno y a una temperatura de entre 26 y 27°C. Una vez que comenzó la grabación de los experimentos, la aireación y el calentador fueron retirados (Figura 8).

El experimento consistió en colocar únicamente a un macho y una hembra dentro de la pecera experimental y grabar el número de cópulas obtenidas por el macho. Para poder realizar la grabación los machos permanecieron en periodo de aislamiento por lo menos 15 días previos a la toma del video con el fin de aumentar su conducta de acoso hacia las hembras. Durante este periodo los peces no tuvieron contacto entre ellos y se mantuvieron en peceras de 10 litros. Las hembras se mantuvieron juntas y aisladas en una pecera con una capacidad de 40 litros durante 15 días. Una vez que fueron colocados únicamente un macho y una hembra en la pecera experimental se les permitió 20 minutos de aclimatación

antes de comenzar a tomar el video, esto con el fin de evitar un sesgo en el resultado de los conteos de cópulas por el estrés ocasionado por el cambio de la pecera original (donde permanecieron aislados) a la pecera experimental. Todas las cópulas que obtuvieron los machos en este plazo de aclimatación no fueron contabilizadas.

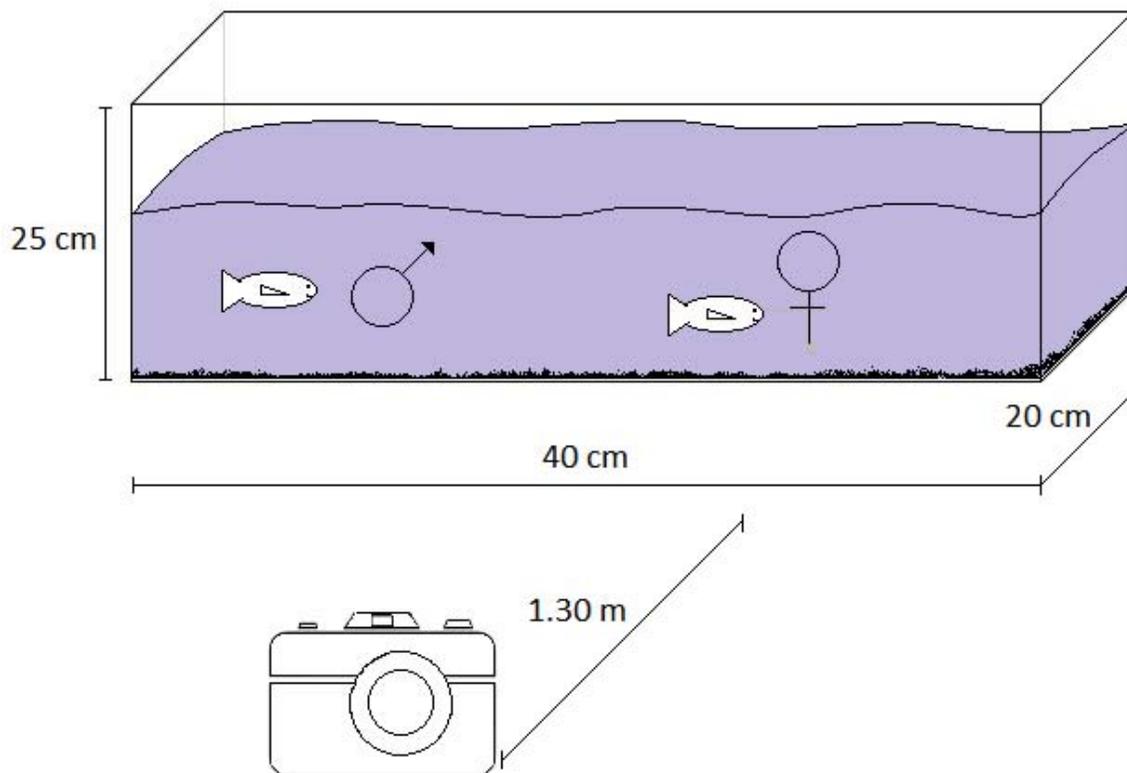


Figura 8. Representación esquemática de la pecera experimental para analizar el número de cópulas que obtiene los machos de *Poeciliopsis infans*.

Una vez que concluyó el periodo de aclimatación, los individuos fueron grabados durante 20 minutos con una cámara réflex digital Canon® EOS REBEL Ti3 (<http://www.canon.com>). En todas las ocasiones de grabación la distancia entre la cámara y la pecera experimental fue de 1.30 metros. Cuando concluyó este periodo, a cada macho se

le tomó una fotografía para medir la forma y el tamaño como se explicó anteriormente. Además de medir el tamaño y la forma de los machos también se tomó una fotografía de cada hembra para medir su tamaño del centroide que fungió como covariable en los análisis. Después se observaron cada uno de los videos para contabilizar el número de cópulas obtenidas por cada uno de los machos experimentales durante los 20 minutos de grabación.

Análisis estadístico

Se construyeron 26 modelos con sentido biológico para analizar el efecto potencial de la forma y el tamaño de los machos sobre el número de cópulas que logran obtener (Cuadro 2). La variable respuesta en este análisis fue el número de cópulas obtenidas por los machos y las variables explicativas fueron: los dos principales ejes de forma de los machos (RW1 y RW2), el tamaño del centroide de los machos (TC-macho) y el tamaño del centroide de las hembras (TC-hembra). Estos modelos fueron de tipo Poisson (tipo de modelo lineal generalizado en el que la variable de respuesta tiene una distribución Poisson y el logaritmo de su valor esperado puede ser modelado por una combinación lineal de parámetros desconocidos; se usa para modelar datos de conteo; Gill, 2001). Se examinó modelos en los que cada variable explicativa afecta de manera independiente al número de cópulas obtenidas y modelos con efectos aditivos e interactivos de las variables explicativas. También se construyó un modelo nulo en donde no hay efecto de ninguna de las variables explicativas sobre el número de cópulas que obtienen los machos. Para seleccionar el modelo más verosímil se utilizó el procedimiento basado en el Criterio de Información de Akaike para muestras pequeñas (AIC_c) que se detalló anteriormente.

Cuadro 2. Ejemplos de modelos con sentido biológico realizados para el análisis del número de cópulas obtenidas por los machos. NC = Número de cópulas. Los coeficientes β representan los coeficientes de modelos lineales generalizados. TC-hembra = Tamaño del centroide de la hembra. TC-macho = Tamaño del centroide del macho. RW1 = Primer eje de forma de los machos.

Modelo	Significado
$NC = \beta_0 + \beta_1 \text{ TC-hembra} + \beta_2 \text{ TC-macho} + \beta_3 \text{ RW1}$	<p>Modelo donde el número de cópulas que obtienen los machos es una función del efecto aditivo del tamaño del centroide de la hembra, del tamaño del centroide del macho y de uno de los ejes de forma de los machos.</p>
$NC = \beta_0 + \beta_1 \text{ TC-macho} + \beta_2 \text{ TC-hembra} + \beta_3 \text{ RW1} + \beta_4 \text{ TC-hembra} \times \text{TC-macho} + \beta_5 \text{ TC-hembra} \times \text{RW1} + \beta_6 \text{ TC-hembra} \times \text{RW1} + \beta_7 \text{ TC-hembra} \times \text{TC-macho} \times \text{RW1}$	<p>Modelo donde el número de cópulas que obtienen los machos es una función de la interacción entre el tamaño del centroide de la hembra, el tamaño del centroide del macho y uno de los ejes de forma de los machos.</p>
$NC = \beta_0$	<p>Modelo nulo, no hay efecto de ninguna variable explicativa sobre el número de cópulas que obtienen los machos.</p>

VELOCIDAD DE ESCAPE

Para los experimentos de velocidad de escape se utilizó una pecera experimental de $30 \times 3 \times 5$ centímetros (largo, ancho y alto respectivamente). Detrás de la pecera se colocó papel milimétrico y delante de ella una cámara a 35 centímetros de distancia con el fin de grabar el tiempo de reacción de cada uno de los machos. Se colocó una barrera a 4 centímetros de distancia de uno de los lados de la pecera a modo de realizar una pequeña compuerta para mantener al macho experimental encerrado inmediatamente antes de iniciar el experimento (Figura 9). Al macho se le mostró un video durante 15 segundos en el cual aparecía una pecera con peces que fungieron como depredadores. Terminando los 15 segundos se abrió la compuerta y utilizando un tubo de PVC se dio un ligero golpe dentro de la pecera, con el fin de provocar reacción de escape de los machos. Si el macho bajo análisis no reaccionaba a la prueba fue retirado de la pecera y sustituido por otro macho para comenzar nuevamente el procedimiento. En este experimento la temperatura del agua se mantuvo a 26° C. El agua fue cambiada constantemente para que no hubiera variación entre réplicas en temperatura y para oxigenarla constantemente.

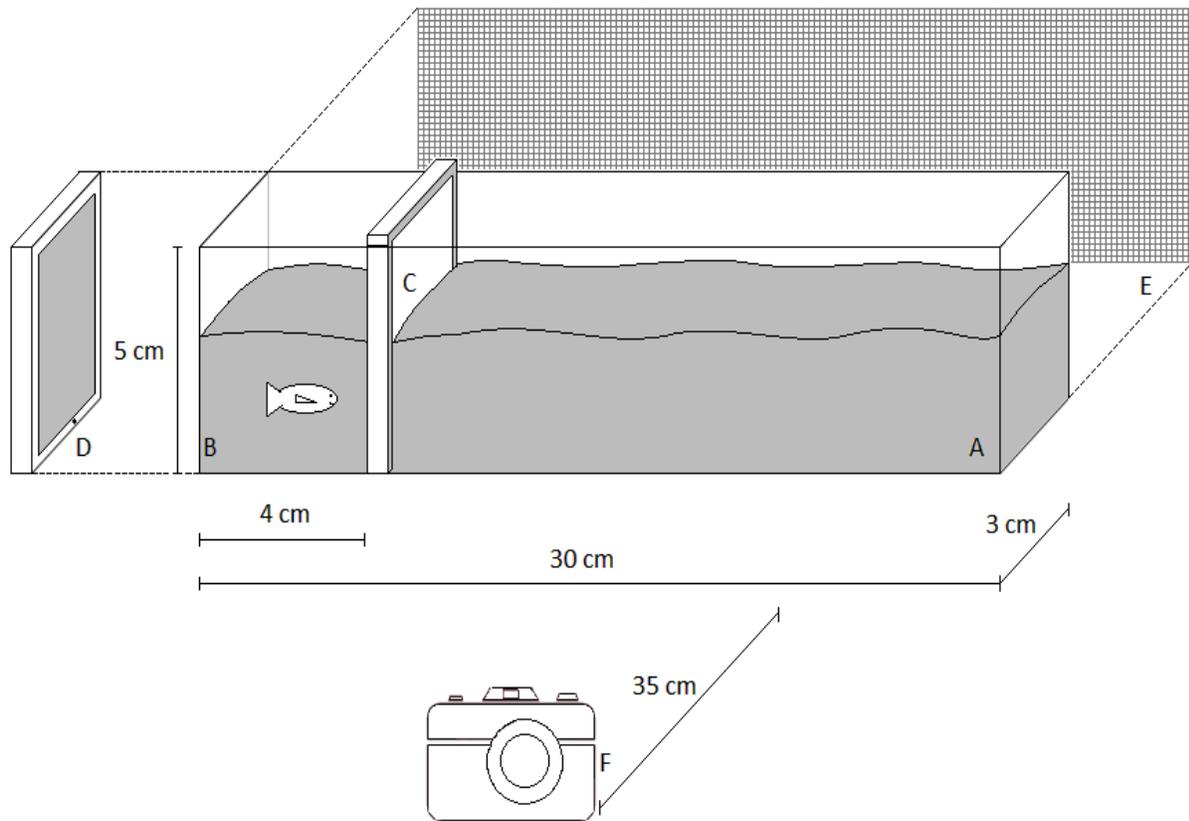


Figura 9. Representación esquemática de la pecera experimental para evaluar la velocidad de escape de los machos. A) pecera experimental, B) espacio donde se colocó a cada uno de los machos, C) barrera, D) Video de peces que fungieron como depredadores, E) papel milimétrico, F) video cámara..

