



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGIA

**COMPENSACIÓN MORFOLÓGICA ASOCIADA A UN CARÁCTER SEXUAL
SECUNDARIO DEL GÉNERO *XIPHOPHORUS***

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ILSE LORENA VARGAS VARGAS

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. LUIS MEDRANO GONZÁLEZ
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

CDMX

MAYO, 2017



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGIA

COMPENSACIÓN MORFOLÓGICA ASOCIADA A UN CARÁCTER SEXUAL SECUNDARIO

DEL GÉNERO *XIPHOPHORUS*

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ILSE LORENA VARGAS VARGAS

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. LUIS MEDRANO GONZÁLEZ

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, CDMX MAYO, 2017

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/322/2017

ASUNTO: Oficio de Jurado

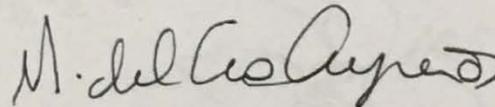
Lic. Ivonne Ramirez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **23 de enero de 2017** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno (a) **VARGAS VARGAS ILSE LORENA** con número de cuenta **306675593** con la tesis titulada "**Compensación morfológica asociada a un carácter sexual secundario del genero *Xiphophorus***", realizada bajo la dirección del (la) **DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA**:

Presidente: DRA. CLAUDIA PATRICIA ORNELAS GARCÍA
Vocal: DR. RODOLFO OMAR ARELLANO AGUILAR
Secretario: DR. LUIS MEDRANO GONZÁLEZ
Suplente: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
Suplente: DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 04 de mayo de 2017



DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



MCAA/MJFM/ASR/ipp

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

A CONACyT por la beca que se me otorgó durante la maestría

A la Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia, por permitirme trabajar con su grupo de trabajo, por todo el apoyo y paciencia que me brindó, por inspirarme y motivarme a seguir con mis estudios.

A los miembros del Comité Tutor Dr. Luis Medrano González y al Dr. Alejandro Córdoba Aguilar por todos sus comentarios y disposición que enriquecieron este trabajo.

Agradecimientos personales

A la Universidad Nacional Autónoma de México, y a la Facultad de Ciencias por mi formación académica

A la Dra. Arodi Monserrat Farrera, la Dra. Karla Kruesi y la Dra. Michelle Lawing por todo su apoyo y paciencia, sus consejos e increíblemente buena disposición.

Al Dr. Gil Rosenthal, por el apoyo brindado en la elaboración del proyecto y por recibirme en su Laboratorio en Texas A&M.

Al jurado, por el apoyo y comprensión para enriquecer el contenido de este trabajo.

Al Dr. Héctor Espinosa por las facilidades que nos brindó para conseguir los ejemplares.

A mi familia y amigos que siempre me han motivado a seguir adelante.

Y a todas las personas que de alguna manera formaron parte de este proceso permitiendo que llegara a buen término.

Índice

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
El género <i>Xiphophorus</i>	3
Papel del ornamento.....	4
Filogenia.....	6
Estudio de la forma en peces.....	9
Morfometria Geometrica.....	12
Objetivos	15
Hipótesis	16
Métodos	17
Obtencion de ejemplares biologicos.....	17
Captura de imágenes.....	17
Variaciones de la forma.....	19
Morfometria tradicional.....	19
Morfometria geometrica.....	19
Analisis.....	21
Resultado	24
Variaciones de la forma.....	24
Morfometria geometrica.....	24
Discusión	34
Conclusiones	39
Literatura citada	41

Resumen en español

La extensión de la aleta caudal en los machos de los peces del género *Xiphophorus* está afectada por la selección sexual en algunas especies del género, sin embargo, las versiones morfológicas extremas del carácter inducen al arrastre hidrodinámico durante el nado. Una morfología corporal hidrodinámica puede evolucionar para mitigar los costos energéticos. El incremento en el arrastre puede ser compensado, mediante el Índice de fineza hidrodinámica (FR) en el cual minimiza las fuerzas de arrastre durante el nado sostenido pedúnculos más altos y cuerpos más angostos con valores cercanos a 4.5 a diferencia de los platys (especies sin espada). Mediante métodos de morfometría geométrica se cuantificó la variación en la forma del cuerpo de los machos para examinar la hipótesis de que los machos de las especies cola de espada han compensado los costos durante el nado inducidos por la presencia de la espada a través de caracteres morfológicos. El grupo de los cola de espada tiene cuerpos menos altos (FR promedio=3.4) comparado con (FR promedio=3) los platys carentes de espada. A partir de que estas especies comparten una historia evolutiva común, se realizó un “Análisis Filogenético Generalizado de Mínimos Cuadrados” (“Phylogenetic Generalized Least Squares”; PGLS por sus siglas en inglés). EL PGLS mostró que la morfología de los machos de las diferentes especies se correlaciona con la espada después de independizar la historia evolutiva de los linajes. En particular, la pérdida de la espada en el género se acompañó por una forma como la que caracteriza actualmente a los platys con cuerpos más altos.

Resumen en inglés (Abstract)

Sword-like caudal fin extension in male Xiphophorus fish is favored by sexual selection in some species, but extreme versions of the trait induce hydrodynamic drag when swimming. Hydrodynamic body morphology may evolve to mitigate the energetic cost. Increased drag may be compensated, as measured by the fineness ratio (FR) that minimizes drag forces during steady swimming by developing broader peduncles and a slender body, with values closer to 4.5 than platy fishes. We applied geometric morphometric methods to quantify the variation in body shape of males to examine the hypothesis that the male swordtail species have compensated the cost of swimming induced by the sword through morphological traits. Swordtails have more slender bodies (mean FR=3.4) compared to (mean FR=3) for the swordless platyfish. Since these species share a common evolutionary history, we constructed phylogenetic generalized least square regression model (PGLS). The PGLS showed that morphology of males of different species correlate with the sword after accounting for the evolutionary history of the lineages. In particular, loss of the sword was accompanied by a more platyfish-like form with a deeper-body.

Introducción

El género *Xiphophorus*

El género *Xiphophorus* pertenece al orden de los Ciprinodontiformes; Familia Poeciliidae, y endémico de las corrientes del Golfo y Caribe de México y el norte de América central (Rosen y Bailey, 1963) (figura 1). Las especies que integran este género, habitualmente se encuentran en cuerpos de agua dulce de clima templado o tropical, no superiores a los 2000 m snm (Axelrod y Gordon, 1997). El género está integrado por 28 especies (Cui et al., 2013), algunas de ellas son poco abundantes o se encuentran en peligro de extinción. El género cuenta con una marcada diversidad morfológica y débiles barreras de comportamiento para el apareamiento interespecífico (Cui et al., 2013). El género *Xiphophorus*, es un género muy investigado dentro del grupo de los Teleósteos. Especies como *Xiphophorus helleri* y *Xiphophorus malinche*, entre otras, constituyen un modelo frecuentemente utilizado para estudios de conducta, genética evolutiva, biogeografía y ecofisiología, entre otros (Basolo y Alcaraz, 2003; Fisher et al., 2006; Alcaraz and Urrutia, 2008; Culumber et al., 2011; Kruesi et al., 2011; Culumber et al., 2012; Cui et al., 2013).

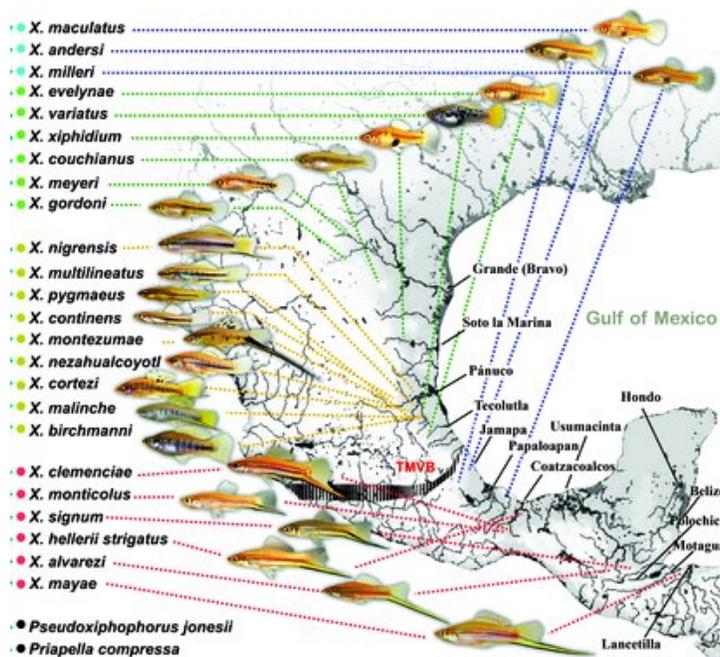


Figura 1. Localidades y fotografías de especies del género *Xiphophorus*. Las líneas azules representan los Platys del sur; las líneas verdes los Platys del norte; las líneas amarillas los Cola de Espada del norte y los rosas los Cola de Espada del sur. Tomado de Cui et al. (2013).

Papel del ornamento

Los machos de algunas especies del género *Xiphophorus* desarrollan una extensión en los radios inferiores de la aleta caudal que se entiende como un carácter sexual secundario conocido como espada. Estos ornamentos se expresan con distintas longitudes en las especies del género (figura 2). Según Basolo (1995,1990), las hembras tienden a preferir machos con espadas más largas, incluso en especies en que naturalmente no se presenta el ornamento. No se tiene certeza de las causas que generaron la aparición de la espada en los machos de este género, ni del origen de la preferencia de las hembras por el carácter. Entre las hipótesis que intentan explicar la aparición de la espada, se encuentra la de Rosenthal y Evans (1998), que propone que la preferencia podría atribuirse al tamaño total aparente del pez, así las hembras preferirían machos con mayor tamaño corporal.

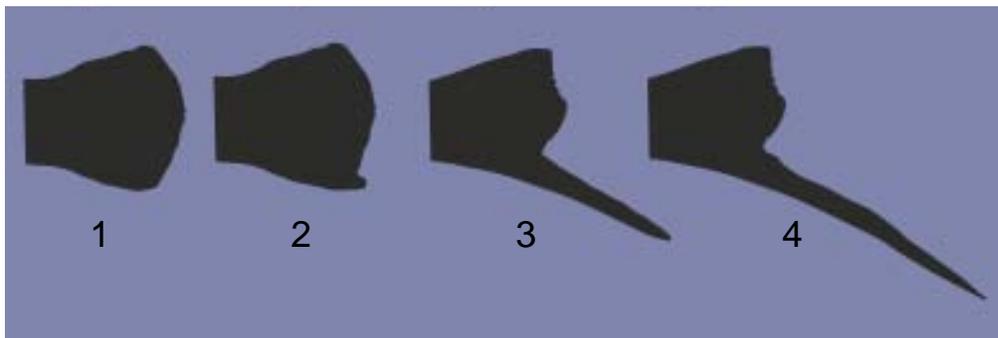


Figura 2. Diversidad de expresión de la espada como ornamento en el género *Xiphophorus* por clases, acorde con la longitud de la espada descrita por Meyer (1994). 1 (sin espada), 2 (remanente), 3 (espada corta), 4 (espada larga).

Los caracteres sexuales favorecen la adecuación de los individuos mediante el incremento de su éxito reproductivo. Con frecuencia los ornamentos representan costos asociados con la expresión del carácter (Ávila et al. 2011). Los costos de la espada se han demostrado en varias especies del género. *Xiphophorus montezumae*, es un ejemplo en el que se han demostrado costos energéticos asociados con el desarrollo de la espada durante el nado sostenido, de rutina y de cortejo, en los (Basolo y Alcaraz, 2003; Kruesi y Alcaraz, 2007).

En machos de algunas especies del género *Xiphophorus*, la elongación de la aleta caudal aumenta el área total de la superficie corporal, incrementa las fuerzas de arrastre y los gastos energéticos asociados al nado son mayores (Basolo y Alcaraz, 2003). La presencia de la

espada en este grupo de peces, genera desventajas en el nado asociadas a la disminución del máximo desempeño (Kruesi y Alcaraz, 2007) y el incremento de los costos energéticos asociados al desplazamiento. El arrastre generado por el ornamento puede disminuir la velocidad de nado (Kruesi y Alcaraz, 2007) y la efectividad de escape (Baumgartner et al., 2011) repercutiendo en la supervivencia y adecuación. El nado y los costos energéticos derivados son relevantes para el éxito en vida libre y con ello la adecuación de los organismos. Las desventajas asociadas a costos en caracteres sexuales pueden ser compensadas por estrategias morfológicas, fisiológicas o conductuales (Arnold, 1983). Los mecanismos de compensación relacionados al nado más estudiados son del tipo fisiológico o morfológico (Möller 1996; DeWitt et al., 1998; Husak y Swallow, 2011). Las compensaciones morfológicas pueden aparecer como caracteres con expresión plástica reversible (flexibilidad fenotípica; Pettersson y Brönmark, 1999; Mittelbach et al., 1999), o como caracteres constitutivos surgidos a lo largo de la historia evolutiva de las especies.

En algunas especies del género *Xiphophorus*, la forma del cuerpo es flexible fenotípicamente. En juveniles de *X. montezumae*, se ha observado que la morfología se modifica en función de la velocidad del agua. Los cambios en la morfología son evidencia de la flexibilidad fenotípica en la forma del cuerpo, donde los peces en condiciones de flujo de agua, tienden a desarrollar cuerpos más hidrodinámicos en respuesta a la velocidad de la corriente (Alcaraz y Urrutia, 2008). En otros grupos de peces se ha observado que la flexibilidad fenotípica varía de manera reversible en función de presiones ambientales o bióticas; como la alimentación (Olsson y Eklov, 2005), la presencia de depredadores (Brönmark y Pettersson, 1994) y la velocidad del agua (Langerhans et al., 2003). Resulta ventajoso que los peces puedan expresar morfotipos plásticos que influyan en el desempeño de nado sostenido y de escape.

Filogenia

A lo largo del estudio del grupo se han planteado diferentes propuestas filogenéticas. La propuesta de mayor aceptación es de Cui et al. (2013) desarrollada a partir de tecnologías asociadas con la secuenciación de RNA y técnicas filogenéticas (figura 3). La hibridación es un proceso que ha constituido un desafío en cuanto a la determinación de las relaciones filogenéticas del grupo, al menos 26 especies del género son interfértiles (Cui et al., 2013). La propuesta de Cui et al. (2013) postula que el grupo podría haber diversificado sin que eso conlleve a un aislamiento reproductivo, al igual que en otros géneros como *Heliconius* (Mallet, 2005). Acorde con Walter et al. (2004) algunas especies del género *Xiphophorus* manifiestan un aislamiento postcigótico débil y se conocen zonas naturales de hibridación entre ciertos pares de especies del género (Rosenthal et al., 2003). Un ejemplo es *Xiphophorus nezahualcoyotl* que posiblemente se originó como resultado de cruzamiento entre *Xiphophorus cortezi* y *X. montezumae*; ya que comparte características morfológicas con ambas especies (Cui et al., 2013). Con base en lo anterior, la espada de *X. nezahualcoyotl* presenta una longitud intermedia entre las dos especies hermanas.

El género *Xiphophorus* usualmente se divide en cuatro clados, platys del norte, Colas de Espada del norte, platys del sur y cola de espada del sur. Según Cui et al. (2013) los platys constituyen un grupo caracterizado por una marcada diversidad morfológica y débiles barreras conductuales de apareamiento interespecífico, considerando los platys del norte y del sur como un mismo grupo filogenético (figura 3). Por otro lado, el grupo Cola de Espada del sur se considera como el grupo más antiguo del género. Trabajos anteriores a Cui et al. (2013), ya enfrentaban la controversia en torno a la evolución del ornamento sexual del grupo (Rauchenberger et al., 1990; Meyer et al., 2006). Basolo (1990) propuso que la extensión de la aleta caudal pudo haber evolucionado en respuesta a un sesgo preexistente por parte de las hembras, bajo esta idea el grupo más antiguo serían los platys.

