



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

Facultad de Ciencias

**“Riesgo de depredación como factor
atenuante de los despliegues de cortejo
del pez cola de espada de montezuma”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

SAYURI MUÑOZ ARROYO

DIRECTOR DE TESIS: DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA

MÉXICO D.F.

2008



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

A la directora de tesis, Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia por su asesoría en la realización del presente trabajo. Gracias por permitirme realizar mi trabajo de tesis en el Laboratorio de Ecofisiología, de la Facultad de Ciencias.

A los sinodales, Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia, M. en C. Sebastián Ricardo Zúñiga Lagunes, M. en C. Rebeca María López Rivas, M. en C. Nubia Caballero Mendieta y al Biólogo David Salinas Torres.

A la bióloga Karla Kruesi Cortés por su disponibilidad, comentarios e ideas aportadas para la realización de este trabajo, así como por su apoyo en el desarrollo de los experimentos.

Al biólogo David Salinas Torres por su apoyo técnico y disponibilidad en todo momento.

Al M. en C. Antonio Sarmiento Fernández por su apoyo en la realización y edición de videos sin el cual este trabajo no hubiera sido posible. Por sus conocimientos y enseñanzas en el tema y sobre todo por su amistad incondicional.

A los profesores del taller Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia y a la Bióloga Karla Kruesi Cortés por transmitirme sus conocimientos y compartir su experiencia.

Posgrado en Ciencias Biológicas por el apoyo técnico y facilidades otorgadas en el uso del espacio dentro del aula de microscopia.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, en particular a la Facultad de Ciencias por permitirme cursar y concluir la carrera de biología.

A mi familia por su apoyo y confianza que me permitieron seguir adelante y lograr mis metas.

ÍNDICE

	PÁG.
Agradecimientos	<i>i</i>
Resumen	<i>ii</i>
1. Introducción	6
1.1 Características generales del género <i>Xiphophorus</i>	6
1.2 Ubicación taxonómica y descripción de los “peces cola de espada de Montezuma” (<i>Xiphophorus montezumae</i>).....	7
1.3 Dimorfismo sexual y caracteres sexuales secundarios.....	8
1.4 Conducta de cortejo.....	10
1.5 Beneficios y costos de los ornamentos.....	12
1.6 Riesgo de depredación.....	14
1.7 Respuestas antidepredación.....	16
1.7.1 Detección.....	17
1.7.2 Reconocimiento y evaluación de un depredador.....	17
1.8 La percepción del color y el uso de videos.....	18
1.8.1 Características y ventajas del video.....	19
2. Objetivo general	22
2.1 Objetivos particulares.....	22
3. Hipótesis	22
4. Material y Método	22
4.1 Sitio de colecta.....	22
4.2 Mantenimiento y Aclimatación.....	23
4.3 Producción de videos.....	23
4.3.1 Video de la hembra.....	24
4.3.2 Video del depredador.....	24
4.4 Pruebas previas.....	25
4.5 Diseño experimental.....	26
5. Fase experimental	26

6. Resultados.....	30
6.1 Pruebas previas al experimento (inversión de imágenes).....	30
6.2 Pruebas experimentales.....	32
6.2.1 Respuesta de los machos al video de la hembra.....	32
6.2.2 Respuesta de los machos a los videos en el tiempo.....	34
6.2.3 Respuesta del macho ante amenaza de depredación.....	34
7. Discusión.....	37
7.1 Control de inversión de imágenes.....	37
7.2 Interés de los machos al video en el tiempo.....	40
7.3 Respuesta de los machos ante la amenaza de depredación.....	40
7.4 Conducta posterior a la amenaza de depredación.....	43
Conclusiones.....	44
Bibliografía.....	45

Palabras clave: dimorfismo sexual, carácter sexual primario, carácter sexual secundario, selección intrasexual, selección insexual, cortejo, riesgo de depredación, conductas antidepredación, monocromático, tricromasia.

Resumen

Los peces del género *Xiphophorus* presentan dimorfismo sexual marcado. Los machos de algunas especies presentan una prolongación de la aleta caudal llamada espada que es un carácter sexual secundario desarrollado a partir de la elongación de los rayos inferiores de la aleta caudal. La espada y su dimensión tienen un valor adaptativo para los machos, debido a que las hembras se basan en el tamaño de las espadas para seleccionarlos. En la especie *Xiphophorus montezumae*, el cortejo previo a la cópula se realiza para mostrar sus estructuras conspicuas y se caracteriza por diversas conductas de despliegue complejas. Sin embargo se ha encontrado que el portar ornamentos muy desarrollados incrementa el riesgo de depredación al hacer más atractivos a los machos ante los depredadores o bien debido a que estas estructuras pueden disminuir la habilidad de escape o locomoción de los portadores, por lo que es posible pensar que los machos disminuyan sus conductas de cortejo como respuesta al riesgo de depredación. El objetivo del presente estudio fue demostrar una disminución en las conductas de cortejo de los machos portadores de espada como respuesta al riesgo de depredación, así como demostrar que dichas conductas se recuperan al eliminar el riesgo. En el presente trabajo de investigación se diseñó un sistema experimental que permitió cuantificar la frecuencia de las pautas de cortejo en los organismos mientras se exponían a un video exhibiendo a un depredador y al eliminar el riesgo aparente de depredación. Los resultados de este trabajo mostraron que los machos responden a las imágenes que les fueron mostradas en los videos y que la depredación es un factor que atenúa los despliegues de cortejo, siendo que estas conductas se restablecen cuando se elimina el riesgo de depredación. Finalmente se evidencia las ventajas del uso de videos como herramienta de estímulo visual en trabajos de depredación.