Se midió el tiempo y la distancia recorrida por cada macho utilizando el editor de video Avidemux 2.6.8[©] (<http://avidemux.sourceforge.net/>) el cual permitió conocer el lugar exacto donde se encontraba el pez antes de presentar la reacción de escape y donde fue el punto exacto en el que concluyó su recorrido. Utilizando el papel milimétrico se midió la distancia entre el inicio y el final de su reacción usando como punto de referencia el extremo antero-dorsal de la mandíbula de cada macho. De esta manera se obtuvo el tiempo en milisegundos y la distancia recorrida en milímetros. La fórmula utilizada para calcular la velocidad de escape fue:

$$v = d/t$$

Donde v significa velocidad, d la distancia recorrida y t el tiempo que tardó en recorrer la distancia en cuestión (Tippens y Hernández, 2007).

Análisis estadístico

Se construyeron 12 modelos hipotéticos con sentido biológico (Cuadro 3). La variable respuesta fue la velocidad de escape y las variables explicativas fueron los dos principales ejes de forma de los machos (RW1 y RW2) y el tamaño del centroide de los machos (TC-macho). Se realizaron modelos lineales generalizados utilizando R (R Development Core Team, 2008). Se examinaron modelos en los que cada variable explicativa afecta de manera independiente a la velocidad de escape de los machos y modelos con efectos aditivos e interactivos de las variables explicativas. También se construyó un modelo nulo en donde no hay efecto de ninguna de las variables explicativas sobre la velocidad de escape de los machos. Para seleccionar el modelo más verosímil se

utilizó el procedimiento basado en el Criterio de Información de Akaike para muestras pequeñas (AIC_c) que se detalló anteriormente.

Cuadro 3. Modelos con sentido biológico realizados para el análisis de velocidad de escape de los machos. VE = Velocidad de escape. Los coeficientes β representan los coeficientes de modelos lineales generalizados. TC-macho = Tamaño del centroide del macho. RW1 = Primer eje de variación de forma de los machos. RW2 = Segundo eje de variación de forma de los machos.

Modelo	Significado
VE = β_0 + β_1 TC-macho + β_2 RW1	Modelo donde la velocidad de escape de los machos es una función del efecto aditivo del tamaño del centroide y uno de los ejes de variación de la forma de los machos.
VE = β_0 + β_1 TC-macho + β_2 RW2 + β_3 RW2 \times TC-macho	Modelo de interacción donde la velocidad de escape de los machos es una función de la interacción entre el tamaño del centroide y uno de los ejes de variación de la forma.
VE = β_0	Modelo nulo, no hay efecto de ninguna variable explicativa sobre la velocidad de escape de los machos.

RESULTADOS

ANÁLISIS DE FORMA

Se obtuvieron 18 ejes de forma, es decir 18 deformaciones relativas (RW). Para los análisis de datos únicamente se consideraron los dos primeros ejes de variación, los cuales en su conjunto explican el 40% de la variación contenida en la forma de los machos. En ambos ejes se observó que los extremos positivos corresponden a formas delgadas (hidrodinámicas) y los extremos negativos corresponden a formas robustas (Fig. 10). Además la distancia entre la inserción anterior de la aleta dorsal y la inserción posterior de la aleta anal es diferente en cada uno de los extremos de los ejes de variación. En los extremos negativos estos puntos se encuentran más cercanos a diferencia de los extremos positivos. En el extremo negativo del primer eje de variación (RW1) los machos son más robustos entre la inserción anterior de la aleta dorsal y la inserción posterior de la aleta anal. En contraste, en el extremo negativo del segundo eje de variación (RW2), los machos son más robustos entre la hendidura del final antero-posterior de la cabeza y la inserción del opérculo. El pedúnculo caudal es alargado en el caso de los extremos positivos, contrario a lo que se observa en los extremos negativos donde la longitud del pedúnculo caudal es menor (Figura 10).

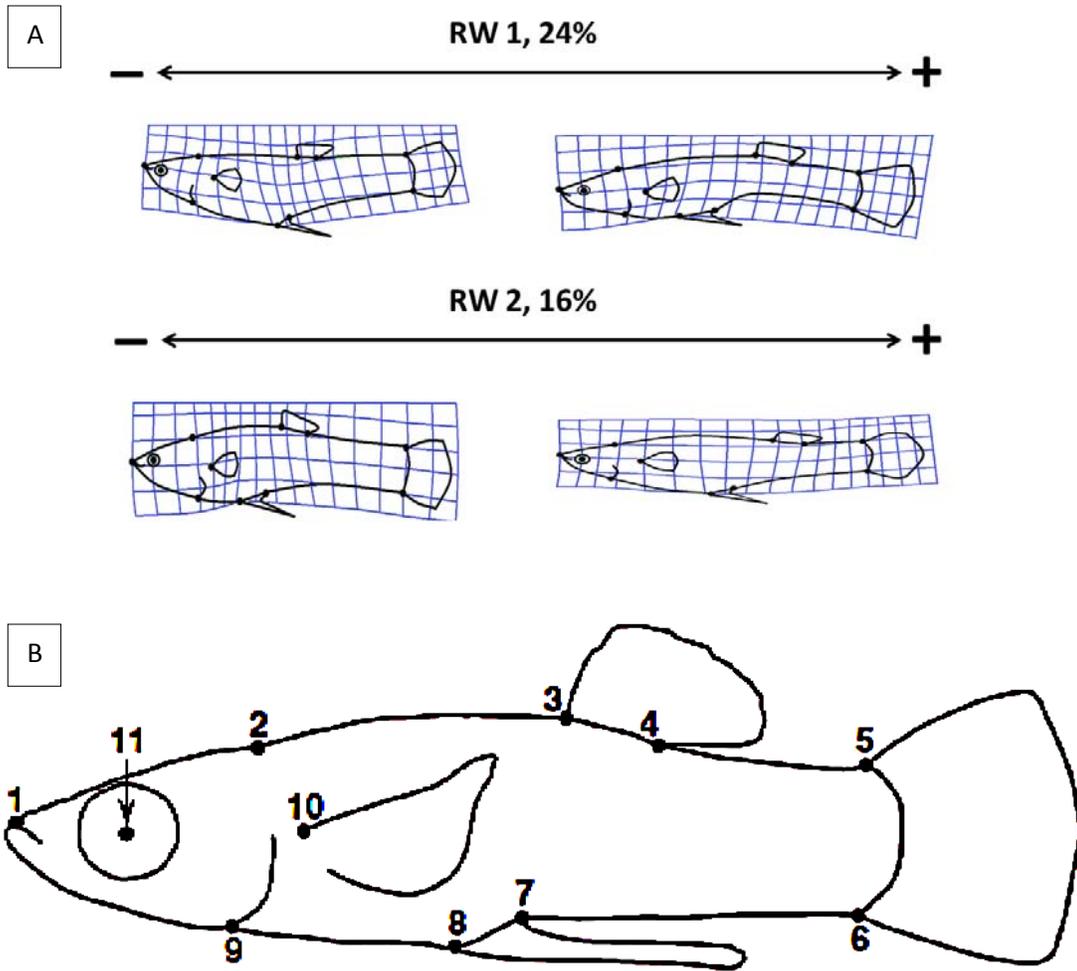


Figura 10. Figura 10A. Representación de la forma de los machos de *Poeciliopsis infans* (redes de deformación) de acuerdo con el primer y segundo ejes de variación de la forma (RW1 y RW2). Se muestra el porcentaje de variación entre individuos en la forma corporal que se explica por cada uno de los ejes. Figura 10B, Puntos anatómicos homólogos (landmarks) para el análisis de forma de los machos. (1) Punto máximo antero-dorsal de la mandíbula, (2) hendidura del final antero-posterior de la cabeza, (3) inserción anterior de la aleta dorsal, (4) inserción posterior de la aleta dorsal, (5) inserción dorsal de la aleta caudal, (6) inserción ventral de la aleta caudal, (7) inserción posterior de la aleta anal, (8) inserción anterior de la aleta anal, (9) inserción del opérculo y perfil ventral del cuerpo, (10) inserción dorsal de la aleta lateral, (11) centro del ojo. Obtenido de Langerhans y Makowicz, 2009.

SUPERVIVENCIA

Se construyeron 52 modelos con los cuales se analizó el efecto de la forma y el tamaño sobre la supervivencia y la probabilidad de captura (Cuadro 4). El modelo que mejor ajuste obtuvo según el Criterio de Información de Akaike (AIC_c) fue un modelo aditivo donde el tamaño del centroide (TC-macho) y el primer eje de variación de la forma (RW1) tienen un efecto sobre la supervivencia. La temporada y el tamaño del centroide tienen un efecto de interacción sobre la probabilidad de captura. El peso AIC ($wAIC_c$) de este mejor modelo fue de 0.32 (Cuadro 4). El ΔAIC_c es decir, la diferencia entre el modelo con mejor ajuste en los datos y el segundo modelo fue menor a dos (0.62), lo que indica que ambos modelos ajustan de manera similar a los datos. La diferencia entre estos dos modelos radica solamente en la probabilidad de captura. En el segundo modelo, la temporada y el tamaño del centroide tienen un efecto aditivo, en lugar de interacción. El $wAIC_c$ de este segundo modelo fue de 0.23 (Cuadro 4). De acuerdo con estos modelos, la supervivencia aumenta notablemente con la talla. Además, entre más delgada sea su morfología tienen mayores probabilidades de sobrevivir. Particularmente, los machos grandes y con formas más hidrodinámicas tienen la más alta probabilidad de supervivencia, la probabilidad estimada promedio por mes fue de 0.59 con un intervalo de confianza del 95% 0.54-0.64. (Figura 11).

Se estimó la sobre-dispersión del modelo global, es decir del más parametrizado (50 parámetros), mediante el factor de inflación de la varianza (\hat{c}). El \hat{c} estima la relación entre la cantidad de variación observada en los datos respecto de la cantidad de variación predicha por el modelo (Burnham y Anderson 2002). Cuando \hat{c} está alrededor de uno

indica que no hay exceso de dispersión en los datos. En mis resultados de marcaje y recaptura la sobre-dispersión fue ligera 1.12, por lo tanto no se espera ningún sesgo en las estimaciones de la supervivencia.

Cuadro 4. Resultados del proceso de selección de modelos que intentan explicar las fuentes de variación en la supervivencia de los machos de *Poeciliopsis infans*. Los modelos se enlistan de menor a mayor valor de AIC_c . Los modelos en negritas son los de mayor apoyo en los datos. AIC_c = criterio de información de Akaike ajustado para muestras pequeñas, ΔAIC_c = diferencia en el valor de AIC_c de cada modelo con respecto al mejor modelo, $wAIC_c$ = apoyo relativo de cada modelo en los datos, ϕ = supervivencia, p = probabilidad de captura, TC-macho = tamaño del centroide de los machos, RW1 = primer eje de variación de forma de los machos, RW2 = Segundo eje de variación de forma de los machos, tp = temporada de campo, (.) = modelos con parámetros constantes.