Las hipótesis filogenéticas previas al trabajo de Cui et al. (2013) postularon que:

- Los platys constituyen un grupo parafilético y basal en el género (Rauchenberger et al., 1990).
- Los cola de espada son parafiléticos y los cola de espada del sur están agrupados con los platys (Meyer et al., 1994).
- Los cola de espada son parafiléticos y los cola de espada del norte están agrupados con los platys (Meyer et al., 2006).

Acorde con Cui et al. (2013) la habilidad para desarrollar la espada estaba presente en el ancestro común del género como una sinapomorfía que posteriormente se perdió en algunos platys. *Xiphophorus andersi* y *Xiphophorus xiphidium* son las únicas especies de platys separadas geográficamente que presentan espadas (aunque significativamente más pequeñas y sin pigmentación; Cui et al., 2013). Lo más probable es que el carácter haya surgido una sola vez y la producción de la espada esté regulada por los mismos mecanismos en todas las especies del género (Cui et al., 2013).

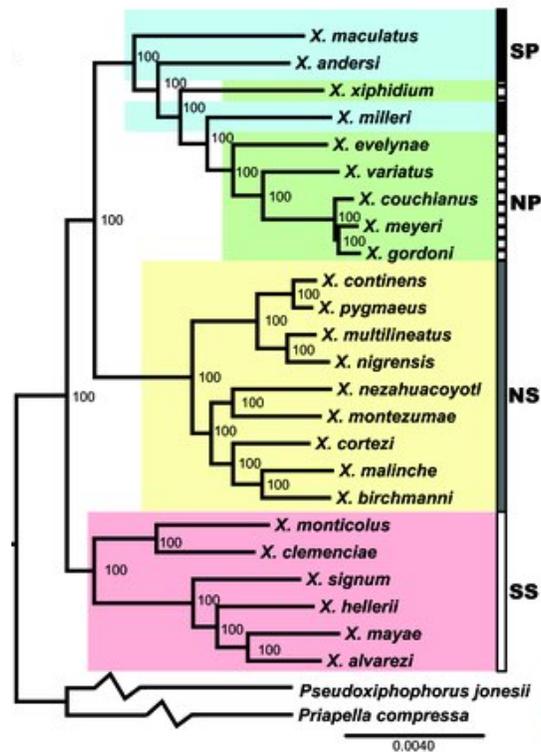


Figura 3. Filogenia nuclear del género *Xiphophorus* (tomado de Cui et al., 2013). Abreviaciones y colores: SP-platys del sur(aqua), NP-platys del norte(verde), NS-cola de espada del norte(amarillo), SS-cola de espada del sur(rosa).

Caracteres como la espada pueden influir en los cambios evolutivos relacionados con compensaciones morfológicas, para reducir el arrastre causado por la elongación de la aleta caudal. Estos cambios a su vez pueden influir en la adecuación de los organismos. La selección natural, al actuar sobre caracteres que influyen en varias respuestas ecológicamente relevantes, como el desempeño locomotor y en el éxito reproductivo, afecta en cada uno de los desempeños derivados del carácter y por consiguiente, afecta su adecuación (Arnold, 1983). Parte de la investigación que sitúa a la morfología como carácter central del papel ecológico y evolutivo de los grupos se enfoca en la manera en que las variaciones en el fenotipo de los organismos pueden proveer información de eventos evolutivos que dieron como resultado especies actuales (Stayton, 2011). Los métodos de filogenia comparativa pueden servir para identificar las tasas de evolución morfológica de algún carácter (Price et al., 2010)

Estudio de la forma en peces

En morfometría, la forma de las especies con nichos ecológicos similares tiende a agruparse en el morfoespacio (Foote, 1997). Esta información se ha utilizado como evidencia de que la selección natural ha influenciado la evolución morfológica en respuesta a los distintos requerimientos funcionales de los organismos (Stayton, 2011). Acorde con Aguilar-Medrano et al. (2013), en la familia *Pomacentridae* se observó que la locomoción puede ser un factor importante en la evolución adaptativa del grupo. Definir las relaciones entre la morfología de los peces y su desempeño en el nado ha sido un gran reto para la investigación de la hidrodinámica del nado (Webb y Weihs, 1983; Sfakiotakis et al., 1999; Triantafyllou et al., 2000).

La forma del cuerpo es un aspecto clave en el desempeño durante el nado y en los costos energéticos implicados en el desplazamiento (Helfman et al., 2009; Lauder, 2005). Además, la forma de las aletas ha sido relacionada estrechamente con el desempeño locomotor (Lauder, 2005). Incluso aspectos como diferencias en la cabeza, rugosidad o la presencia de protuberancias óseas, así como diferencias en las aletas dorsal y caudal pueden marcar diferencias en el desempeño del nado entre especies del mismo género (Qu et al., 2013). El desempeño en el nado se refiere a cualquier componente cuantificable de habilidad locomotora sobre el cual la selección podría actuar, por lo que el diseño corporal puede ser incluido en este criterio (Domenici, 2010). Los animales acuáticos que son buenos nadadores ya que poseen cuerpos más hidrodinámicos (Qu et al., 2013). Las fuerzas de arrastre experimentadas durante el nado son mayores en función con el área expuesta al flujo (Vogel, 1994). Las estructuras lisas y alargadas presentan un menor arrastre de fricción ya que el flujo de agua es separado en la orilla del hocico de evadiendo fricción en el plano frontal de la cabeza y en el segmento anterior del tronco (Qu et al., 2013).

En los peces, cambios en la morfología, ya sean uniformes como la forma general del cuerpo, localizados como la forma de determinada área corporal, o bien cambios modulares (áreas relacionadas), pueden afectar la eficiencia del nado cambiando las fuerzas de arrastre en el organismo (Webb et al., 1984; Sfakiotakis et al., 1999; Qu, et al., 2013). La relación entre la morfología y las fuerzas de arrastre proporciona elementos para modelar la energética del

nado en contexto del hábitat (Sagnes y Statzner, 2009). Con respecto a la selección natural, la disyuntiva es mayor cuando se modifica una estructura que es relevante para la propulsión, para el nado sostenido como en el nado no sostenido (Langerhans y Reznick; 2010), como es el caso del pedúnculo caudal.

Las características corporales que tienen mayor impacto en la disminución de las fuerzas de arrastre son: el incremento del empuje durante el nado sostenido, la rigidez del cuerpo, el ancho del pedúnculo caudal, el Índice de Fineza Hidrodinámica (FR) y la posición de la aleta dorsal (Langerhans, 2009; Langerhans y Reznick, 2010; Webb, 1975). Aunque también han sido considerados importantes la forma general del cuerpo y la forma de la aleta caudal como caracteres con impacto en el desempeño del nado (Rouleau et al., 2010). De acuerdo a Vogel (1994) hay cinco variables que son importantes en la hidrodinámica del nado, en las que se incluye el FR, el Índice Lateral de Fineza Hidrodinámica, la distancia a la amplitud máxima sobre la longitud patrón, la anchura máxima sobre la longitud patrón y la amplitud máxima sobre la anchura máxima.

En particular, el FR se ha utilizado para comparar la forma hidrodinámica del cuerpo entre diferentes especies. El FR se calcula dividiendo la longitud del cuerpo (longitud patrón) entre el diámetro máximo, comúnmente estimada como la profundidad máxima del cuerpo (figura 4). Las formas del cuerpo con un FR cercano a 4.5 genera la mínima resistencia para un volumen máximo (Webb, 1975; Blake, 1983; Weihs y Webb, 1983). En peces, un cuerpo de forma alargada favorece la hidrodinámica de nado sostenido, mientras que las formas más altas favorecen el nado explosivo y de escape al incrementar la aceleración y versatilidad de los ángulos de giro (Domenici et al., 2008). Las formas altas también influyen en la habilidad de maniobra y con ello en la probabilidad de supervivencia post-captura de los peces (Langerhans y Reznick, 2010). La forma corporal de los peces del género *Xiphophorus* es muy diversa, especialmente entre los machos de las diferentes especies (Meyer et al., 1994; figura 1).

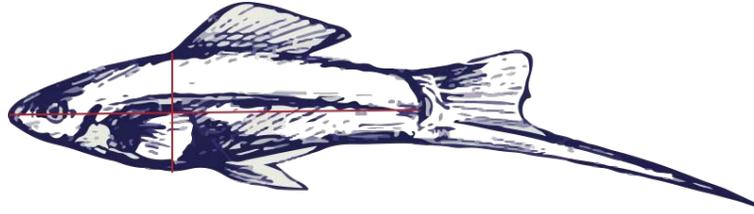


Figura 4. Medida de fineza hidrodinámica en *Xiphophorus helleri*. Línea roja vertical (diámetro máximo), línea roja horizontal (Longitud patrón)

Las diferencias de tamaño pueden dificultar los estudios de la forma. En *X. helleri*, la maduración sexual es independiente a un rango de tamaño amplio (Rivera et al., 2010). La independencia en el tamaño en relación a la maduración, invita a esperar diversidad entre el tamaño de los organismos de otras especies del género. Los análisis de morfometría geométrica, son adecuados para los estudios de la variabilidad de la forma en los organismos, eliminando el efecto del tamaño.

A través de este estudio se pretende conocer si las diferencias en la morfología corporal en las especies del género se relacionan con la presencia o ausencia de la elongación de la aleta caudal. Los acercamientos biomecánicos pueden ser combinados con información de la hidrodinámica y adecuación de las especies, y pueden ayudar a formular hipótesis respecto al curso de la selección natural y la evolución en el género *Xiphophorus*. Las predicciones de esta investigación plantean que los costos hidrodinámicos (presiones de selección) generadas por la elongación de la aleta caudal a lo largo de la historia evolutiva del género pueden ser compensados mediante cambios en la morfología corporal de los machos del género *Xiphophorus* a manera que reduzcan las fuerzas de arrastre asociadas al ornamento.

Morfometría Geométrica

La morfometría geométrica es el estudio cuantitativo de los cambios en el tamaño y la forma a partir del desplazamiento en el plano 2D o en el espacio 3D de un conjunto de hitos o *landmarks* (Lawing, A. M., & Polly, P. D., 2010). En morfometría geométrica, la forma es la información geométrica de un objeto removiendo la información derivada de la posición, orientación y escala (Kendall, 1977). El principio de la morfometría geométrica consiste en delimitar puntos de referencia (*landmarks*), en unidades anatómicas reconocibles en todos los individuos del análisis. El método trabaja con coordenadas (X, Y y/o Z) registradas en un plano cartesiano que ubica la posición de cada *landmark*. Siendo posible describir los cambios de una forma biológica a partir de transformaciones cartesianas (Thompson, 1942). Cada *landmark* debe obtenerse de manera homóloga en toda la muestra, para que sea válido.

Las ventajas del uso de morfometría geométrica son: que el mismo método reporta la varianza y covarianza de los datos y que los resultados del análisis de la forma son fáciles de visualizar e interpretar. Los resultados pueden mostrarse gráficamente de forma clara y sencilla, lo que permite utilizar la dirección, localización y la magnitud del cambio morfométrico. En la morfometría geométrica se puede eliminar matemáticamente el efecto del tamaño, y la forma se analiza como el vector de todos los coeficientes de los puntos por lo que se utiliza estadística multivariada para su análisis (Zelditch et al., 2004). El proceso de digitalización de *landmarks* sirve para dar coordenadas de ubicación a cada punto. Las coordenadas se pueden obtener por medio del paquete TPSDig (<http://life.bio.sunysb.edu./morph>), junto con la escala y la información para identificar cada individuo. Las posiciones relativas de los *landmarks* se mantienen después de las transformaciones aplicadas.

Con los cambios derivados de la alineación, la raíz cuadrada de la suma de las diferencias euclidianas al cuadrado entre los *landmarks* correspondientes se vuelve lo más pequeña posible. La traslación representa el desplazamiento en cualquier dirección para eliminar las diferencias asociadas a la posición. La eliminación de los efectos de traslación se logra superponiendo los centroides del conjunto de *landmarks* a analizar, en el origen del sistema de coordenadas. El centroide (CS), es una variable de tamaño que captura una idea general

del cambio de todos los puntos a partir del centro y permite definir la posición de un punto de referencia del individuo con respecto al centro por medio de dos direcciones, X y Y. El CS se define como la raíz cuadrada de la suma de cuadrados de las distancias desde un conjunto de landmarks al centroide de la configuración (Bookstein, 1991). En caso de isometría, el tamaño del CS no está correlacionado con la forma y como se obtiene vía sumatoria, representa un valor teórico.

En cuanto a la escala, las diferencias se eliminan escalando los landmarks centrados a un $CS=1$. Finalmente para la rotación, se realizan cambios de coordenadas de landmarks alrededor de un eje. Después de estos cambios, la localización relativa de los landmarks que representan al objeto permanecen iguales. Matemáticamente, implica la multiplicación de la matriz de coordenadas de landmarks por una matriz ortogonal, con la finalidad de minimizar las diferencias entre configuraciones de landmarks por un método iterativo. De las coordenadas alineadas se calculan las deformaciones parciales (partial warps) para visualizar los cambios en la forma. A partir del alineamiento, el cálculo del peso de la matriz y el tamaño del CS se genera la forma consenso para cada especie de organismos.

Los análisis de morfometría geométrica se basan en una superficie curvada conocida como espacio de Kendall, que no tiene geometría euclidiana, por lo que los métodos convencionales de estadística lineal multivariada no son apropiados. Las aproximaciones lineales al espacio de la forma no lineal (Kendall) son necesarias. El espacio tangente al espacio de Kendall es un espacio euclidiano que se aproxima al espacio de la forma de Kendall, es donde se encuentran los objetos estudiados y donde es posible realizar comparaciones entre formas. La forma consenso se recomienda como forma de referencia para optimizar la aproximación del espacio tangente (Bookstein, 1996; figura 9). En el espacio tangente los análisis se realizan mediante métodos de estadística lineal multivariada para el análisis de la forma y métodos de visualización de las formas biológicas. La variación en la forma está representada por las diferencias entre cada individuo y la forma consenso.

Las deformaciones parciales (partial warps) pueden ser de dos tipos, uniformes o no uniformes y se tratan de transformaciones que describen los cambios geométricos en la configuración

landmarks. Los componentes uniformes son las transformaciones que afectan en igual medida a todos los puntos de la forma bajo estudio y describen en qué medida un organismo se deforma en una dirección con respecto a otra. Por otro lado, los no uniformes describen el cambio espacial en el organismo, refiriéndose a los efectos en determinadas regiones de landmarks en relación a los demás landmarks (Zelditch, 2004). Las transformaciones biológicas cuentan con ambos componentes. Estos componentes son usados como variables de la forma en análisis estadísticos (Rohlf y Marcus, 1993).

Las coordenadas de los landmarks por si solos no dan información sobre lo que está pasando entre los puntos por lo que se utilizó un método de visualización que permita interpolar la deformación entre landmarks. El método de visualización “gradilla de deformación” o “thin-plate spline” (Bookstein, 1991), consiste en una gradilla bidimensional que es superpuesta a la forma consenso de referencia y se deforma utilizando una función de interpolación hasta que coincide con la segunda forma (figura 11). Las deformaciones facilitan la inferencia de lo que está ocurriendo entre los landmarks. Las gradillas de deformación se generaron para cada especie y para las especies con morfologías correspondientes a los extremos positivos y negativos de los principales ejes de variación para compararse con la forma consenso y poder observar los cambios asociados a cada componente principal.

Objetivos

Estimar si los caracteres de forma del cuerpo asociados con el desempeño de nado se relacionan con la expresión de la elongación de la espada como carácter sexual en machos del género *Xiphophorus*.