1. Introducción

1.1 Características generales del género *Xiphophorus*

Los peces del género *Xiphophorus* son peces vivíparos dulceacuícolas de zonas tropicales. El género está representado por 23 especies descritas, de las 23 especies 21 se encuentran en México, la mayoría localizándose en el Río Pánuco y sus afluentes (Rosen y Bailey, 1963). Muchas especies del género se distribuyen también en otros países como: Honduras, Guatemala, Costa Rica y otros países de América Central. En especial, las especies de este género habitan en afluentes de ríos o arroyos de poca profundidad cuya desembocadura va dirigida hacia el Golfo de México y el Mar Caribe (Rosen y Baley, 1963; Rosen, 1979). En promedio la vida de éstos peces en su ambiente natural es de 3 años (Piña, 1985).

En el género, el dimorfismo sexual es muy marcado (Basolo, 1990a). Los machos de algunas especies de *Xiphophorus* presentan una prolongación de la aleta caudal llamada espada que es un carácter sexual secundario desarrollado a partir de la elongación de los rayos inferiores de la aleta caudal (Basolo, 1990a). La espada es un carácter que se presenta cuando los machos son sexualmente maduros. La espada está determinada genéticamente y su expresión está dada por 9 caracteres accesorios: habilidad genética para la expresión de una protrusión en el extremo distal de la aleta caudal, elongación, coloración amarilla, verde o naranja, mancha gris, línea melanófora inferior, línea melanófora proximal superior, línea melanófora distal superior (desarrollada desde la parte media de la espada hasta la punta de la espada), línea melanófora distal superior (desarrollada desde el extremo distal de la espada hacia el extremo proximal). La espada y su dimensión tienen un valor adaptativo para los machos, debido a que las hembras se basan en las espadas de mayor longitud para seleccionarlos (Basolo, 1990ab, 1995; Rosental y Evans, 1998).

La división taxonómica del grupo se basa en el ornamento, así como en otros caracteres. Los peces que no presentan espada son llamados comúnmente platis, un grupo conformado por 9 especies, las especies restantes se ubican en el grupo de los peces con espada (Basolo, 1990a). Basolo (1996) plantea que la espada de los machos apareció posteriormente de la divergencia de los peces plati y los peces portadores de la

estructura, con lo cual sugiere que el ornamento es un carácter compuesto derivado. Hass (1993) propuso una hipótesis acerca de la historia evolutiva del género *Xiphophorus* basándose en caracteres conductuales.

1.2 Ubicación taxonómica y descripción de los “Peces Cola de Espada de Montezuma” (*Xiphophorus montezumae*)

Nombre común: cola de espada de Montezuma

Clase: Actinopterygii

Orden: Cyprinodontiformes

Familia: Poeciliidae

Subfamilia: Poecilinae

Género: *Xiphophorus* (Heckel, 1848)

Especie: *Xiphophorus montezumae* (Jordan y Snyder, 1899).

La especie es endémica de México. Se distribuye al noroeste del país en las cuencas del Río Tamesí en Tamaulipas, al norte de Veracruz, y en afluentes del Río Pánuco en San Luis Potosí (Rauchenberger *et al.*, 1990; Espinoza *et al.*, 1993), comúnmente se localizan en Río Verde, cerca de Rascón (Espinoza *et al.*, 1993) (Fig. 1).