Modelo	AIC_c	ΔAIC_c	$wAIC_c$
ϕ (TC-macho + RW1) p (TC-macho \times tp)	3162.95	0	0.32
ϕ (TC-macho + RW1) p (TC-macho + tp)	3163.56	0.62	0.23
ϕ (TC-macho \times RW1) p (TC-macho \times tp)	3164.95	2.01	0.12
ϕ (TC-macho \times RW1) p (TC-macho + tp)	3165.58	2.64	0.09
ϕ (TC-macho \times RW2) p (TC-macho \times tp)	3166.21	3.26	0.06
ϕ (TC-macho) p (TC-macho \times tp)	3167.05	4.10	0.04
ϕ (TC-macho + RW2) p (TC-macho \times tp)	3167.09	4.14	0.04
ϕ (TC-macho) p (TC-macho + tp)	3167.85	4.91	0.03
ϕ (TC-macho \times RW2) p (TC-macho + tp)	3167.93	4.98	0.03
ϕ (TC-macho + RW2) p (TC-macho + tp)	3167.97	5.02	0.03
ϕ (TC-macho + RW1) p (tp)	3169.3	6.35	0.01
ϕ (TC-macho \times RW1) p (tp)	3171.27	8.32	0.05
ϕ (TC-macho \times RW2) p (tp)	3172.55	9.60	0.003
ϕ (TC-macho + RW2) p (tp)	3173.48	10.54	0.002
ϕ (TC-macho) p (tp)	3173.51	10.56	0.002
ϕ (RW1 + RW2) p (TC-macho + tp)	3182.53	19.58	<0.01
ϕ (RW1 \times RW2) p (TC-macho + tp)	3183.88	20.94	<0.01
ϕ (RW1) p (TC-macho + tp)	3183.96	21.0117	<0.01
ϕ (RW1 + RW2) p (TC-macho \times tp)	3184.06	21.1175	<0.01
ϕ (RW1 \times RW2) p (TC-macho \times tp)	3185.4	22.4489	0
ϕ (RW1) p (TC-macho \times tp)	3185.61	22.6635	0
ϕ (RW2) p (TC-macho + tp)	3188.09	25.1432	0
ϕ (.) p (TC-macho + tp)	3189.6	26.6503	0

φ (RW2) p (TC-macho \times tp)	3189.63	26.6803	0
φ (.) p (TC-macho \times tp)	3191.25	28.3055	0
φ (RW1 + RW2) p (tp)	3208.93	45.9836	0
φ (RW1 \times RW2) p (tp)	3210.25	47.3014	0
φ (RW1) p (tp)	3212.46	49.5097	0
φ (RW2) p (tp)	3215.33	52.378	0
φ (.) p (tp)	3219.14	56.1924	0
φ (TC-macho + RW1) p (TC-macho)	3242.13	79.1839	0
φ (TC-macho \times RW1) p (TC-macho)	3244.14	81.1917	0
φ (TC-macho) p (TC-macho)	3245.61	82.6601	0
φ (TC-macho + RW2) p (TC-macho)	3247.16	84.2081	0
φ (TC-macho \times RW2) p (TC-macho)	3247.18	84.2281	0
φ (TC-macho + RW1) p (.)	3247.85	84.9069	0
φ (TC-macho \times RW1) p (.)	3249.84	86.8938	0
φ (TC-macho) p (.)	3251.23	88.2838	0
φ (TC-macho \times RW2) p (.)	3251.79	88.8465	0
φ (TC-macho + RW2) p (.)	3252.65	89.6983	0
φ (RW1) p (TC-macho)	3257.03	94.083	0
φ (RW1 + RW2) p (TC-macho)	3257.79	94.8427	0
φ (RW1 \times RW2) p (TC-macho)	3259.45	96.5048	0
φ (.) p (TC-macho)	3261.52	98.5737	0
φ (RW2) p (TC-macho)	3262.32	99.3776	0
φ (RW1 + RW2) p (.)	3281.51	118.5596	0
φ (RW1) p (.)	3282.12	119.1756	0
φ (RW1) p (.)	3282.12	119.1756	0
φ (RW1 \times RW2) p (.)	3283.12	120.1749	0
φ (RW2) p (.)	3286.81	123.8632	0
φ (.) p (.)	3287.47	124.5221	0

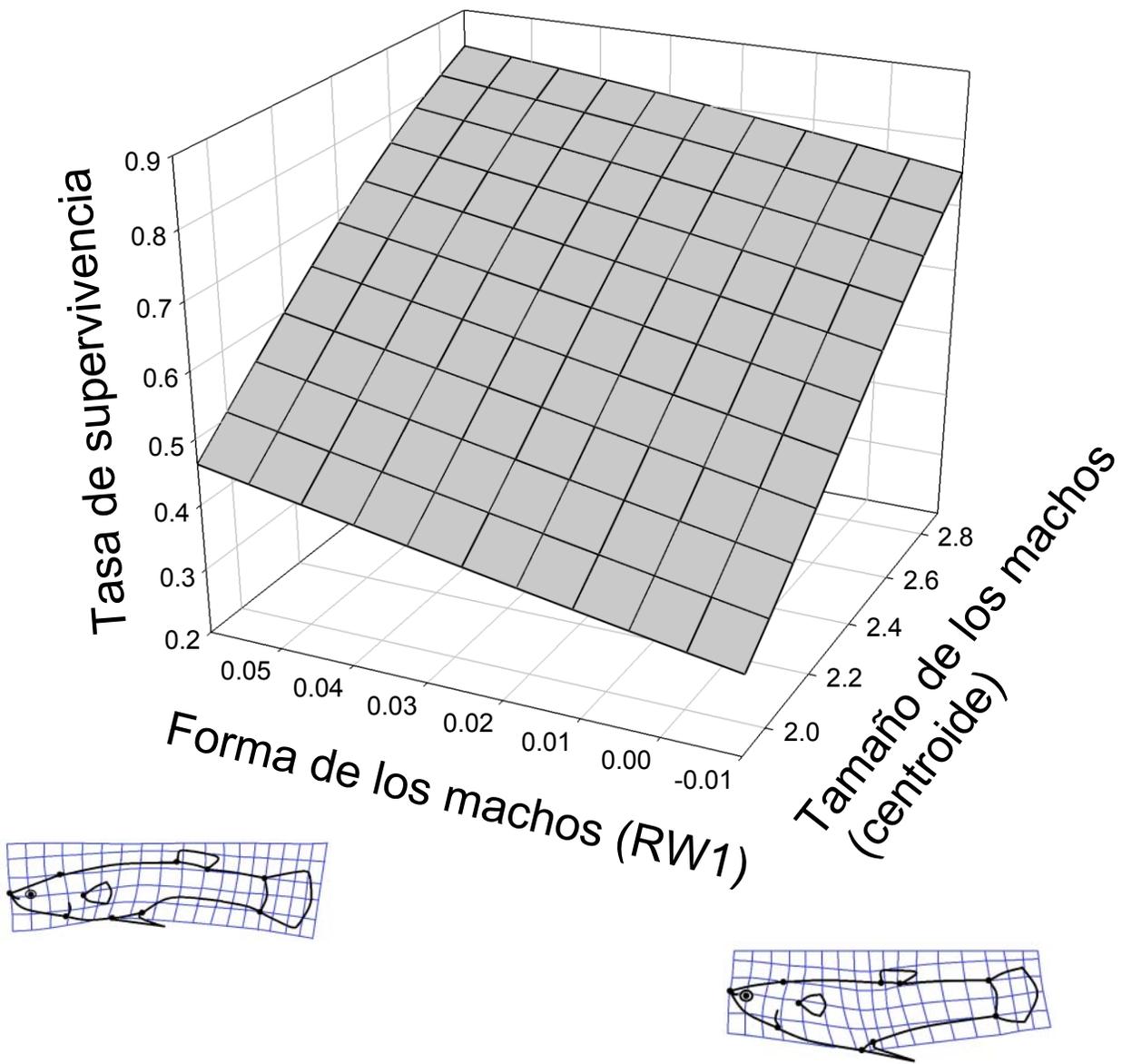


Figura 11. Probabilidad de supervivencia mensual respecto a la forma (RW1) y el tamaño (centroide) de los machos de *Poeciliopsis infans*.

Probabilidad de recaptura

Como se mencionó anteriormente el modelo con mejor ajuste indica un efecto de interacción entre el tamaño del centroide de los machos y la temporada sobre la probabilidad de captura de los machos. En el caso de la temporada de lluvias la probabilidad de capturar machos de tamaño grande es mayor que la probabilidad de capturar machos de menor tamaño (Figura 12A). En cambio en temporada de secas frías la probabilidad de capturar a tamaños pequeños y grandes disminuye, aunque siguen siendo los machos grandes los que tienen mayor probabilidad de ser capturados (Figura 12B). En el caso de secas cálidas la probabilidad de capturar a los individuos de cualquier tamaño aumenta y la diferencia entre la probabilidad de capturar a machos chicos y grandes es menor (Figura 12C).

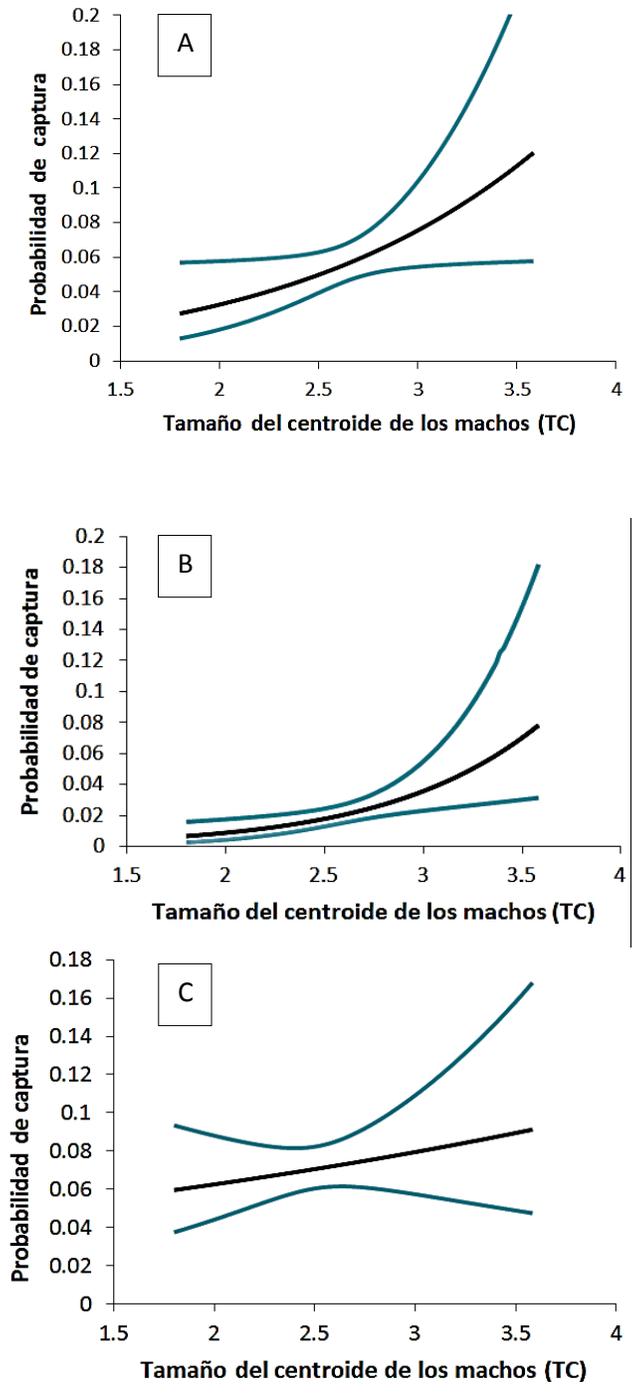


Figura 12. Probabilidad de captura de los machos en: A) lluvias, B) secas frías, C) secas cálidas. Se observa un efecto de interacción entre la temporada y el tamaño del centroide (TC) sobre la probabilidad de captura de los individuos.

NÚMERO DE CÓPULAS

Se construyeron 26 modelos con los cuales se analizó el efecto de la forma y el tamaño sobre el número de cópulas que obtienen los machos (Cuadro 5). El modelo que mejor ajuste obtuvo según el Criterio de Información de Akaike (AIC_c) fue un modelo de interacción entre el tamaño del centroide de la hembra (TC-hembra), el tamaño del centroide del macho (TC-macho) y el primer eje de variación de forma de los machos (RW1) afectando al número de cópulas (NC) que obtienen. Este modelo tuvo un apoyo relativo notablemente alto ($wAIC_c = 0.82$). El ΔAIC_c de este mejor modelo con respecto a todos los demás modelos fue mayor a dos, lo que indica que todos los demás modelos tuvieron apoyo débil (Cuadro 5).

De acuerdo con el mejor modelo, el número de cópulas que obtienen determinadas formas y tamaños de los machos, depende del tamaño de las hembras. Cuando interactúan con hembras de tamaño pequeño, machos con formas robustas y tamaños grandes son los que obtienen mayor número de cópulas (Figura 13). En contraste, con hembras de tamaño grande, los machos de formas hidrodinámicas y tamaños pequeños son los que obtienen mayor número de cópulas (Figura 14).

Cuadro 5. Resultados del proceso de selección de modelos que intentan explicar las fuentes de variación en el número de cópulas que obtienen los machos de *Poeciliopsis infans*. Los modelos se enlistan de menor a mayor valor de AIC_c . El modelo en negritas es el que obtuvo mayor apoyo en los datos. AIC_c = criterio de información de Akaike ajustado para muestras pequeñas, ΔAIC_c = diferencia en el valor de AIC_c de cada modelo con respecto al mejor modelo, $wAIC_c$ = apoyo relativo de cada modelo en los datos, NC = número de cópulas, TC-macho = tamaño del centroide de los machos, RW1 = primer eje de variación de forma de los machos, RW2 = Segundo eje de variación de forma de los machos, TC-hembra = tamaño del centroide de la hembra y (.) = modelo en el que la variable respuesta se mantiene constante.