Objetivos particulares

- Estimar la relación entre los caracteres de forma y la elongación de la espada a través del Índice de fineza hidrodinámica (FR).
- Describir la forma general del cuerpo de los machos del género *Xiphophorus* por medio de morfometría geométrica ubicando los principales ejes de variación corporal.
- Relacionar los ejes de variación que explican la forma del cuerpo de los machos del género *Xiphophorus* con el FR, los clados que constituyen el género, el largo de la espada y la presencia o ausencia del carácter sexual.
- Comparar los principales ejes de variación de la forma del cuerpo de los machos del género *Xiphophorus* utilizando la talla de los animales como covariable para evaluar posibles efectos de alometría.
- Calcular la señal filogenética asociada a los principales ejes de variación morfológica de los machos del género *Xiphophorus*, el largo de la espada y el FR con el fin de conocer la dependencia de estas variables con la historia del grupo.
- Explorar la posible relación entre los principales ejes de variación morfológica, el largo de la espada y el FR controlando la señal filogenética.
- Mapear en la historia evolutiva del grupo los principales ejes de variación morfológica, el largo de la espada y el FR, para evidenciar las tendencias morfológicas de cada clado.

Hipótesis

Si los costos energéticos de la espada en el nado representan una presión selectiva en la historia evolutiva del género en los machos del género *Xiphophorus*, se espera que los machos de las especies con espada presenten una forma del cuerpo que les permita disminuir el arrastre generado por la presencia de la estructura como mecanismo de compensación morfológica. En particular se espera que las especies cola de espada presenten cuerpos más hidrodinámicos que los platys (con menos curvas), una vez que la forma se controle por su efecto la historia filogenética del grupo.

Métodos

Los análisis morfométricos constan de tres etapas, la obtención de los datos primarios, el registro de las variaciones de la forma y el análisis estadístico.

Obtención de ejemplares biológicos

Los datos primarios se obtuvieron de la Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología y colecciones de Estados Unidos (principalmente de la Texas Natural History Collection y del Museum of Zoology, University of Michigan). Los especímenes representan 17 especies del género en estudio y el grupo externo (287 machos). El mínimo de ejemplares por especie fue 3 y el máximo 49. Los peces utilizados para este estudio son especímenes sexualmente maduros de especies del género *Xiphophorus spp.* y de *Priapella olmecae*. La madurez de los machos se determinó por la presencia de un gonopodio completamente desarrollado.

Captura de imágenes

Las imágenes de los peces son laterales y se fotografió el lado izquierdo del cuerpo, minimizando las rotaciones entre fotografías, los peces estaban fijados en alcohol. Las rotaciones, en caso de existir generarían alteraciones artificiales de las posiciones relativas de los landmarks que no se podrían manipular en las imágenes digitalizadas. Los organismos se colocaron en el centro de la imagen para evitar que las aberraciones que el lente presenta naturalmente (en los bordes del cuadro) influyeran en las mediciones. La altura del lente al objetivo y la resolución de las imágenes fue constante para cada población. La cámara se ubicó ortogonalmente al pez para minimizar las distorsiones debidas al ángulo. Las fotografías se tomaron buscando el mayor contraste posible entre el objeto y el fondo (figura 5).

Las fotografías se tomaron usando luz artificial. La luz artificial se utilizó con la finalidad de disminuir sombras que dificultaran la colocación de landmarks y con ello el trazado de los contornos. Las fotografías se tomaron con un fondo de papel milimétrico como referencia de tamaño y como criterio de horizontalidad. La resolución y fidelidad en la captura de la información es importante, por lo que se tomaron las fotografías en formato .Raw y a partir de

las imágenes reveladas se generaron los archivos .jpg con los que se trabajó. Las fotografías se tomaron utilizando una cámara digital Canon T4i con un lente 18-55mm (Canon, Tokyo, Japón) con un tiempo de obturación: 1/8 de segundo, apertura: f 6. con una profundidad de campo de 30 cm iso: 100.



Figura 5. Condiciones generales en las que se capturaron las imágenes de los ejemplares, orientación, condiciones de luz y escala.

En algunos organismos, como en los peces, el contorno del cuerpo no permite encontrar suficientes puntos reconocibles con significado biológico en grandes regiones, por lo que las imágenes se procesaron mediante el software MakeFan8 (<http://www3.canisius.edu/~sheets/IMP%208.htm>). El software Make Fan8, permite marcar las imágenes mediante abanicos formados por ángulos específicos o peines de líneas ortogonales, siendo estas líneas, una ayuda visual para ubicar los landmarks de manera confiable y consistente (Sheets, 2003). La medida horizontal se colocó uniendo la boca con la parte media del inicio de la aleta caudal. El cuerpo se dividió en 18 líneas ortogonales a la horizontal mediante un peine. Este procedimiento además de ser necesario para el análisis de morfometría geométrica, facilitó el análisis de morfometría tradicional, mediante la obtención de un horizonte universal (figura 6).

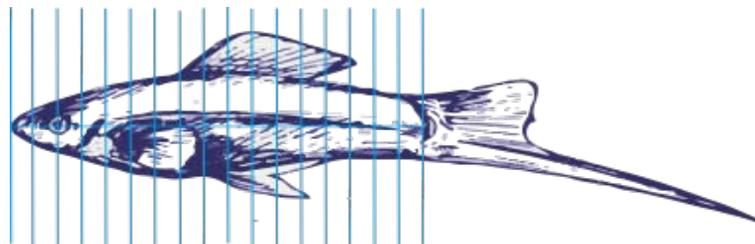


Figura 6. Ubicación de las líneas generadas por MakeFan8 para el posicionamiento de landmarks

Variaciones de la forma

Morfometría Tradicional

Las medidas (altura máxima y longitud patrón) necesarias para calcular el Índice de fineza hidrodinámica (FR) de los organismos se registraron a partir de las imágenes digitalizadas. Las medidas se seleccionaron, Con base en los caracteres de la forma del cuerpo relacionados con la eficiencia de nado sostenido: altura máxima, longitud patrón. Las mediciones de morfometría tradicional se realizaron utilizando el software ImageJ 1.48v (2013).

Morfometría Geométrica

Los análisis de morfometría geométrica se realizaron siguiendo el procedimiento propuesto por Zelditch et al. (2004). El procesamiento de landmarks en las imágenes digitalizadas se realizó usando la familia de software Tps (<http://life.bio.sunysb.edu./morph>). El software TpsUtil v1.58 (2010) se utilizó para compilar un archivo .tps (una biblioteca de imágenes por población). Los 35 landmarks con los que se realizó el estudio se marcaron utilizando el programa TpsDig v2 (2010) y se digitalizaron con base en las 18 líneas ortogonales delineadas mediante Makefan8. Los primeros 34 landmarks utilizados para este estudio de son puntos equidistantes sobre el contorno, mientras que el landmark número 35 se marcó en el centro del ojo como un punto de referencia (figura 7).

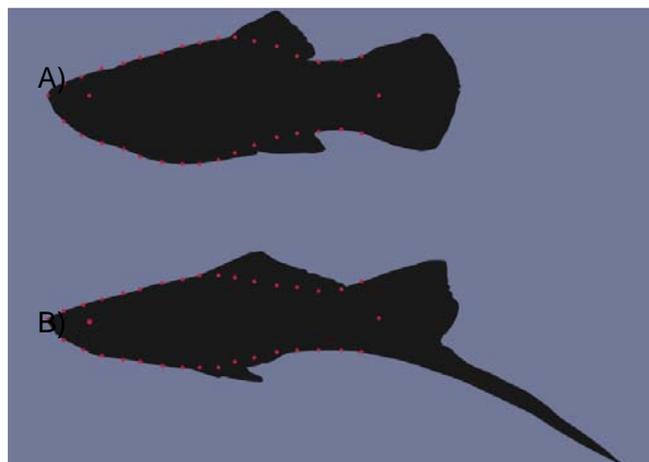


Figura 7. Ubicación de los landmarks en dos especies del género *Xiphophorus*. A) *Xiphophorus maculatus*. b) *Xiphophorus helleri*.

El software Rstudio v0.99 (2016) y las librerías “geomorph”, “scatterplot3d”, “ape”, “phytools”, “nlme”, “mclust” y “geiger” se utilizaron para el análisis de la forma y el mapeo filogenético. El ajuste y la alineación de todas las configuraciones de landmarks se realizó para obtener la matriz de coordenadas de la forma. El ajuste y alineación de los landmarks se obtuvo por medio de un Análisis Generalizado de Procrustes (GPA, por sus siglas en inglés, Rohlf y Slice, 1990) que es una superposición de mínimos cuadrados. El GPA minimizó la suma de las distancias cuadradas entre los landmarks correspondientes con respecto a los puntos promedio que dan origen a la imagen consenso (figuras 8 y 9). La imagen consenso se generó una vez que se eliminaron las diferencias asociadas con la escala, posición y orientación, removiendo la variación ajena a la forma. La alineación consideró rotaciones, escalamientos y traslaciones (Kendall, 1977; figura 10).

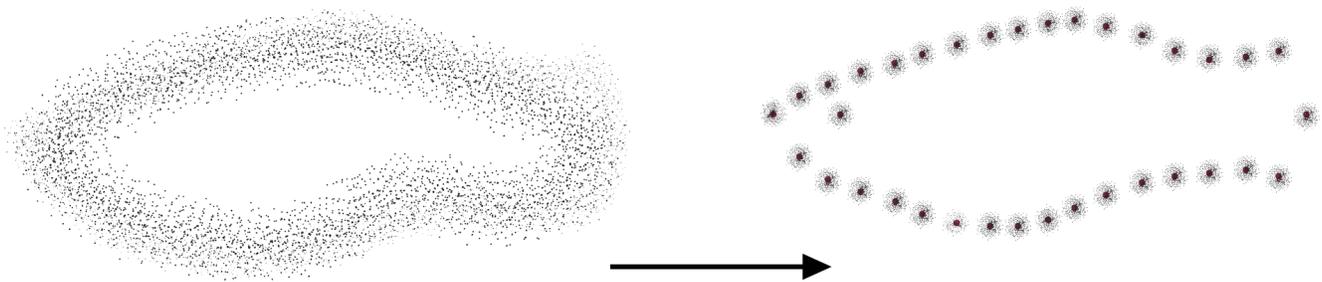


Figura 8. Izquierda: Sobrelapamiento de imágenes antes del GPA. Derecha: Sobrelapamiento de imágenes después del GPA y generación de la forma consenso.

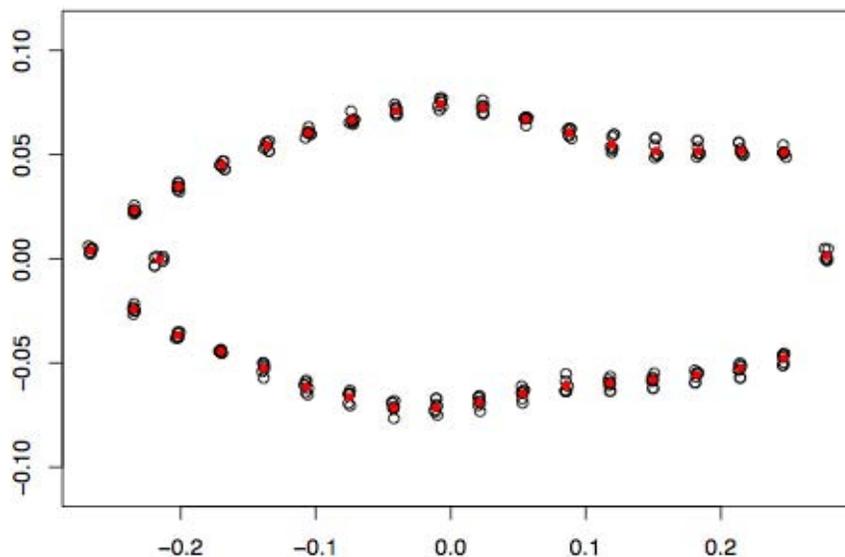


Figura 9. Forma consenso (puntos rojos) y variación morfológica (puntos transparentes) en una población de *Xiphophorus clemenciae*.

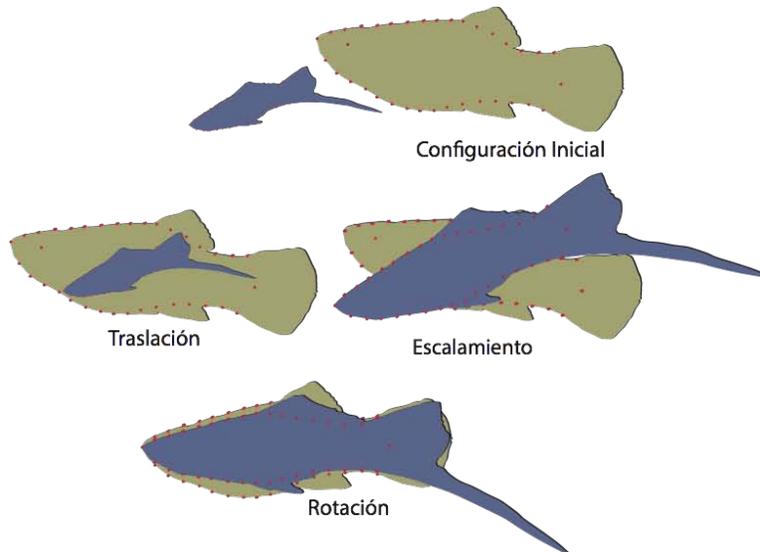


Figura 10. Transformaciones correspondientes al Análisis Generalizado de Procrustes.

Análisis

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) de la forma de las especies (Partial Warps). Los componentes que representaron el mayor porcentaje de variación se seleccionaron para el resto de los análisis. Los agrupamientos por color de las especies estudiadas se realizaron acorde a los siguientes clasificadores: FR, Clados, presencia de espada, largo de la espada.

Paralelamente fue realizada una búsqueda del modelo óptimo de acuerdo al “Criterio de Información Bayesiana” (CIB) para el método “Maximización de la Expectativa” (ME). El BIC se basó en primera instancia del log-likelihood para determinar el ajuste de los datos, inicializado por un agrupamiento jerárquico para “Modelos Mixtos Normales” parametrizados, para identificar cúmulos o subpoblaciones dentro de la dispersión PC1 vs PC2. El objetivo de este análisis consistió en la comparación con los agrupamientos derivados de los clasificadores anteriores. El CIB es una aproximación asintótica a una transformación de la probabilidad Bayesiana posterior a un modelo candidato (Fralely et al., 2012). El ajuste del modelo favorecido por CIB correspondió al modelo más probable en un análisis a posteriori. El ME refinó el modelo de agrupamiento para ajustarse a los datos y determinó la probabilidad de que un punto exista en un cúmulo (Fralely et al., 2002). El proceso terminó una vez que el modelo probabilístico consiguió el mejor ajuste posible de los datos.

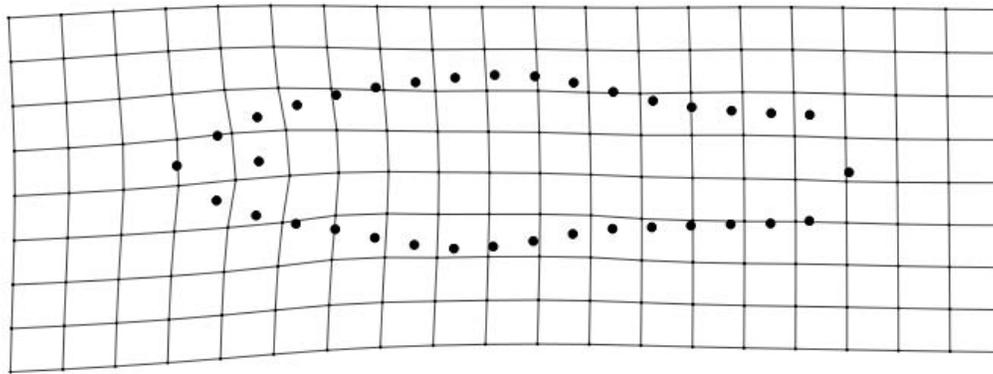


Figura 11. Gradilla de deformación de una población de *Xiphophorus pygmaeus*

El mapeo filogenético se realizó usando un archivo .tre correspondiente a la filogenia de Cui et al (2013; figura 3). El árbol se enraizó usando a *Priapella olmecae* como grupo externo. Las listas entre las especies que aparecen en la filogenia original y las especies que se utilizaron se compararon y se eliminó de la filogenia a las especies que no se analizaron en este estudio. La covarianza entre las desviaciones estándar de PC1 y FR, y de PC2 y el valor numérico de la espada (clasificación de la espada por longitud acorde Meyer, 1994; figura 2) permitió que se obtuvieran los valores de correlación entre las variables.

