

91
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“Efectos del sexo y la conducta social del pez Girardinichthys multiradiatus en la frecuencia de respuestas de depredatorias evocadas en la culebra semiacuática Thamnophis melanogaster”

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G A
P R E S E N T A :
GEORGINA JIMENEZ AMBRIZ

MEXICO, D. F.

1993

TESIS CON FALLA DE ORIGEN



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 está 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.

Indice

1. Introducción.	1
1.1 Modelos de selección sexual.	2
1.2 Evidencia empírica sobre selección natural actuando en contra de la selección sexual.	5
1.3 Conductas en respuesta a la depredación.	7
1.4 El pez <u>Girardinichthys multiradiatus</u>	8
1.5 Características generales de las especies involucradas en el estudio.	10
2. Objetivos.	16
3. Metodología	17
3.1 Aparato experimental.	17
3.2 Individuos experimentales.	20
3.3 Categorías de comportamiento.	24
3.4 Procedimiento.	25
3.5 Análisis.	27
4. Resultados	30
4.1 Experimento I: un macho vs. una hembra.	30
4.2 Experimento 2: Hembra grávida vs. hembra no grávida.	33
4.3 Experimento 3: Pareja cortejando vs. pareja sin cortejar	37
4.4 Experimento 4: Par de machos combatiendo vs. par control.	42
4.5 Duración de las pruebas	46

5. Discusión	49
5.1 Efectos de los ornamentos	49
5.2 Efectos por su forma o por su tamaño.	52
5.3 Efectos de las actividades sociales de los peces: cortejo	54
5.4 Efecto de la actividad de los machos: combate	56
5.5 Motivación de las culebras para forrajear	59
6. Conclusiones.	59
7. Referencias.	62
Agradecimientos.	65
Apéndices.	67

Resumen.

En el pez amarillo Girardinichthys multiradiatus que presenta dimorfismo sexual, los machos con mayor desarrollo de ornamentos son frecuentemente preferidos por las hembras. En este trabajo se puso a prueba la hipótesis de que los machos de este pez se exponen a una mayor riesgo de depredación al llamar la atención de la culebra de agua Thamnophis melanogaster, por ser más conspicuos debido a la ornamentación o a los movimientos que hacen cuando cortejan hembras o combaten con otros machos.

En el laboratorio se midió la respuesta de las culebras frente a los peces en un tanque construido para este propósito y que permitía que la culebra observara a los peces pero que éstos no pudieran observar a la culebra. Los experimentos que se realizaron fueron: a) Un macho y una hembra y b) una hembra grávida y una hembra ingrávida, para observar efecto los ornamentos por su forma o tamaño, c) un macho y una hembra en cortejo y un macho y una hembra impedidos de cortejar, d) un par de machos en combate y un par de machos impedidos de combatir, para observar efectos de las actividades de los peces en la respuesta de las culebras.

No se encontró un patrón diferencial de respuestas del depredador hacia machos y hembras; las culebras no parecieron responder diferencialmente a estímulos de tamaño aparente mayor. Aunque el patrón de conductas tampoco fué diferencial frente a peces en combate o cortejando, la actividad de los peces cuando están realizando estas conductas parece mas respuestas depredatorias de las culebras.

Puesto que los machos dominantes presentan una mayor actividad durante el cortejo o el combate, se exponen a un mayor riesgo de depredación en presencia de estas culebras. La depredación sobre los machos de G. multiradiatus puede interpretarse (en el proceso Fisheriano) como una fuerza que impide un mayor desarrollo de los caracteres exagerados en éste pez. Por otro lado si el combate y cortejo imponen handicaps como los descritos por Zahavi, las hembras pueden beneficiarse al preferir a un macho que sobrevive defendiendo un territorio y evadiendo depredadores, si la viabilidad es heredada por su progenie.

1. INTRODUCCION

La presencia de estructuras exageradas en los machos de varias especies, como colores extravagantes, plumaje vistoso y otros caracteres sexuales secundarios, fue explicada inicialmente por Darwin (1871) a través del concepto de selección sexual. Este concepto se refiere a la selección sobre caracteres que dan a ciertos individuos una ventaja sobre otros del mismo sexo, en cuanto a obtener más apareamientos exitosos. Tales caracteres son típicamente susceptibles a la acción de diversas fuerzas de selección natural que operan en su contra (Patridge & Halliday 1984). Darwin (1859, 1871) reconoció que la competencia entre machos por acceso a las hembras y la preferencia de las hembras por machos con ornamentos son fuerzas que colaboran en el desarrollo de los caracteres ornamentados de los machos en muchas especies. La competencia entre machos tiene una explicación adaptativa inmediata por la ganancia en apareamientos, sin embargo Darwin no planteó una explicación adaptativa para la ocurrencia de preferencias en las hembras por machos ornamentados (Maynard Smith 1991).

Wallace (1891) usó a la teoría de selección natural para explicar la preferencia de las hembras por machos más coloridos y brillantes. El único tipo de elección de pareja que Wallace aceptó fue aquél en que las hembras seleccionan machos más viables que el promedio, entendiendo por

viabilidad a una mayor capacidad de sobrevivencia. Esto redujo los efectos de la elección de la hembra como una fuerza evolutiva, a solo un reforzamiento de la selección natural (Pomiankowski 1988).

1.1 Modelos de selección sexual.

Los procesos reconocidos de selección sexual son: la selección intrasexual o competencia entre machos y la selección intersexual debida típicamente a preferencias de las hembras por ciertos machos más desarrollados u ornamentados (Pomiankowski, 1988). La elección de la hembra puede explicarse fácilmente cuando se trata de elección conspecifica, o cuando la hembra obtiene recursos al hacer la elección. Las dificultades teóricas surgen cuando la hembra no parece recibir beneficios o recursos al elegir entre machos (Maynard Smith 1991).

Fisher (1930) propuso que la coevolución de la preferencia de la hembra y ornamentación del macho podría llevar a un proceso desbocado (runaway) de un mayor desarrollo de la ornamentación de los machos, hasta un extremo de maladaptación. Fisher pensaba que inicialmente las hembras serían seleccionadas para discriminar diferencias relacionadas con ventajas adaptativas del macho (Maynard Smith 1991) y que a una alta frecuencia de la preferencia de

la hembra, el carácter del macho llegaría a ser exagerado al punto de ser desventajoso bajo selección natural, este es llamado el "Proceso de selección sexual fisheriano" (Pomiankowski 1988). En este punto, los ornamentos del macho pueden hacerlo susceptible a depredación durante despliegues de cortejo, peleas o durante la búsqueda de pareja (Gwynne 1989; Endler 1983; Shuster 1990), o su expresión puede indicar resistencia a parásitos (Hamilton y Zuk 1982).

En el proceso de selección sexual fisheriano, el fenotipo de la hembra se reduce eventualmente a viabilidad óptima, es decir, su fenotipo es aquel que le permite una mayor probabilidad de sobrevivencia bajo las condiciones en que vive y el fenotipo del macho se encuentra en balance entre la exageración por selección sexual a favor y la acción de la selección natural en contra de la ornamentación del macho (Pomiankowski 1988). Las hembras con preferencias extremas son favorecidas porque tienen hijos que son más exitosos en obtener apareamientos, a pesar de sus probabilidades reducidas de sobrevivencia (Pomiankowski, 1988).

Una explicación alternativa al desarrollo exagerado de los caracteres sexuales de los machos es el punto de vista de Zahávi (1971) que ha dado origen al concepto de "handicap" (desventaja). Un handicap se define como un carácter sexual secundario del macho, como por ejemplo los ornamentos, el cual reduce su probabilidad de sobrevivencia, y además actúa

como una señal que refleja la calidad genética del macho y que permite a las hembras identificar y discriminar al macho (Pomiankowski, 1988). En este contexto, sólo los machos con alta viabilidad (en el sentido de la sobrevivencia) serían capaces de sobrevivir con la carga extra de un rasgo de ornamentación que además confiere desventajas en otro contexto de selección natural como la depredación.

Si la viabilidad es heredable, las hembras que prefieren aparearse con machos ornamentados tendrían mayores probabilidades de tener progenie con alta viabilidad y así, la preferencia de la hembra por machos con handicap sería favorecida por selección natural al producir progenie con altas probabilidades de sobrevivencia. Aunque esta propuesta ha sido muy criticada, se ha mostrado por medio de modelos que puede operar y hacer más probables la exageración de los caracteres del macho y las preferencias de las hembras (Pomiankowski 1988).

Los caracteres ornamentados de los machos pueden ser handicaps en el sentido de que atraen la atención y preferencia de las hembras, pero también pueden representar una señal de susceptibilidad a parásitos o atraer la atención de depredadores. Esto confiere costos al desarrollo del handicap (limitante), que sólo se selecciona a favor cuando la preferencia de la hembra es lo suficientemente prevalectante (Maynard Smith 1991).

1.2 Evidencia empírica de selección natural sobre caracteres involucrados en selección sexual.

Varios trabajos aportan evidencia de la acción sincronizada de la selección sexual y la selección natural sobre caracteres que pueden ser morfológicos o conductuales.

En el pez Poecilia reticulata se ha observado que el desarrollo de los caracteres ornamentados del macho puede determinarse por la selección sexual a favor (por elección de la hembra) y la selección natural en contra por depredación, debida a la conspicuidad que confieren esos caracteres a los machos.

En estudios realizados en poecilidos y algunas otras especies de peces que muestran polimorfismo en sus patrones de coloración, se ha reportado que éstos varían en función de diversas presiones de selección. Los patrones de coloración de los guppies macho los hacen visibles a las hembras para que puedan localizarlos y evaluar su calidad, pero también los hacen visibles y susceptibles a depredación (Endler 1980; Hass 1976; Moodie 1972). Endler (1980), sugirió que la selección sexual por preferencia de las hembras opera haciendo al patrón de coloración del macho tan diferente del medio como fuera posible y la depredación impone límites a esos patrones. En la ausencia de depredación, la elección de las hembras favorece la mayor talla de manchas y frecuencia de colores más brillantes en la coloración de los machos.

La depredación puede afectar la tasa de selección sexual indirectamente a través de la densidad de la población. Por ejemplo, en la especie Poecilia reticulata y otros peces, las densidades de población son más bajas en áreas donde hay más depredadores o donde los depredadores son más peligrosos con lo que disminuye la probabilidad de selección sexual en esos sitios (Partridge y Endler 1987).

La presencia de depredadores puede tener una influencia marcada en el comportamiento de la presa potencial. El tiempo y la energía que los animales dedican al forrajeo, reproducción y defensa del territorio, se reducen frecuentemente cuando hay un riesgo severo de depredación. Esto depende del balance entre el riesgo de ser capturado por el depredador y los beneficios derivados de continuar el comportamiento (Magurran & Seghers 1990 a).

Los guppies cortejan más activamente durante la mañana y en la tarde, cuando despliegan sus caracteres conspicuos más vigorosamente y a medio día bajan la intensidad. Sin embargo la mayor tasa de depredación por peces se ha reportado al medio día y por culebras, crustáceos y otros peces en la noche. En esta especie existe un compromiso (trade-off) complejo entre el tiempo y la energía gastados en buscar comida y pareja y la evasión de depredadores (Endler, 1983).

1.3 Conductas en respuesta a la depredación.

Un animal presa debería ser capaz de reducir su susceptibilidad a depredadores, por ejemplo seleccionando el lugar donde lleva a cabo actividades como reproducción y alimentación (Helfman 1986). Entre las actividades de escape se pueden incluir inmovilidad, huida activa, o búsqueda de refugios (Helfman 1986).

Entre las adaptaciones para reducir el riesgo de depredación existen la disminución de la cantidad de despliegues de cortejo y coloración, así como la preferencia de las hembras por machos menos conspicuos (Magnhagen 1991).

La presa puede evadir la depredación mediante la detección de depredadores potenciales y el monitoreo de su conducta (Magurran & Seghers 1990 b). Esto último lo puede hacer con el comportamiento de evasión del "cono de ataque" en el que el pez se acerca al depredador mientras que evade la zona de peligro frente a la boca, esto le permite inspeccionar para obtener información del depredador (talla y motivación) aumentando su posibilidad de escape (Magurran & Seghers 1990 b). Aunque el acercarse al depredador es un procedimiento riesgoso, el riesgo individual puede reducirse si hay otros peces. La observación de otros peces que ya han inspeccionado al depredador proporciona información sobre el depredador sin necesidad de acercarse (Magurran & Seghers 1990 b).

1.4 El pez Girardinichthys multiradiatus.

Los machos del pez amarillo Girardinichthys multiradiatus, tienen aletas mas coloridas y desarrolladas que las hembras, además realizan despliegues de cortejo y enfrentamientos agresivos con otros machos para defender el territorio y definir jerarquías de dominancia, lo que no se observa en las hembras en su ambiente natural. Se ha demostrado que las hembras muestran una preferencia significativa por machos ornamentados más coloridos (Macías García, 1991).

El efecto de los despliegues para atraer hembras en G. multiradiatus es incierto, pero puede jugar un papel complementario con los ornamentos, contribuyendo a hacer de una manera visual y probablemente química que los machos sean más conspicuos para las hembras (Macías García, 1991). De la misma forma, estas características pueden llamar la atención de los depredadores. La preferencia de las hembras y la presión de selección por depredación, son factores que pueden estar interviniendo en el desarrollo de los caracteres ornamentados del macho en esta especie, al mismo tiempo que otros factores como por ejemplo la competencia entre machos (Macías García, 1991).