Modelo	AIC_c	ΔAIC_c	$wAIC_c$
NC (TC-hembra × TC-macho × RW1)	423.76	0	0.82
NC (TC-hembra × TC-macho × RW2)	426.75	2.99	0.18
NC (TC-hembra × RW2)	435.71	11.95	<0.01
NC (TC-hembra × RW1 × RW2)	443.27	19.51	<0.01
NC (TC-hembra × TC-macho)	449.30	25.54	0
NC (TC-hembra)	455.43	31.67	0
NC (TC-hembra + RW2)	457.26	33.50	0
NC(TC-hembra + RW1)	457.58	33.82	0
NC (TC-hembra + TC-macho)	457.68	33.92	0
NC (TC-hembra + RW1 + RW2)	459.58	35.82	0
NC (TC-hembra + TC-macho + RW2)	459.62	35.86	0
NC (TC-hembra × RW1)	459.80	36.04	0
NC (TC-hembra + TC-macho + RW1)	459.91	36.15	0
NC (TC-hembra + TC-macho + RW1 + RW2)	462.04	38.29	0
NC (TC-macho × RW1 × RW2)	462.33	38.57	0
NC (TC-macho × RW1)	470.28	46.52	0
NC (.)	495.04	71.28	0
NC (RW1)	496.45	72.69	0
NC (RW2)	496.85	73.09	0
NC (TC-macho)	497.18	73.42	0
NC (RW1 + RW2)	498.07	74.31	0
NC (TC-macho + RW1)	498.71	74.95	0
NC (TC-macho + RW2)	499.09	75.33	0
NC (RW1 × RW2)	499.98	76.22	0
NC (TC-macho + RW1 + RW2)	500.41	76.65	0
NC (TC-macho × RW2)	501.45	77.69	0

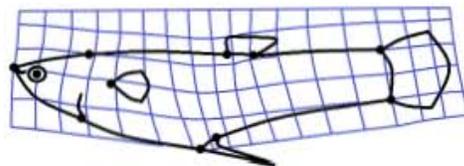
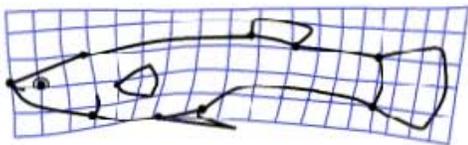
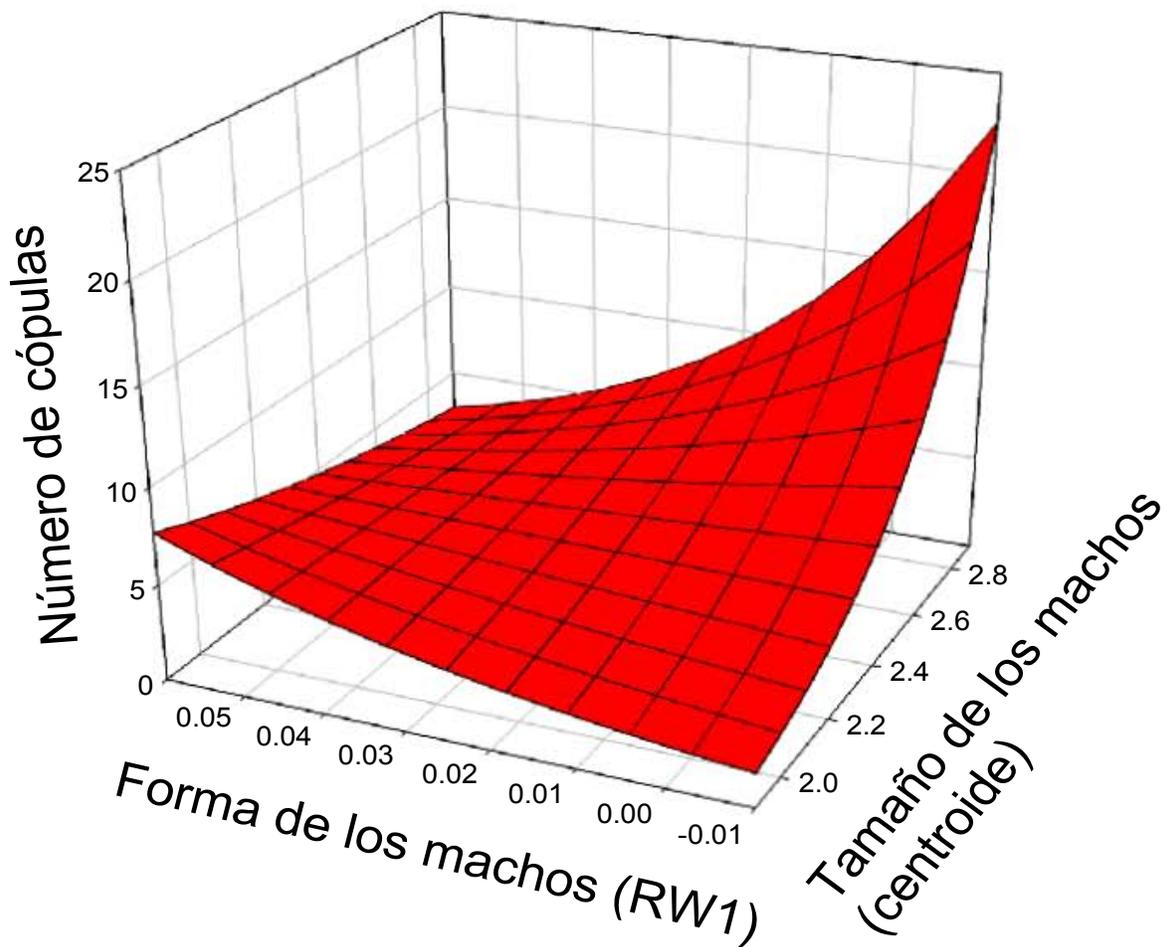


Figura 13. Número de cópulas que obtienen los machos con hembras de tamaño pequeño en función de su forma (RW1) y su tamaño (tamaño del centroide de los machos). Machos con formas robustas y tamaños grandes obtienen mayor número de cópulas con hembras de tamaño pequeño.

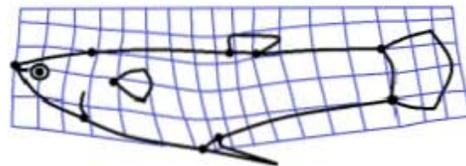
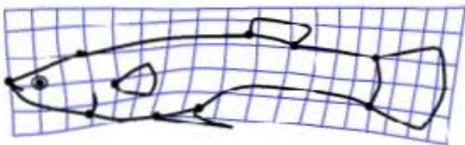
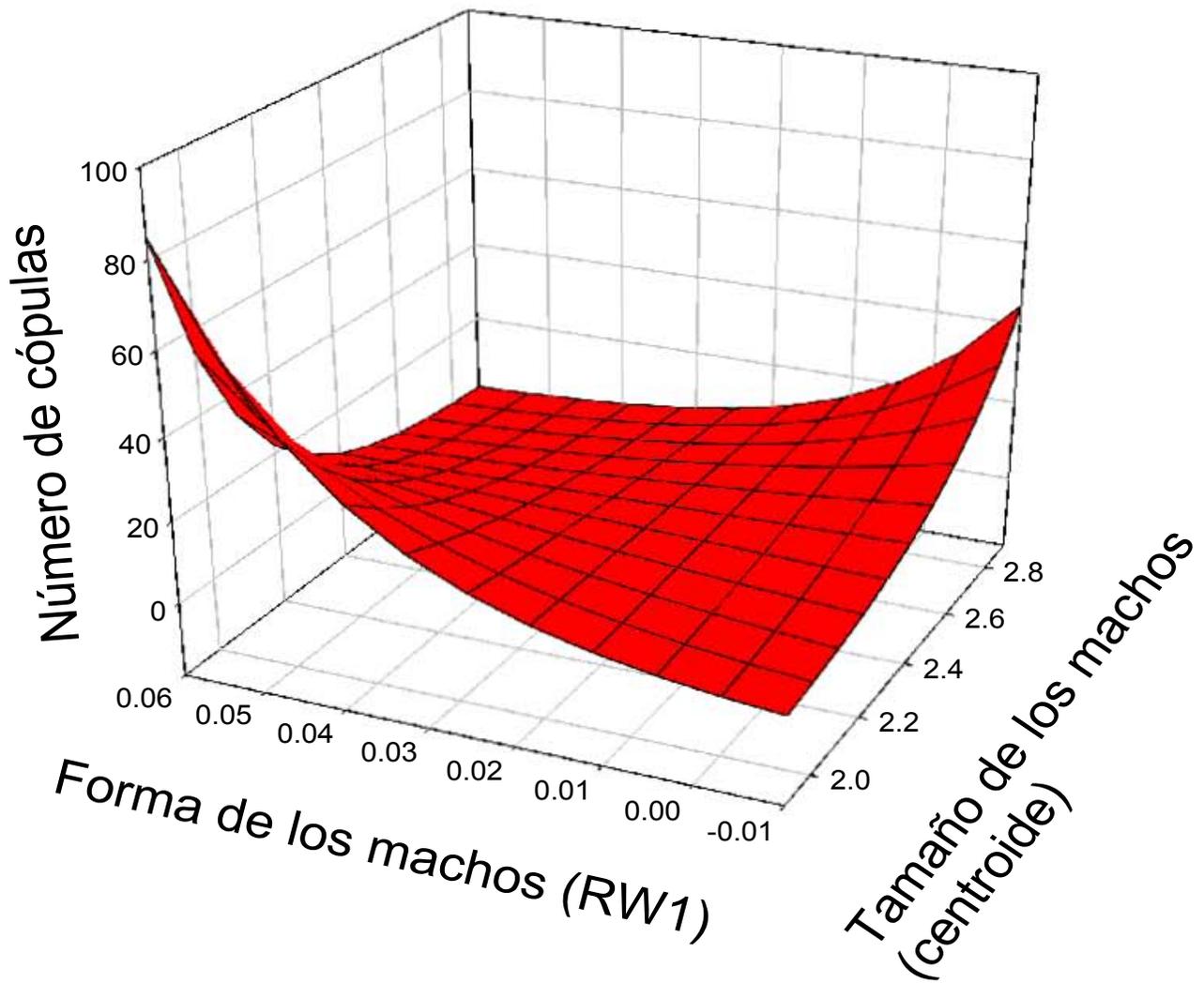


Figura 14. Número de cópulas que obtienen los machos con hembras de tamaño grande en función de su forma (RW1) y su tamaño (tamaño del centroide de los machos). Machos con formas hidrodinámicas y tamaños pequeños obtienen mayor número de cópulas con hembras de tamaño grande.

VELOCIDAD DE ESCAPE

Se construyeron 12 modelos con los cuales se analizó el efecto de la forma y el tamaño sobre la velocidad de escape (VE) que tienen los machos (Cuadro 6). El modelo que mejor ajuste obtuvo según el Criterio de Información de Akaike (AIC_c) fue aquel en el cual únicamente el primer eje de variación de forma de los machos (RW1) tiene un efecto sobre la velocidad de escape de los machos. El segundo modelo con mejor ajuste es un modelo constante donde no hay un efecto de ninguna variable explicativa sobre la velocidad de escape de los machos. El ΔAIC_c , es decir la diferencia entre el modelo con mejor ajuste en los datos y el segundo modelo es menor a dos (0.88), lo que indica que ambos modelos ajustan de manera similar. El peso AIC ($wAIC_c$) del mejor modelo fue de 0.32, mientras que el del segundo mejor modelo fue de 0.22. De acuerdo con los datos (Figura 15), y consistentemente con el modelo que tuvo el mejor ajuste, los machos con formas más delgadas exhiben velocidades de escape más altas.