Los ajustes al modelo lineal entre cada par de variables se generaron utilizando un “Análisis Generalizado de Mínimos Cuadrados” (“Generalized Least Squares”; GLS por sus siglas en Inglés; Martins y Hansen, 1997) y “Análisis Filogenético Generalizado de Mínimos Cuadrados” (“Phylogenetic Generalized Least Squares”; PGLS por sus siglas en inglés). En el método utilizado para ambos ajustes, el indicador logaritmo de verosimilitud (“log-likelihood” por su nombre en inglés) es maximizado. El PGLS es uno de los métodos comparativos filogenéticos más comunes, es una modificación del GLS que usa la información de las relaciones filogenéticas para producir un estimado de la covarianza esperada entre los datos de las especies. El PGLS es un método que facilita que la relación entre los caracteres de las especies cercanas en el árbol sea más fuerte debido a su ancestro en común (Martins y Hansen., 1997). El modelo usado fue Browniano, donde el supuesto dicta que los caracteres evolucionan aleatoriamente (Paradis et al., 2004). La correlación se genera de la covarianza calculada con un modelo Browniano del árbol filogenético. Las regresiones de alometría intraespecífica se realizaron para determinar la covariación relativa, evaluando la longitud estándar y PC1 o PC2 en cada caso.

La señal filogenética (Revell, 2002) se calculó para las variables PC1, PC2, FR y largo de la espada. El método utilizado para el cálculo de la señal filogenética fue lambda. Para probar si lambda es significativamente diferente de 0, representando una señal filogenética nula se realizaron 10000 simulaciones aleatorias. En los casos en que lambda tiende a 1 la variación de la variable es consistente con un modelo evolutivo tipo Browniano para la filogenia evaluada (Blomberg, et al., 2003).

Los estados ancestrales de cada especie se estimaron a partir de los componentes que aportaban mayor variación bajo un modelo Browniano y se ajustó por el método de GLS. En este método los intervalos de confianza se calcularon usando las variables esperadas bajo el modelo, de modo que solo dependen del árbol. La probabilidad de los diferentes estados ancestrales de caracteres discretos se calculó con un procedimiento de estimación conjunta. La representación del árbol de las especies actuales y las estimaciones de los caracteres ancestrales se generó expresando los principales componentes principales en el espacio de la forma.

Finalmente se generó el árbol con los caracteres continuos (PC1, PC2, FR y largo de la espada). El mapeo de los caracteres se realizó estimando los estados en los nodos internos usando máxima verosimilitud con una rápida estimación de los estados ancestrales de carácter. De ésta manera se interpolan los estados a lo largo del árbol usando la ecuación de Fenselstein (1985) a partir del estado de carácter correspondiente a la especie enraizada.

Resultados

Variaciones de la forma

Morfometría Geométrica

La variación en el morfoespacio comprendido por el PC1 y PC2, representó 91.3% de la variación. El PC1 explica la mayor contribución a la variación (80.33%). El PC2 es el segundo componente con mayor contribución a la variación (10.97%). El 8.7% de la variación se distribuyó en los demás componentes. Cada uno de los componentes restantes contribuyen en menos de un 5% a la variación de la forma (anexo 1 y tabla 1).

La variación explicada por el PC1 representa cambios en la altura y longitud de los peces (figura 12). Los cambios morfológicos representados por el PC1 a partir de ahora serán referidos como forma hidrodinámica. Los cambios en la forma hidrodinámica se presentan de manera gradual a lo largo del eje de variación. El grupo externo y los platys con valores de FR < 3 como *Xiphophorus birchmanni* y *Xiphophorus variatus* presentaron formas menos hidrodinámicas, con valores menores a 0 (-PC1). Las especies de los clados cola de espada con valores de FR < 3 como *X. helleri* y *X. cortezi* presentaron formas más hidrodinámicas y valores mayores a 0 (+PC1). Las especies *Xiphophorus evelynae* y *Xiphophorus xiphidium* mostraron formas intermedias entre las dos morfologías descritas con valores cercanos a 0 (anexo 2 y figura 13A).

La variación en torno al PC2 representa cambios en la posición de la boca, la prominencia ventral y la amplitud del pedúnculo (figura 12). Los cambios morfológicos representados por el PC2 a partir de ahora serán referidos como variaciones en el eje vertical. Las especies como *X. variatus* y *X. xiphidium* de los platys del norte presentan un abdomen con una mayor prominencia, bocas situadas hacia la mitad superior de la cabeza y pedúnculos más estrechos, presentan valores menores a 0 (-PC2). Las especies *Xiphophorus helleri* y *Xiphophorus pygmaeus* y la mayoría de las especies de los clados cola de espada, presentan abdómenes menos prominentes, bocas alineadas con la línea lateral y pedúnculos más amplios, se sitúan en valores mayores a 0 (+PC2). Las especies *X. evelynae*, *Xiphophorus alvarezi* y *Xiphophorus*

maculatus presentaron morfologías intermedias entre las dos descritas anteriormente (anexo 2 y figura 13A).

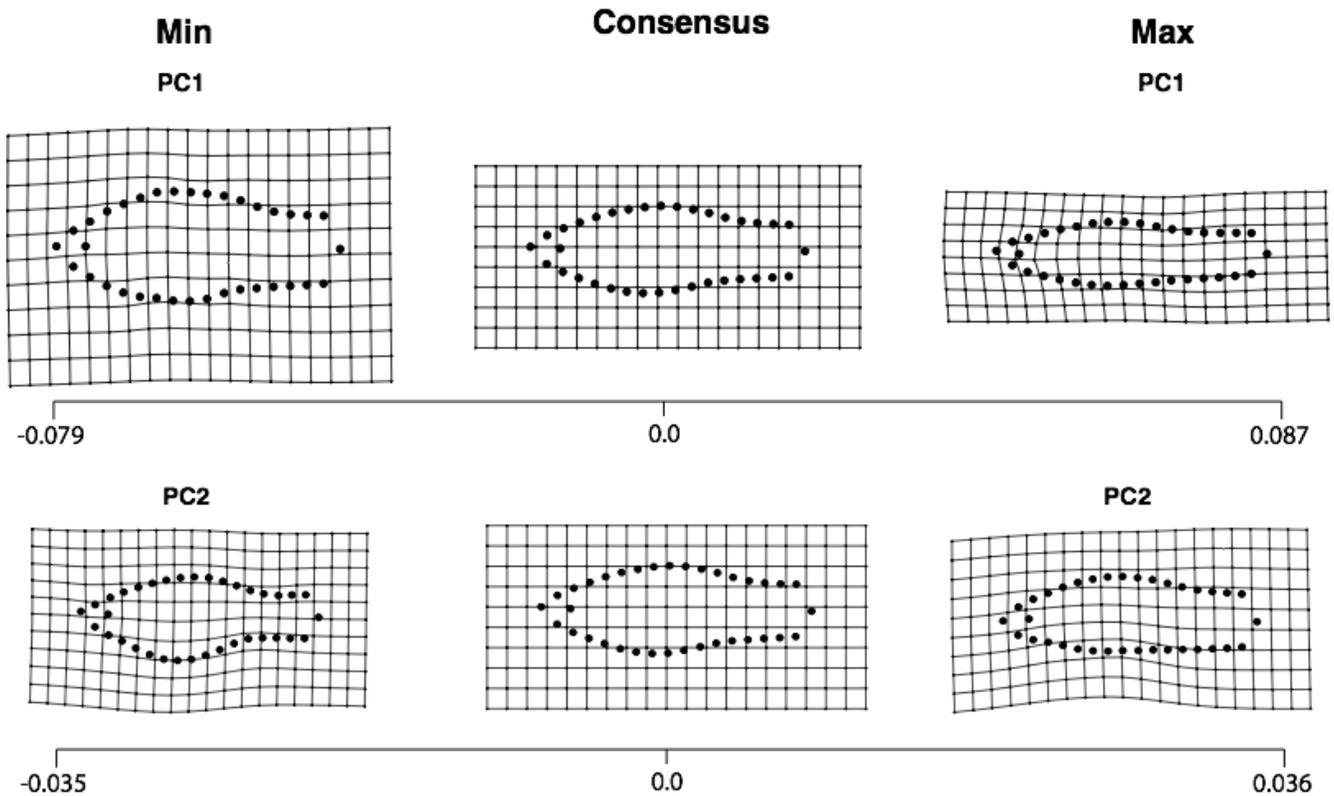


Figura 12. Variación de la forma a lo largo del PC1 y PC2. Gradillas de deformación correspondientes a las formas de los mínimos (Min) y máximos (Max) de los primeros dos componentes principales. El PC1 representa cambios en el ancho y largo del cuerpo y el PC2 representa cambios en la prominencia abdominal, la amplitud del pedúnculo y cambios en la posición de la boca. Especies correspondientes al mínimo en PC1 (*X. birchmanni*), y al máximo en PC1 (*X. helleri*). Especies correspondientes mínimo en PC2 (*X. xiphidium*), y al máximo en PC2 (*Xiphophorus nigrensis*).

PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8	PC9	PC10	PC11	PC12	PC13	PC14	PC15	PC16	PC17	PC18
8.11E-01	9.82E-02	3.40E-02	2.48E-02	1.15E-02	5.59E-03	4.01E-03	3.41E-03	2.01E-03	1.57E-03	1.24E-03	7.22E-04	6.17E-04	3.46E-04	2.68E-04	2.24E-04	1.12E-04	4.79E-31

Tabla 1. Eigenvalores obtenidos del análisis de componentes principales

La mayoría de las especies que desarrollan la espada tienden a agregarse en valores mayores a 0 (+PC2), mientras que los que no la desarrollan se distribuyen hacia valores menores a 0 (-PC2). Respecto a la forma hidrodinámica se observa que la mayoría de las especies con espada se agregaron en torno a valores mayores a 0 (+PC1). Algunas similitudes morfológicas se observaron en torno a uno de los dos componentes, como el grupo de *X. birchmannii*, *X. malinche* y *Xiphophorus nezahualcoyotl* que presentan similitudes tanto en la forma

hidrodinámica como en las variaciones en el eje vertical. Las especies *X. nigrensis* y *Xiphophorus multilineatus* presentan similitudes en la forma hidrodinámica. Igualmente en *Xiphophorus clemenciae* y *X. helleri* ó *X. pygmaeus* y *X. multilineatus* se observaron similitudes morfológicas en relación a las variaciones en el eje vertical (figura 13A).

En los agrupamientos, el clasificador “FR” mostró un cambio gradual en torno a la forma hidrodinámica. El clasificador “presencia de espada” se agrupó en torno a las variaciones en el eje vertical. Las especies sin espada, en su mayoría platys y el grupo externo presentaron mayores variaciones en el eje vertical (-PC2) y los Cola de Espada menores variaciones en el eje vertical (+PC2). Respecto al largo de la espada las especies con valor 1 (sin espada) presentaron menores variaciones en el eje vertical (-PC2) y la mayoría de las especies con valores 2 (remanente), 3 (corta) y 4 (larga) presentaron una forma más hidrodinámica y menores variaciones en el eje vertical (+PC2 y +PC1; figura 13B). El análisis de cúmulos agrupó las especies en base a la relación a la forma hidrodinámica y a las variaciones en el eje vertical. El agrupamiento por clados es el que más parecido al resultado del modelo óptimo del agrupamiento matemático, identificándose 5 subpoblaciones naturales a la distribución de los clados (figura 14).

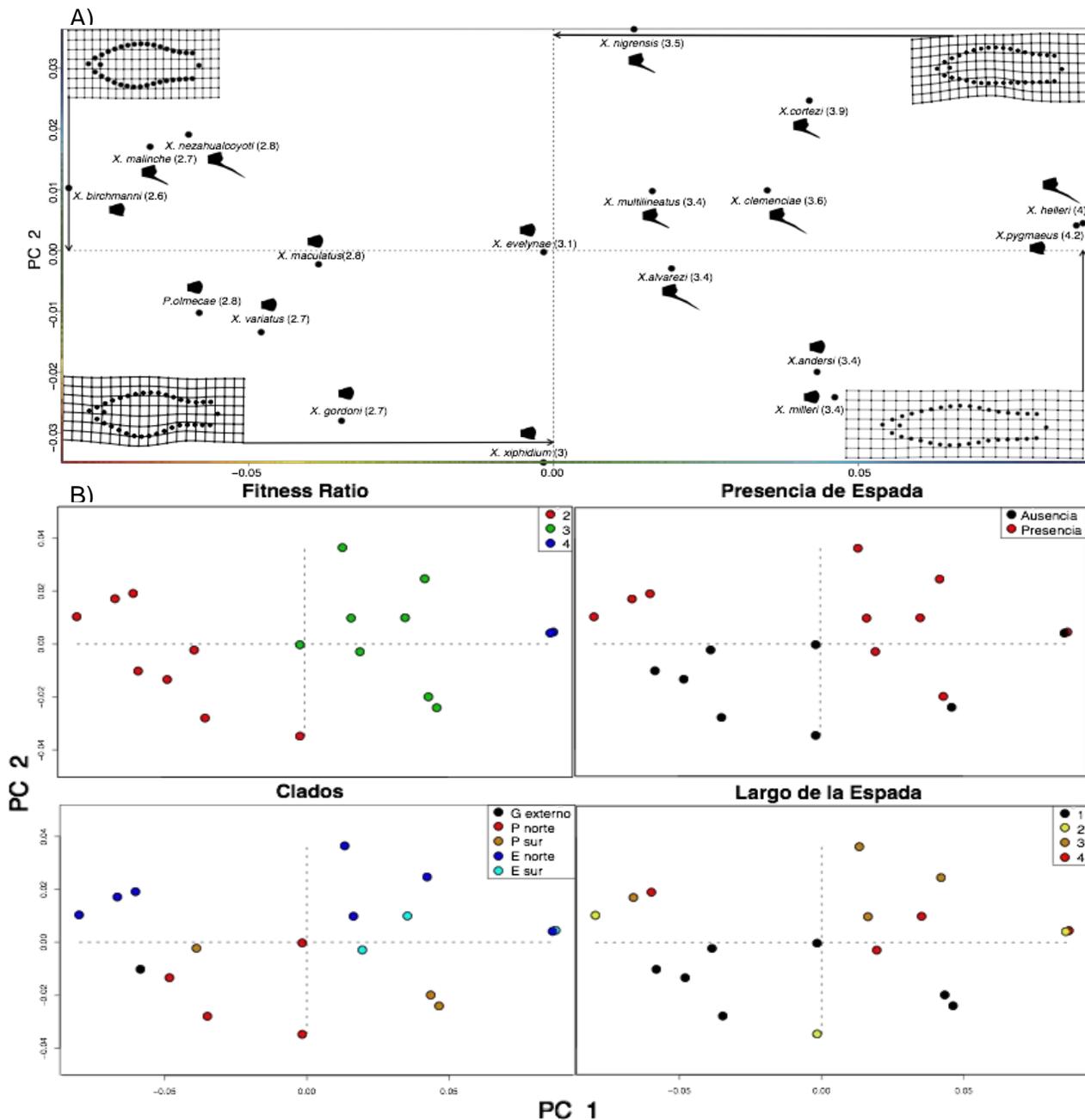


Figura 13. A) Primeros dos componentes del PCA en machos. Las flechas verticales indican que las gradillas de deformación pertenecen al PC1. Las flechas horizontales indican que las gradillas de deformación pertenecen al PC2. El gradiente de color de los ejes genera el código de color de las coordenadas en las que se ubica cada punto. Los números en paréntesis indican el valor del FR de cada especie. Cerca de cada punto, se muestra el tipo de ornamento descrito por Meyer (1994) para cada especie. B) Primeros dos componentes del PCA en machos agrupadas por categoría. Arriba Izq: Fitness Ratio. Los colores están asociados al valor de FR promedio de cada especie. Arriba Der: Presencia de la espada. Negro: Ausencia de Espada. Rojo: Presencia de la espada. Abajo Izq: Clados. Los colores están asociados al clado al que pertenece cada especie acorde con Cui *et al.* (2013). Abajo Der: largo de la espada. Los colores están asociados acorde con la longitud de la espada descrita por Meyer (1994). 1 (sin espada), 2(remanente), 3 (espada corta), 4 (espada larga).