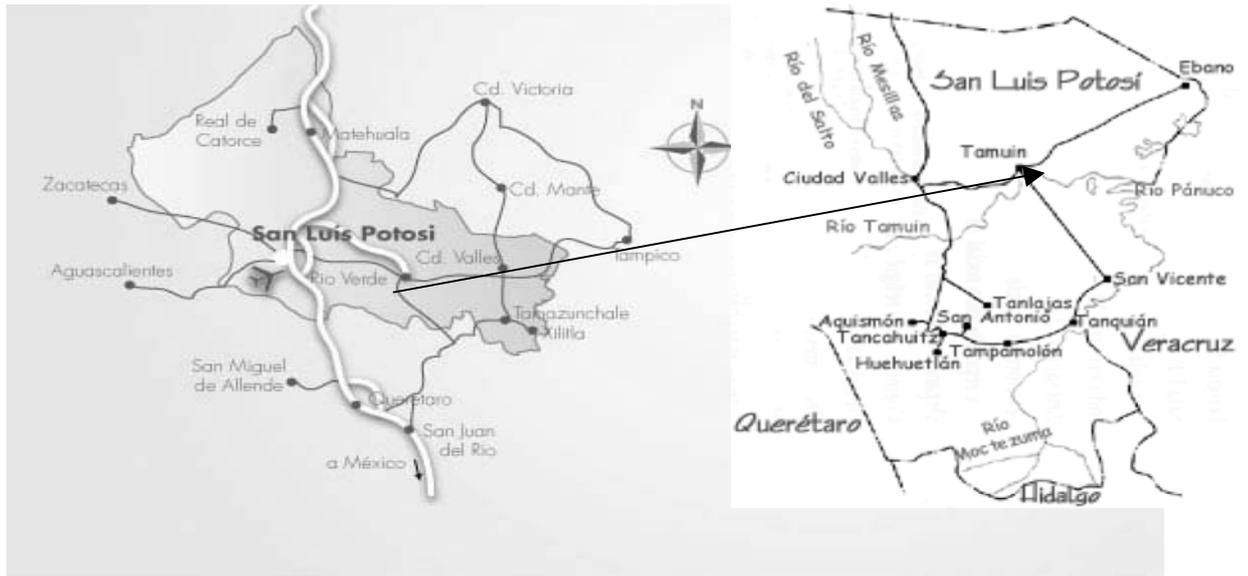


Fig. 1. Afluentes del Río Pánuco en las que se ubica a la especie *X. montezumae*. Señalado con la flecha (Mapa tomado de <http://www.dondellegar.com/images/mapas/san+luis+potosed.jpg> y <http://www.elbalero.gob.mx/tija/tija06/imagen/pue1.gif> y modificado).

Los machos en la etapa adulta tienen un tamaño mayor a 5 cm y son de color amarillento, las hembras miden aproximadamente 6.5 cm. La aleta caudal de los machos incluyendo la espada puede sobrepasar la longitud estándar. La aleta dorsal de ambos sexos se caracteriza por presentar de 27 a 29 escamas en orden longitudinal y se compone de 11 a 13 radios. La aleta dorsal de los machos posee un margen de color negro. Son peces bentopelágico que habitan aguas con un pH de 7 a 8 y con temperatura de 20 - 26 °C (Álvarez, 1950).

1.3 Dimorfismo sexual y caracteres sexuales secundarios

El dimorfismo sexual se determina por características morfológicas que hacen diferentes a hembras y a machos (Fig. 2). En el dimorfismo sexual se presentan caracteres sexuales primarios relacionados directamente con la reproducción y caracteres sexuales secundarios relacionados con la selección sexual (Bounoure, 1962). Los caracteres sexuales secundarios están representados por diferencias morfológicas (Alcock, 2001) y conductuales (Bounoure, 1962; Peláez, 1997). En muchas especies, los machos presentan características “extravagantes” aparentemente poco útiles (Cordero, 1999). Por ejemplo los colores llamativos de la cola de los pavorreales, la quela alargada en los cangrejos machos *Uca pugilator* exhibida en presencia de las hembras, los colores llamativos de las plumas en los machos de ave del paraíso (*Paradisaea apoda*) mostradas

a las hembras mediante despliegues de cortejo, los cuernos de gran grosor y talla y el color llamativo del antílope macho Bongo (*Tragelaphus euryceros*) (Bournoure, 1962; Gould y Gould, 1996a) los caracteres sexuales secundarios se expresan diferencialmente en un sexo (usualmente el macho) y apareciendo en la madurez sexual, con frecuencia en estaciones reproductivas y generalmente no aumentan la supervivencia de los individuos (Alcock, 2001). Estos caracteres no pueden ser explicados por selección natural, ya que en muchos casos se ha demostrado que reducen la supervivencia de quienes los portan, sin embargo, pueden considerarse características adaptativas ya que en muchas especies las hembras eligen a los machos en base a estas características físicas y de comportamiento (Gould y Gould, 1996b); muchos animales observan las características físicas y conductuales antes de elegir a un compañero sexual para aparearse (Maier, 2001a), por ejemplo algunos machos se ayudan de señales visuales para transmitir información de su atractivo a las hembras, las cuales evalúan el aspecto físico de sus compañeros sexuales potenciales. Por lo general los machos que presentan colores llamativos, ornamentos o despliegues conductuales complejos teniendo más éxito reproductivo que los que son menos llamativos. El cortejo es un carácter sexual secundario que proporciona ventajas a los individuos con mayor grado de desarrollo (Andersson, 1982; Alcock, 1998; Kodrick-Brown, 1993; Gould y Gould, 1996b). En muchos casos se ha demostrado que los machos invierten mucha energía en las pautas de cortejo (Maier, 2001a; Basolo y Alcaraz, 2003).

Según Cordero (1999), Darwin propuso que las características masculinas extravagantes se deben a dos procesos: la lucha entre machos para acceder a las hembras llamada selección intrasexual y la elección de pareja o selección intersexual. En la selección intersexual, los individuos más llamativos y mejor armados tienen ventajas sobre los menos conspicuos (Bournoure, 1962).



Fig. 2. Dimorfismo sexual marcado de la especie *X. montezumae*. En la imagen izquierda se muestra el macho (imagen tomada de <http://www.xiphophorus.org/assets/capuchin.jpg>) y en la derecha a la hembra (imagen tomada de http://rybicky.net/obr/ryby/198_2.jpg).

1.4 Conducta de Cortejo

El cortejo en muchas especies se lleva a cabo por la combinación de danzas ritualizadas, que se caracterizan por una serie de despliegues conductuales en los cuales se presenta una interacción de machos y hembras (Eibl, 1979). Los despliegues de cortejo varían en complejidad y se realizan de formas diferentes entre las diversas especies, generalmente se realizan antes de la cópula y conducen a ésta (Maier, 2001a; Bounoure, 1962).