La razón de evidencia entre el primer y segundo modelo fue de 1.55. Esto es, el primer modelo es una vez y media más verosímil que el segundo ($[w_1 = / w_2 =] = 1.55$) por lo cual se obtuvieron los valores ponderados de la relación entre el número de copulas y la forma de los machos tomando en cuenta los pesos de cada modelo (tal como sugieren Burnham y Anderson, 2002). La pendiente del modelo que tuvo más apoyo, aquel que sugiere un efecto de la forma corporal (RW1) sobre la velocidad de escape fue de 2.13. Sin embargo, al calcular una pendiente ponderada tomando en cuenta también al segundo modelo con alto apoyo (aquel en el que la pendiente es igual a cero), esta relación entre la morfología y la velocidad se vuelve más sutil. Esta pendiente ponderada tuvo un valor de

1.26 con un error estándar de 0.57 (calculado a través del método "delta"; Seber, 1982). El intervalo de confianza de esta pendiente ponderada (asumiendo normalidad en su distribución) fue de 0.12 a 2.4. Dado que este intervalo no incluye al cero, la pendiente ponderada es estadísticamente distinta de cero.

Cuadro 6. Resultados del proceso de selección de modelos que intentan explicar las fuentes de variación de la velocidad de escape de los machos de *Poeciliopsis infans*. Los modelos se enlistan de menor a mayor valor de AIC_c . Los modelos en negritas son los de mayor apoyo en los datos. AIC_c = criterio de información de Akaike ajustado para muestras pequeñas, ΔAIC_c = diferencia en el valor de AIC_c de cada modelo con respecto al mejor modelo, $wAIC_c$ = apoyo relativo de cada modelo en los datos, TC-macho = tamaño del centroide de los machos, RW1 = primer eje de variación de forma de los machos, RW2 = Segundo eje de variación de forma de los machos y (.) = modelo en el que la variable respuesta se mantiene constante.

Modelo	AIC_c	ΔAIC_c	$wAIC_c$
VE (RW1)	-40.83	0	0.32
VE (.)	-39.95	0.88	0.22
VE (RW1 + RW2)	-38.63	2.20	0.11
VE (TC-macho + RW1)	-38.44	2.39	0.10
VE (RW2)	-37.96	2.87	0.08
VE (TC-macho)	-37.73	3.10	0.07
VE (RW1 × RW2)	-36.69	4.14	0.04
VE (TC-macho + RW1 + RW2)	-36.18	4.66	0.03
VE (TC-macho × RW1)	-35.96	4.88	0.03
VE (TC-macho + RW2)	-35.77	5.06	0.02
VE (TC-macho × RW2)	-33.41	7.42	0.01
VE (TC-macho × RW1 × RW2)	-25.15	15.68	0

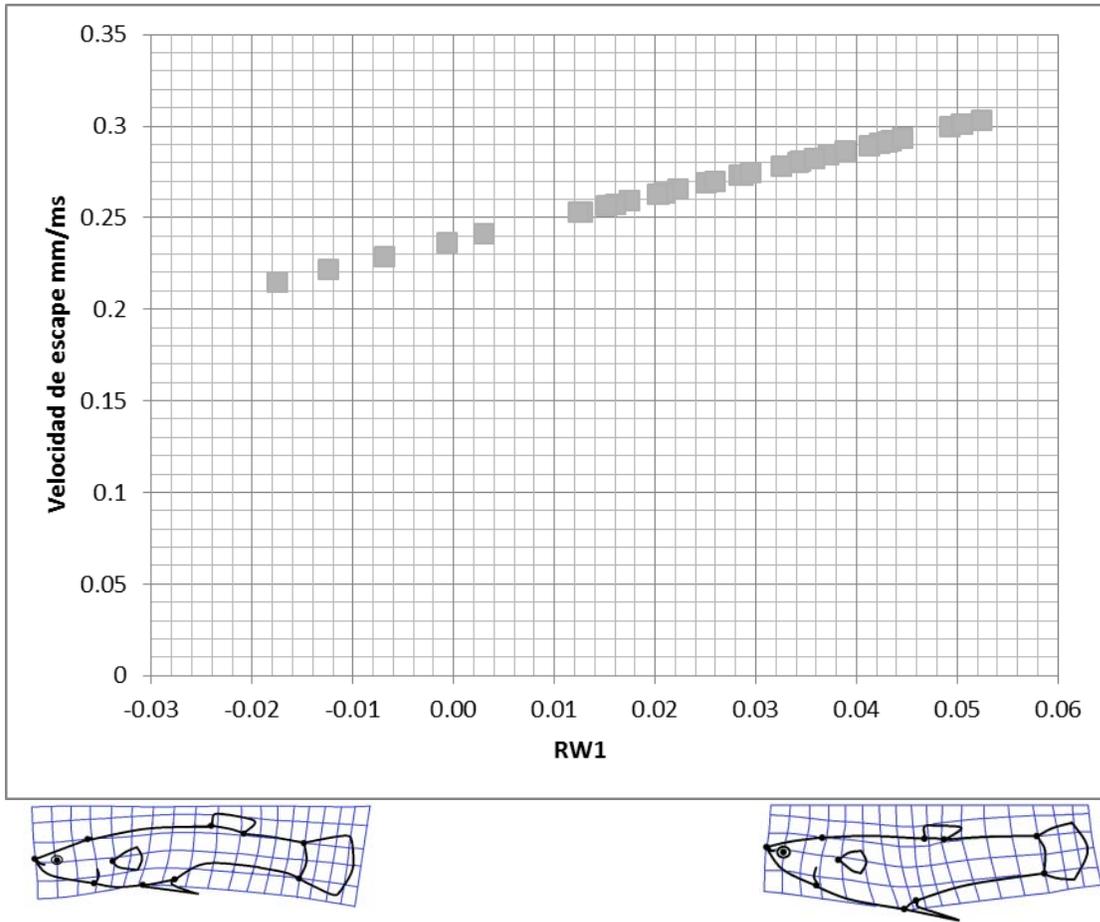


Figura 15. Velocidad de escape de los machos en función del primer eje de variación de la forma (RW1). Machos con formas delgadas son ligeramente más veloces que machos con formas robustas. Pendiente ponderada tomando en cuenta también al segundo modelo con alto apoyo.

DISCUSIÓN

SUPERVIVENCIA

¿Machos de tamaño relativamente pequeño y delgados (hidrodinámicos) sobreviven más que machos relativamente grandes y robustos?

El efecto de la depredación sobre el tamaño de los individuos de especies de peces ha sido ampliamente estudiado. Se ha demostrado que algunos depredadores seleccionan el tamaño de sus presas y que consumen principalmente individuos de mayor tamaño. En ambientes con alta depredación sobre individuos grandes, los individuos más pequeños tienen mejores probabilidades de sobrevivir (Reznick y Endler, 1982; Mattingly y Butler 1994; Johnson y Belk 2001; Floeter y Temming 2003; Johnson y Zúñiga-Vega, 2009; Langerhans y Reznick, 2009). La depredación también puede tener un efecto en la forma corporal que presentan los peces que son depredados. En sitios de alta depredación los machos de *Poecilia reticulata* presentan cabezas de tamaño pequeño y pedúnculos caudales alargados (Hendry *et al.*, 2006). En *Gambusia affinis* una forma corporal más alargada les permite velocidades más altas de reacción en contraste con formas corporales robustas, las cuales tienen una velocidad de escape menor (Langerhans *et al.*, 2004a; Langerhans *et al.*, 2004b). Asimismo, se ha observado que en *Gambusia hubbsi* peces con pedúnculos caudales más alargados tienen mayor velocidad de aceleración y mayor velocidad angular que peces con pedúnculos caudales cortos (Langerhans y Reznick, 2009). Además, en distintas poblaciones de *Gambusia hubbsi* y *G. caymanensis* se observó que la probabilidad de morir está asociada a sus formas corporales. En las poblaciones con menor probabilidad de sobrevivir los individuos presentan una cabeza más estrecha y un pedúnculo caudal amplio. En contraste, las poblaciones con mayor probabilidad de sobrevivir presentaron una

cabeza amplia y un pedúnculo caudal estrecho (Langerhans, 2009; Langerhans y Macowicz, 2009).

De acuerdo con los estudios mencionados, se esperaba que machos de *Poeciliopsis infans* con tamaños pequeños y formas delgadas sobrevivieran más que aquellos con tamaños grandes y formas robustas. En *Poeciliopsis infans* se observó que las formas hidrodinámicas sobreviven más que las robustas pero no se cumple que los tamaños pequeños tengan mayor probabilidad de sobrevivir ya que la supervivencia aumenta notablemente a medida que aumenta el tamaño de los machos. Los resultados indican que sí hay un efecto de la forma y el tamaño sobre la probabilidad de sobrevivir. Sin embargo, contrario a lo que esperaba, la selección natural parece favorecer machos de tamaño grande.

Es posible que la depredación en efecto, sea una causa de la variación observada de la forma y el tamaño sobre la tasa de supervivencia. Diversos estudios han demostrado que los depredadores seleccionan el tamaño de sus presas (Reznick y Endler, 1982; Mattingly y Butler 1994; Johnson y Belk 2001; Floeter y Temming 2003; Johnson y Zúñiga-Vega, 2009; Langerhans y Reznick, 2009). No obstante, la morfología con menor probabilidad de sobrevivir no coincide con lo que investigadores han encontrado ya que, en *Poeciliopsis infans*, la mayor mortalidad se concentra en peces pequeños contrario a lo que se ha observado en los estudios anteriores.

Para unas pocas especies existe evidencia de que la mortalidad más alta no siempre se concentra en las tallas de mayor tamaño. Por ejemplo, Zúñiga-Vega *et al.* (2012) observaron que al menos en una población de *Poeciliopsis baenschi* los individuos de tamaño mediano experimentaron un aumento en las tasas de mortalidad en comparación

con peces grandes o pequeños. En *Pomacentrus amboinensis* los peces que tienen menor probabilidad de sobrevivir debido a la preferencia de los depredadores son los peces de tamaños pequeños (McCormick y Holmes, 2006).

Dado que en *Poeciliopsis infans* se observó mayor mortalidad en los peces pequeños, es posible que los depredadores estén consumiendo presas de tamaño pequeño. En el sitio de estudio se detectó la presencia del pez piscívoro *Oreochromis aureus*, que podría estarse alimentando de presas de tamaño pequeño (Jiménez-Badillo y Nepita-Villanueva, 2000). Por lo tanto, es posible que el efecto selectivo de los depredadores signifique una preferencia por presas de menor tamaño.

Además de la depredación, existen otros factores que pueden afectar la probabilidad de sobrevivir de los peces. En un estudio se demostró que las neurotoxinas producidas por dinoflagelados (*Alexandrium excavatum*) tienen un efecto en la supervivencia de la especie *Scomber scombrus*. Particularmente se observó que la presencia de dinoflagelados tóxicos amenaza la supervivencia temprana de las larvas y por ende su reclutamiento a la población adulta (Robineau *et al.*, 1991). Se ha observado en la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) que al ser expuestos a diferentes concentraciones de endosulfán (pesticida) la supervivencia de los peces se incrementó significativamente con el aumento del tamaño de los individuos, lo que genera mortalidad diferencial en función del tamaño (Capkin *et al.*, 2006). Es posible que en mi población de estudio de *Poeciliopsis infans* exista un efecto de algunos componentes tóxicos en el agua que afecten predominantemente a los peces de tamaño pequeño.

Otro factor que puede generar mortalidad diferencial es la densidad poblacional como ocurre en especies de peces como: *Salmo gairdneri* y *Oncorhynchus mykiss*, (Refstie, 1976; Abbott *et al.*, 1985; Papoutsoglou *et al.*, 1987; Holm *et al.*, 1990; Wagner *et al.*, 1996). Es posible que en *P. infans* la densidad poblacional tenga un efecto negativo sobre la supervivencia.

Además los machos que tienen mayor probabilidad de sobrevivir presentan formas hidrodinámicas y según los resultados encontrados las formas hidrodinámicas son ligeramente más veloces. Esto podría explicar por qué las formas hidrodinámicas sobreviven más que las robustas, ya que aparentemente podrían tener mayor probabilidad de escapar de sus depredadores. Este resultado concuerda con otros estudios que demuestran que cuerpos alargados e hidrodinámicos tienen un mejor desempeño durante el nado (Langerhans *et al.*, 2004a; Langerhans y Reznick, 2010).