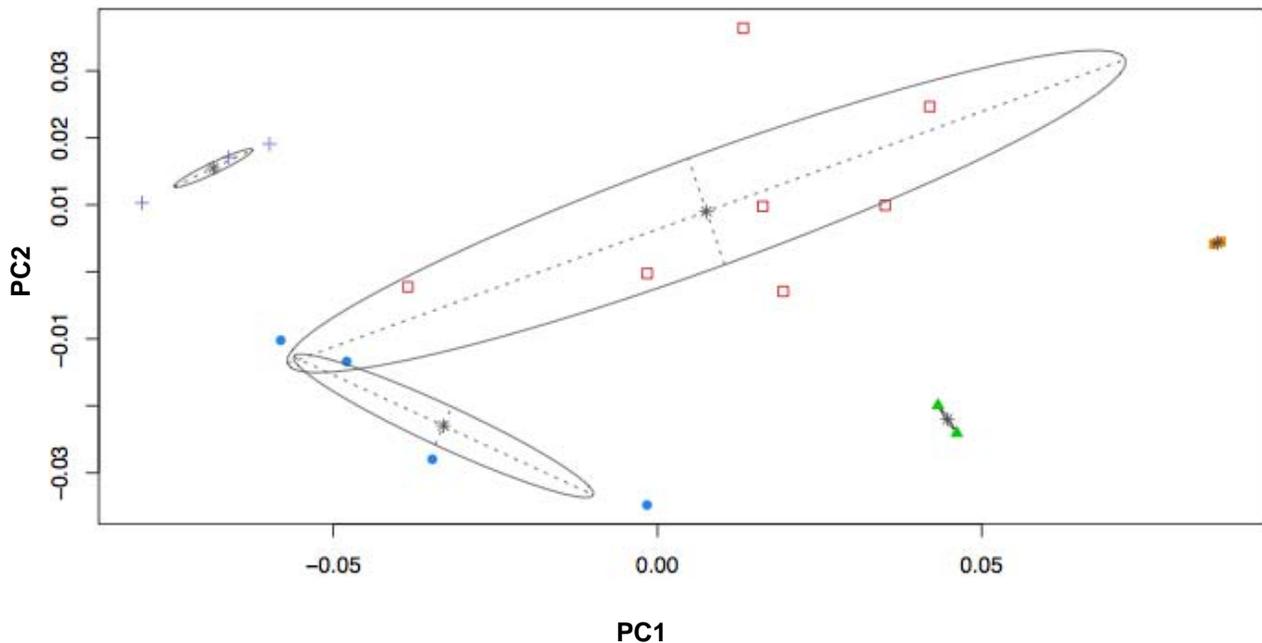


Figura 14. Primeros dos componentes del PCA en machos agrupados por cúmulos. Los colores y figuras están asociados a cada subpoblación matemática.

La forma hidrodinámica (PC1) y el FR se correlacionan positivamente tanto en los modelos de “Análisis Generalizado de Mínimos Cuadrados” (“Generalized Least Squares”; GLS por sus siglas en inglés; Martins y Hansen, 1997) como en el “Análisis Filogenético Generalizado de Mínimos Cuadrados” (“Phylogenetic Generalized Least Squares”; PGLS; Pearson, $r=0.94$). Las especies que presentaron valores hacia una forma menos hidrodinámica (valores menores a 0, -PC1) se correlacionaron con valores de FR inferiores a 3.3, mientras que las especies que presentaron valores hacia una forma más hidrodinámica (valores mayores a 0, +PC1) se correlacionaron con valores de FR de 3.3 a 4.2. La correlación entre la forma hidrodinámica y el FR no se explica por la filogenia dado que el resultado del análisis de la forma del cuerpo es similar usando los modelos PGLS y GLS (figura 15).

Las variaciones en el eje vertical (PC2) y el largo de la espada se correlacionan positivamente tanto en el modelo de GLS como en el PGLS (Pearson, $r=0.62$). Las especies que presentaron mayores variaciones en el eje vertical (-PC2) se correlacionaron con valores de largo de la espada inferiores a 2 (sin espada-remanente), mientras que las especies que presentaron menores variaciones en el eje vertical (+PC2) se correlacionaron con valores de espada de 3 a 4 (espada corta-larga). La correlación entre las variaciones en el eje vertical y el largo de la

espada no se explica por la filogenia dado que el resultado del análisis de la forma del cuerpo es similar usando los modelos PGLS y GLS (figura 16).

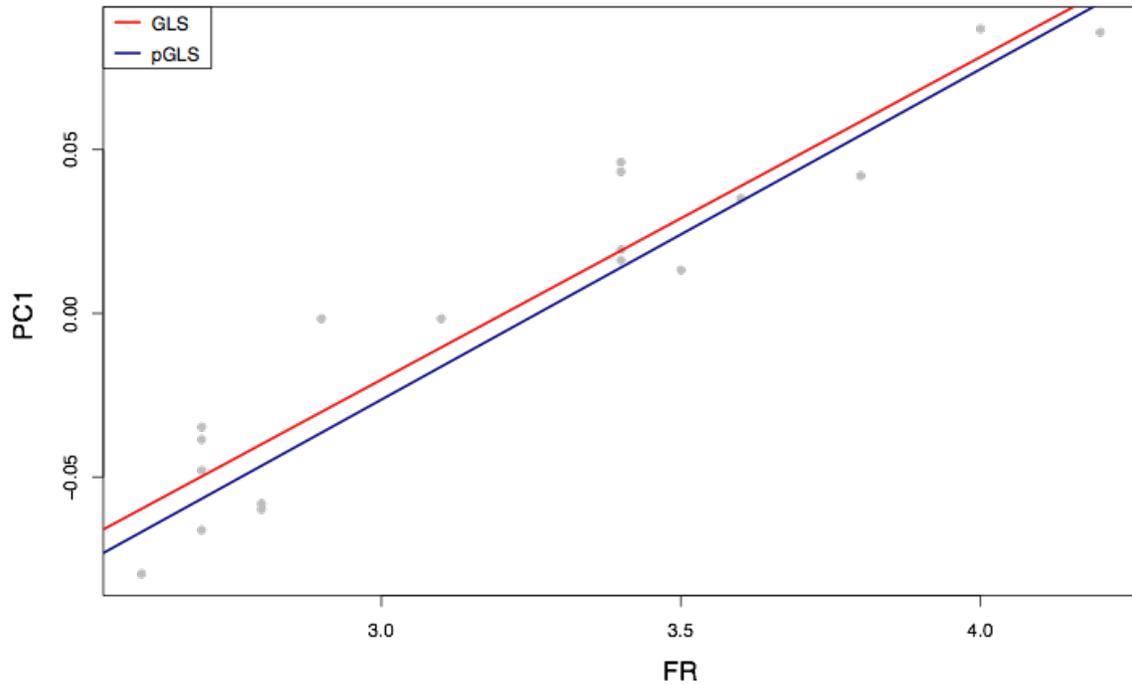


Figura 15. Relación entre el PC1 (Cambios en la altura y longitud de los peces) y el FR por medio de un modelo de GLS y PGLS.

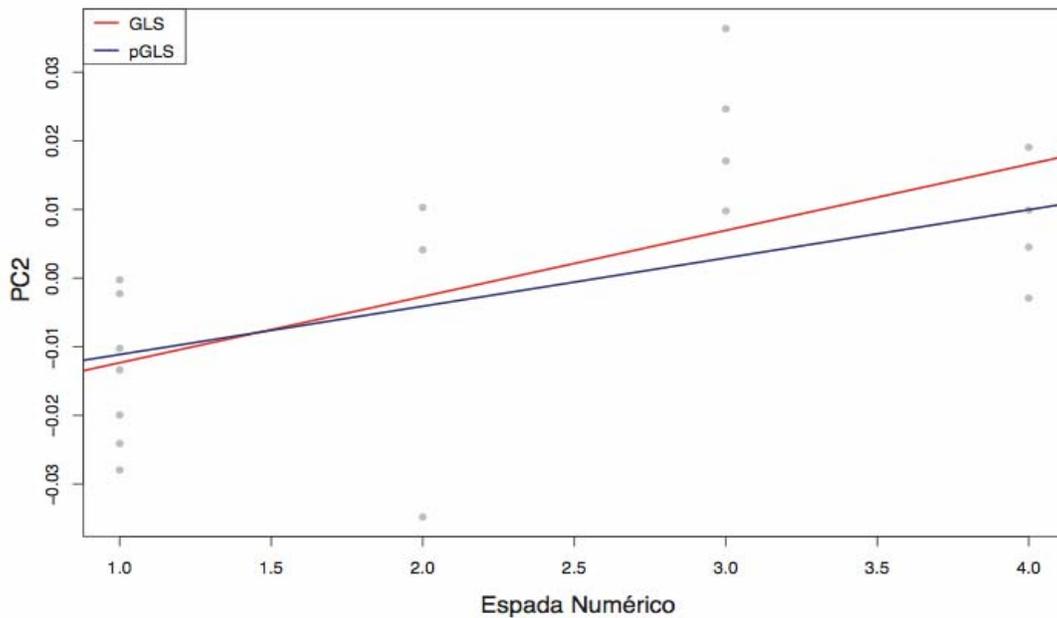


Figura 16 Relación entre el PC2 (Cambios en la prominencia abdominal inversamente proporcional a la amplitud del pedúnculo y cambios del ángulo de la boca) y el valor ornamento descrito por Meyer para los ornamentos de las especies por medio de un modelo de GLS y PGLS.

Las variaciones en el eje vertical (PC2) y largo de la espada tienen una señal filogenética significativamente mayor a 0 representada por lambda. Con ello se entiende que la variación de dichas variables es consistente con un modelo evolutivo tipo Browniano para la filogenia evaluada (tabla 2). La disposición de las especies actuales y los ancestros calculados, se obtuvo a partir de la estimación de los estados ancestrales de cada nodo en torno a la forma hidrodinámica (PC1) y las variaciones en el eje vertical (PC2; anexo 3 y figura 17).

Variable	lambda	p
FR	0.00	1.000
Valor Numerico de la espada	0.99	0.001
PC1	0.00	1.000
PC2	0.84	0.021

Tabla 2. Señal filogenética, lambda para cuatro variables con 10000 simulaciones aleatorias para probar si lambda es significativamente diferente de cero, lo que significa señal filogenética nula. Si lambda tiende a 1 la variación en la variable es consistente con un modelo evolutivo de movimiento Browniano, dada la filogenia de Cui *et al.* (2013).

En el mapeo de la forma hidrodinámica (PC1) de los machos en la filogenia del grupo, se observa que el clado de cola de espada del sur engloba valores que van del 0 (promedio) al valor máximo correspondiente a la forma más hidrodinámica; el clado de cola de espada del norte es el de mayor diversidad morfológica mostrando un gradiente de valores desde la forma menos hidrodinámica hasta la más hidrodinámica. Por otro lado, el clado de los platys del norte presentó valores desde el -0.05 a 0 y los platys del sur entre -0.05 y 0.05; el grupo externo se ubicó por arriba del -0.05 correspondientes a formas menos hidrodinámicas que los cola de Espada (anexo 4).

En el mapeo del FR de machos en la filogenia del grupo, se observó que el clado de cola de espada del sur engloba valores que van del 3.4 al máximo valor mostrado en el FR (4.2); el clado cola de espada del norte es el que muestra mayor variación en el carácter FR, presenta valores que forman un gradiente desde el mínimo hasta el máximo en el FR. El clado de los platys del sur presenta valores desde 2.8 a 3.4, los Platys del norte entre 2.7 y 3.1, el grupo externo se ubica en 2.8 (anexo 4 y figura 18).

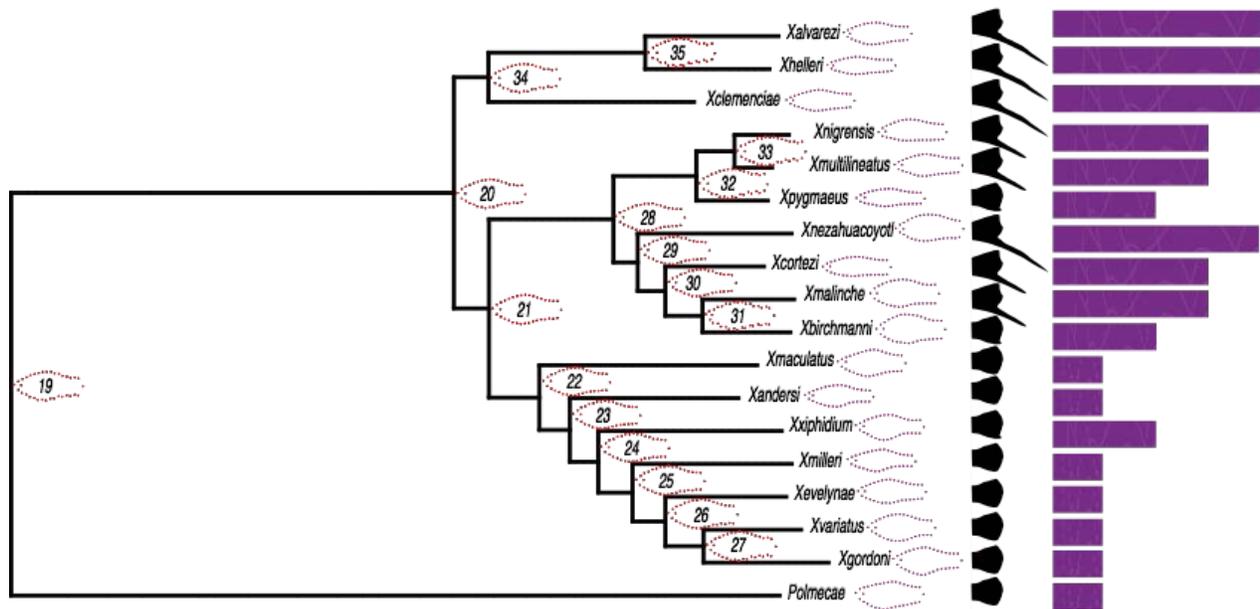


Figura 17. Fenograma de la filogenia de Cui et al. (2013) con estimaciones de las formas ancestrales. Las formas consenso de las especies actuales se muestran a la derecha del nombre de cada especie. A la derecha de cada nodo se encuentra la estimación ancestral. Los números identifican el número de nodo. A la derecha del fenograma se presenta la diversidad de ornamentos en el género *Xiphophorus* por clases acorde con la longitud de la espada descrita por Meyer (1994), las barras horizontales hacen referencia a la longitud de la espada.