Los peces de G. multiradiatus son depredados en su ambiente natural por la culebra de agua Thamnophis melanogaster

(Lozoya, 1988). Los machos dominantes de G. multiradiatus tienden a colocarse frente a la culebra en actitud de inspección. No se conoce si la probabilidad de ser capturado durante el ataque aumenta o se reduce como resultado de esa conducta (Macías García, 1991).

Macías García (1991) encontró que en las localidades donde coexisten G. multiradiatus y sus depredadores Thamnophis melanogaster y Thamnophis eques (en Ixtlahuaca, Edo. de México, en 1990 se encontraron 195 machos y 203 hembras de G. multiradiatus) se presenta un sesgo en la proporción sexual de los peces adultos a favor de las hembras, y que donde no ocurren los depredadores (en Zempoala Edo de México, en 1990 se encontraron 368 machos y 109 hembras), no se observa tal sesgo en la proporción de sexos (Macías García, en prep.).

La variación geográfica de conductas de los peces en relación a la presencia de depredadores, así como la proporción de sexos encontrada por Macías García (1991) es insuficiente para concluir que la depredación es una fuerza que restringe un mayor desarrollo de los caracteres ornamentados del macho de G. multiradiatus. Este trabajo se enfocó a poner a prueba la hipótesis de que la depredación es una fuerza que actúa en contra de los caracteres conductuales de los machos como el cortejo y la pelea (como caracteres favorecidos por las hembras), y que puede balancear el proceso de selección sexual Fisheriano sobre esos caracteres.

Por otro lado el conocimiento de la acción de la depredación sobre los ornamentos o sobre la conducta de los machos en esta especie nos permitirá identificar handicaps como los descritos en el proceso de selección sexual de Zahavi. Sin embargo, el trabajo no pretende comprobar si el desarrollo de los ornamentos obedece a evolución de handicaps o proceso desbocado de Fisher.

Teniendo el marco anterior, éste proyecto pretendió evaluar en el laboratorio el riesgo de depredación que enfrentan los machos de Girardinichthys multiradiatus como resultado de las conductas sociales de cortejo y combate (siguiendo las sugerencias de Macías García 1991).

1.5 Características generales de las especies involucradas en el estudio

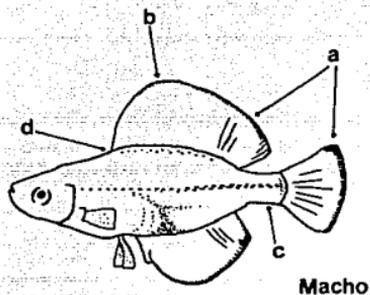
Girardinichthys multiradiatus es una especie que pertenece a la familia Goodeidae dentro del orden Cyprinodontide; se distribuye en la cuenca superior del río Lerma en la meseta central de México. Los miembros de esta familia son vivíparos y alimentan al embrión a través de la trofotenia, la cual se conecta directamente del oviducto de la madre al intestino del embrión (Uyeno, et al, 1983). Los machos están provistos de un espermatopodio, lo que no permite el apareamiento si la hembra no está receptiva, a diferencia de los poecelidos que

poseen un gonopodio intromitente y que les permite robar cópulas. El macho es más pequeño que la hembra pero más desarrollado en aletas y con colores amarillo, naranja e iridicentes, además de tener un cuerpo más giboso por una prominencia en la base de la aleta dorsal (Macías García, 1990; Fig 1.1).

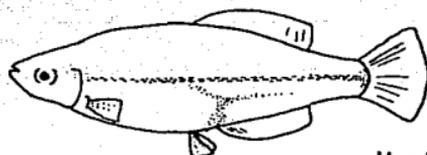
Los machos de esta especie presentan una mayor actividad social que las hembras, son agresivos y dedican tiempo substancial al cortejo y la pelea, estas conductas involucran despliegues de aletas, danza, y desplazamientos cortos y rápidos (Macías García 1991; Tablas 1.1 y 1.2).

Lozoya (1988) reportó que G. multiradiatus es un componente frecuente en la dieta de T. melanogaster y que también forma parte de la dieta de T. eques. Estas culebras pertenecen a la tribu Thamnophiini la cual se distribuye ampliamente en el altiplano Mexicano desde los 1550 hasta 2200 msnm. Se localizan a orillas de cuerpos de agua permanentes, en ríos, o en pozas de agua estancada (Drummond y Macías García, 1990).

En este trabajo el depredador que se utilizó para poner a prueba la hipótesis fue T. melanogaster, ya que es una culebra especialista que forrajea exclusivamente en el agua (Drummond, 1983), a diferencia de T. eques que se alimenta de presas típicas de una especie generalista, de hábitos terrestres y semiacuáticos (e.g. peces y presas anfibias y



Macho



Hembra

Figura 1.1 Diferencias morfológicas de machos y hembras del pez *Girardinichthys multiradiatus*: (a) bordes de aletas y más coloración, (b) aletas más desarrolladas, (c) pedúnculo más corto y (d) una prominencia abajode la aleta dorsal en machos.

Tabla 1.1 Categorías de conducta que efectúan los peces *G. multiradiatus* durante el cortejo descritas por Macías García (1991).

Categoría de conducta	Descripción
Despliegue de aletas	El macho despliega ante la hembra las aletas dorsal, ventral y caudal, manteniéndolas firmemente separadas del cuerpo y maniobrando con las aletas pectorales.
Plegamiento de aletas de cortejo	Las aletas ventral y dorsal se pliegan o esconden en el flanco no expuesto al pez más cercano, las aletas pélvicas se pliegan contra el cuerpo, y maniobran con las aletas pectorales.
Plegamiento de aletas en sumisión	Igual al plegamiento en cortejo, pero las aletas son dobladas y parcialmente presionadas contra el cuerpo. Lo pueden realizar los machos durante el cortejo.
Nado sincronizado	Durante el cortejo, el macho se aproxima a la hembra y nada por encima de ella, tocándola con la barba y el estómago manteniendo las aletas plegadas, las hembras receptivas nadan lenta y erráticamente cerca del fondo.
Alcanzando (overtaking)	Un macho que sigue a una hembra cortejándola, se adelanta la hembra, colocándose enfrente de ella.
Ondeando (Flagging)	El pez que corteja se coloca en posición frontal y perpendicular a la hembra mientras ondea las aletas dorsal y ventral.
Danza en figura de ocho (Figure-of-eight dance)	Solo ocurre en cortejo de alta intensidad. Consiste en un avance del pez a una longitud del cuerpo del pez cortejado para tomar una posición perpendicular al cuerpo del pez cortejado, retrocede y repite el movimiento siguiendo una trayectoria en figura de ocho.
Vibrando (vibrating)	Lo ejecuta usualmente el pez cortejado, y consiste en movimientos laterales ondulatorios y rápidos del cuerpo, el cual permanece casi estático. Las aletas permanecen plegadas.
Intento de apareamiento (copulation attempt)	El macho se aproxima a la hembra lateralmente y pliega las aletas dorsal y ventral sobre el cuerpo de la hembra, la cual escapa en un movimiento rápido, sin que se complete la cópula.
Apareamiento (mating)	El macho pliega las aletas dorsal y ventral sobre el cuerpo de hembra, y el par permanece unido unos segundos mientras nadan dando tirones. El espermatopodio se adhiere al vientre de la hembra, tal vez formando un canal para el paso del espermia, el comportamiento termina con una separación iniciada probablemente por la hembra.

Tabla 1.2 Categorías de conducta que ejecutaban los machos de G. multiradiatus durante los combates.

Categoría de conducta	Descripción
Despliegue de aletas	Igual que en cortejo, el pez toma una posición paralela al otro pez
Seguimiento (Chasing)	Un pez persigue a otro
Plegamiento de aletas en sumisión	Igual que en cortejo, lo efectúa un pez subordinado
Mordida (biting)	Un pez se aproxima rápidamente a otro y trata de agarrar con la boca porciones de las aletas o cuerpo del pez atacado.
Persecución mordiendo	Ocurre mientras un macho dominante persigue a uno subordinado, lo muerde cuando lo alcanza.
Mordida recíproca	Los rivales hacen mutuos despliegues de aletas con una aproximación lateral, y comienzan a maniobrar intentado morder a su oponente.
Cortejo	Alguna categoría de cortejo que efectúe un macho dominante cuando se acerca uno subordinado, el comportamiento se entremezcla con comportamientos de combate.

terrestres, Lozoya 1988; Macías Garcia y Drummond 1988). Por sus características de reconocimiento visual de la presa, se considera que T. melanogaster es el depredador que podría estar restringiendo el desarrollo de los caracteres sexuales de los machos de G. multiradiatus y sus conductas (Macías Garcia, 1991).

En un análisis de señales visuales involucradas en el reconocimiento de presas acuáticas, Macías Garcia (1987) encontró que T. melanogaster responde diferencialmente a estímulos de cierto tamaño relativo, presentando más ataques a estímulos en movimiento y que seguían trayectorias verticales en el movimiento. No se ha reportado un efecto sistemático del color de la presa potencial en la frecuencia de conductas depredatorias; es muy probable que los estímulos químicos y visuales tengan un efecto aditivo en la tendencia de la culebra a atacar (Drummond, 1985).

2. OBJETIVOS

A partir de la hipótesis de Macías García (1991) que plantea que la morfología (mayor tamaño aparente de machos que de hembras por tener aletas más desarrolladas) y conducta social (combate y cortejo) de machos de Girardinichthys multiradiatus influyen positivamente en la probabilidad de atraer a los depredadores por que los hacen más conspicuos, se desprenden las siguientes predicciones:

1. Si los ornamentos atraen al depredador, éste localizará y atacará más frecuentemente a machos de Girardinichthys multiradiatus que a hembras de longitud similar.

Si existe un efecto del tamaño en la atracción del depredador, las hembras grávidas atraerán más al depredador que las no grávidas, por ser más voluminosas.

2. Los despliegues de cortejo (Tabla 1.1) y los movimientos durante el combate de los machos de Girardinichthys multiradiatus aumentan la probabilidad de ser detectados por el depredador (T. melanogaster).

3. METODOLOGIA

Se diseñaron cuatro experimentos en los que se pusieron a prueba las predicciones ya planteadas, exponiendo a 30 culebras a las siguientes alternativas:

a) Experimento 1. Un macho vs. una hembra de G. multiradiatus. Con esta comparación se pone a prueba la predicción (1) de que la culebra ataca mas a machos que a hembras.

b) Experimento 2. Una hembra grávida vs. una hembra ingrávida. Con esta comparación se intenta encontrar si las culebras atacan más a peces mas grandes o voluminosos.

c) Experimento 3. Un macho y una hembra en cortejo vs. un macho y una hembra no interactuando (control).

d) Experimento 4. un par de machos en enfrentamiento agresivo o combate vs. un par de machos no interactuando (control).

Las dos últimas comparaciones ponen a prueba la segunda predicción respecto a los efectos de la actividad de los machos sobre la respuesta del depredador.

3.1 Aparato experimental

Todos los experimentos se llevaron acabo en un tanque experimental (56 cm. largo x 35.5 cm ancho x 18 cm. altura), el cual tenía en un extremo una plataforma cubierta de grava

oscuro en donde se colocaba a la culebra al comenzar cada prueba, y una rampa con una inclinación de 70° hacia el fondo del tanque también cubierto por grava del mismo color. La rampa estaba inmersa en una poza de agua (7.5 cm. prof.), en donde se colocó un refugio para la culebra (poza de culebra, "a"; Fig 3.1).

En el otro extremo del tanque se ubicaron dos compartimentos iguales que contenían a los peces en cada sesión de registro (compartimentos de peces, "b"). Estos compartimentos estaban separados entre sí por un vidrio y una tarjeta opaca, la parte de enfrente se separaba de la poza de la culebra (a) por dos vidrios que tenían una inclinación de 45° cada uno hacia la parte posterior y con respecto a las paredes laterales del tanque, con el fin de brindar la misma posibilidad de observación por parte de la culebra hacia las dos opciones de forrajeo (Fig 3.1). Se colocaron vidrios de un solo sentido (c) entre la poza de la culebra y los compartimentos de los peces, para que la culebra pudiera observar a los peces, pero que éstos no pudieran observarla, de tal forma que la presencia de la culebra no interfiriera en la conducta de los primeros (Fig 3.1). Se suministró iluminación solo a los peces por medio de una lámpara de neón, la poza de la culebra y todo el cuarto de observación permanecían en oscuridad.

En los experimentos donde se requería a dos peces no interactuando como un estímulo dentro de un compartimento, y

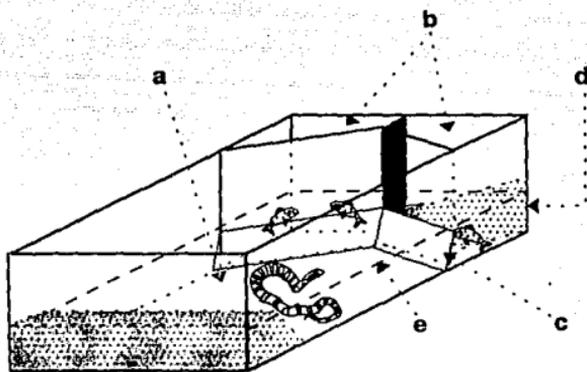


Figura 3.1. Tanque experimental: a) poza para la culebra, b) compartimentos para peces, c) vidrio de un solo sentido, d) tarjeta divisoria y e) nivel de agua.

dos peces interactuando como otro estímulo dentro del otro compartimento, ambos compartimentos se separaban a la mitad por una tarjeta opaca y removible (d). La tarjeta se retiraba donde los peces debían estar interactuando durante el registro, y permanecía intacta en el compartimento donde los peces no debían interactuar.