La función del cortejo se realiza con diversos fines como indicar que el individuo está disponible para la cópula y así atraer a los compañeros sexuales potenciales (Schein y Hale, 1970; Eibl, 1979), identificar a los miembros de la misma especie y apaciguar a la pareja para reducir las tendencias agresivas de las hembras dado que en algunas especies la proximidad y/o el contacto corporal pueden evocar reacciones agresivas de ésta (Maier, 2001a). Muchos animales durante el cortejo ocultan señales y estructuras que son usadas comúnmente para la agresión, logrando así apaciguar a la pareja, como en el caso de las golondrinas de mar (*Sterna hirundo*), las cuales alargan el cuello para ocultar la parte alta de la cabeza (Eibl, 1979).

En la mayor parte de las especies solo uno de los sexos realiza despliegues de cortejo (Schein y Hale, 1970) cuya intensidad va de acuerdo a la energía y tiempo invertido en la descendencia de cada uno de los sexos (Maier, 2001a). Por lo general son los machos los que cortejan, como por ejemplo los peces espinosos, *Gasterosteus aculeatus*, que danzan en forma de zig-zag para atraer a las hembras hacia su nido (Bounoure, 1962), los guppies (*Poecilia reticulata*) que realizan despliegues sigmoidales ante las hembras (Dill *et al.*, 1999); en estos casos las hembras invierten más energía y tiempo en la reproducción por lo tanto son más selectivas (Maier, 2001a). En pocas especies las

hembras cortejan a los machos como es en el caso de las hembras del escarabajo de agua *Abedus herberii*, las cuales se acercan a los machos para atraerlos (Smith, 1979) o el ave *Phalaropus lobatus*, en donde las hembras de gran colorido persiguen a los machos (Reynolds, 1987) siendo estos últimos más selectivos e invirtiendo mayor cantidad de recursos para la reproducción (Maier, 2001a). En algunas especies tanto machos como hembras cortejan (Eibl, 1979). El cortejo mutuo se presenta cuando ambos sexos invierten el mismo tiempo en la reproducción. Por lo general esto sucede en especies monógamas como en las aves en donde el cortejo es prolongado y puede durar varias semanas (Maier, 2001a).

En la especie *X. montezumae*, el cortejo previo a la cópula se caracteriza por diversas conductas que el macho realiza para mostrar sus estructuras conspicuas y así acceder a las hembras para copular con éstas. Las conductas de despliegue en machos del género *Xiphophorus*, incluyendo a *X. montezumae* fueron descritas por Hass en 1993. Entre estas conductas se incluyen: mordisquear (Nipping), nado en forma de “8”, acercamiento lento, acercamiento transversal, arco (mecerse), nado en círculo, despliegue abierto, presentación rígida del cuerpo, nado sobre la cabeza de la hembra (Hass, 1993) (Fig. 3; Cuadro I).

Adicionalmente, Pichardo (2004) para *X. montezumae* observó y describió algunas conductas de cortejo de los machos tales como: acercamiento, arco, curva en forma de “s”, despliegue de aletas y nado en “8”.

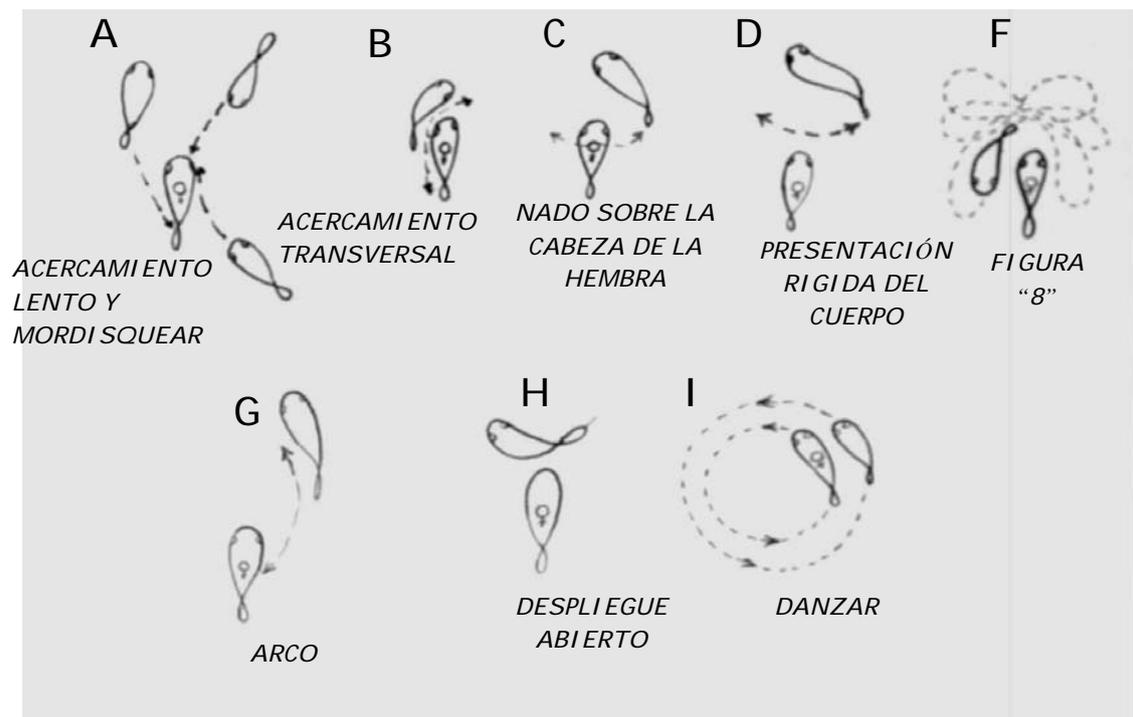


Fig. 3. Esquema que muestra algunas conductas de cortejo desplegadas por peces del género *Xiphophorus* de acuerdo a Hass (1993).