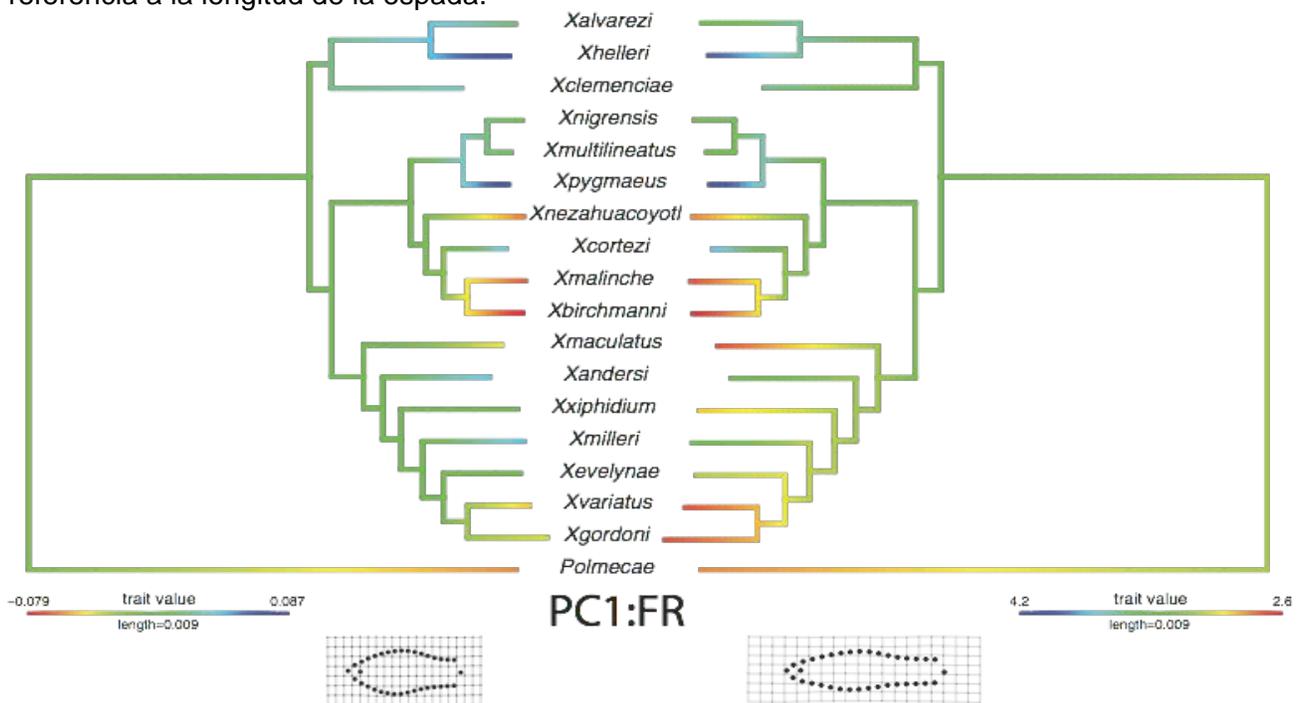


Figura 18. Mapeo pareado del PC1 y FR en la filogenia de Cui et al (2013) para machos. El gradiente de color para el PC1 es generado por las coordenadas en las que se ubica cada punto en el PC1. El gradiente de color para el FR es generado a partir de los valores de FR promedio de cada especie. Se muestran las gradillas de deformación acorde a los extremos del PC1.

En el mapeo de las variaciones en el eje vertical (PC2) en la filogenia del grupo, se observó que el clado de Cola de Espada del sur engloba valores cercanos al 0 (promedio) en el PC2; el clado de Cola de Espada del norte presenta valores que van del 0 (promedio) al máximo sobre el eje de variación PC2 que corresponde a cuerpos con menos variaciones en el eje vertical; morfológicamente se refleja como formas que tienden a ser más ovaladas, con pedúnculos más anchos y bocas alineadas con la línea lateral. Los Platys del norte presentaron valores desde 0 (promedio) al mínimo valor en el PC2; morfológicamente se observan como formas con tendencia a abdómenes más prominentes, pedúnculos más angostos y bocas curvadas hacia la mitad superior de la cabeza. Los Platys del sur presentan valores cercanos a la morfología promedio entre 0 y -0.02, cuyas formas tienden hacia los abdómenes prominentes y pedúnculos angostos pero con valores menos extremos que en caso de los Platys del norte. El grupo externo se ubicó en -0.01 presentando una morfología similar a los Platys (anexo 5).

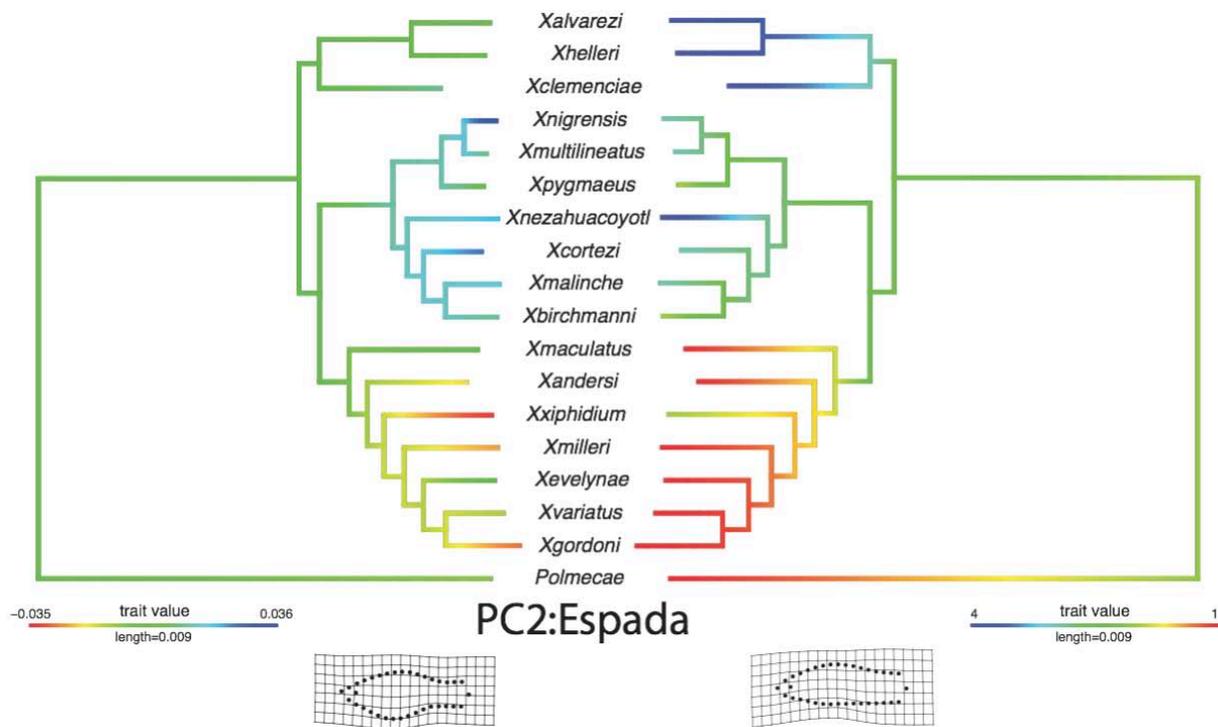


Figura 19. Mapeo pareado de la prominencia del abdomen y el ancho del pedúnculo caudal (PC2) y el valor numérico del ornamento descrito por Meyer para las especies en la filogenia de Cui et al (2013) para machos. El gradiente de color es generado por las coordenadas en las que se ubica cada punto en la gráfica de PCA. Se muestran las gradillas de deformación acorde a los extremos del PC2.

En el mapeo del largo de la espada en la filogenia del grupo, se observó que el clado de Cola de Espada del sur presenta especies con una longitud de 4 (largo) mientras que el clado de Cola de Espada del norte presenta valores de 2.5 a 4 (remanente-largo). Las especies de los clados de los Platys del norte, del sur y el grupo externo presentaron el valor 1 (sin espada), con excepción de *X. xiphidium* que presenta un ornamento con valor de 2 (remanente) (figura 19).

Discusión

Los peces del género *Xiphophorus* utilizan la elongación de la aleta caudal (espada) como carácter sexual durante la elección de pareja y en los encuentros entre rivales (Basolo, 1995, 1990). La espada ha demostrado ser un carácter costoso en diferentes especies del género (Basolo y Alcaraz, 2003; Kruesi y Alcaraz, 2007). La presencia de la espada aumenta el área de la superficie corporal y modifica la morfología general de los peces, incrementando las fuerzas de arrastre y, en consecuencia, el costo energético del nado (Kruesi y Alcaraz, 2007, Baumgartner et al., 2012). En particular, la espada presente en los machos de este género disminuye la velocidad de escape y la velocidad máxima de nado en *Xiphophorus montezumae* (Kruesi y Alcaraz, 2007). Sin embargo, los costos del ornamento no siempre son evidentes; por ejemplo, la espada no modifica la velocidad de escape de machos de *Xiphophorus helleri* (Rauchenberger et al., 1990). La carencia de efecto o la compensación asociada al ornamento en el nado podría atribuirse a diferentes rasgos morfológicos o estrategias que pueden reducir sus costos. La literatura señala que los principales mecanismos compensatorios en el nado son aquellos asociados con cambios funcionales, o morfológicos (Moller, 1996; DeWitt et al., 1998; Husak y Swallow, 2011). Los machos de diferentes especies del género *Xiphophorus* manifiestan una amplia variación en su forma corporal (Meyer et al., 1994). Los resultados de este estudio mostraron que estas variaciones están asociadas a sus habilidades locomotoras; con base en la correspondencia tan estrecha que se encontró en la variación general de la forma y su relación con los caracteres que determinan la hidrodinámica de los animales.

El análisis de morfometría geométrica resaltó dos ejes de variación en la forma de los machos. El eje de variación con mayor peso corresponde a variaciones en la altura y longitud del pez (PC1). La variación en este eje representa la razón de fineza hidrodinámica (FR) que describe la forma hidrodinámica de los organismos. La relación de fineza hidrodinámica representa una proporción directa de la hidrodinámica del cuerpo, relacionada a la menor altura del cuerpo. Los resultados de este estudio son acordes con las hipótesis planteadas. Es decir, en general las especies cola de espada muestran cuerpos más angostos que los peces del grupo de los platys, que no presentan el ornamento. En particular, los peces cola de espada del sur tienen cuerpos más angostos, mostrando el FR más alto y las espadas más largas entre los tres

grupos propuestos por Meyer (2006). Mientras que las especies de *Xiphophorus* sin espada o platys tienen una forma de cuerpo más profunda con el FR más bajo entre el grupo de *Xiphophorus*. En este sentido, las fuerzas de arrastre generadas por el aumento del área total de la superficie corporal de los animales y los costos energéticos asociados (Basolo y Alcaraz, 2003) parecen ser compensados con morfologías de forma más hidrodinámicas.

Por otro lado, la variación de la forma del cuerpo de los machos también se asoció a diferencias en el área del pedúnculo y la sección abdominal. Estas variaciones corresponden al segundo eje de variación en de los análisis de morfometría geométrica (PC2). La predicción de este estudio suponía que los machos de las especies con espadas largas (colas de espada) tendrían formas más hidrodinámicas, pero también tendrían pedúnculos caudales altos o más desarrollados, en consecuencia, generarían menor resistencia y mayor propulsión durante el nado respecto a los platys donde la espada está ausente. Las especies de peces cola de espada presentaron pedúnculos más anchos, una boca alineada con la línea lateral y abdómenes menos prominentes que disminuyen el área expuesta al flujo. La robustez del pedúnculo caudal se relaciona con una mayor fuerza de propulsión durante el nado (Webb, 1982), lo cual incrementa el potencial de contrarrestar de manera más eficiente la fuerza de arrastre y los costos energéticos del nado. En peces, las estructuras relacionadas con la propulsión son importantes tanto en el nado sostenido, como en el no sostenido (Langerhans y Reznick; 2010), ya que disminuyen los costos energéticos asociados al desplazamiento. Acorde con Rosas (2015) el despojo de espada en *Xiphophorus nezahualcoyotl* está relacionado con la modificación de la parte anterior de los peces elevando la boca con respecto a la posición original, en beneficio de la maniobrabilidad.

Es interesante destacar que los resultados generales obtenidos a través de la morfometría geométrica concuerdan con los resultados de la morfometría tradicional. Es decir, la variación de la forma descrita por el primer eje de variación (PC1) se correlaciona con los valores del FR obtenidos a través de la morfometría tradicional. Esto sustenta el uso de ambos tipos de aproximaciones en el estudio de la forma de los animales como ha sido sugerido por diversos autores (Aguilar-Medrano et al., 2013, Meik et al., 2010, Walker et al., 2013, Rosas, 2015). Por otro lado, considerando que la teoría predice que los valores de FR que están cercanos a 4.5

minimizan la fuerza de arrastre generado durante el nado (resistencia mínima para el volumen máximo; Webb, 1975; Blake, 1983; Weihs y Webb, 1983; Langerhans y Reznick, 2010), los valores obtenidos en este estudio sugieren que los machos del grupo de los peces *Xiphophorus* están lejos de ser formas con alta eficiencia hidrodinámica. Las especies de los géneros *Plectropomus* y *Labrinchthys* son especies de peces con valores de FR más cercanos a 4.5 que los machos del género *Xiphophorus* (Walker et al., 2013).

Los cambios en la forma del cuerpo de los machos, asociados a la presencia de la espada, podrían tener un componente filogenético y no estar directamente relacionados a la espada y su grado de expresión en las diferentes especies de *Xiphophorus*. Sin embargo, los cambios en la forma del cuerpo de los machos responden directamente a la presencia y desarrollo de la espada, cuando se controla de la historia filogenética (análisis de PGLS). Es decir, la forma del cuerpo de los machos y la evolución de los caracteres a partir de los cuales se construye la historia filogenia del grupo son eventos evolutivos independientes (de acuerdo con los resultados del PGLS). De esta manera, los resultados indican que los cambios en la forma del cuerpo de los machos hacia formas más hidrodinámicas son efectivamente una respuesta adaptativa dirigida a la presencia del ornamento (minimización de costos), la cual es independiente de la historia filogenética.

Se observó una modificación en la forma corporal asociada a la presencia de la espada. Sin embargo, estos cambios compensatorios podrían no restringirse exclusivamente a aspectos de la forma. La presión ejercida por la presencia de la espada podría estar ligada a otros aspectos de la biología de los peces, incluyendo un aumento de la capacidad funcional y modificaciones conductuales. La compensación asociada a los costos generados por este carácter sexual en los peces cola de espada podría también implicar el desarrollo de una maquinaria metabólica más potente y posiblemente más costosa. Asimismo, la evolución de la espada y sus dimensiones en el grupo se podría correlacionar con aspectos conductuales. Por ejemplo, el grado de expresión de la espada en diferentes especies del género se relaciona con la complejidad de los despliegues de cortejo. El mapeo de caracteres conductuales de cortejo, en forma de despliegues, indica que las especies con espada más larga desarrollan cortejos más complejos que las especies sin espada o espadas cortas (Hass, 1993).