El registro de conductas en cada sesión se llevó a cabo con un programa de computadora escrito en Basic y diseñado para registrar tiempo y frecuencia de las conductas efectuadas durante la observación.

3.2 Individuos experimentales

Se utilizaron 30 culebras Thamnophis melanogaster, de las cuales 14 fueron adquiridas en un acuario comercial, por lo que se desconoce su procedencia, 12 fueron colectadas en la localidad El Cerrillo (Lerma), 2 fueron colectadas en Jilotepec (Tula), y 2 fueron colectadas en Acambay (Lerma), todas estas localidades son del Estado de México, dentro del rango de distribución de G. multiradiatus. El tamaño (Longitud hocico-cloaca: LHC) de las culebras fue en promedio 27.03 cm (d.e. 7.12), se experimentó con culebras de 18.8 cm de LHC mínima hasta 40 cm como longitud máxima. Las culebras no habían sido usadas en ningún experimento anterior.

Las culebras se colocaron en cajas casa (15 x 20 x 9 cm), y desde aproximadamente 30 días antes de comenzar los

experimentos, todas ellas fueron alimentadas en el tanque experimental bajo condiciones muy parecidas a las de los experimentos, excepto que los peces alimento (Xiphophorus variatus) se encontraban en la poza de la culebra (Fig. 3.2) que los podía capturar y comer. Esto permitió que las culebras se habituaran al tanque experimental para que fueran responsivas durante los experimentos.

Se utilizaron en total 53 peces G. multiradiatus, 31 machos y 21 hembras. Seis machos fueron colectados en Acambay (mayo de 1990), 7 en Jilotepec (octubre de 1990) y 18 nacieron en el laboratorio; 10 hembras fueron colectadas en Acambay, 5 en Jilotepec y 6 nacieron en el laboratorio. Los peces colectados en Acambay se colocaron inicialmente en una poza circular de 120 cm. de diámetro donde las hembras que se colectaron grávidas parieron, pero posteriormente fueron transferidos a tanques casa (24.5 x 27.5 x 49.5 cm.), los cuales estaban provistos de grava en el fondo, filtros y aireación. Los peces colectados en Jilotepec fueron colocados directamente en tanques casa como los ya descritos.

Se procuró que el tamaño de los peces fuera el de una presa potencial para los distintos tamaños de culebra que se trabajaron. Como no se disponía de una medida de los peces, se pusieron a los peces más grandes como estímulos para las culebras grandes y de igual manera con los peces y culebras chicos. Se comprobó que el rango de tamaños aparente de presas o estímulos manejados estaba dentro del rango de

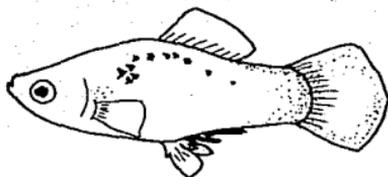


Figura 3.2 El pez Xiphophorus variatus, dieta de las culebras durante este estudio.

tamaños registrado de presas de culebras con 20 cm o más de longitud hocico cloaca. Cuando los peces morían se congelaban para su medición posterior, pero debido a que el congelador se descompuso en la fase final de este trabajo, esas muestras se perdieron.

En el experimento 1 se usaron 11 machos y 11 hembras, con los que se formaron 30 pares diferentes para exponer las culebras a los estímulos un macho y una hembra. En estos pares de estímulos se procuró que el macho fuera aparentemente de la misma longitud que la hembra, de tal forma que la diferencias más notables era las aletas más grandes y un cuerpo más giboso en los machos. En el experimento 2 se utilizaron 14 hembras, siete con gravidez en distintos grados de avance, se procuró que los pares de hembras que se exponían como diferentes estímulos para que las culebras forrajearan fueran de un tamaño semejante, así la diferencia más notoria entre la hembra considerada grávida y la no grávida era el volumen del abdomen. En el experimento 3 se utilizaron 16 hembras y 20 machos, con los que se formaron 20 pares diferentes de peces que funjían como control (par impedido de cortejar) y cortejo alternativamente, al formar estas parejas también se tomó en cuenta que el tamaño de la hembra y macho que formaban una pareja fuera semejante, y que el tamaño de los peces entre el control y el cortejo de una prueba también fuera semejante de tal forma que el movimiento de los peces fuera la variable

más notoria. Se utilizaron 27 machos para los pares de peces que constituyeron el control (par impedido de combatir) y el combate en el experimento 4, procurando que en cada par de machos éstos tuvieran una talla semejante. En el apéndice 2 se presentan los pares de peces que se usaron como estímulos en todos los experimentos y el orden en que se utilizaron.

3.3 Categorías de comportamiento

El criterio que se tomó para considerar que la culebra estaba en actitud de forrajear fue que por lo menos la cabeza de la culebra estuviera abajo de la superficie del agua (i.e buceando). Las categorías de comportamiento registradas y utilizadas como criterio para considerar que la culebra respondió positivamente hacia el estímulo al que se ha dirigido fueron las definidas por Drummond (1983) referentes a forrajeo subacuático y respuestas dirigidas a presas potenciales, tomando en cuenta modificaciones de las conductas debidas al tamaño del aparato experimental:

a) Orientación. Es un desplazamiento repentino de la cabeza de la culebra que la lleva a una posición en que la cabeza está apuntando directamente hacia una presa potencial que ha detectado, la modificación a esta definición contempla la duración en que la cabeza de la culebra permanece apuntando hacia un estímulo sin que haya desplazamiento.

b) Aproximación hacia la presa. Es un desplazamiento hacia la presa. Frecuentemente es posterior a la orientación.

c) Ataque. Una culebra ataca abriendo las mandíbulas y proyectando la cabeza rápidamente hacia adelante o lateralmente (Drummond 1983).

3.4 Procedimiento

El procedimiento fue el mismo para los cuatro experimentos realizados, pero las opciones de forrajeo fueron diferentes en cada experimento como se describe al comienzo de la metodología.

Cada prueba duró como máximo 55 minutos, si la culebra completaba 5 minutos de forrajeo subacuático antes del tope de 55 minutos la prueba terminaba, de lo contrario se continuaba hasta completar 55 minutos de observación.

Al comienzo de las pruebas las culebras que se iban a utilizar en los experimentos habían tenido tres días sin comer; eran alimentadas después de los experimentos y se mantenían sin comer entre pruebas, cada culebra se exponía a una prueba semanalmente. Se ponían a prueba a 5 culebras por día.

Antes del comienzo de las pruebas, las cinco culebras a eran colocadas sobre una cinta termoeléctrica, para que en su caja se alcanzara una temperatura de 37°C, esto permitió que las culebras estuvieran activas durante las pruebas. En cada

prueba los peces que constituían los estímulos para las culebras se colocaban dentro de un recipiente en cada compartimento, se esperaba 5 minutos para que se habituaran a la temperatura del agua del tanque experimental y se liberaban. Después de cinco minutos más se colocaba a la culebra sobre la plataforma de grava en el tanque experimental y comenzaba la prueba.

Cuando la culebra realizaba la primera respuesta a algún pez (orientación, aproximación o ataque) comenzaba el registro de duración y frecuencia de conductas. Cuando se requería que los peces interactuaran (experimentos 3 y 4), se retiraba la tarjeta separadora dentro del compartimento donde los peces debían estar interactuando se comenzaba el registro en la segunda conducta de la culebra.

El orden en que se realizaron las pruebas en todos los experimentos fué: quince pruebas, una por culebra para el primer experimento en la primera semana, en la siguiente semana se repetían las pruebas pero intercambiando la posición de los estímulos en los compartimentos para eliminar preferencias de las culebras por algún lado del tanque. Se proseguía con el siguiente experimento siguiendo el mismo procedimiento. Una vez terminada una primera muestra de 15 pruebas con sus réplicas para cada experimento se tomaba una segunda muestra con quince culebras nuevas y se formaron nuevos pares de peces para cada experimento (Apéndice 1). Los datos que se utilizaron en las comparaciones del análisis

estadístico son promedios de las frecuencias y duraciones de las conductas que cada culebra dirigió a los estímulos que se le presentaron en ambas réplicas de cada experimento.

3.5 Análisis

Para los análisis de los cuatro experimentos sólo se tomaron en cuenta aquellos registros de las pruebas en los que la culebra completó más de un minuto de forrajeo bajo el agua (orientaciones, aproximaciones y ataques) por lo que el tamaño de muestra se redujo en la mayoría de los experimentos.

Se aplicaron pruebas de Wilcoxon de una vía para comparar:

- Duraciones de las fijaciones visuales (orientación más aproximación; ver modificación a definición de orientación) que las culebras dirigieron a cada estímulo en cada experimento.

En el análisis de duraciones no se considera la frecuencia de los ataques por que es un evento instantáneo.

- La duración por separado de cada una de las conductas que se agruparon como fijaciones visuales, es decir, (1) duración de orientaciones y (2) de aproximaciones dirigidas a cada alternativa de forrajeo.

- La frecuencia de conductas que se dirigieron a cada estímulo (orientaciones + aproximaciones + ataques).

- La frecuencia de cada conducta por separado

(orientaciones, aproximaciones y ataques) dirigidas a cada estímulo.

Se calculó una tasa de ataques por tiempo de fijación visual dividiendo la frecuencia de ataques entre la duración de las fijaciones visuales (duración de orientación mas la duración de aproximación) y se usó como medida de la eficiencia del estímulo para evocar ataques: dado un determinado número de ataques, si la culebra ha pasado mucho tiempo en fijación visual frente al estímulo, la eficiencia es menor y viceversa. Esta medida se hizo siguiendo como criterio estudios anteriores sobre el tipo de estímulos que evocan un mayor número de ataques, los cuales son estímulos para los que la culebra no ha tenido mucha exposición visual y tampoco ha tenido mucho tiempo para decidir el ataque (Macías García 1987). También se utilizó la prueba de Wilcoxon para comparar la tasa de ataques por tiempo de fijación visual hacia cada estímulo en cada experimento.

En los experimentos 2, 3 y 4 se hizo una observación sobre la actividad general de los peces que constituían los estímulos en cada prueba para ver si éstos se comportaban como se esperaba. Se asignaron las categorías de "activo" a los peces que (1) durante el experimento recorrían constantemente su compartimento o se mostraban nerviosos e inquietos o (2) cortejaban o peleaban, y se asignaba la categoría de "inactivo" a aquellos que permanecían en algún

punto de su compartimento pasivos o con un movimiento muy lento. Se hicieron pruebas de X^2 para comparar el número de réplicas en que los estímulos estuvieron más activos y además fueron más atacados, contra el número de pruebas en que estuvieron más activos pero el otro estímulo fué el más atacado.

El tiempo en que duró cada prueba se consideró como una medida de motivación de la culebra para forrajear (en función de atracción por los estímulos). Mientras más motivada estuviera la culebra para forrajear, más rápido se completaba el registro.

El tiempo promedio por prueba para completar los registros se comparó entre todos los experimentos con un análisis de Friedman (Gibbons, 1981).

4. RESULTADOS

4.1 EXPERIMENTO I : 1 macho y 1 hembra.

En este experimento 25 culebras completaron más de un minuto de conductas de forrajeo bajo el agua.

Duración

En general las culebras duraron el mismo tiempo en fijación visual (orientación + aproximación) hacia machos que hacia hembras (Wilcoxon; $T=146$, $Z=0.114$, $p=0.454$; $n= 24$ Fig 4.1a).

Analizando cada conducta por separado, se observó que aunque las culebras orientaron y se aproximaron durante más tiempo hacia los machos que hacia las hembras, las diferencias no fueron significativas (orientación: $T=149$, $Z=0.02$, $p=0.488$; aproximación: $T=143$, $Z=0.2$, $p=0.421$; Apéndice 2).

Frecuencias

Aunque en promedio las culebras dirigieron ligeramente más conductas (orientación + aproximación + ataque) hacia los machos que hacia las hembras, las diferencia no fué significativa ($T=126$, $Z=0.685$, $p=0.246$; Fig 4.1b).