1.5 Beneficios y costos de portar ornamentos

Los beneficios de portar estructuras atractivas en los organismos puede ser indicador de la calidad genética y de la capacidad de aportar recursos o beneficios a los descendientes (Maier, 2001a) las hembras eligen a los machos en base a sus caracteres atractivos como son estructuras, colores y despliegues de cortejo (Stamp-Dawkins, 1986). El beneficio de estos ornamentos ha sido demostrado en diversos trabajos como en el caso del trabajo realizado con *X. helleri* en donde las hembras eligen a los machos portadores de las espadas más largas por ser más atractivos para estas (Basolo, 1990ab). Otro ejemplo se ha observado en hembras de gaviota *Hirundo rustica* que prefieren a machos de colas largas (Moller, 1988, 1990, 1992, 1994).

Sin embargo los ornamentos llamativos pueden ser costosos. El portar ornamentos costosos ha sido explicado en diversos trabajos a través de la "Teoría de las desventajas (handicap)" planteada por Zahavi (1975). En su teoría, el autor sugiere que sólo los

machos saludables pueden mantener la extravagancia de sus caracteres a pesar de sus costos o desventajas “handicap” en términos de supervivencia. Dichos machos proporcionarían información honesta del tipo “tengo tan buena salud que puedo soportar los costos de ser extravagante” por lo que los machos mostrando fenotipos costosos estarían dando información confiable a las hembras sobre su calidad intrínseca.

Dentro de los costos de portar ornamentos muy desarrollados incluyen los costos energéticos, este tipo de costos ha sido demostrado por Basolo y Alcaraz (2003), en donde se demuestra que en los machos *X. montezumae* el portar espadas largas implica un alto costo energético al realizar despliegues de cortejo complejos y durante el nado de rutina, en comparación con los organismos que no portan el ornamento. Otro ejemplo de costo energético es el desarrollo de ornamentos vistosos en los faisanes machos *Faisianus colchicus*, en los cuales el desarrollar dichas estructuras requiere de un alto costo metabólico que depende de la cantidad de proteínas que consumen durante la etapa juvenil (Ohlsson *et al.*, 2002).

Se ha demostrado así mismo el costo de los ornamentos en cuanto a la dinámica de desplazamiento. Kruesi y Alcaraz (2007) colocaron organismos dentro de una cámara de nado expuestos a diferentes velocidades de corriente, demostrando que la espada en los peces *X. montezumae* genera costos en el desempeño del nado en términos de una disminución considerable en la velocidad de nado a medida que la espada aumenta de tamaño. Dicho costo hidrodinámico de la espada fue demostrado también por Gutiérrez (2005) quien midió en modelos plásticos de peces el arrastre generado por la estructura al exponer a los organismos a distintas velocidades de corriente y con distintos tamaños de espadas naturales y artificiales, el autor encontró que el arrastre aumenta al aumentar la dimensión de la espada. Otro ejemplo de ello es el costo aerodinámico demostrado por Barbosa y Moller (1999) en las gaviotas macho *Hirundo rustica* los cuales realizaron estudios en siete sitios con diferentes latitudes comprobando también que el aumento en el arrastre se debió al incremento en el largo de la cola en las gaviotas, lo cual afecta el vuelo, por tanto a diferentes latitudes los diferentes tamaños en la cola se relacionan positivamente con las diferencias en el costo del vuelo.

Por último, los ornamentos pueden incluir incremento en el riesgo de depredación debido a que los ornamentos conspicuos son más atractivos para los depredadores

(Maier, 2001b) o bien, debido a que estas estructuras pueden disminuir la habilidad de escape o locomoción de los portadores. Basolo y Wagner (2004) observaron en peces machos de *X. helleri* que en presencia de depredadores las espadas cortas son más comunes y que la selección sexual puede favorecer las espadas largas en ausencia de estos.

1.6 Riesgo de depredación

El riesgo de depredación influye también en diversas actividades de los organismos como es el caso del forrajeo, demostrado por Krause y Godin (1996) quienes expusieron a guppies de *P. reticulata* tanto forrajeando en posición horizontal como en posición inclinada y no forrajeando ante el modelo de un depredador cercano a ellos, comprobando que los guppies que no forrajeaban respondían más rápidamente a los depredadores en comparación con los que forrajeaban, así mismo los que forrajeaban en posición horizontal respondieron más rápidamente que los que forrajeaban en posición inclinada. Por otro lado se observó la respuesta del depredador natural exponiéndolo a la presencia de los guppies en las condiciones anteriores (sin forrajar y forrajeando en las dos posiciones) separando por una placa transparente a los depredadores de los guppies, comprobando que los depredadores prefirieron atacar a los organismos que forrajeaban sobre los que no forrajeaban y en particular a los organismos que forrajeaban en posición inclinada. Por último se expuso a los depredadores y a los guppies nadando libremente en el mismo tanque corroborándose que los peces que no forrajeaban corren menor riesgo de ser atacados que los que forrajeaban y de estos últimos los que forrajeaban en posición inclinada.