Según el estudio de Hendry *et al.* (2006) las formas y tamaños de peces de *Poecilia reticulata* que fueron exitosos variaron año con año. Por lo tanto, surge la interrogante de si la forma y el tamaño de los machos de esta especie de estudio (*Poeciliopsis infans*) son susceptibles a variar con el paso del tiempo debido a presiones selectivas cambiantes o si la combinación de morfología y tamaño con mayor probabilidad de sobrevivir (forma hidrodinámica y tamaños grandes) se mantiene relativamente constante año con año.

En algunas especies de poecilidos que existe una mortalidad diferente entre machos y hembras. Por ejemplo en *Poecilia reticulata* dependiendo de la población las hembras tienen mayor probabilidad de sobrevivir que los machos (Reznick *et al.*, 2004) pero en otras poblaciones de *Poecilia reticulata* son los machos quienes tienen mayor probabilidad de

sobrevivir (Mattingly y Butler 1994). Algunos autores han considerado que la velocidad del flujo de agua es uno de los factores ambientales que pueden definir la forma de los peces (Nicoletto, 1996; Urrutia, 2004; Langerhans, 2008). En otro estudio observaron diferencias en la forma corporal de *Poeciliopsis turrubarensis* dependiendo de su hábitat, las poblaciones del interior son más fusiformes que los peces de los lugares costeros (Zúñiga-Vega *et al.*, 2007). Es posible que en *Poeciliopsis infans* también se puedan encontrar diferencias sobre la combinación de forma y tamaño más exitosos dependiendo de la población. Además puede que la forma y tamaño corporal de los machos con mayor probabilidad de sobrevivir pueda ser diferente en las hembras. Adicionalmente es posible que el flujo de agua también este ejerciendo un efecto sobre la forma y el tamaño corporal de la especie de estudiada.

Las preguntas que surgen a partir de este estudio y que deben abordarse en un futuro son las siguientes. (1) ¿Cuál es el efecto de la forma y el tamaño corporal sobre la probabilidad de sobrevivir en diferentes poblaciones de *Poeciliopsis infans*? (2) ¿Cuál es el efecto de los depredadores y el ambiente sobre la probabilidad de sobrevivir de las hembras? (3) A lo largo de varios años, ¿Cuáles son las formas y tamaños con mayor probabilidad de sobrevivir? ¿La combinación fenotípica de los machos con mayor probabilidad de sobrevivir (formas delgadas y tamaños grandes) es la más exitosa año con año? (4) ¿La velocidad de la corriente de agua, la toxicidad del agua y la densidad poblacional son factores que afectan la probabilidad de sobrevivir?

NÚMERO DE CÓPULAS

¿Machos de tamaño pequeño y delgados (hidrodinámicos) obtienen mayor número de cópulas que machos grandes y con formas robustas?

En peces poecílidos (particularmente en *Gambusia holbrooki* y *Poecilia reticulata*; Bisazza y Marin, 1991; Bisazza, 1993; Bisazza y Marin 1995; Bisazza y Pilastro, 1997) que machos más pequeños logran mayor número de cópulas en comparación con machos grandes. Se ha demostrado también que los machos de tamaño pequeño de *Jenynsia multidentata* son más exitosos en los intentos de apareamiento que los machos grandes (Bisazza *et al.*, 2000).

En general en peces, la forma del cuerpo determina directamente la velocidad de locomoción: peces más hidrodinámicos son más rápidos y tienen mayor velocidad de escape (Langerhans, 2008; Langerhans y Reznick, 2009). Por esta razón se esperaba que machos de tamaño pequeño e hidrodinámicos (delgados) obtuvieran mayor número de cópulas, ya que podrían ser veloces e imperceptibles para las hembras.

En la población de estudio de *Poeciliopsis infans* se observó que hay un efecto importante del tamaño y la forma de los machos sobre el número de cópulas que obtienen, pero este efecto depende del tamaño de la hembra. Cuando los machos interactúan con hembras grandes, las formas hidrodinámicas y tamaños pequeños obtienen mayor número de cópulas. En contraste, con hembras pequeñas, los machos con formas robustas y tamaños grandes obtienen mayor número de cópulas. Debido a este resultado se observa que no se cumplieron las predicciones ya que se esperaba que solo una combinación

fenotípica (delgados y pequeños) resultara más exitosa comparada con otros fenotipos. Este resultado es consistente con lo que encontraron Bisazza *et al.* (1993): en *Gambusia holbrooki* el éxito de cópulas de los machos está asociado directamente al tamaño de la hembra, es decir el éxito de cópula de los machos de tamaño pequeño aumenta conforme aumenta el tamaño de las hembras.

Una de las combinaciones fenotípicas (machos pequeños y delgados) va acorde con las predicciones. En cambio para la segunda combinación fenotípica machos grandes y robustos contradice esta predicción. Los resultados sugieren que existe selección disruptiva porque hay dos combinaciones fenotípicas de machos que son más exitosas obteniendo cópulas y que representan los extremos de los posibles valores de tamaño y forma de los machos de *P. infans* (Figura 16).

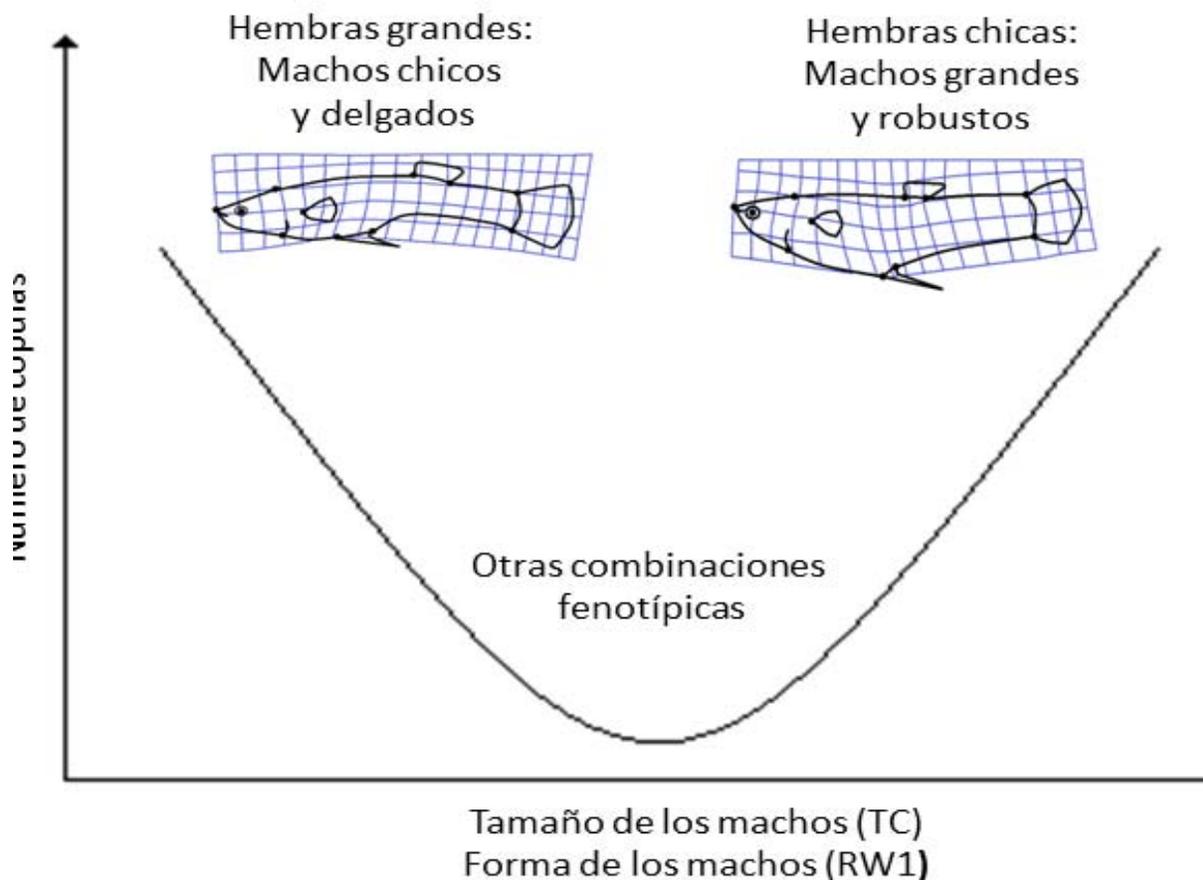


Figura 16. Posible selección disruptiva actuando sobre el número de cópulas que obtienen los machos de *Poeciliopsis infans* dependiendo de su forma corporal (RW1) y su tamaño (TC), así como del tamaño de las hembras.

De acuerdo con estos resultados, sugerimos que cada una de las combinaciones fenotípicas tiene ventajas sobre los demás fenotipos que no son tan exitosos. Los machos pequeños e hidrodinámicos de *P. infans* pueden ser más exitosos ya que la forma les permite ser ligeramente más veloces para alcanzar a las hembras y lograr las cópulas (Langerhans *et al.*, 2004a). Por otra parte, ser pequeños los podría hacer imperceptibles para las hembras (Bisazza y Marin, 1991; Bisazza, 1993; Bisazza y Marin 1995; Bisazza y Pilastro, 1997). Además puede que exista una ventaja de esta combinación fenotípica

debido a que logran mayor número de cópulas con hembras de mayor tamaño y las hembras de tamaño grande de *P. infans* tienen un mayor número de embriones por camada (Frías-Alvarez *et al.*, 2014). Es probable que los machos de formas hidrodinámicos y de tamaño pequeño prefieran a hembras de tamaño mayor debido a que podrían ser padres de un mayor número de crías (Arriaga y Schlupp, 2013). La preferencia de los machos pequeños de *Poeciliopsis infans* por hembras grandes coincide con lo que otros investigadores han encontrado en otras especies como *Poecilia mexicana* y *P. reticulata* (Plath *et al.*, 2006; Jesiwiet y Godin, 2011; Arriaga y Schlupp, 2013).

Los machos de tamaño grande y formas robustas de *P. infans* pueden ser más exitosos con hembras de tamaño menor ya que las hembras de tamaño pequeño pueden tener menos experiencia para eludir la cópula de los machos. En los peces de *Heterandria formosa* los machos prefieren hembras de tamaño pequeño, aparentemente porque la probabilidad de que una hembra pequeña sea virgen es alta y esto resultaría más ventajoso para los machos debido a que se reduce la probabilidad de competencia espermática (Ala-Honkola *et al.*, 2010). En este último estudio estos autores demostraron que los machos no utilizan feromonas para identificar a las hembras vírgenes, solo se guían por el tamaño de las mismas. Es probable que en *P. infans* los machos de tamaño grande y formas robustas prefieran hembras de tamaño menor. Se ha demostrado en *Belonesox belizanus* que los machos dominantes son de tamaño grande (Bisazza *et al.*, 1996). Es posible que los machos de *P. infans* de tamaño mayor y formas robustas sean dominantes sobre los demás fenotipos y por esta razón puedan copular con hembras vírgenes.

El éxito reproductivo puede estar asociado a factores como la pelea entre machos, tal es el caso de *Betta splendens*, donde existe una relación entre la interacción agresiva

entre machos y el éxito reproductivo (Clotfelter, 2006). Se ha observado en *Heterandria formosa* que los machos de tamaño pequeño son más agresivos y sexualmente más activos (Bisazza *et al.*, 1996). Es probable que en *P. infans* exista una relación entre tamaño y forma corporal sobre la agresividad y el éxito de cópula.

El éxito reproductivo de los machos de *P. infans* podría estar relacionado también a cierta preferencia femenina. Aparentemente, la conducta sexual de los peces del género *Poeciliopsis* está predominantemente determinada por el acoso de los machos hacia las hembras. Sin embargo, se han reportado casos donde también se ha observado preferencia femenina (Bisazza *et al.*, 2001). En *Gambusia holbrooki* los machos de tamaño mayor generalmente cortejan a las hembras, mientras que los machos de tamaño pequeño ejercen un efecto coercitivo sobre ellas (Pilastro *et al.*, 1997). Es posible que los dos fenotipos más exitosos para lograr cópulas utilicen diferentes sistemas de apareamiento. Podríamos encontrar una asociación entre la preferencia femenina por machos de tamaño mayor con formas robustas debido a una señal de calidad y de mayor probabilidad de sobrevivir (Brooks y Caithness, 1995). Por su parte los machos grandes emplearían una estrategia de cortejo hacia las hembras de menor tamaño. En contraste, los machos pequeños e hidrodinámicos podrían ejercer un efecto coercitivo al ser más agresivos y veloces (Bisazza *et al.*, 1996; Pilastro *et al.*, 1997).