En particular, las culebras se orientaron más veces hacia los machos, aunque nuevamente la diferencia no fué significativa (Wilcoxon $T=95$, $Z=1.57$, $p=0.058$; Apéndice 2). No hubo diferencia en la frecuencia con que las culebras se

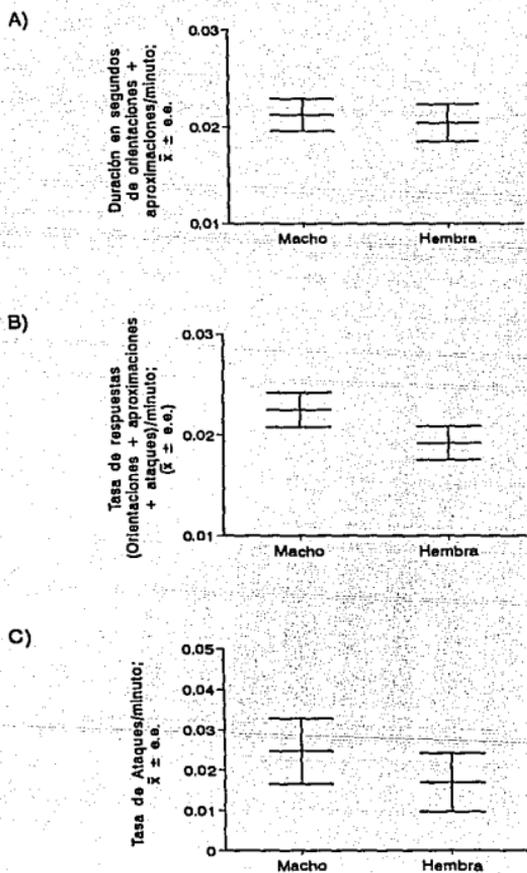


Figura 4.1. Respuestas de las culebras hacia hembras y machos de G. multiradiatus.

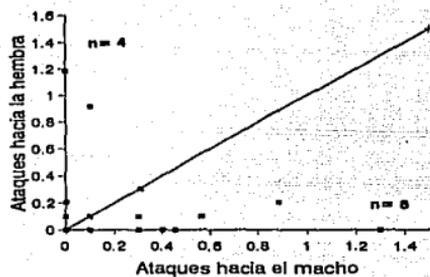


Figura 4.2. Número de ataques por minuto dirigidos por cada culebra al macho (x) y a la hembra (y).

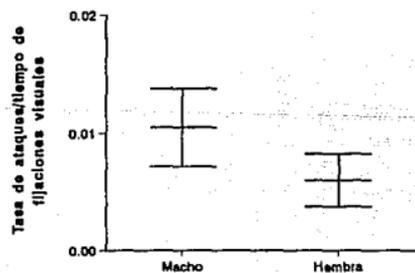


Figura 4.3. Tasa de ataques/tiempo de fijación visual a hembras y machos de G. multiradiatus.

aproximaron a machos y hembras ($T=135$, $Z=1.57$, $p=0.334$; Apéndice 2).

Hembras y machos evocaron ataques con frecuencias similares ($T=44$, $Z=0.908$, $p=0.181$ $n=15$), a pesar de que se registraron ligeramente más ataques hacia los machos que hacia las hembras (Fig 4.1 c). Ocho culebras realizaron más ataques hacia machos mientras que cuatro lo hicieron hacia hembras (Binomial: $n=12$, $S=8$, $p=0.193$; Fig 4.2).

La tasa de ataques por duración de fijaciones visuales hacia los machos no fue diferente a la de las hembras (Wilcoxon $T=40$, $Z=1.13$, $p=0.127$, $n=24$; Fig 4.3).

4.2 EXPERIMENTO II: hembra grávida y hembra no grávida.

En este experimento se realizaron 15 replicas, en 13 de ellas se completó un minuto o más de forrajeo bajo el agua. Sólo éstas se utilizaron en el análisis de datos.

Duración

La duración de las fijaciones visuales (orientación + aproximación) no difirió entre las hembras grávidas y las no grávidas ($T=27$, $Z=1.292$, $p=0.098$ Fig 4.4a).

En cuanto a la duración de cada conducta, aunque las culebras orientaron hacia la hembra ingrávida durante más tiempo, la diferencia no fue significativa ($T=36$, $Z=0.663$, $p=0.253$; Apéndice 2). La duración de las aproximaciones fué

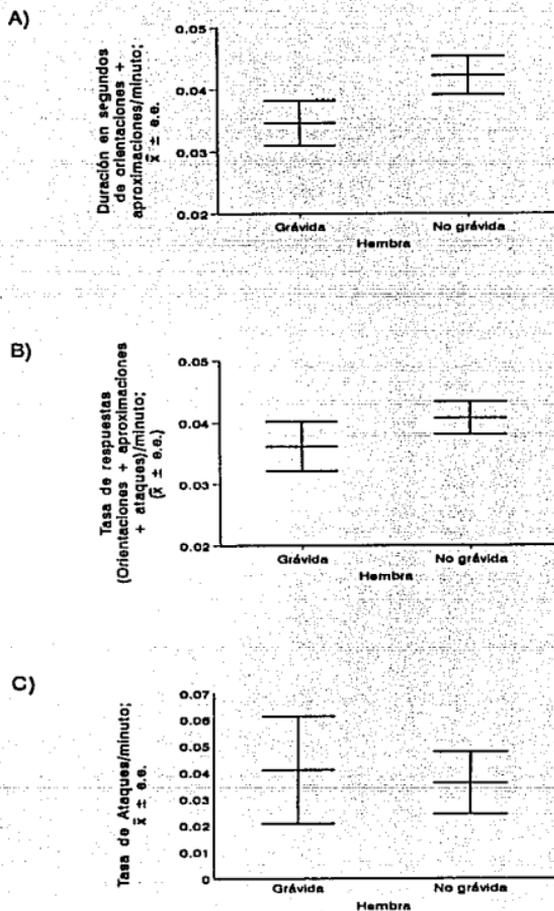


Figura 4.4. Respuesta de las culebras a los estímulos: hembra grávida y hembra no grávida.

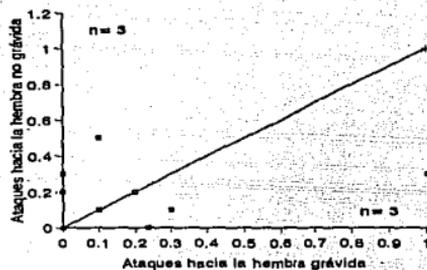


Figura 4.5. Número de ataques por minuto dirigidos por cada culebra a la hembra grávida (x) y a la hembra no grávida (y).

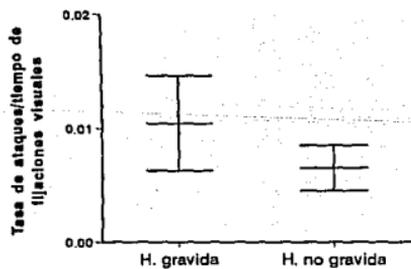


Figura 4.6. Tasa de Ataques/tiempo de fijación visual a hembras grávidas y no grávidas.

significativamente mayor hacia las hembras ingravidas (T=19, Z=1.85, p=0.032; Apéndice 2).

Frecuencias

La frecuencia de conductas (orientación + aproximación + ataques) dirigidas hacia hembras grávidas no fue diferente de la cantidad de conductas hacia hembras ingravidas (T=35, Z=0.733, p=0.231; Fig 4.4b).

Considerando cada conducta por separado, a pesar de que las culebras dirigieron en promedio más orientaciones y aproximaciones hacia las hembras ingravidas, las diferencias no fueron significativas (orientación: T=31, Z=0.627, p=0.267; aproximación: T=25, Z=1.43, p=0.076; Apéndice 2).

Aunque el promedio de ataques hacia hembras grávidas fue mayor que hacia las ingravidas, de nuevo, la diferencia no fué significativa (T=10, Z=0.105, p=0.458; Fig 4.4c).

Hubo tres culebras que atacaron más a las hembras grávidas y el mismo número atacó más a las ingravidas (Binomial: n=6, S=3, p=0.395; Fig 4.5).

Sólo en una réplica la hembra grávida estuvo más activa y además fué más atacada y tambien solo en un réplica la hembra no grávida estuvo más activa y además fué más atacada, mientras que en ninguna de las réplicas la hembra grávida o la hembra no grávida estuvo más activa cuando el otro estímulo resultó ser el más atacado.

Tabla 4.1 Relación de estímulos que fueron más atacados cuando estaban más activos o más inactivos durante el experimento 2.

Estímulo		Más activo	
		Hembra grávida	Hembra no grávida
Más	Hembra grávida	1 (50%)	0
Atacado	Hembra no grávida	0	1 (50%)

La tasa de ataques por duración de fijaciones visuales hacia las hembras grávidas no fue diferente de la de las hembras ingravidas ($T=14$, $Z=0.56$, $p=0.287$; Fig 4.6). Las culebras estuvieron más tiempo dirigiéndose a la hembra ingravida que a la hembra grávida, lo cual no repercutió en un mayor número de ataques a hembras ingravidas en comparación con hembras grávidas.

4.3 EXPERIMENTO III: pareja cortejando (cortejo) y pareja sin cortejar (control).

En este experimento sólo se tomaron en cuenta para el análisis, las réplicas en donde por lo menos en una prueba, el par en cortejo estuvo activo, además de que las culebras hayan realizado más de un minuto de forrajeo, esto redujo el tamaño de la muestra a 16.

Duraciones

Las culebras duraron más tiempo realizando fijaciones visuales (orientación + aproximación) hacia el control que

hacia el cortejo (Wilcoxon $T=37$, $Z=1.602$, $p=0.054$; Fig 4.7a), pero la diferencia no alcanza a ser significativa.

Viendo las conductas por separado, las culebras realizaron orientaciones al cortejo y al control durante un tiempo semejante ($T=50$, $Z=0.93$, $p=0.176$), pero se mantuvieron aproximándose por significativamente más tiempo hacia el control ($T=28$, $Z=2.06$, $p=0.019$; Apéndice 2).

Frecuencias

En general, el número de conductas total (orientaciones, aproximaciones y ataques) dirigidas al control fue similar al del cortejo ($T=63$, $Z=0.258$, $p=0.397$; Fig 4.7b).

No hubo diferencia entre el número de orientaciones dirigidas al control y al cortejo ($T=60$, $Z=0.413$, $p=0.345$; Apéndice 2). Sin embargo las culebras efectuaron más aproximaciones al cortejo que al control ($T=29$, $Z=1.99$, $p=0.023$, Apéndice 2).

Aunque el número de ataques dirigidos hacia el cortejo fue mayor en promedio que los dirigidos hacia el control, las diferencias no fueron significativas ($T=36.5$, $Z=0.190$, $p=0.422$; Fig 4.7c).

Las culebras que dirigieron más ataques hacia el cortejo fueron cinco, y también cinco lo hicieron más hacia el control (Binomial: $n=14$, $S=6$, $p=0.395$; Fig 4.8).

Según el diseño experimental, se esperaba que el control fuera un estímulo pasivo y el cortejo activo. Sin embargo, el

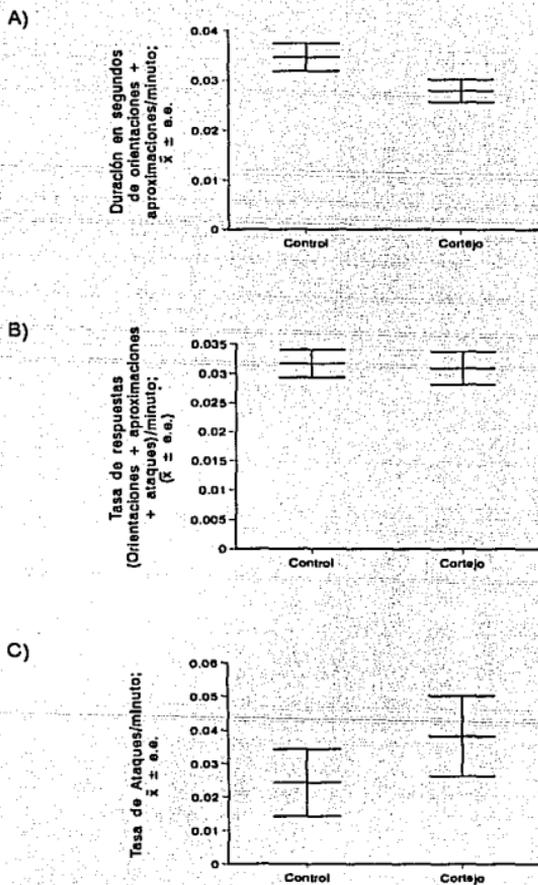


Figura 4.7. Respuesta de las culebras a los estímulos: un par en cortejo y un par impedido de cortejar (control).

control estuvo más activo y además fué mas atacado en 5 réplicas y el cortejo estuvo más activo siendo más atacado en 3 réplicas, por otro lado el control estuvo más activo pero el cortejo fué más atacado en 3 réplicas y el cortejo estuvo más activo siendo el control más atacado en 2 replicas, así que no se encontró una asociación entre la actividad de los peces y la tendencia de atacar de las culebras ($X^2= 0.63$ $p,0.428$; Tabla 4.2).

Tabla 4.2 Relación de estímulos que fueron más atacados cuando eran mas activos o menos activos en el experimento 3.

Estímulo		Más activo	
		Control	Cortejo
Más	Control	5 (38.46%)	2 (15.38%)
Atacado	Cortejo	3 (23.07%)	3 (23.07%)

A pesar de lo anterior, la tasa de ataques por duración de fijaciones visuales hacia control no fué diferente de la del cortejo ($T=23$, $Z=1.255$, $p=0.105$; Fig 4.9; Apéndice 2).

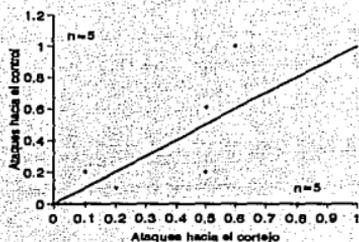


Figura 4.8. Número de ataques por minuto por cada culebra al cortejo (x) y al control (y).