Otra de las actividades que se ve afectada en presencia de un depredador es la selección del hábitat demostrado por Werner y colaboradores (1983) con peces sol (*Lepomis macrochirus*) de tallas corporales pequeñas con alta vulnerabilidad ante depredadores y a peces de tallas mayores e invulnerables a depredadores. A ambos peces se les expuso a un hábitat abierto con disponibilidad de alimento y sin riesgo de depredación comprobándose que los peces forrajean en el mismo hábitat. Sin embargo en presencia de un depredador los peces de tallas pequeñas evitan forrajar en el hábitat abierto con alto riesgo de depredación presentando así mismo bajo crecimiento corporal. En contraste los peces de tallas mayores continúan forrajeando en el hábitat abierto con disponibilidad de alimento y presentan alto crecimiento corporal.

Por último, la actividad reproductiva (elección de pareja y despliegues de cortejo) es otra de las actividades que disminuye con el riesgo de depredación. Demostrado por Jonson y Basolo (2003) quienes expusieron a peces hembra *X. helleri* a la proyección de dos videos simultáneos de machos portadores de espada y sin ésta, posteriormente se mostró el video de un depredador consumiendo al macho con espada. Los autores demostraron que el riesgo de depredación disminuye la respuesta de las hembras hacia los machos portadores de las espadas largas, por lo que se sugiere que la preferencia de las hembras por machos atractivos es modulada en base al riesgo de depredación. Así mismo Candolin (1997) demostró con peces espinosos (*G. aculeatus*) que el riesgo de depredación afecta la frecuencia de cortejo, ya que al estar expuestos a un depredador los machos disminuyen su actividad de cortejo y son menos atractivos para las hembras que seleccionan a los machos con mayor actividad de cortejo. En un estudio realizado por Koga y colaboradores (1998) con cangrejos *Uca beebei* se demuestran que el riesgo de depredación afecta el éxito reproductivo y el cortejo. Se observó que en presencia de alto riesgo de depredación los machos evitan cortejar y no construyen pilares en sus madrigueras para atraer a las hembras, por lo que estas evitan reproducirse en la superficie de las madrigueras.

Así mismo Dill y colaboradores (1999) demostraron con peces guppies (*P. reticulata*) que la cópula y el cortejo (despliegues sigmoidales) disminuyen con el riesgo de depredación. Además demuestran que el riesgo de depredación tiene un efecto diferencial en hembras y en machos. Ya que sí el macho es el único que percibe al depredador la frecuencia en su despliegue de cortejo y la conducta reproductiva disminuyen. Sin embargo cuando únicamente las hembras observan el depredador, los despliegues de los machos y la conducta reproductiva disminuyen aun más. Los resultados se vieron afectados significativamente por la percepción de las hembras del depredador, ya que son menos receptivas en situación de riesgo de depredación y en consecuencia los machos disminuyen aún más su actividad de cortejo y reproducción.

1.7 Respuestas antidepredación

Como respuesta ante los depredadores, las presas han desarrollado conductas de antidepredación (Fig. 4); los depredadores a su vez, contrarrestan estas defensas con estrategias depredatorias cada vez mejores los depredadores reaccionan ante las

estrategias antipredatorias de las presas yendo un paso más allá y las presas reaccionan de forma similar (Stearns y Hokstra, 2005). Básicamente existe una carrera de armamentos (van Valen, 1973).