Se ha estudiado que las hembras tienen preferencia por machos con gonopodios de mayor tamaño (Kahn *et al.*, 2009; Hernández-Rosas, 2014). Puede ser que exista un efecto de las combinaciones de forma y tamaño corporal y el tamaño del gonopodio sobre el éxito reproductivo de los machos dependiendo del tamaño de las hembras y de una posible preferencia femenina.

VELOCIDAD DE ESCAPE

¿Machos de tamaño pequeño y delgados (hidrodinámicos) son más veloces que machos grandes y con formas robustas?

En peces en general, la forma del cuerpo determina directamente la velocidad de locomoción: peces más hidrodinámicos (delgados y largos) son más rápidos, ágiles y tienen mayor velocidad de escape (Langerhans, 2008; Langerhans y Reznick, 2009). En el caso de la especie de estudio, *P. infans*, encontré que sólo la forma de los machos está involucrada en su velocidad de escape. Las predicciones se cumplieron parcialmente ya que en efecto los machos delgados son más veloces como lo mencionan otros investigadores. Sin embargo en esta especie no parece existir una relación entre el tamaño y la velocidad de escape.

Además de la velocidad, es posible que existan otros factores involucrados en la obtención de cópulas y en la capacidad de sobrevivir. Se ha demostrado que en *Brachyrhaphis episcopi*, existe una relación entre la agilidad y el nivel de depredadores. En poblaciones con altos niveles de depredadores los peces son más ágiles que en poblaciones con menor número de depredadores (Brown *et al.*, 2007). Se ha encontrado en *Brachyrhaphis episcopi*, que existe una relación entre la agilidad y el tamaño de los peces. Son más ágiles los peces de tamaño menor, en comparación con peces más grandes (Brown y Braithwaite, 2004). Es posible que la combinación de la velocidad de escape, la agilidad, la forma y el tamaño de los machos afecte directamente la supervivencia y el número de cópulas que obtienen los machos. Aún es necesario medir la agilidad en *P. infans*, misma que podría no estar directamente relacionada con la velocidad de escape.

¿La selección natural y la selección sexual actúan de manera similar sobre la forma y el tamaño de los machos?

Debido a que el sistema de apareamiento de *P. infans* está basado principalmente en acoso, se esperaba que la selección natural y la selección sexual actuaran de manera similar sobre la forma y el tamaño de los machos. Particularmente se esperaba que machos con formas hidrodinámicas (delgadas) y de menor tamaño tuvieran mayores tasas de supervivencia y fuesen mejores obteniendo apareamientos que machos con formas menos hidrodinámicas (robustas) y de mayor tamaño. Sin embargo, los resultados muestran que la combinación fenotípica de forma y tamaño con mayor probabilidad de sobrevivir no es similar a las combinaciones fenotípicas exitosas para la obtención de cópulas (Fig. 17). La selección natural y la selección sexual aparentemente no actúan en direcciones similares sobre la forma y el tamaño de los machos. Finalmente es importante recalcar que ni la selección natural y ni la selección sexual parecen favorecer en los machos la combinación fenotípica de ser pequeño y robusto (Figura 17).

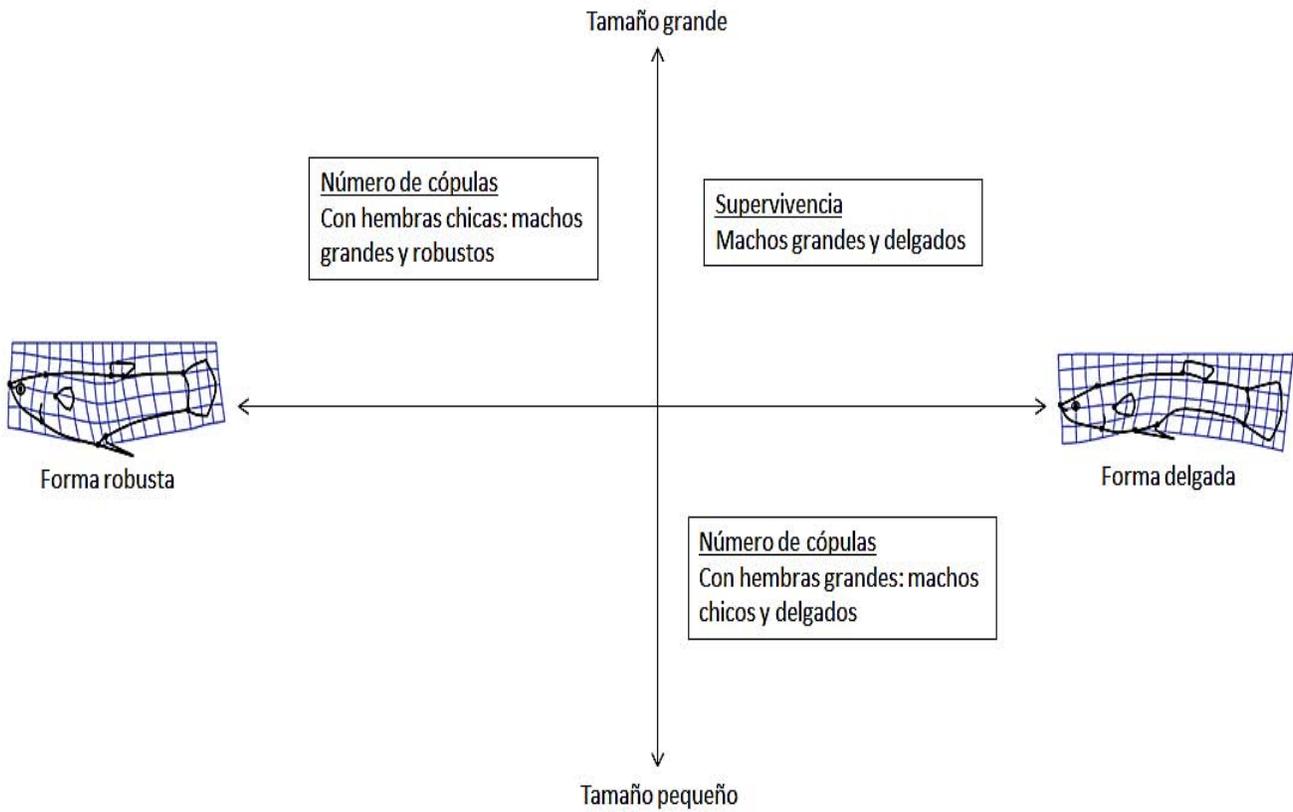


Figura 17. Forma y tamaño de los machos de *Poeciliopsis infans* con mayor probabilidad de sobrevivir y formas y tamaños con mayor éxito reproductivo.

CONCLUSIONES

Los objetivos de este trabajo fueron evaluar si las tasas de supervivencia de los machos en condiciones naturales dependen de su tamaño y morfología, y examinar si la velocidad de escape y número de cópulas de los machos en condiciones de laboratorio dependen de su tamaño y forma corporal. De acuerdo a los resultados se concluye que:

La forma y el tamaño de los machos tienen un efecto sobre la probabilidad de sobrevivir y el número de cópulas que obtienen.

Los machos con tamaños grandes y formas hidrodinámicas tienen mayor probabilidad de sobrevivir. Se puede asociar este resultado a factores como: depredadores, agentes tóxicos disueltos en el agua, flujo de agua y denso-dependencia.

Es posible que exista selección disruptiva actuando sobre el número de cópulas que logran obtener los machos. Se encontraron dos fenotipos más exitosos (machos pequeños y delgados y machos grandes y robustos) que los demás fenotipos presentes en la especie, aunque este resultado depende del tamaño de la hembra con la que interactúan. Es posible que existan dos diferentes estrategias reproductivas: preferencia femenina y conductas de acoso.

Los machos delgados (hidrodinámicos) son ligeramente más veloces que los machos con formas robustas. Este resultado podría implicar una ventaja a estos machos al momento de escapar de los depredadores y de conseguir cópulas.

La selección natural y la selección sexual no actúan de manera similar sobre la forma y el tamaño de los machos de *P.infans*.

LITERATURA CITADA

- Abbott, J.C., Dunbrack, R.L. y Orr, C.D., (1985). The interaction of size and experience in dominance relationships of juvenile steelhead trout (*Salmo gairdneri*). Behaviour, 92, 241- 253.
- Akaike, H. (1973). Maximum likelihood identification of Gaussian autoregressive moving average models. Biometrika, 60(2), 255-265.
- Ala-Honkola, O., Tuominen, L., y Lindström, K. (2010). Inbreeding avoidance in a poeciliid fish (*Heterandria formosa*). Behavioral ecology and sociobiology, 64(9), 1403-1414.
- Akre, K. L., Farris, H. E., Lea, A. M., Page, R. A., & Ryan, M. J. (2011). Signal perception in frogs and bats and the evolution of mating signals. science, 333(6043), 751-752.
- Amstrup S.C., T.L. McDonald y B.F.J. Manly. (2005). Handbook of capture-recapture analysis. Princenton University Press. Nueva Jersey, Estados Unidos.
- Andersson, M. B. (1994). Sexual selection. Princeton University Press.
- Andersson, S y Andersson, M. (1998). Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, B265. 445-450.
- Arriaga, L. R., y Schlupp, I. (2013). Poeciliid male mate preference is influenced by female size but not by fecundity. PeerJ, 1, e140.

- Baker, P. F., y Morhardt, J. E. (2001). Survival of chinook salmon smolts in the Sacramento-San Joaquin delta and Pacific Ocean. Department of Fish and Game.
- Basolo, A. L. (1990). Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science*, 250(4982), 808-810.
- Basolo, A.L. y Trainor, B. C. (2002). The conformation of a female preference for a composite male trait in green swordtails. *Animal Behaviour*, 63. 469-474.
- Beltrán, E., Santos, M. y Ruiz A. (1998). Antagonistic pleiotropic effect of second-chromosome inversions on body size a early life history traits in *Drosophila buzzatii*. *Evolution*, 52. 144-154.
- Bisazza A. (1993). Male competition, female mate choice and sexual size dimorphism in poeciliid fishes. *Marine Behaviour and Physiology*, 23:257-286.
- Bisazza A. y A. Pilastro (1997). Small male mating advantage and reversed size dimorphism in poeciliid fishes. *Journal of Fish Biology*, 50:397-406.
- Bisazza A. y G. Marin (1995). Sexual selection and sexual size dimorphism in the eastern mosquitofish *Gambusia holbrooki* (Pisces Poeciliidae). *Ethology, Ecology and Evolution*, 7:169-183.
- Bisazza A. y G. Marin. (1991). Male size and female mate choice in the Eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*: Poeciliidae). *Copeia*, 1991(3) 730-735.
- Bisazza A., G. Vaccari y A. Pilastro. (2001). Female mate choice in a mating system dominated by male sexual coercion. *Behavioral Ecology*, 12(1): 59-64.

- Bisazza, A., Manfredi, S., y Pilastro, A. (2000). Sexual Competition, Coercive Mating and Mate Assessment in the One-Sided Livebearer, *Jenynsia multidentata*: Are They Predictive of Sexual Dimorphism? *Ethology*, 106(11), 961-978.
- Bisazza, A., Novarini, N., y Pilastro, A. (1996). Male body size and male-male competition: Interspecific variation in poeciliid fishes. *Italian Journal of Zoology*, 63(4), 365-369.
- Bolger D.T., T.A. Morrison, B. Vance, D. Lee y H. Farid. (2012). A computer system for photographic mark-recapture analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5): 813-822.
- Brooks, R., y Caithness, N. (1995). Manipulating a seemingly non-preferred male ornament reveals a role in female choice. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 261(1360), 7-10.
- Brown, C., y Braithwaite, V. A. (2004). Size matters: a test of boldness in eight populations of the poeciliid *Brachyrhaphis episcopi*. *Animal Behaviour*, 68(6), 1325-1329.
- Brown, C., Jones, F., y Braithwaite, V. A. (2007). Correlation between boldness and body mass in natural populations of the poeciliid *Brachyrhaphis episcopi*. *Journal of Fish Biology*, 71(6), 1590-1601.
- Burnham K.P. y Anderson D.R. (2002). Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. Segunda edición. Springer. Nueva York, Estados Unidos.