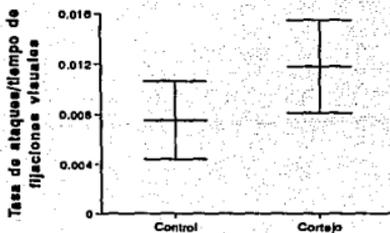


Figura 4.9. Tasa de ataques/tiempo de fijación visual al control y el cortejo.

4.4 EXPERIMENTO IV: par de machos combatiendo (combate) y par control.

En 29 de 30 réplicas se completó en ambas pruebas un minuto o más de forrajeo, descartándose solo una réplica del análisis estadístico.

Duración

La duración de las fijaciones visuales (orientación + aproximación) no difirió entre el control y el combate (Wilcoxon $T=166$, $Z=0.842$, $p=0.2$; Fig 4.10a).

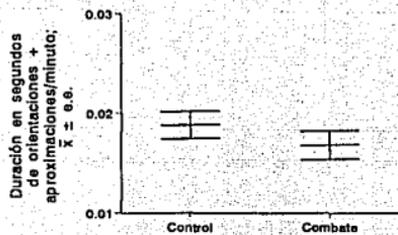
Al analizar cada conducta se observa que el tiempo que las culebras se mantuvieron orientando al control y al combate no difirió significativamente ($T= 176$, $Z=0.615$, $p=0.269$), pero las culebras invirtieron más tiempo aproximándose al control ($T=118$, $Z=1.93$, $p=0.027$; Apéndice 2).

Frecuencias

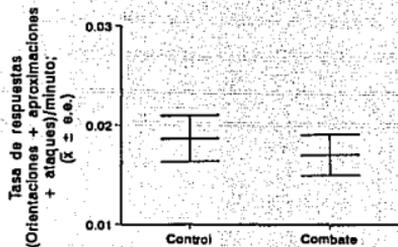
En general, las culebras dirigieron tantas conductas (orientación + aproximación + ataques) al control como al combate ($T=183$, $Z=0.45$, $p=0.324$; Fig 4.10b).

El número de orientaciones dirigidas a ambos pares de peces no fué diferente ($T=106$, $Z=1.257$, $p=0.104$; Apéndice 2). Por otro lado, aunque en promedio las culebras dirigieron más aproximaciones hacia el control, la diferencia tampoco fué significativa ($T=137$, $Z=1.24$, $p= 0.106$; Apéndice 2).

A)



B)



C)

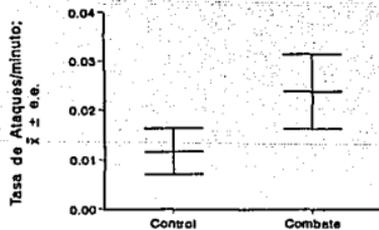


Figura 4.10. Respuesta de las culebras a los estímulos: Un par de machos en enfrentamiento agresivo (combate) y un par de machos separados (control).

Pese a que el número promedio de ataques lanzados fue mayor hacia el combate que hacia el control, la diferencia no fué significativa ($T= 45$, $Z= 0.852$, $p= 0.197$; Fig 4.10C). Sólo diez culebras mostraron preferencias de forrajeo, de éstas, cuatro lanzaron más ataques al control, mientras que seis lo hicieron más hacia el combate (Binomial: $n=10$, $S=6$, $p=0.377$; Fig 4.11).

En todas las réplicas el combate estuvo más activo que el control, en siete réplicas el combate estuvo más activo y fué más atacado, mientras que en seis réplicas en que el combate fué mas activo, el control resultó ser el más atacado (Tabla 4.3), la presencia de ceros en la tabla, no permite aplicar una X^2 .

Tabla 4.3 Relación de estímulos que fueron más atacados cuando estaban más activos y menos activos.

Estímulo		Más activo	
		Control	Combate
Más	Control	0	6 (46.15%)
Atacado	Combate	0	7 (53.84%)

La tasa de ataques por tiempo de fijaciones visuales para el combate fué significativamente mayor que la del control ($N=28$, $T=31$, $Z=1.64$, $p=0.05$; Fig 4.12).

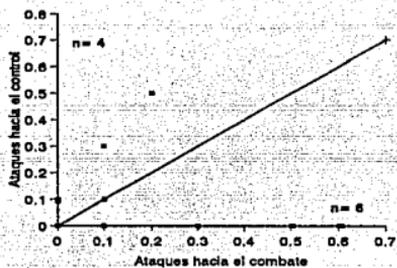


Figura 4.11. Número de ataques por minuto hacia el combate (x) y hacia el control(y).

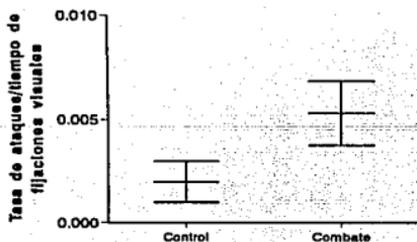


Figura 4.12. Tasa de ataques/tiempo de fijación visual a el combate y el control.

4.5 Duración de las pruebas.

Se encontró que la duración de las pruebas (tiempo en el que se completó el registro de 5 minutos de conductas de forrajeo bajo el agua) fue diferente al comparar los 4 experimentos (Friedman $N=8$, $Q=11.28$, $g.l.=3$, z crítica= 2.63 $p<0.009$; Fig 13). El tiempo invertido por prueba fue significativamente mayor para el experimento 1, que para los experimentos 3 y 4 (Comparaciones post-hoc (Gibbons, 1981 pp. 310-314): $p<0.05$: duración del experimento 3 < duración del experimento 1, duración del experimento 4 < duración del experimento 1; Fig 4.13).

En el experimento 2 (hembra grávida vs. hembra no grávida) el tiempo requerido de prueba para completar los registros fué muy corto. Sin embargo, dado que en este experimento las pruebas fueron menos, el número de registros completos y el tiempo efectivo de forrajeo registrado fueron menores, lo que hace que esos datos no sean comparables con los de los demás experimentos (Apéndice 2).

Al realizar el mismo análisis sin considerar el experimento 2, se observó el mismo patrón de diferencias (Friedman, comparación global; $N=3$, $Q=13.17$, $g.l.=23$, $p<0.001$, z crítica= 2.39 ; comparaciones post-hoc: $p<0.05$, duración del experimento 3 < duración del experimento 1, duración del experimento 4 < duración del experimento 1; Apéndice 2).

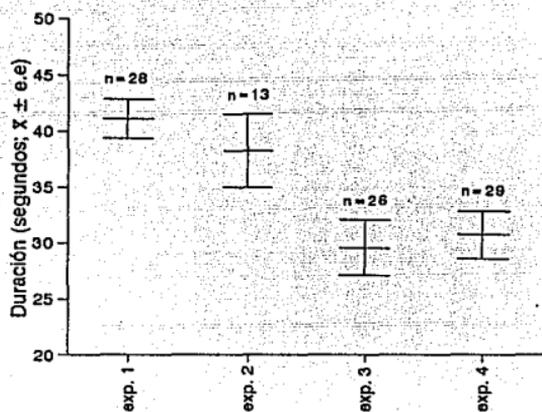


Figura 4.13. Tiempo en que se completaron las pruebas para los experimentos 1, 2, 3 y 4 (Friedman $N=8$, g.l.=3, $Q=11.43$, $p<0.009$).

El experimento 3 no difirió del experimento 4 en cuanto a tiempo invertido en las pruebas para completar los registros de conducta, pero en promedio requirió de menos tiempo. Debido a que no todas las culebras fueron responsivas, se completó menos tiempo de conductas para ese experimento y el número de culebras que completaron más de un minuto de registro fue menor que en el experimento 4 (Apéndice 2; Fig 13).

5. DISCUSION

5.1 Efectos de los ornamentos

Cuando se expuso a las culebras ante los estímulos un macho vs. un hembra, sin que éstos fueran inducidos para realizar ninguna conducta en especial, las culebras no mostraron preferencias. Las culebras únicamente realizaron más orientaciones hacia machos que hacia la hembras (sin alcanzar significancia, $p = 0.058$). La falta de diferencias en la duración y frecuencia de aproximaciones y ataques dirigidos a machos y hembras no permite afirmar que las culebras hayan mostrado preferencias de forrajeo, como se esperaría si el depredador localizara más frecuentemente a los machos de G. multiradiatus que a las hembras como resultado de su aspecto diferente. La tasa de ataques por tiempo de fijaciones visuales indica que ningún estímulo fué más eficiente en evocar ataques.

Lo anterior es explicable por el tipo de estímulos visuales a los que se ha registrado que las culebras son responsivas. Estudios con serpientes de la familia de T. melanogaster (Natricinae) han mostrado que la visión juega un papel importante en la detección de presas bajo el agua (Drummond 1979). En T. melanogaster no se ha encontrado evidencia de que el color influya en las respuestas depredatorias, aunque especies de la misma familia responden visualmente a peces

que contrastan con el fondo visual (Czaplicky y Porter 1974, Macías García 1987).

Por otro lado los peces con los que se alimentaron las culebras (Xiphophorus variatus; Fig. 2.2) tienen una forma que parece intermedia entre la de las hembras y la de los machos de G. multiradiatus, así que parece poco probable que las culebras hayan sido entrenadas para responder más hacia los machos o las hembras de G. multiradiatus durante la fase de ambientación al tanque.

No se han reportado preferencias de las culebras debidas a la forma de la presa. Drummond (1979) sugirió que los ataques evocados visualmente ocurren cuando la presa se mueve. Desde la perspectiva de la culebra, la forma de la presa cambia constantemente (Macías García, 1987), así que es poco probable que las culebras puedan beneficiarse de un mecanismo de reconocimiento de presas por su forma. De aquí que ni el color ni la forma de G. multiradiatus tengan efectos relevantes en evocar respuestas depredatorias por parte de las culebras.

Durante los experimentos el ambiente en los compartimentos que contenían los peces fué muy semejante al de sus tanques casa para no perturbar a los peces, así que no hubo control sobre el contraste que representaban los peces con el fondo visual del compartimento. Esta condición impide saber si la respuesta de las culebras se debió a que los peces eran en

cierta medida crípticos con respecto al fondo visual del compartimento del tanque. No se tienen datos sobre el grado de contraste que representan los colores del macho de G. multiradiatus en el fondo visual de su ambiente natural, así que no se puede concluir que estas variables no tengan un efecto importante sobre la tasa de depredación en el hábitat natural de los peces.

En otras especies el efecto que puedan tener los ornamentos y coloración de los machos en atraer depredadores, parece depender principalmente de las características de la visión de los diferentes depredadores (ver Shuster 1990; Endler 1978, 1980; Annet 1989).

Los resultados con respecto a los efectos de la forma son coherentes con los estudios que ya se mencionaron sobre las capacidades visuales de la culebra. Ello no contradice la predicción de Endler (1992) sobre las distintas señales que representan los ornamentos de los peces para conespecíficos o depredadores, los cuales pueden o no ser detectados o producir diferentes efectos en el receptor dependiendo del canal visual de este último, esto puede determinar la importancia de un depredador que localiza a las presas por señales visuales, cuando éstas también son importantes en la interacción social con conespecíficos.

5.2 Efectos por su forma o por su tamaño.

Macías García (1987) encontró un efecto posible del tamaño y volumen de las presas potenciales en evocar respuestas de forrajeo por parte de las culebras.

Cuando exponemos un macho y una hembra frente a una culebra, el posible efecto de la forma de los ornamentos sobre la respuesta de la culebra no se puede separar de su efecto y por el tamaño aparente de quien los porta (Macías García 1987). En el experimento 2 se esperaba que los datos obtenidos ayudaran a separarlos.

Las culebras no mostraron un patrón de forrajeo diferencial. Estas se aproximaron durante más tiempo a las hembras ingravidas, y en promedio también se dirigieron e hicieron más conductas hacia las hembras ingravidas, pero fueron más los ataques lanzados hacia las hembras grávidas. Como resultado la tasa de ataques por duración de fijaciones visuales indica que ninguno de los dos estímulos fué más eficiente que el otro en evocar ataques. La pregunta inicial sobre los efectos de la forma de los ornamentos y del volumen aparente de los individuos en la respuesta de las culebras no se resolvió con este experimento.

Ya que no se observó un patrón definido en la frecuencia de ataques de la culebra con respecto a la actividad de las diferentes hembras es de esperarse que las hembras grávidas

hayan sido tan eficientes como las hembras ingravidas en evocar ataques por parte de las culebras.

En algunas especies de peces se ha reportado que la crianza puede resultar costosa por el riesgo a la depredación (Magnhagen 1991), también se ha reportado en crustaceos isópodos si la falta de actividad por ahorro de energía en asociación a la crianza, hace a las hembras menos vulnerables (Shuster 1990). El caso de G. multiradiatus es más parecido al segundo ejemplo con respecto a las hembras grávidas, ya que probablemente reduce el riesgo de depredación por la falta de actividad. Podría suponerse que el tamaño y volumen de las hembras grávidas las hace más susceptibles a la depredación, lo que se puede considerar como un costo de reproducción de las hembras, sin embargo este costo se puede ver reducido por la falta de actividad de las hembras grávidas.