El uso de la energía es un aspecto central en la adecuación de los individuos en condiciones naturales y por lo tanto en la evolución (Sibly y Calow 1987, Hofmann y Parsons 1997). Los resultados de esta investigación indican que la morfología de los peces es un blanco importante para la evolución de las estrategias de minimización de la resistencia al arrastre. Sin embargo, es importante considerar que otros factores ambientales como la depredación pueden generar respuestas similares (Langerhans y DeWitt, 2004). La depredación es una de las presiones ambientales más importantes relacionadas con la plasticidad y flexibilidad fenotípica, así como en la expresión de diferentes morfotipos dentro de una misma especie (Fischer-Rousseau et al., 2010, Basolo y Wagner, 2004). Por ejemplo, la carpa dorada (*Carassius carassius*) modifica la forma de su cuerpo a través de un cambio fenotípico reversible (defensa inducible) hacia formas más profundas que reducen el riesgo de depredación (Brönmark y Miner, 1992; Bronsmark y Pettersson, 1994). En este caso, las carpas con esta morfología de cuerpo más profundo incurren un costo energético mayor como consecuencia del aumento de las fuerzas de arrastre y el gasto de energía durante el nado (Brönmark y Miner, 1992). En los peces del género *Xiphophorus*, la fuerza de arrastre generadas por la presencia de la espada se manifiesta también a través de flexibilidad fenotípica (Alcaraz y Urrutia, 2008). Rosas (2015) demostró que la forma del cuerpo de machos de *X. nezahualcoyotl* nadando en un sistema de corriente a velocidad moderada difiere en cuanto a su expresión hidrodinámica. En particular, los machos con espada desarrollaron formas más hidrodinámicas que los machos a los que les fue retirada la estructura. En este mismo estudio, la posición de la boca de los animales expuestos al flujo se modificó hacia la parte superior de la cabeza. Este estudio hace referencia a la importancia de la presencia de la espada en el grupo. Es decir, este trabajo demuestra que este ornamento sexual no genera cambios plásticos en la forma del cuerpo (Rosas, 2015), la espada se expresa a lo largo de la historia filogenética del grupo a través cambios adaptativos en la morfología del cuerpo de los machos hacia formas corporales de ahorro u optimización energética. Es decir, este es un ejemplo donde caracteres morfológicos y funcionales podrían haber evolucionado para compensar los costos de señalización sexual. En este caso, la evolución de la espada en el género ha sido acompañada de regulaciones compensatorias en la forma corporal. Este trabajo contribuye a entender la selección y evolución de caracteres vinculados a la aptitud

física como una fuerza motriz de diversificación a través de la evolución adaptativa (Kingsolver et al., 2001). En particular, la comparación interespecífica de este grupo en el marco filogenético contribuye a entender de los compromisos en la evolución de un carácter bajo la selección natural y sexual.

Conclusiones

1-. El eje de variación con mayor peso corresponde a cambios en la altura y longitud del pez (forma hidrodinámica-PC1), a este le sigue un eje que corresponde a cambios, relacionados con la propulsión y el área expuesta al flujo (variaciones en el eje vertical-PC2).

2-El FR es un carácter de morfometría tradicional que se correlaciona con un carácter de morfometría geométrica (forma hidrodinámica) y el valor numérico de la espada que denota la extensión del ornamento se correlaciona con el carácter de morfometría geométrica (variaciones en el eje vertical). Aunque existe un porcentaje de variación morfológica directamente asociada a la espada, otros factores también están involucrados en las diferencias entre cada especie del género.

3-Los clados Cola de Espada del norte y sur; y Platys del norte y sur, son más parecidos entre sí por filogenia que por similitudes biogeográficas que englobarían a los clados del norte o del sur, apoyando la influencia que tiene el ornamento y la filogenia en la forma hidrodinámica en caracteres hidrodinámicos de los clados Cola de Espada.

4-En los dos ejes de variación el grupo más extremo hacia los valores negativos en ambos ejes son los Platys del norte presentando cuerpos con un menor FR, abdómenes más prominentes, pedúnculos más delgados y bocas curvadas hacia arriba. En contraparte los Cola de Espada del sur se localizaron en el extremo hacia los valores positivos y presentaron un mayor FR, abdómenes menos prominentes, pedúnculos más amplios y bocas alineadas con la línea lateral. El grupo Cola de Espada del norte presentó especies con ambas morfologías sin embargo, esto puede ser asociado a la diversidad de tamaño de ornamentos que presenta el grupo.

5-Los estudios acerca de las implicaciones del desarrollo de un ornamento en la variación de la forma y las compensaciones morfológicas derivadas, son limitados pero deben de considerarse de importancia para determinar los patrones de adaptación de los organismos como los peces.

6-El estudio en el género *Xiphophorus* muestra que la presencia de la espada puede ser un carácter morfológico clave para entender las relaciones entre la adecuación y las diferencias morfológicas entre las especies.

Literatura citada

Adams, D. C., Rohlf, F. J., & Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*, 71(1), 5-16.

Alcaraz, G., & Urrutia, V. (2008). Growth in response to sustained swimming in young montezumae swordtails, *Xiphophorus montezumae*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 41(1), 65-72.

Aguilar-Medrano, R., Frederich, B., Balart, E. F., & de Luna, E. (2013). Diversification of the pectoral fin shape in damselfishes (Perciformes, Pomacentridae) of the Eastern Pacific. *Zoomorphology*, 132(2), 197-213.

Arnold, S. J. (1983). Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 23(2), 347-361.

Ávila, E. G., Valero, A., & Macías-García, C. (2011). Componentes conductuales del cortejo incrementan la exposición a parásitos. *Tip Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 14(2), 83-89.

Axelrod, H., Gordon, M., 1997. *Swordtails.*, T.F.H. Publications. Estados Unidos.

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

Basolo, A. L. (1995). A further examination of a pre-existing bias favouring a sword in the genus *Xiphophorus*. *Animal Behaviour*, 50(2), 365-375.

Basolo, A. L., & Alcaraz, G. (2003). The turn of the sword: length increases male swimming costs in swordtails. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1524), 1631-1636.

Basolo, A. L., & E WAGNER, W. I. L. L. I. A. M. (2004). Covariation between predation risk, body size and fin elaboration in the green swordtail, *Xiphophorus helleri*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83(1), 87-100.

Baumgartner, A., Coleman, S., Swanson, B., & Laudet, V. (2011). The cost of the sword: escape performance in male swordtails. *PloS one*, 6(1), e15837.

Blake, R. W. (1983). *Fish locomotion*. CUP Archive. ISO 690

Blomberg, S. P., T. Garland Jr., A. R. Ives (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717-745.

Bookstein, F. L. (1996). Combining the tools of geometric morphometrics. In *Advances in morphometrics* (pp. 131-151). Springer US.

Bookstein, F. L. (1997). *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press.

Brönmark, C., & Pettersson, L. B. (1994). Chemical cues from piscivores induce a change in morphology in crucian carp. *Oikos*, 396-402.

- Cui, R., Schumer, M., Kruesi, K., Walter, R., Andolfatto, P., & Rosenthal, G. G. (2013). Phylogenomics reveals extensive reticulate evolution in *Xiphophorus* fishes. *Evolution*, 67(8), 2166-2179.
- Culumber, Z. W., Fisher, H. S., Tobler, M., Mateos, M., Barber, P. H., Sorenson, M. D., & Rosenthal, G. G. (2011). Replicated hybrid zones of *Xiphophorus* swordtails along an elevational gradient. *Molecular ecology*, 20(2), 342-356.
- Culumber, Z. W., Shepard, D. B., Coleman, S. W., Rosenthal, G. G., & Tobler, M. (2012). Physiological adaptation along environmental gradients and replicated hybrid zone structure in swordtails (Teleostei: *Xiphophorus*). *Journal of evolutionary biology*, 25(9), 1800-1814.
- DeWitt, T. J., Sih, A., & Wilson, D. S. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(2), 77-81.
- Domenici, P., Turesson, H., Brodersen, J., & Brönmark, C. (2008). Predator-induced morphology enhances escape locomotion in crucian carp. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275(1631), 195-201.
- Domenici, P. (Ed.). (2010). *Fish locomotion: an eco-ethological perspective*. CRC Press.
- Felsenstein, J., Pagel, M., Harvey, P. H., Page, R. D., & Garland Jr, T. *Phylogenetic comparative methods explained*.
- Fisher, H. S., & Rosenthal, G. G. (2006). Female swordtail fish use chemical cues to select well-fed mates. *Animal Behaviour*, 72(3), 721-725.
- Fischer-Rousseau, L., Chu, K. P., & Cloutier, R. (2010). Developmental plasticity in fish exposed to a water velocity gradient: a complex response. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 314(1), 67-85.
- Foote, M. (1997). The evolution of morphological diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 129-152.
- Fraley, C., & Raftery, A. E. (2002). Model-based clustering, discriminant analysis, and density estimation. *Journal of the American statistical Association*, 97(458), 611-631.
- Fraley, C., Raftery, A. E., & Scrucca, L. (2012). Normal mixture modeling for model-based clustering, classification, and density estimation. *Department of Statistics, University of Washington*, 23, 2012.
- Haas, V. (1993). *Xiphophorus* phylogeny, reviewed on the basis of courtship behavior. *Trends in ichthyology* (JH Schroder, J. Bauer, and M. Schartl, eds.). Blackwell, London, 279-288.
- Helfman, G., Collette, B. B., Facey, D. E., & Bowen, B. W. (2009). *The diversity of fishes: biology, evolution, and ecology*. John Wiley & Sons.
- Husak, J. F., & Swallow, J. G. (2011). Compensatory traits and the evolution of male ornaments. *Behaviour*, 148(1), 1-29.
- Johnson, J. B., Macedo, D. C., Passow, C. N., & Rosenthal, G. G. (2014). Sexual Ornaments, Body Morphology, and Swimming Performance in Naturally Hybridizing Swordtails (Teleostei: *Xiphophorus*).

- Jolicoeur, P., & Mosimann, J. E. (1960). Size and shape variation in the painted turtle. A principal component analysis. *Growth*, 24(4), 339-354.
- Kendall, D. G. (1977). The diffusion of shape. *Advances in applied probability*, 428-430.
- Kruesi, K., & Alcaraz, G. (2007). Does a sexually selected trait represent a burden in locomotion?. *Journal of Fish Biology*, 70(4), 1161-1170.
- Kruesi, K., Rosenthal, G. G., & Alcaraz, G. (2011). Growth and male ornamentation in *Xiphophorus montezumae*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 44(3), 159-169.
- Langerhans, R. B., Layman, C. A., Langerhans, A. K., & Dewitt, T. J. (2003). Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80(4), 689-698.
- Langerhans, R. B. (2009). Trade-off between steady and unsteady swimming underlies predator-driven divergence in *Gambusia affinis*. *Journal of evolutionary biology*, 22(5), 1057-1075.
- Langerhans, R. B., & 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.
- Lauder, G. V., & Tytell, E. D. (2005). Hydrodynamics of undulatory propulsion. *Fish physiology*, 23, 425-468.
- Lawing, A. M., & Polly, P. D. (2010). Geometric morphometrics: recent applications to the study of evolution and development. *Journal of Zoology*, 280(1), 1-7.
- Martins, E. P., & Hansen, T. F. (1997). Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *American Naturalist*, 646-667.
- Mallet, J. (2005). Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(5), 229-237.
- Meik, J. M., Lawing, A. M., & Pires-daSilva, A. (2010). Body size evolution in insular speckled rattlesnakes (*Viperidae: Crotalus mitchellii*). *PLoS One*, 5(3), e9524.
- Meyer, A., Morrissey, J. M., & Schartl, M. (1994). Recurrent origin of a sexually selected trait in *Xiphophorus* fishes inferred from a molecular phylogeny. *Nature*, 368, 539-542.
- Meyer, A., Salzburger, W., & Schartl, M. (2006). Hybrid origin of a swordtail species (*Teleostei: Xiphophorus clemenciae*) driven by sexual selection. *Molecular Ecology*, 15(3), 721-730.
- Mittelbach, G. G., Osenberg, C. W., & Wainwright, P. C. (1999). Variation in feeding morphology between pumpkinseed populations: phenotypic plasticity or evolution?. *Evolutionary Ecology Research*, 1(1), 111-128.
- MØLLER, A. P. (1996). The cost of secondary sexual characters and the evolution of cost-reducing traits. *Ibis*, 138(1), 112-119.

- Olsson, J., & Eklöv, P. (2005). Habitat structure, feeding mode and morphological reversibility: factors influencing phenotypic plasticity in perch. *Evolutionary Ecology Research*, 7(8), 1109-1123.
- Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K. (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2), 289-290.
- Pettersson, L. B., & Brönmark, C. (1999). Energetic consequences of an inducible morphological defence in crucian carp. *Oecologia*, 121(1), 12-18.
- Pinheiro, J.C., and Bates, D.M. (2000) "Mixed-Effects Models in S and S-PLUS", Springer, esp. pp. 100, 461.
- Price, S. A., Wainwright, P. C., Bellwood, D. R., Kazancioglu, E., Collar, D. C., & Near, T. J. (2010). Functional innovations and morphological diversification in parrotfish. *Evolution*, 64(10), 3057-3068.
- Qu, Y., Duan, M., Yan, J., Feng, G., Liu, J., Zhang, L., & Zhuang, P. (2013). Effects of lateral morphology on swimming performance in two sturgeon species. *Journal of Applied Ichthyology*, 29(2), 310-315.
- Rauchenberger, M., Kallman, K. D., & Morizot, D. C. (1990). *Monophyly and geography of the Rio Panuco basin swordtails (genus Xiphophorus) with descriptions of four new species*. American Museum of Natural History.
- Revell, L. J. (2012) phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods Ecol. Evol.*, 3, 217-223.
- Rivera, E. Y. A., Gómez Ramírez, E., & Caicedo, D. R. (2010). Estudio preliminar de la relación del tamaño corporal y la maduración testicular de *Xiphophorus helleri* (Heckel, 1948). Comité Evaluador de este número, 226.
- Rosen, D. E., & Bailey, R. M. (1963). The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes): their structure, zoogeography, and systematics. *Bulletin of the AMNH*; v. 126, article 1.
- Rosenthal, G. G., & Evans, C. S. (1998). Female preference for swords in *Xiphophorus helleri* reflects a bias for large apparent size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(8), 4431-4436.
- Rosenthal, G. G., & Ryan, M. J. (2011). Conflicting preferences within females: sexual selection versus species recognition. *Biology letters*, 7(4), 525-527.
- Rohlf, F. J., & Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology*, 39(1), 40-59.
- Rohlf, F. J., & Marcus, L. F. (1993). A revolution morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(4), 129-132.
- Rouleau, S., Glémet, H., & Magnan, P. (2010). Effects of morphology on swimming performance in wild and laboratory crosses of brook trout ecotypes. *Functional Ecology*, 24(2), 310-321.

Rosas I.(2015) "Compensación morfofuncional de peces del género *Xiphophorus* asociada a un carácter sexual", Tesis de maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México.

Rosenthal, G. G., de la Rosa Reyna, X. F., Kazianis, S., Stephens, M. J., Morizot, D. C., Ryan, M. J., & García de León, F. J. (2003). Dissolution of sexual signal complexes in a hybrid zone between the swordtails *Xiphophorus birchmanni* and *Xiphophorus malinche* (Poeciliidae). *Copeia*, 2003(2), 299-307.

Sagnes, P. (1997). Potential artefacts in morphometric analyses of fish: effects of formalin preservation on 0+ grayling. *Journal of Fish Biology*, 50(4), 910-914.

Sagnes, P., Gaudin, P., & Statzner, B. (1997). Shifts in morphometrics and their relation to hydrodynamic potential and habitat use during grayling ontogenesis. *Journal of Fish Biology*, 50(4), 846-858.

Sagnes, P., & Statzner, B. (2009). Hydrodynamic abilities of riverine fish: a functional link between morphology and velocity use. *Aquatic living resources*, 22(01), 79-91.

Sheets, H. D. (2003). IMP-integrated morphometrics package. Buffalo, NY: Department of Physics, Canisius College.

Sibly, R. M., & Calow, P. (1987). Growth and resource allocation.

Sfakiotakis, M., Lane, D. M., & Davies, J. B. C. (1999). Review of fish swimming modes for aquatic locomotion. *Oceanic Engineering, IEEE Journal of*, 24(2), 237-252.

Stayton, C. T. (2011). Biomechanics on the half shell: functional performance influences patterns of morphological variation in the emydid turtle carapace. *Zoology*, 114(4), 213-223.

Skúlason, S., Snorrason, S. S., Noakes, D. L., & Ferguson, M. M. (1996). Genetic basis of life history variations among sympatric morphs of Arctic char *Salvelinus alpinus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(8), 1807-1813.

Thompson, D. W. (1942). On growth and form. On growth and form.

Triantafyllou, M. S., Triantafyllou, G. S., & Yue, D. K. P. (2000). Hydrodynamics of fishlike swimming. *Annual review of fluid mechanics*, 31(1), 33-53.

Vogel, S. (1994). *Life in moving fluids: the physical biology of flow* Princeton. Press, Princeton, NJ.