- Capkin, E., Altinok, I., y Karahan, S. (2006). Water quality and fish size affect toxicity of endosulfan, an organochlorine pesticide, to rainbow trout. *Chemosphere*, 64(10), 1793-1800.
- Clotfelter, E. D., y Rodriguez, A. C. (2006). Behavioral changes in fish exposed to phytoestrogens. *Environmental Pollution*, 144(3), 833-839.
- Condon, C. H., y Wilson, R. S. (2006). Effect of thermal acclimation on female resistance to forced matings in the eastern mosquitofish. *Animal behavior*, 72(3), 585-593.
- Deaton, R. (2008). Factors influencing male mating behaviour in *Gambusia affinis* (Baird & Girard) with a coercive mating system. *Journal of Fish Biology*, 72(7), 1607-1622.
- Evans, J. P., Bisazza, A., y Pilastro, A. (2004). Female mating preferences for colourful males in a population of guppies subject to high predation. *Journal of Fish Biology*, 65(4), 1154-1159.
- Floeter, J. y Temming, A. (2003). Explaining diet composition of North Sea cod (*Gadus morhua*): prey size preference vs. prey availability. *Canadian Journal of Fisheries and Aquaculture Science*, 60, 140-150.
- Frías-Álvarez P., C. Macías-García, L.F. Vázquez-Vega y J.J. Zúñiga-Vega. (2014). Spatial and temporal variation in superfoetation and related life history traits of two viviparous fishes: *Poeciliopsis gracilis* and *P. infans*. *Naturwissenschaften*, 101: 1085-1098.

- Galindo-Villegas, J., y Sosa-Lima, F. (2002). Gonopodial system review and a new fish record of *Poeciliopsis infans* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) for Lake Patzcuaro, Michoacan, central Mexico. *Revista de biología tropical*, 50(3-4), 1151-1157.
- Gill, J. (2001). Interpreting interactions and interaction hierarchies in generalized linear models: Issues and applications. In Annual Meeting of the American Political Science Association, San Francisco.
- Hendry, A. P., Kelly, M. L., Kinnison, M. T., y Reznick, D. N. (2006). Parallel evolution of the sexes? Effects of predation and habitat features on the size and shape of wild guppies. *Journal of Evolutionary Biology*, 19, 741-754
- Hernández-Rosas. (2014). Costos y beneficios del gonopodio masculino de dos especies de peces vivíparos. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Hogstad O. (1987). It is expensive to be dominant? *Auk*, 104. 333–336.
- Holm, J. C., Refstie, T., Bo, S. (1990). The effect of fish density and feeding regimes on individual growth rate and mortality in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 89, 225-232.
- Houde, A. E. (1997). Sex, color, and mate choice in guppies. Princeton University Press.
- Jeswiet, S. B., y Godin, J. G. J. (2011). Validation of a method for quantifying male mating preferences in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Ethology*, 117(5), 422-429.

- Jímenez-Badillo M.L. y M.R. Nepita-Villanueva. (2000). Espectro trófico de la tilapia *Oreochromis aureus* (Peciformes: Cichlidae) en la presa infiernillo, Michoacán-Guerrero, México. *Revista de Biología Tropical*, 48(213), 487-494.
- Johnson JB y Belk MC. (2001). Predation environment predicts divergent life-history phenotypes among populations of the livebearing fish *Brachyrhaphis rhabdophora*. *Oecologia*, 126, 142–149.
- Johnson, J. B., y Zúñiga-Vega, J. J. (2009). Differential mortality drives life-history evolution and population dynamics in the fish *Brachyrhaphis rhabdophora*. *Ecology*, 90(8), 2243-2252.
- Jones IL. (1990). Plumage variability functions for status signalling in least auklets. *Animal Behaviour*, 3. 967–975.
- Jones IL. y Hunter, F.M. (1998). Experimental evidence for mutual inter and intrasexual selection favouring a crested auklet ornament. *Animal Behaviour*, 57, 521-528.
- Kahn, A. T., Mautz, B., y Jennions, M. D. (2009). Females prefer to associate with males with longer intromittent organs in mosquitofish. *Biology letters*, rsbl20090637.
- Kempenaers, B., Verheyen, G. R., Van den Broeck, M., Burke, T., Van Broeckhoven, C., y Dhondt, A. (1992). Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit. *Nature*, 357. 494-496.
- Kendal, D. (1977). The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability*, 9, 428-430.

- Langerhans, R. B. (2008). Predictability of phenotypic differentiation across flow regimes in fishes. *Integrative and Comparative Biology*, 48(6), 750-768.
- Langerhans, R. B. (2009). Trade-off between steady and unsteady swimming underlies predator-driven divergence in *Gambusia affinis*. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 1057-1075.
- Langerhans, R. B. y DeWitt, T. J. (2004b). Shared and unique features of evolutionary diversification. *The American Naturalist*, 164(3), 335-349.
- Langerhans, R. B., Layman, C. A., Shokrollahi, A., y DeWitt, T. J. (2004a). Predator-driven phenotypic diversification in *Gambusia affinis*. *Evolution*, 58(10), 2305-2318.
- Langerhans, R. B. y Makowicz, A. M. (2009). Shared and unique features of morphological differentiation between predator regimes in *Gambusia caymanensis*. *Journal of evolutionary biology*, 22(11), 2231-2242.
- Langerhans, R. B. y Makowicz, A. M. (2013). Sexual selection paves the road to sexual isolation during ecological speciation. *Evolutionary Ecology Research*, 15(6), 633-651.
- Langerhans, R. B. y Reznick, D. N. (2010). Ecology and evolution of swimming performance in fishes: predicting evolution with biomechanics. *Fish locomotion: an eco-ethological perspective* (eds Domenici P., Kapoor BG). 200-248.

- Langerhans, R. B. y Reznick, D.N. (2009). Ecology and evolution of swimming performance in fishes: predicting evolution with biomechanics. In: Fish Locomotion: An Etho-ecological Perspective. Science Publishers, Enfield, CT.
- Lebreton J.D., K.P. Burnham, J. Clobert y D.R. Anderson. (1992). Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62(1): 67-118.
- Liley, N. R. (1966). Ethological isolating mechanisms in four sympatric species of poeciliid fishes. *Behaviour. Supplement*, III-197.
- Magurran A. E. (2011). Sexual coercion. En: Ecology and evolution of poeciliid fishes. J.R. Evans, A. Pilastro e I. Schlupp (eds.) University of Chicago Press. Iliinois, Estados Unidos.
- Marion Petrie y Tim Halliday. (1994). Experimental and natural changes in the peacock's (*Pavo cristatus*) train can affect mating success. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35. 213-217.
- Mattingly, H. T. y Butler IV, M. J. (1994). Laboratory predation on the Trinidadian guppy: implications for the size selective predation hypothesis and guppy life history evolution. *Oikos*, 69, 54–64.
- McCormick, M. I., y Holmes, T. H. (2006). Prey experience of predation influences mortality rates at settlement in a coral reef fish, *Pomacentrus amboinensis*. *Journal of Fish Biology*, 68(3), 969-974.

- Miguel Molina Borja. (2002). Comportamiento agresivo y selección intrasexual en lagartos. El caso de *Gallotia*. *Revista Española de herpetología*, 39-48.
- Miller R.R., W.L. Minckley y S.M. Norris. (2005). *Freshwater fishes of Mexico*. The University of Chicago Press. Illinois, Estados Unidos.
- Nicoletto, P. F. (1996). The influence of water velocity on the display behavior of male guppies, *Poecilia reticulata*. *Behavioral Ecology*, 7(3), 272-278.
- Papoutsoglou, S. E., Paparaskeva-Papoutsoglou, E., y Alexis, M. N. (1987). Effect of density on growth rate and production of rainbow trout (*Salmo gairdneri Rich.*) over a full rearing period. *Aquaculture*, 66(1), 9-17.
- Peden A. E. (1975). Differences in copulatory behavior as partial isolating mechanisms in the poeciliid fish *Gambusia*. *Canadian Journal of Zoology*, 53. 1290-1296.
- Pilastro, A., Giacomello, E., y Bisazza, A. (1997). Sexual selection for small size in male mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 264(1385), 1125-1129.
- Plath, M., Seggel, U., Burmeister, H., Heubel, K. U., y Schlupp, I. (2006). Choosy males from the underground: male mating preferences in surface-and cave-dwelling Atlantic mollies (*Poecilia mexicana*). *Naturwissenschaften*, 93(3), 103-109.
- Pollux, B. J. A., Meredith, R. W., Springer, M. S., Garland, T., & Reznick, D. N. (2014). The evolution of the placenta drives a shift in sexual selection in livebearing fish. *Nature*, 513(7517), 233-236.

- Ptacek, M. B., y Travis, J. (1996). Inter-population variation in male mating behaviours in the sailfin mollie, *Poecilia latipinna*. *Animal Behaviour*, 52. 59-71.
- Ptacek, M. B., y Travis, J. (1997). Mate choice in the sailfin mollie, *Poecilia latipinna*. *Evolution*, 51. 1217-1231.
- R Development Core Team. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. (2008). R: A Language and Environment for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0.
- Refstie, T. y Kittelsen, A., (1976). Effect of density on growth and survival of artificially reared Atlantic salmon. *Aquaculture*, 8, 3 19-326.
- Reznick, D. N. y Endler, J. A. (1982). The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*, 36: 160-177.
- Reznick, D. N., Bryant, M. J., Roff, D., Ghalambor, C. K., y Ghalambor, D. E. (2004). Effect of extrinsic mortality on the evolution of senescence in guppies. *Nature*, 431(7012), 1095-1099.
- Robineau, B., Gagné, J. A., Fortier, L., y Cembella, A. D. (1991). Potential impact of a toxic dinoflagellate (*Alexandrium excavatum*) bloom on survival of fish and crustacean larvae. *Marine Biology*, 108(2), 293-301.
- Rohlf F.J. (2013). tpsDig, Program Version 1.54. Department of Ecology and Evolution, state University of New York, Stony Brook, NY.

- Rosen D.E. y A. Tucker. (1961). Evolution of secondary characters and sexual behavior patterns in a family of viviparous fishes (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Copeia*, 1961(2):201-212.
- Rosen D.E. y R.M. Bailey. (1963). The poecillid fishes (Cyprinodontiformes), their structure, zoogeography and systematics. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 126: 5-76.
- Seber, G.A. (1982). *The Estimation of Annual Abundance and Related Parameters*, 2nd edn. MacMillan, New York.
- Tippens, P. E., y Hernández, A. E. G. (2007). *Física: conceptos y aplicaciones* (No. QC 21.2. T56 10a. ed). McGraw-Hill.
- Thornhill, R. (1994). Mate choice in *Hylobittacus apicalis* (insecta: mecoptera) and its relation to some models of female choice. *Evolution*, 34(3) 519-538.
- Urrutia, V. E. (2004): Variación en la tasa de alimentación, crecimiento y morfología de peces cola de espada (*Xiphophorus montezumae*), expuestos a diferentes velocidades de corriente. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Wagner, E.J., Intelmann, S.S. y Routledge, D., (1996). The effects of fry rearing density on hatchery performance, fin condition, and agonistic behaviour of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* fry. *J. World Aquac. Soc.* 27, 264–274.
- White G.C. y K.P. Burnham. (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46:120-138.

Woolman, A.J. (1894). Report on a collection of fishes from the rivers of central and northern México. Bull. U.S. Fish Comm. 14: 55-66, 2 pls.

Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D., Fink, W. L. (2004). Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier Academic Press. New York.

Zúñiga-Vega JJ, Reznick D y Johnson JB. (2007). Habitat predicts reproductive superfetation and body shape in the livebearing fish *Poeciliopsis turrubarensis*. Oikos, 116:995–1005.

Zúñiga-Vega, J. J., Rodríguez-Reyes, F. R., Olivera-Tlahuel, C., Maceda-Cruz, R. J., Molina-Zuluaga, C. M., Johnson, J. B. (2012). Intraspecific variation in mortality rates of the livebearing fish *Poeciliopsis baenschi*. Environmental Biology of Fishes, 95, 259-273.

Páginas web consultadas (años consulta 2014-2015)

<http://www.avidemux.sourceforge.net/>

<http://www.canon.com>

<http://www.earth.google.com>

<http://www.inegi.org.mx>

<http://www.life.bio.sunysb.edu/morph>

<http://www.nmt.us>