La actividad diferente de las hembras grávidas e ingravidas en el campo puede ser importante por el posible riesgo y exposición que puedan sufrir a la depredación . Se ha observado que las hembras grávidas pasan más tiempo en las orillas y entre las plantas descansando, mientras que las hembras ingravidas son más activas y pasan más tiempo nadando o desplazándose de un lugar a otro, lo que presumiblemente las expone más a la depredación (Macías Garcia com. per.).

5.3 Efecto de las actividades sociales de los peces; cortejo

En general los estudios de comportamiento reproductivo han supuesto que la cópula y sus conductas asociadas traen más riesgos que beneficios. La pareja apareándose puede ser más conspicua, menos enterada de su entorno, o la conexión física durante el apareamiento puede resultar en un decremento en la oportunidad para el escape cuando ocurre un ataque depredatorio (Gwynne 1989).

En el experimento 3 las culebras mostraron una ligera tendencia a dirigirse más tiempo hacia el control que hacia el cortejo, sin embargo esto no repercutió en una mayor frecuencia de conductas hacia el control. Mientras que la duración y frecuencia de las orientaciones dirigidas al control y al cortejo no fueron diferentes, las culebras estuvieron aproximándose durante más tiempo hacia el control pero la frecuencia de aproximaciones fué mayor para el cortejo. Esto, en conjunción con que la culebra lanzó ataques en una frecuencia similar hacia los dos estímulos, provocó que la eficiencia de los dos estímulos en evocar ataques (medida en términos de tasa de ataques por tiempo de fijación visual) fueran iguales.

Los resultados parecen mostrar que el diseño experimental afectó la actividad de los peces, ya que el control tuvo una actividad mayor de la que se esperaba. Los peces del control usualmente se mostraban muy nerviosos, dando vueltas rápidas

en sus compartimentos, al contrario del par al que se le permitió cortejar, que mantuvo un patrón de actividad constante (obs. per.). Sin embargo no se encontró una relación clara entre una mayor actividad del control ó cortejo con un mayor número de ataques.

En este caso tampoco se encontró una relación entre la actividad de estímulos y el número de ataques evocados. Sin embargo, la predicción de que los peces cortejando estén bajo un mayor riesgo de depredación aún no se puede descartar debido a la evidencia aportada por la medida de motivación discutida más adelante.

En estudios realizados sobre la actividad de los peces en localidades donde ocurre la depredación por culebras se ha observado que existe una aparente variación geográfica en el comportamiento y organización social de G. multiradiatus (Macías Garcia 1991). Ya que se ha observado que los organismos (p. ej. el gupi Pocilia reticula) pueden mandar diferentes señales visuales en diferentes ambientes y horarios (Endler 1992), elegir cuando y donde cortejar puede ser una estrategia que disminuya la mortalidad por depredación durante el cortejo.

En G. multiradiatus existen machos dominantes, que invierten tiempo en cuidar un territorio y defenderlo, y por otro lado los machos subordinados que no tienen un territorio y que mimetisan a las hembras. Los machos subordinados son menos

molestados por machos dominantes que los no subordinados, y se pueden mantener inconspicuos para los machos dominantes, lo que les permite acercarse para robar cópulas mientras que los dominantes cortejan hembras. Al parecer, los machos pueden cambiar de estrategia dependiendo de su competitividad en enfrentamientos con los otros machos (Macías García 1991).

Si la actividad durante el cortejo es importante para el depredador en la detección de la presa, entonces los machos de esta especie que son más competitivos, y tienen como estrategia el cortejo, incurren en un mayor riesgo en presencia de las culebras que aquellos que se mantienen al margen tratando de robar cópulas.

"Muchas especies han evolucionado canales privados de comunicación durante el cortejo" (Endler 1980); la falta de un patron claro de responsividad diferencial de las culebras frente al control y al cortejo puede deberse a que las señales utilizadas por los peces durante el cortejo son diferentes a aquellas que puede percibir la culebra cuando los peces están realizando otra actividad.

5.4 Efectos de la actividad de los machos. Combate.

Durante un encuentro agresivo entre machos que tienen ornamentos, la atención que pueden prestar a otros elementos del entorno disminuye de la misma forma que en el cortejo, y también se involucran despliegues que los hacen muy

conspicuos y que presumiblemente pueden intimidar a su oponente. Una consecuencia de los encuentros agonísticos puede ser la muerte de alguno de los participantes a causa de una conspicuidad incrementada a depredadores (Huntingford y Turner, 1987).

En el experimento cuatro no se observó una tendencia evidente de las culebras a forrajear más hacia el combate o el control. En la mayoría de las conductas realizadas por las culebras no hubo diferencias, solamente que las culebras se mantuvieron aproximándose durante más tiempo hacia el control.

En este experimento tampoco se pudo controlar la actividad del control, al parecer las culebras no atacaron más al estímulo más activo sin embargo en todos los casos se registró mayor actividad por parte del combate que del control.

En esta especie, la actividad que se puede observar durante un combate es mayor que cuando están en cualquier otra actividad, así que el combate estuvo más activo en la mayoría de las pruebas.

Una mayor tasa de ataques por duración de fijaciones visuales para el combate indica que este fué un estímulo muy eficiente en evocar ataques, o que los peces en combate pueden llamar mucho la atención de culebras forrajeando. En su ambiente natural, esto podría poner en un mayor riesgo a peces que están defendiendo un estatus social que les

permitiría ganar un mayor territorio y tener más acceso a las hembras, además de que implica un mayor riesgo de depredación para machos que para hembras. Esto coincide con los datos de Macías García (1991) en que peces que tienen una morfología que les permitiría una mayor maniobrabilidad se encuentran en mayor frecuencia en localidades donde existen depredadores.

En la literatura hay poca evidencia que apoye la idea de que los machos también pueden sufrir ataques de depredadores durante enfrentamientos agresivos entre ellos. El hecho de que los enfrentamientos entre los machos de G. multiradiatus los hagan más conspicuos a depredadores por la variedad de movimientos y despliegues que involucran, apoya con evidencia empírica esta idea.

Un macho exitoso puede ser aquel que vence o auyenta a sus oponentes de un territorio donde las hembras prefieren dar a luz o alimentarse, lo que confiere ventajas al macho en la probabilidad de obtener más apareamientos. Si estos enfrentamientos o despliegues son muy conspicuos, también pueden atraer a depredadores, poniendo a este macho en un mayor riesgo de depredación. Las hembras que eligen un macho capaz de mantenerse defendiendo un territorio y evadiendo depredadores exitosamente, obtienen ventajas si éstas características van a ser heredadas a su progenie.

ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA

5.5 Motivación de las culebras para forrajear

Una menor duración de las pruebas de los experimentos 3 y 4 nos permite decir que la actividad que presentan los peces durante el cortejo o el combate entre machos los hace más conspicuos a las culebras, y por lo tanto, ésto motivó mas a las culebras para forrajear durante estos experimentos.

La hipótesis de que los peces más activos llaman más la atención de las culebras para forrajear se apoya más fuertemente en la medida de motivación tomada, con la que se observa que las culebras estuvieron más motivadas para forrajear cuando se encontraban frente al cortejo y al combate entre machos.

6. CONCLUSIONES.

Aparentemente, los ornamentos de los machos por su color o su forma no imponen un mayor riesgo al atraer al depredador T. melanogaster que el que las hembras experimentan. No se sabe si en su hábitat natural, los colores de los machos resultan lo suficientemente contrastantes como para llamar la atención de las culebras.

Las alta tasa de movimientos involucrados durante el cortejo podría poner a los machos en un mayor riesgo de depredación. Sin embargo, si las señales de los peces durante el cortejo

se encuentran en un canal visual diferente al que percibe la culebra, la alta motivación de las culebras para forrajear durante el experimento 3 se pudo deber más a efectos de la actividad del control, y del diseño experimental.

La actividad que realizan los machos durante los combates, los coloca en un mayor riesgo a ser detectados por las culebras que a las hembras; la cantidad y tipo de movimientos involucrados en estos despliegues son muy eficientes en evocar ataques, y las culebras estuvieron muy motivadas para forrajear frente a peces en combate.

El riesgo de depredación de los machos durante el cortejo y el combate puede imponerles costos durante la reproducción y defensa del territorio. Los despliegues conspicuos en cortejo, así como los enfrentamientos entre machos pueden estar siendo favorecidos por fuerzas de selección sexual debida a preferencia de las hembras por aquellos machos que cortejan o que tienen un buen territorio. Los efectos indirectos del riesgo de depredación sobre los ornamentos de los machos que son favorecidos por la elección de las hembras no son evidentes, ya que la relación de estas conductas con la morfología y los ornamentos no es muy clara (Macías García 1991).

Un mayor conocimiento sobre la relación de la morfología con la intensidad en que los machos realizan sus despliegues, daría una mejor aproximación de los posibles efectos de la

depredación sobre el desarrollo de los ornamentos de los machos.

Las conductas, y principalmente los enfrentamientos agresivos de los machos pueden imponer handicaps análogos a los descritos por Zahávi en su teoría de selección sexual. En esta especie los despliegues conspicuos durante el cortejo y los combates, pueden estar reflejando la calidad del macho, en cuanto a viabilidad, por su capacidad para escapar de depredadores.

Sin embargo, el desarrollo de los caracteres de los machos, así como de los despliegues en combate y cortejo, también podrían ser el resultado de un proceso como el que Fisher (1930) propuso, hasta que estas características resultan desventajosas en el contexto de la depredación.

La competencia macho-macho es un costo más, aparte de la depredación. En el campo los machos pueden adoptar estrategias de dominantes o de subordinados; estos últimos disminuyen considerablemente los costos de la competencia entre machos, e indirectamente los de la depredación, aunque esto les resta ventajas en cuanto a atracción de hembras.

7. REFERENCIAS.

- Annet, C. 1989. Differential predation on color morphs of the Midas cichlid, Cichlasoma citrinellum. Anim. Behav. 37:935-942.
- Czaplick, J.A. y Porter, R.H. 1974. Visual cues mediating the selection of goldfish by two species of Matrix. J. Herpetol. 8, 129-134.
- Drummond, H. 1979. Stimulus control of amphibian predation in the northern water snake (Nerodia sipedon). Z. Tierpsychol. 50: 18-44.
- Drummond, H. 1983. Aquatic foraging in garter snakes: a comparison of specialist and generalists. Behaviour 86(1):1-30.
- Drummond, H. 1985. The role of vision in the predatory behaviour of natricine snakes. Anim. Behav. 33:206-210.
- Endler, J.A. 1978. A predators view of animal color patterns. Evolutionary Biology. Vol. 2: 319-164.
- Endler, J.A. 1980. Natural selection on color patterns in Poecilia reticulata. Evolution 34 (1):76-91.
- Endler, J.A. 1983. Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes. Environ. Biol. Fishes 9:173-190.
- Endler, J.A. 1992. Signals, Signal conditions, and the direction of evolution. The American Naturalist 139, supplement: S125-S153.
- Gibbons, J. D., 1981. Nonparametric methods for quantitative analysis. Holt, Rinehart and Winston. New York.
- Gwynne, 1989. Does copulation increase the risk of predation?. TREE 4 (2):54-56.
- Hamilton, W.D. & Zuk, M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role of parasites. Science 218:348-387.
- Hass, R. 1976. Sexual Selection in Nothobranchis guntheri (pisces: Cyprinodontidae). Evolution 20:614-622.

- Hellman, G.S. 1986. Behavioral responses of prey fishes during Predator-prey interactions. En: Predator-prey relationships: Perspectives and approaches from the study of lower vertebrates. Feder, M.E. & Lauder G.V. (Eds.):135-153.
- Huntingford, F. & Turner A. 1987. Animal Conflict. Chapman & Hall, U.S.A. 448 pp.
- Lozoya, H. 1988. Variación geográfica en la dieta de la culebra jarretera del eje neovolcánico (Thamnophis melanogaster). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Macías Garcia, C. 1987. Análisis de las señales visuales involucradas en el reconocimiento subacuático de la culebra Thamnophis melanogaster. Tesis de Maestría U.N.A.M. México.
- Macías Garcia, C. 1991. Sexual Behaviour and trade-off in the viviparous fish Girardinichthys multiradiatus. Ph. D Thesis, University of East Anglia England.
- Macías Garcia, en prep. Social behavior and operational sex ratios in the viviparous fish Girardinichthys multiradiatus. En revisión. 23pp.
- Macías Garcia, C. y Drummond, H. 1988. Seasonal and ontogenetic variation in the diet of maxican garter snake, Thamnophis melanogaster, in lake Tecocomulco, Hidalgo. J. Herp. 22:129-134.
- Macías Garcia, C. y Drummond H. 1990. Population differences in fish-capturing ability of the Mexican aquatic garter snake (Thamnophis melanogaster). J. Herp. 24:412-416.
- Magnhagen, C. 1991. Predation risk as a cost of reproduction. TREE 6 (6).
- Magurran, A.E. & Seghers B.H. 1990 a. Risk sensitive courtship in the guppy (Poecilia reticulata). Behaviour 112:194-201.
- Magurran, A.E. & Seghers B.H. 1990 b. Differences in predator recognition and attack cone avoidance in the guppy (Poecilia reticulata). Anim. Behav. 40:443-452.
- Maynard, S.J. 1991. Theories of sexual selection. TREE 6 (5): 146- 151.