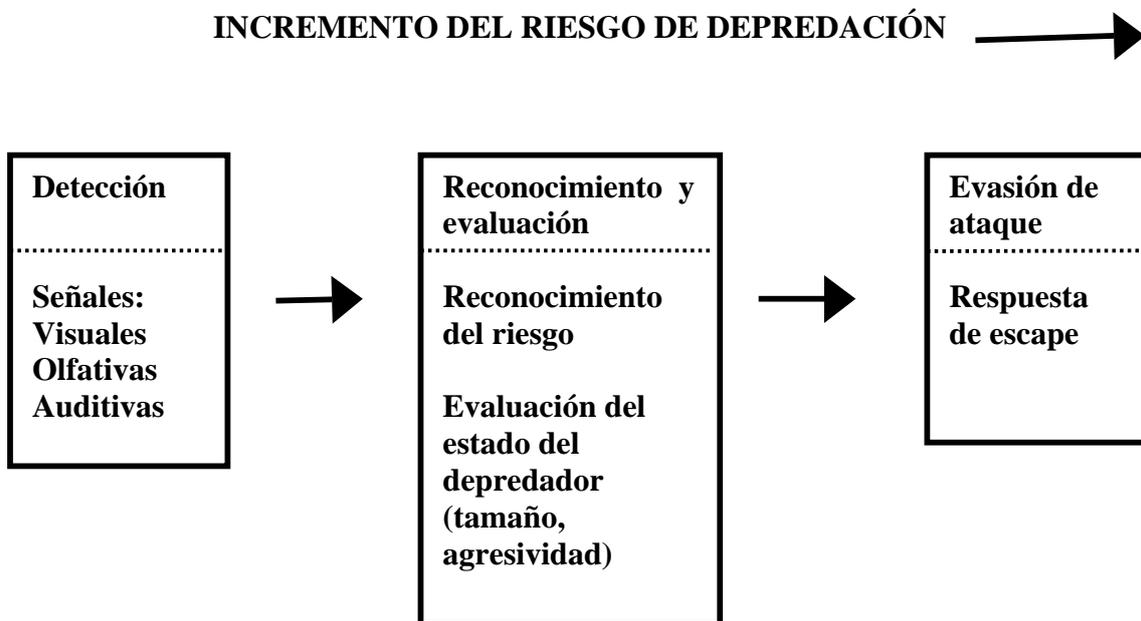


Fig. 4. Respuestas de antidepredación iniciadas por las presas conforme el riesgo de un ataque aumenta. Las oportunidades de aprender mejores respuestas de antidepredación pueden surgir en cada una de las etapas dentro de la secuencia de interacciones depredador- presa (Kelley y Magurran, 2003).

1.7.1 Detección

La detección se lleva a cabo mediante señales visuales, olfativas, auditivas o táctiles. Hartman y Abrahams (2000) postulan un modelo denominado compensación sensorial, en el cual proponen que los peces se basan en más de una señal sensorial cuando la información acerca del depredador es reducida. Las presas detectan visualmente a los depredadores a grandes distancias si hay buena visibilidad en el agua (Aksnes y Giske, 1993). Sin embargo, cuando no es así (el agua es turbia o es de noche), la detección con el olfato adquiere mayor importancia (Hartman y Abrahams, 2000).

1.7.2 Reconocimiento y evaluación de un depredador

Con el reconocimiento y evaluación, la presa es capaz de identificar el grado de amenaza y evaluar probables ataques. Muchas especies de peces no requieren de la

experiencia para reconocer y responder a señales visuales de sus depredadores. Los peces dama (*Dacyllus aruanus*) identifican a los piscívoros y no piscívoros de acuerdo a la distancia de los ojos y el tamaño de la boca. Las presas pueden además identificar a los depredadores por su tipo de movimientos (Kelley y Magurran, 2003). Por otro lado, la habituación y asociación con los depredadores también son importantes en el reconocimiento y aprendizaje del depredador. Como por ejemplo en condiciones experimentales los peces del paraíso (*Macropodus opercularis*) se acercan y se habitúan rápidamente a una carpa dorada (*Carassius auratus*) y a un depredador, el lucio vivíparo (*Belonesox belizanus*) previamente alimentado. Sin embargo sí se les expone a un shock eléctrico simultáneamente con la carpa presente o si son atacados por el lucio, despliegan conductas evasivas (Csányi, 1985). Aunque la experiencia adquirida con señales olfativas también es muy importante para reconocer a los depredadores (Magurran, 1989; Chivers y Smith, 1994; Brown y Nicoletto, 1997) como en el caso de muchos organismos que reconocen a nuevos depredadores mediante “señales de alarma”(señales químicas) producidas en la epidermis de coespecíficos o heteroespecíficos capturados o heridos. Cuando los organismos detectan señales de alarma responden con inmovilidad, ocultamiento, agrupamiento y/o reducción del forrajeo y actividad reproductiva (Chivers y Smith, 1998; Brown *et al.*, 1997).

Por otro lado, la evaluación del riesgo de depredación se asocia comúnmente con la inspección hacia el depredador. Conducta denominada inicialmente por George (1960) como “aproximación”. La presa fija su atención en el depredador mientras nada lentamente hacia él (Pitcher *et al.*, 1986) y se realiza de manera individual o en grupos pequeños (Pitcher *et al.*, 1986; Dugatkin y Godin, 1992a). Durante la inspección los peces evitan regiones peligrosas del depredador como la boca u otras estructuras (George, 1960). Esta conducta es observada en guppies, *Poecilia reticulata* (Magurran y Seghers, 1990; Dugatkin y Godin, 1992b) y en *Phoxinus neogaeus* (Brown y Golub, 2001).

La inspección puede generar costos como la muerte, disminución de oportunidades reproductivas y costos metabólicos de locomoción, pero beneficios como la adquisición de información del depredador, presencia y estatus de éste (Dugatkin y Godin, 1992ab; Pitcher, 1992), permitiendo a los no inspectores adquirir información acerca del depredador (Kelley y Magurran, 2003). Se ha demostrado que se transmite información

si los observadores detectan cambios en el comportamiento de los inspectores coespecíficos (Pitcher *et al.*, 1986; Magurran y Higham, 1988; Brown y Godin, 1999).

1.8 La percepción del color y el uso de videos

La visión en color se genera por la combinación de los colores primarios (rojo, verde, azul) llamada tricomasia, que es la base de la televisión en color y de la percepción visual del color en la retina humana que posee tres fotopigmentos o conos. La luz monocromática (de un color determinado) de banda angosta produce respuesta en el fotopigmento de mayor absorción para dicha longitud de onda, mientras que la luz blanca de banda ancha produce la misma respuesta en los tres tipos de conos (Cardinali, 1992; Fleishman *et al.*, 1998). Algunos peces como los de aguas poco profundas perciben los colores de forma muy similar a los humanos; distinguen hasta veinticuatro tonalidades diferentes del espectro de banda angosta. Algunos peces pueden incluso ver la porción ultravioleta del espectro. Los peces perciben el blanco de manera diferente a la de los otros colores y perciben colores complementarios. La mayoría de los peces de acuario perciben el brillo y los contrastes del color. También son capaces de discriminar entre diversos grados de grises (Lagler *et al.*, 1984). Los diseños de color son usados por cada especie para el reconocimiento de coespecíficos y selección sexual (Endler, 1991).