Walter, R. B., Rains, J. D., Russell, J. E., Guerra, T. M., Daniels, C., Johnston, D. A., ... & Williams, E. L. (2004). A microsatellite genetic linkage map for *Xiphophorus*. *Genetics*, 168(1), 363-372.

Walker, J. A., Alfaro, M. E., Noble, M. M., & Fulton, C. J. (2013). Body fineness ratio as a predictor of maximum prolonged-swimming speed in coral reef fishes. *PloS one*, 8(10), e75422.

Webb, P. W. (1975). Hydrodynamics and energetics of fish propulsion.

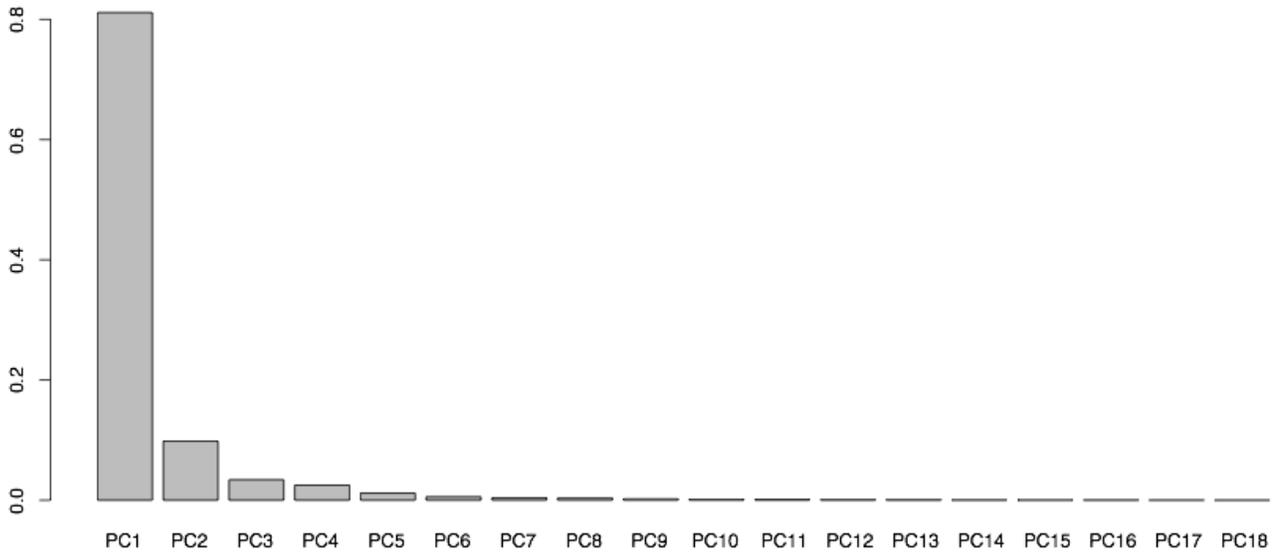
Webb, P. W. (1982). Locomotor patterns in the evolution of Actinopterygian fishes. *American Zoology* 22: 329-342

Webb, P. W., Kostecki, P. T., & Stevens, E. D. (1984). The effect of size and swimming speed on locomotor kinematics of rainbow trout. *Journal of Experimental Biology*, 109(1), 77-95.

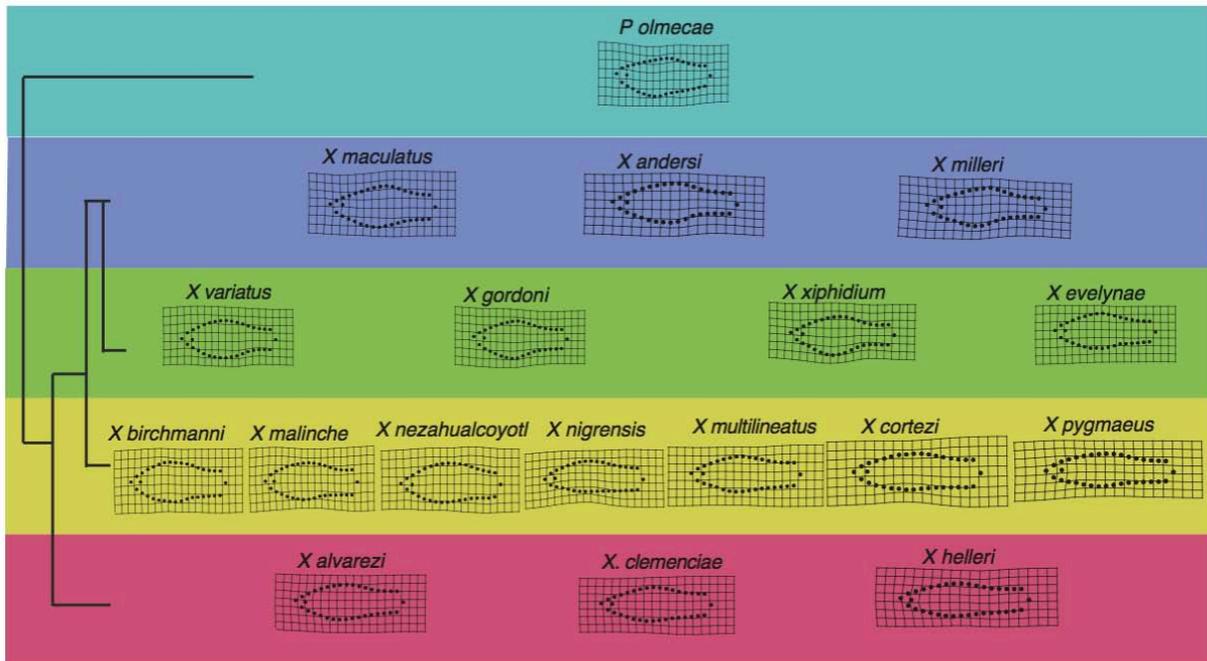
Weihs, D., & Webb, P. W. (1983). Optimization of locomotion. *Fish biomechanics*, 339-371.

Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., & Sheets, H. D. (2012). *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Academic Press.

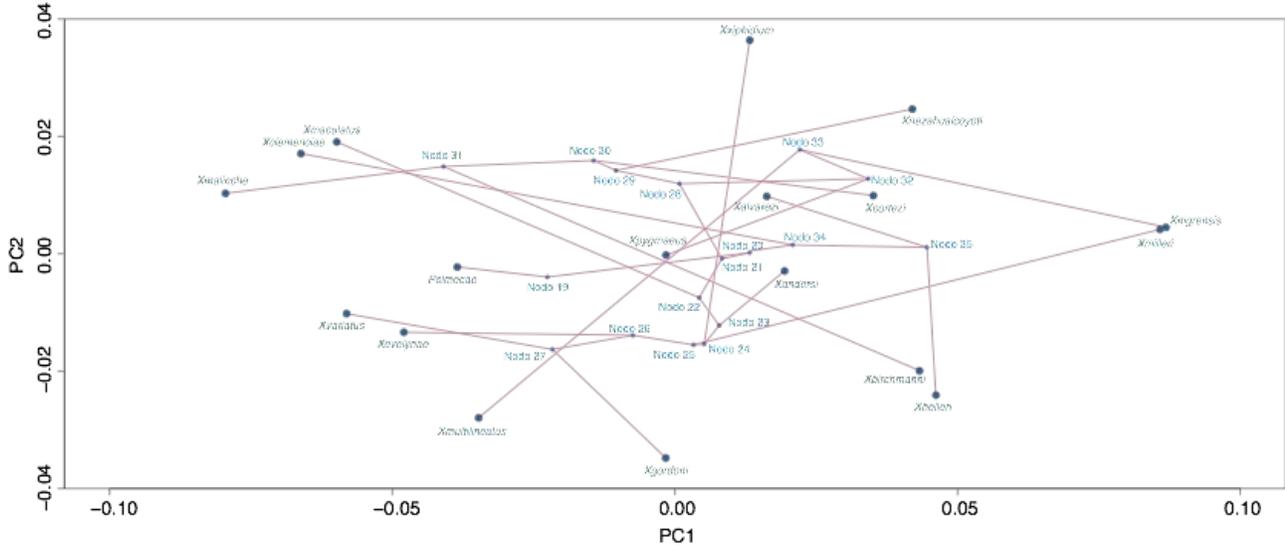
Anexos



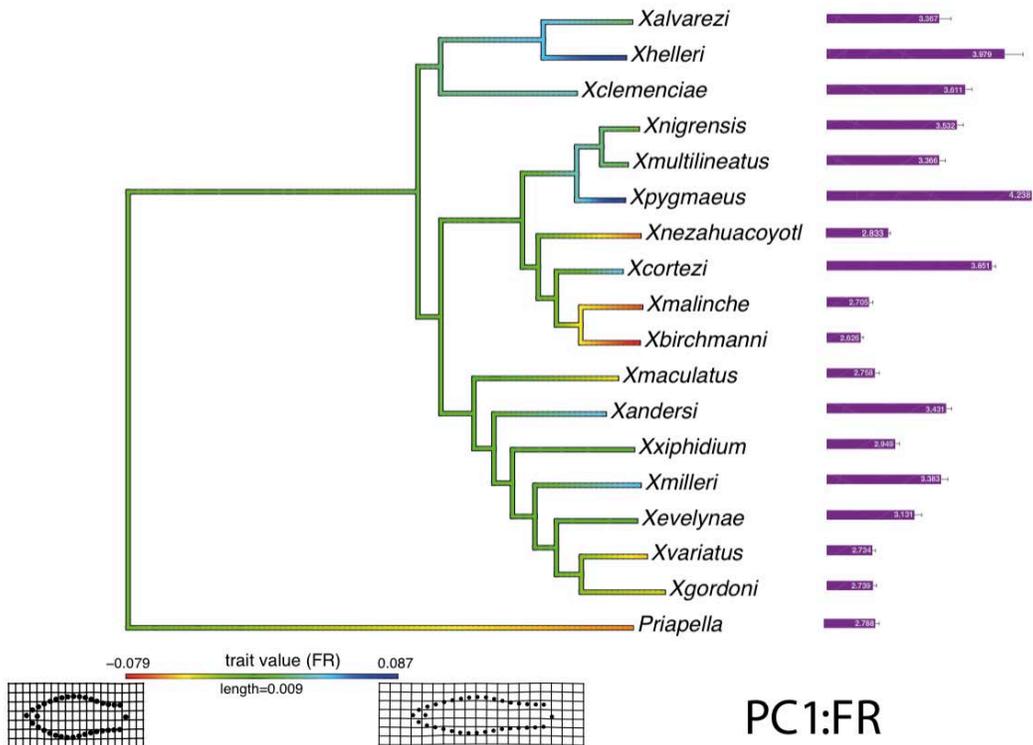
Anexo 1. Contribución a la variación de la forma por cada componente del PCA. El PC1 tiene la mayor contribución a la variación (80.33%) y la magnitud de la contribución es mucho mayor que el resto de los PC's. El PC2 es el segundo componente con mayor contribución a la variación (10.97%). Independientemente, cada uno del resto de los componentes contribuyen en menos de un 5% a la variación de la forma.



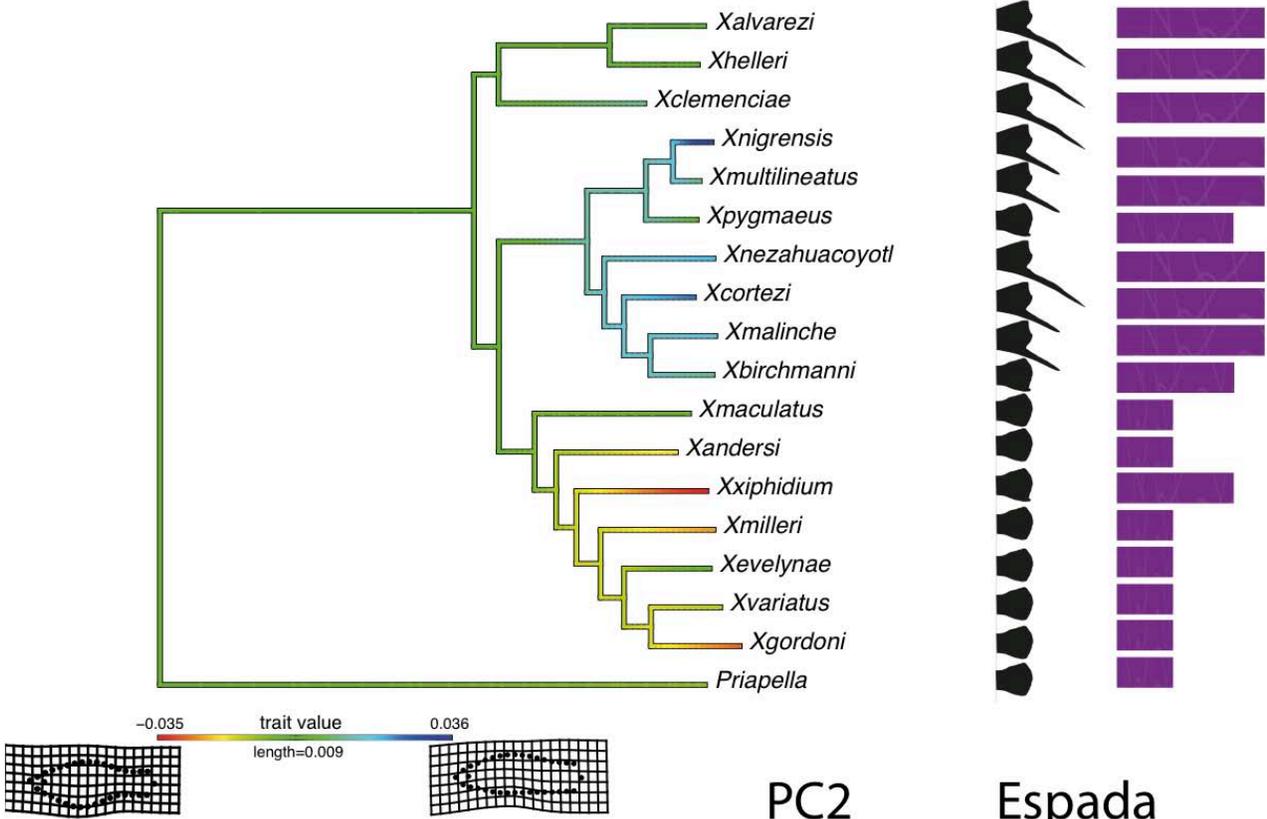
Anexo 2. Gradillas de deformación presentando la forma consenso por especie en machos. El orden de las especies va acorde al FR del grupo de menor a mayor. A la izquierda se esquematizan las relaciones filogenéticas por grupos acorde con el árbol de Cui et al. (2013). Las barras de color indican el grupo al que pertenece cada especie: grupo Externo (Aqua), Platys del sur (Azul), Platys del norte (Verde), Cola de espada del norte (Amarillo), Cola de espada del sur (Rosa).



Anexo 3. Proyección del árbol en el espacio de la forma acorde a la variación en PC1 y PC2. Los puntos grandes representan a las especies actuales. Los puntos pequeños representan las estimaciones ancestrales. Las líneas representan las relaciones filogenéticas entre las especies actuales y los ancestros



Anexo 4. Mapeo del PC1 en la filogenia de Cui et al. (2013) para machos. El gradiente de color es generado por los valores en los que se ubica cada punto en el PC1. Se muestran las gradillas de deformación acorde a los extremos del PC1. Del lado derecho se muestra la gráfica de barras del valor promedio de FR por especie (Las barras muestran el error estándar).



Anexo 5. Mapeo de la prominencia del abdomen y el ancho del pedúnculo caudal en la filogenia de Cui et al (2013) para machos. El gradiente de color es generado por las coordenadas en las que se ubica cada punto en la gráfica de PCA. Se muestran las gradillas de deformación acorde a los extremos de la prominencia del abdomen y el ancho del pedúnculo caudal. Del lado derecho se muestra el tipo de ornamento descrito por Meyer para las especies y barras esquematizando la longitud acorde a la clasificación.