- Moodie, G.E.E. 1972.** Predation. Natural Selection and adaptation in an unusual three spined stickleback. *Heredity* 28: 155-167.
- Partridge, L. & Endler, J.A. 1987.** Life history constraints in sexual selection. En: *Sexual Selection: Testing the alternatives*. J. W. Bradbury y M.B. Anderson (Eds.) John Wiley & Sons. New York.
- Partridge, L., & Halliday, T. 1984.** Mating patterns and mate choice. In: J. R. Krebs & N. B. Davies (Eds): *Behavioural Ecology: an evolutionary approach* 2nd edition; Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp.222-250.
- Pomiankowski, N.A. 1988.** The evolution of female preferences for male genetic quality. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. 5: 136-184.
- Shuster, M.S., 1990.** Predation and sexual dimorphism in a marine isopod crustacean. *TREE* 5 (8): 238-240.
- Uyeno, T., Miller, R.R & Fitzsimons, 1983.** Karyology of the cyprinodontoid fishes of the Mexican family goodeidae. *Copeia* 1982 (2): 497-510.

Agradecimientos.

Para el inicio, desarrollo y culminación de este trabajo intervinieron varias personas, cada una fué indispensable en el momento de su intervención.

Agradezco en primer término a mis papas, Lorenzo y Antonia, por haberme dado todo el apoyo en todos los sentidos desde los inicios de mi formación, por esa comprensión y ese cariño. Gracias Papá por todas esas conversaciones de "científico a científico". Gracias a ustedes a quienes quisiera, pero creo que nunca podré, reeditar tantos sacrificios.

Agradezco especialmente al Dr. Constantino Macías García la idea del tema de tesis, así como el apoyo académico, moral y material para la realización de la misma. Gracias por compartir tu experiencia conmigo, por la confianza y por todo lo aprendido.

Agradezco también a Marcela Osorio Beristain, por la revisión del borrador, por las acertadas críticas y sugerencias y por hacer el trabajo diario más agradable.

A Javier Manjarrez por la revisión de la Tesis, por los comentarios a la misma, gracias también por que sin tu ayuda no hubiera podido completar el reducido tamaño de muestra.

A Hugh Drummond por los valiosísimos comentarios y críticas que hicieron de éste un mejor trabajo, y por permitirme el acceso y trabajo en el laboratorio de Conducta Animal.

A Irene Pisanty, por las críticas y sugerencias a este trabajo, y por esa plática que necesitaba.

A Jorge León por todo lo que compartimos durante este tiempo, por las revisiones desde el primer borrador, por las críticas y sugerencias que fueron muy valiosas.

A Beatriz Contreras por ayudarme en la observaciones de conducta y a hacerlas un poco más ligeras, también por esas pequeñas interrupciones que hacen el trabajo más agradable, y por la amistad que es de mucha ayuda en estos casos.

A mis hermanos, Toño, Lupita, Rosa, y Tere por todo lo que compartimos desde siempre.

A Itzia Calixto por las sugerencias en redacción y a Cristina Rodríguez por darme la mano cuando tanto lo necesitaba haciendo llegar mi tesis a los sinodales. Por lo compartido con el trabajo diario y por la amistad.

A todos mis amigos con los que compartí gran parte de mi proceso de formación y que también fueron indispensables en su momento: Verónica, Araceli, Luis, Quetzal, Roberto. Gracias por todo su apoyo y amistad.

A todos los integrantes del laboratorio de Conducta Animal que aún no he mencionado, que me brindaron su apoyo y por los momentos que ahí se comparten: Roxana, Leti, Luis Z., Cristina II, Ale, Adriana, Tere y todos los demás.

Este trabajo se realizó en parte gracias a una beca para Tesis de Licenciatura otorgada por la D.G.A.P.A.-U.N.A.M.

Apéndices.

En el Apéndice uno se presenta un calendario de las pruebas efectuadas en todos los experimentos, así como qué culebras y peces fueron utilizadas en cada experimento.

En el apéndice dos se presentan los datos de promedio, desviación estándar (d.e.), error estándar (e.e.) y número de réplicas (n) utilizadas para cada análisis, correspondientes a la duración de fijaciones visuales, frecuencia de conductas totales y duración y frecuencia de cada conducta por separado.

Los promedios, desviaciones estándar y errores estándar se obtuvieron a partir de los datos de la proporción que representa la respuesta de cada culebra con respecto a la suma total de esa respuesta ejecutada por todas las culebras hacia ambas opciones de forrajeo, cualquiera que sea la conducta. El mismo procedimiento se siguió con los datos de las conductas de los cuatro experimentos y con los datos sobre eficiencia de los estímulos. También se presentan los resultados de los análisis estadísticos para cada una de las comparaciones efectuadas.

Las últimas tablas presentan los promedios, desviaciones estándar, errores estándar, y número de réplicas consideradas de las duraciones (en minutos) de cada experimento. Además presenta los resultados del análisis estadístico (Prueba de Friedman).

Apéndice I

Calendario de pruebas para cada experimento y de los Individuos experimentales involucrados.

La numeración de los peces se asignó de manera arbitraria de acuerdo a la posición de su pecera—casa y al orden en que se fueron incorporando a los experimentos.

Experimento 1.

Primera muestra

Posición de los peces
Izquierda Hembra
Derecha Macho

Semana 1	Día 1		
	Peces		
Culebra	Macho	Hembra	
1	1	1	
2	2	2	
3	3	3	
4	4	4	
5	5	5	

Semana 1	Día 2		
	Peces		
Culebra	Macho	Hembra	
6	1	2	
7	5	3	
8	2	1	
9	3	4	
10	4	5	

Semana 1	Día 3		
	Peces		
Culebra	Macho	Hembra	
11	5	4	
12	2	3	
13	1	11	
14	3	2	
15	4	1	

Repeticiones

Posición de los peces
Izquierda Macho
Derecha Hembra

Semana 2 | Días 1, 2 y 3.

En todas las repeticiones se usaron las mismas culebras con los mismos peces de las pruebas de la primera muestra, sólo se cambió la posición de los peces en los compartimentos.

Segunda Muestra

Posición de los peces
Izquierda Hembra
Derecha Macho

Semana 9	Día 1		
	Peces		
Culebra	Macho	Hembra	
16	20	14	
17	6	8	
18	7	11	
19	9	3	
20	10	4	

Semana 9	Día 2		
	Peces		
Culebra	Macho	Hembra	
21	20	6	
22	6	14	
23	22	6	
24	12	12	
25	15	18	

Semana 9	Día 3		
	Peces		
Culebra	Macho	Hembra	
26	7	3	
27	16	17	
28	22	12	
29	15	6	
30	12	18	

Repeticiones

Posición de los peces
Izquierda Macho
Derecha Hembra

Semana 10 | Días 1, 2 y 3

En todas las repeticiones se usaron las mismas culebras con los mismos peces de las pruebas de la segunda muestra, sólo se cambió la posición de los peces en los compartimentos.

Experimento 2.

Primera y única muestra.

Posición de los peces

Izquierda Hembra Grávida

Derecha Hembra no Grávida

Semana 3		Día 1		
		Hembras		
Culebras		Grávida	No grávida	
1	2	6	9	
	3	7	10	
	4	8	12	
	5	2	13	

Semana 3		Día 2		
		Hembras		
Culebras		Grávida	No grávida	
	6	7	9	
	7	3	10	
	8	8	11	
	9	2	12	
	10	6	5	

Semana 3		Día 3		
		Hembras		
Culebras		Grávida	No grávida	
	11	3	9	
	12	8	10	
	13	7	11	
	14	6	12	
	15	5	1	

Repeticiones

Posición de los peces

Izquierda Hembra no grávida

Derecha Hembra grávida

En esta semana fue necesario cambiar las hembras grávidas y las no grávidas, ya que algunas de las hembras grávidas parieron y algunas de las hembras no grávidas comenzaron a mostrar grávidas.

Semana 4		Día 1		
		Hembras		
Culebras		Grávidas	No grávida	
	1	6	21	
	2	7	10	
	3	9	11	
	4	8	12	
	5	2	5	

Semana 4		Día 2		
		Hembras		
Culebras		Grávidas	No grávida	
	6	7	21	
	7	9	10	
	8	1	11	
	9	2	12	
	10	6	5	

Semana 4		Día 3		
		Hembras		
Culebras		Grávidas	No grávida	
	11	9	21	
	12	10	8	
	13	7	11	
	8	6	4	
	14	2	5	

Experimento 3.

Primera muestra

Posición de los peces

La posición de los peces fué alternativa, en la primera prueba del día su posición fué:

Izquierda Cortejo

Derecha control

en la prueba inmediata la posición era la contraria (para una menor manipulación de los peces, el control de la prueba anterior se convertía en el cortejo de la siguiente prueba).

Semana 5		Día 1		Cortejo	
Culebra	Control		Cortejo		
	Macho	Hembra	Macho	Hembra	
1	1	11	6	2	
2	2	10	1	11	
3	3	5	2	10	
4	4	3	3	5	
5	5	8	4	3	

Semana 5		Día 2		Cortejo	
Culebra	Control		Cortejo		
	Macho	Hembra	Macho	Hembra	
6	7	6	5	2	
7	8	11	7	6	
8	9	3	6	11	
9	10	10	9	3	
10	6	5	10	2	

Semana 5		Día 3		Cortejo	
Culebra	Control		Cortejo		
	Macho	Hembra	Macho	Hembra	
11	2	8	1	2	
12	4	5	2	8	
13	6	11	4	5	
14	8	10	6	11	
15	10	3	8	10	

Repetición

La posición de los peces en los compartimentos se asignó igual que en la primera muestra de este experimento. Sin embargo se cambió la posición de los estímulos para cada prueba. Fué necesario reestructurar el orden en que se usaron las parejas ya formadas.

Semana 6		Día 1		Cortejo	
Culebra	Control		Cortejo		
	Macho	Hembra	Macho	Hembra	
1	2	10	1	11	
2	3	5	2	10	
3	4	3	3	5	
4	5	8	4	3	
5	6	2	5	8	

Semana 6		Día 2		Cortejo	
Culebra	Control		Cortejo		
	Macho	Hembra	Macho	Hembra	
6	8	11	7	8	
7	9	3	8	11	
8	10	10	9	3	
9	5	2	10	2	
10	6	8	5	6	

Semana 6		Día 3		Cortejo	
Culebra	Control		Cortejo		
	Macho	Hembra	Macho	Hembra	
11	9	8	1	5	
12	6	11	4	8	
13	8	10	6	11	
14	10	3	8	10	
15	2	2	10	3	

Segunda muestra

Posición de los peces

La posición de los peces fué alternativa, en la primera prueba del día su posición fué:

Izquierda Cortejo

Derecha control

en la prueba inmediata la posición era la contraria (al igual que en la primera muestra de este experimento).

Semana 11		Día 1					
Culebra	Control			Cortejo			
	Macho	Hembra		Macho	Hembra		
16	20	14		6	8	8	
17	7	11		20	14		
18	9	3		7	11		
19	10	4		9	3		
20	21	13		10	15		

Semana 11		Día 2					
Culebra	Control			Cortejo			
	Macho	Hembra		Macho	Hembra		
21	6	11		7	3		
22	9	15		6	11		
23	22	12		12	16		
24	23	17		22	12		
25	16	18		23	17		

Semana 11		Día 3					
Culebra	Control			Cortejo			
	Macho	Hembra		Macho	Hembra		
26	7	15		9	15		
27	12	17		23	18		
28	16	19		12	17		
29	22	16		16	19		
30	24	6		22	16		

Repetición

La posición alternativa de los estímulos en los compartimentos se asignó igual que en la segunda muestra de este experimento. Sin embargo se cambió la posición de los estímulos para cada prueba, en la primera prueba del día la posición era:

Izquierda Control

Derecha Cortejo

Fué necesario reestructurar el orden en que se presentaron las parejas ya formadas y en algunos casos se formaron nuevas parejas de peces.

Semana 12		Día 1					
Culebra	Control			Cortejo			
	Macho	Hembra		Macho	Hembra		
16	6	8		20	14		
17	21	15		6	8		
18	7	11		21	15		
19	9	20		7	11		
20	10	4		9	20		

Semana 12		Día 2					
Culebra	Control			Cortejo			
	Macho	Hembra		Macho	Hembra		
21	7	3		9	4		
22	25	11		7	3		
23	16	18		22	12		
24	12	16		16	18		
25	23	17		12	16		

Semana 12		Día 3					
Culebra	Control			Cortejo			
	Macho	Hembra		Macho	Hembra		
26	9	18		7	4		
27	24	6		12	17		
28	22	17		24	6		
29	16	19		22	16		
30	23	18		16	19		

Experimento 4.

Primera muestra

El criterio que se utilizó para formar los pares de peces en este experimento, fué que los peces combatiendo tuvieran un tamaño semejante, se procuraba que los peces que resultaban dañados no se usaran en pruebas consecutivas.

Posición de los peces

La posición de los peces fué alternativa, en la primera prueba del día su posición fué:

Izquierda Control
Derecha Combate

en la prueba inmediata la posición era la contraria (para una menor manipulación de los peces, el control de la prueba anterior se convertía en el combate de la siguiente prueba, sin cambiar la posición de los peces en los compartimentos).

Semana 7	Día 1		Combate	
	Control		Combate	
	Macho 1	Macho 2	Macho 1	Macho 2
Culebra				
1	13	14	11	12
2	23	15	13	14
3	16	17	23	15
4	18	19	16	17
5	11	12	10	19

Semana 7	Día 2		Combate	
	Control		Combate	
	Macho 1	Macho 2	Macho 1	Macho 2
Culebra				
6	11	14	12	13
7	23	16	11	14
8	15	17	23	16
9	26	27	15	17
10	12	13	26	27

Semana 7	Día 3		Combate	
	Control		Combate	
	Macho 1	Macho 2	Macho 1	Macho 2
Culebra				
11	11	13	12	14
12	23	17	11	13
13	15	16	23	17
14	19	27	15	16
15	12	26	19	27

Repetición

La posición alternativa de los estímulos en los compartimentos se asignó igual que en la primera muestra de este experimento. Sin embargo se cambió la posición de los estímulos para cada prueba, en la primera prueba del día la posición era:

Izquierda Combate
Derecha Control

Fuó necesario reestructurar el orden en que se presentaron los pares de peces ya formados y en algunos casos se formaron nuevos pares de peces.

Semana 8	Día 1		Combate	
	Control		Combate	
	Macho 1	Macho 2	Macho 1	Macho 2
Culebra				
1	23	15	13	14
2	16	17	23	15
3	18	19	16	17
4	11	12	18	19
5	13	14	11	12

Semana 8	Día 2		Combate	
	Control		Combate	
	Macho 1	Macho 2	Macho 1	Macho 2
Culebra				
6	23	16	11	14
7	15	17	23	16
8	26	27	15	17
9	12	13	26	27
10	11	19	12	13

Semana 8	Día 3		Combate	
	Control		Combate	
	Macho 1	Macho 2	Macho 1	Macho 2
Culebra				
11	23	17	11	13
12	15	16	23	17
13	19	27	15	16
14	12	14	19	27
15	11	18	12	14

Segunda muestra

La posición de los peces fué alternativa, en la primera prueba del día su posición fué:

Izquierda Control
Derecha Combate

en la prueba inmediata la posición era la contraria (al igual que en la primera muestra de este experimento).

Semana 13		Día 1			
Culebra	Control		Combate		
	Macho 1	Macho 2	Macho 1	Macho 2	
16	20	3	7	9	
17	6	21	20	3	
18	1	4	6	21	
19	4	25	1	4	
20	7	9	4	25	

Semana 13		Día 2			
Culebra	Control		Combate		
	Macho 1	Macho 2	Macho 1	Macho 2	
21	20	7	9	10	
22	3	21	20	7	
23	19	12	11	23	
24	16	24	22	12	
25	13	28	18	24	

Semana 13		Día 3			
Culebra	Control		Combate		
	Macho 1	Macho 2	Macho 1	Macho 2	
26	6	9	7	21	
27	15	13	11	16	
28	11	16	23	24	
29	20	10	3	9	
30	12	17	15	13	

Repetición

La posición alternativa de los estímulos en los compartimentos se asignó igual que en la segunda muestra de este experimento. Sin embargo se cambió la posición de los estímulos para cada prueba, en la primera prueba del día la posición era:

Izquierda Control
Derecha Cortejo

Fuó necesario reestructurar el orden en que se presentaron los pares de peces ya formados y en algunos casos se formaron nuevos pares.

Semana 14		Día 1			
Culebra	Control		Combate		
	Macho 1	Macho 2	Macho 1	Macho 2	
16	10	21	20	3	
17	1	4	10	21	
18	5	25	1	4	
19	5	25	20	25	
20	5	25	7	9	

Semana 14		Día 2			
Culebra	Control		Combate		
	Macho 1	Macho 2	Macho 1	Macho 2	
21	21	10	20	7	
22	3	21	9	10	
23	11	23	13	28	
24	22	12	11	23	
25	16	24	22	12	

La prueba de la culebra 9 tuvo que repetirse el día 3, por lo que se usaron los peces disponibles para esa prueba.

Semana 14		Día 3			
Culebra	Control		Combate		
	Macho 1	Macho 2	Macho 1	Macho 2	
26	7	21	3	9	
27	16	13	23	24	
28	23	24	12	17	
29	20	10	7	21	
30	11	16	15	13	

APENDICE 2

EXPERIMENTO I

TABLA a. Duración y frecuencia de las conductas realizadas hacia machos y hembras de *G. multiradiatus* (proporciones).

	Duración (seg)		Frecuencia	
	(orientación + aproximación)		(orientación + aproximación + ataque)	
	Macho	Hembra	Macho	Hembra
Promedio	0.021	0.020	0.022	0.019
d.e.	0.008	0.009	0.008	0.008
e.e.	0.002	0.002	0.002	0.002
n	24	24	24	24
Wilcoxon	T	146		126
	Z	0.114		0.685
	p	0.4545		0.246

TABLA b. Duración y frecuencia de cada conducta dirigida a machos y hembras (en proporciones).

	Duración (seg)			
	ORIENTACIÓN		APROXIMACIÓN	
	MACHO	HEMBRA	MACHO	HEMBRA
PROMEDIO	0.022	0.020	0.019	0.022
d.e.	0.009	0.009	0.013	0.019
e.e.	0.002	0.002	0.003	0.004
n	24	24	24	24
Wilcoxon	T	149		143
	Z	0.028		0.2
	p	0.4885		0.4205
Frecuencia				
PROMEDIO	0.023	0.018	0.020	0.021
d.e.	0.008	0.007	0.012	0.016
e.e.	0.002	0.001	0.002	0.003
n	24	24	24	24
Wilcoxon	T	95		135
	Z	1.571		0.428
	p	0.058		0.334

TABLA c. Frecuencia de ataques lanzados hacia machos y hembras (en proporciones).

	Ataque	
	Macho	Hembra
Promedio	0.025	0.017
d.e.	0.040	0.036
e.e.	0.008	0.007
n	24	24
Wilcoxon	T	44
	Z	0.908
	p	0.1815

Experimento 2.

TABLA d. Total en duración y frecuencia de las conductas dirigidas a las hembras grávidas y no grávidas en proporciones.

	Duración (seg.) (orientación + aproximación)		Frecuencia (orientación + aproximación + ataques)	
	H. grávida	H. no grávida	H. grávida	H. no grávida
Promedio	0.035	0.042	0.036	0.041
d.e.	0.013	0.011	0.014	0.009
e.e.	0.004	0.003	0.004	0.003
n	13	13	13	13
Wilcoxon	T	27		35
	Z	1.292		0.733
	p	0.098		0.2315

TABLA e. Duración (en proporción) de las conductas dirigidas a hembras grávidas y a hembras no grávidas

	Duración (seg.) Orientación		Aproximación	
	H. grávida	H. no grávida	H. grávida	H. no grávida
PROMEDIO	0.037	0.040	0.029	0.048
d.e.	0.015	0.009	0.020	0.023
e.e.	0.004	0.003	0.005	0.006
n	13	13	13	13
Wilcoxon	T	36		19
	Z	0.663		1.852
	p	0.25335		0.032
	Frecuencia			
PROMEDIO	0.037	0.040	0.033	0.044
d.e.	0.012	0.007	0.018	0.016
e.e.	0.003	0.002	0.005	0.004
n	13	13	13	13
Wilcoxon	T	31		25
	Z	0.627		1.432
	p	0.265		0.076

TABLA f. Frecuencia de los ataques lanzados a hembras grávidas y a hembras no grávidas

	Ataque	
	H. grávida	H. no grávida
Promedio	0.041	0.036
d.e.	0.073	0.042
e.e.	0.020	0.012
n	13	13
Wilcoxon	T	10
	Z	0.105
	p	0.458

Experimento 3

TABLA g. Duración y frecuencia total de las conductas dirigidas al control y al cortejo (en proporción).

	Duración (seg)		Frecuencia	
	(orientación + aproximación) Control	Cortejo	(orientación + aproximación + ataque) Control	Cortejo
Promedio	0.035	0.028	0.039	0.023
d.e.	0.011	0.009	0.009	0.011
e.e.	0.003	0.002	0.002	0.003
n	16	16	16	16
Wilcoxon	T	37		63
	Z	1.602		0.258
	p	0.054475		0.397994

TABLA h. Duración en que las culebras realizaron conductas de forrajeo al control y al cortejo.

	Duración (seg)			
	ORIENTACIÓN		APROXIMACIÓN	
	CONTROL	CORTEJO	CONTROL	CORTEJO
PROMEDIO	0.034	0.029	0.037	0.025
d.e.	0.007	0.010	0.018	0.013
e.e.	0.002	0.003	0.004	0.003
n	16	16	16	16
Wilcoxon	T	50		28
	Z	0.9307		2.0683
	p	0.17595		0.0193
	Frecuencia			
PROMEDIO	0.030	0.032	0.019	0.023
d.e.	0.007	0.010	0.009	0.052
e.e.	0.002	0.003	0.002	0.013
n	16	16	16	16
Wilcoxon	T	60		29
	Z	0.4136		1.9907
	p	0.345595		0.02325

TABLA i. Frecuencia de las conductas de forrajeo hacia el control y el cortejo.

	Ataque	
	Control	Cortejo
Promedio	0.024	0.038
d.e.	0.040	0.048
e.e.	0.010	0.012
n	16	16
T	36.5	
Z	0.1961	
p	0.42225	

EXPERIMENTO IV

TABLA j. Total de la duración y frecuencia de conductas de forrajeo dirigidas hacia el control y la pelea (en proporción).

	Duración (seg.) <small>(orientación + aproximación)</small>		Frecuencia <small>(orientación + aproximación + ataque)</small>	
	Control	Pelea	Control	Pelea
Promedio	0.019	0.017	0.019	0.017
d.e.	0.007	0.008	0.012	0.011
e.e.	0.001	0.001	0.002	0.002
n	28	28	28	28
Wilcoxon	T	166		183
	Z	0.842		0.455
	p	0.200		0.324

TABLA k. Duración y frecuencia de las conductas de forrajeo de las culebras hacia el control y la pelea (en proporción).

Duración (seg.)	ORIENTACION		APROXIMACION	
	CONTROL	PELEA	CONTROL	PELEA
PROMEDIO	0.018	0.017	0.021	0.015
d.e.	0.008	0.009	0.016	0.013
e.e.	0.001	0.002	0.003	0.002
n	28	28	23	28
Wilcoxon	T	176		118
	Z	0.615		1.935
	p	0.269		0.027
Frecuencia				
Promedio	0.018	0.017	0.020	0.016
d.e.	0.009	0.008	0.025	0.025
e.e.	0.002	0.001	0.005	0.005
n	28	28	28	28
Wilcoxon	T	195		137
	Z	0.182		1.249
	p	0.428		0.106

TABLA l. Frecuencia de las conductas de forrajeo de la culebra hacia el control y la pelea (en proporción).

	Ataque	
	Control	Pelea
Promedio	0.012	0.024
d.e.	0.025	0.040
e.e.	0.005	0.008
n	28	28
Wilcoxon	T	45
	Z	0.852
	p	0.197

MEDIDA DE EFICIENCIA (ataques/tiempo de fijación visual)

TABLA m. Eficiencia de los machos y las hembras como estímulos para que las culebras lanzen ataques

	Macho	Hembra
Promedio	0.010	0.006
d.e.	0.016	0.011
e.e.	0.003	0.002
n	24	24
Wilcoxon	T	40.000
	Z	1.135
	p	0.128

TABLA n. Eficiencia de las hembras grávidas y las ingravidas como estímulos para que las culebras ataquen

	H. gravida	H. no gravida
Promedio	0.010	0.006
d.e.	0.015	0.007
e.e.	0.004	0.002
n	13	13
Wilcoxon	T	14.000
	Z	0.560
	p	0.288

TABLA o. Eficiencia del control y del cortejo como estímulos para que las culebras lanzen ataques.

	Control	Cortejo
Promedio	0.008	0.012
d.e.	0.012	0.015
e.e.	0.003	0.004
n	16	16
Wilcoxon	T	23
	Z	1.255
	p	0.105

TABLA p. Eficiencia de el control y la pelea como estímulos para que las culebras ataquen.

	Control	Combate
Promedio	0.002	0.005
d.e.	0.004	0.006
e.e.	0.001	0.002
n	28	28
Wilcoxon	T	31
	Z	1.647
	p	0.050

MEDIDA DE MOTIVACION

TABLA a. Tiempo en que se completo el registro en cada experimento.

	Duración de la prueba para:			
	experimento 1	experimento 2	experimento 3	experimento 4
Promedio (min.)	41.080	38.270	29.590	30.740
d.e.	9.226	11.760	12.600	11.360
s.e.	1.744	3.266	2.470	2.112
n	28	13	26	29
Friedman global	N válida=8, Q=11.28, g.l.=3, p<0.009			
*Experimentos de duración diferente; z crítica= 2.63, p=0.05.			* 1>3	* 1>4

TABLA b. Tiempo en el que se completó el registro en cada experimento excluyendo el experimento 2.

	Duración de la prueba para:		
	experimento 1	experimento 3	experimento 4
Promedio	41.080	29.590	30.740
d.e.	9.226	12.600	11.360
s.e.	1.744	2.470	2.112
n	28	26	29
Friedman global	N válida=3, Q=13.17, g.l.=23, p<0.001		
* Experimentos de duración diferente; z crítica= 2.394, p<0.05		* 3<1	* 4<1