1.8.1 Características y ventajas del video

La iluminación es una de las propiedades que afecta el estímulo visual. El tipo y calidad de iluminación puede tener un efecto en dicho estímulo (Sekuler y Blake, 1994). El estímulo muchas veces puede no mostrar la misma iluminación que la existente en la naturaleza (Rosenthal, 1999) ya que en ambientes acuáticos, la iluminación llega de la superficie, propiedad frecuentemente aprovechada por los peces para producir el efecto de estar contra la sombra y evitar ser vistos por los depredadores (Loew y McFarland, 1990). Conviene tener las propiedades de iluminación, para que el estímulo visual logre reflejar los diseños encontrados en la naturaleza (Rosenthal, 1999). Muchas propiedades del video pueden presentar factores confusos en un experimento si interactúan con la percepción del estímulo. Estos incluyen escaso color y fidelidad de brillo, poco espacio, baja resolución y ausencia de profundidad (Rosenthal, 1999).

Por otro lado, como parte del diseño experimental es importante controlar factores como es el orden de la presentación de los estímulos y el lado de preferencia de los organismos dentro de un tanque (Martín y Bateson, 1993). La preferencia de un organismo por un lado del acuario es un factor que puede alterar los resultados del experimento cuando el estímulo se presenta simultáneamente en ambos lados causado por diferencias entre los lados, ya sea por la sintonización de los monitores, la velocidad del video o la calidad de señal del videocaset (Rosenthal y Evans, 1998). Debido a que en experimentos en los que se manipulan ciertas características en una secuencia y a los organismos se les presentan muchas variaciones de la misma, el potencial de habituación durante la prueba es muy alto (Rosenthal, 1999). Todos los experimentos con presentación de videos simultáneos requieren de la elaboración de dos videos, uno con la secuencia del estímulo A → intervalo → estímulo B y otro con la secuencia estímulo B → intervalo → estímulo A (Rosenthal y Evans, 1998). Para mostrar cada estímulo en la misma proporción en ambos lados del equipo, cualquier preferencia debida a diferencias en los aparatos de video o lado del tanque se eliminan (Rosenthal, 1999). Otro de los factores del diseño experimental es la respuesta al ensayo, es decir si los organismos exhiben un patrón de respuestas consistentes con resultados previos, responden muy probablemente a las secuencias de video de igual forma que a los estímulos biológicos (Rosenthal y Evans, 1998).

Las secuencias de video presentan grandes ventajas, ya que pueden ser editadas para modificar ejemplares reales mediante la manipulación de una o más características morfológicas y conductuales. Otra ventaja del video es que puede ser usado en el diseño de estímulos no encontrados en la naturaleza “quimeras”, en donde se logran unir conductas de una especie y morfología de otra, o estructuras que no existen en la naturaleza y que se pueden unir a los organismos y ejecutar diseños de movimiento típicos de las especies (Rosenthal, 1999).

Los videos han sido una herramienta muy eficaz en estudios de selección sexual ya que se puede manipular las características morfológicas, conductuales y la combinación de estas dos. En el caso de características morfológicas se emplean muchas veces técnicas de animación para variar su tamaño, forma, color, agregar y quitar estructuras como en el trabajo realizado por Rosenthal y Evans (1998) en el cual manipulan la espada en la imagen de un macho *X. helleri* para medir la preferencia de las hembras a dicha

estructura. En el caso de trabajos de conducta se emplean variables de las conductas, mientras las características morfológicas de los organismos en las imágenes permanecen constantes. Ejemplo de ello es el trabajo realizado por Rosenthal y colaboradores (1996) en el cual le presenta a las hembras de *X. helleri* imágenes de video editadas de machos desplegando conductas de cortejo e imágenes del mismo macho realizando actividades diferentes a ésta. Otro trabajo es el presentado por Rowland y colaboradores (1995) en el cual edita secuencias de machos cortejando y posteriormente varia la velocidad de estas para generar imágenes de machos con altas y bajas tasas de despliegue de cortejo.

Los trabajos de video con manipulación del color de los organismos son muy difíciles de manejar debido a que el color es una característica muy difícil de manipular y de interpretar, pues el diseño de los colores se basa en la percepción de la visión humana que podría no ser igual a la de los organismos experimentales (Fleishman *et al.*, 1998; Rosenthal, 1999). Aunque hay excepciones como el trabajo realizado por McKinnon (1995) con peces espinosos (*Gasterosteus aculeatus*) en los cuales se ha observado que las hembras responden al color nupcial (color rojo en la región ventral de los machos que se presenta en la época reproductiva) presentado en imágenes de machos.

En el presente trabajo se presentaron los resultados de la disminución en las conductas de cortejo y su relación con la proyección del video de un depredador en los machos de la especie *X. montezumae*, así como la recuperación de dichas conductas al eliminarse dicho estímulo visual.

2. Objetivo general

Estimar los cambios de las conductas de cortejo en machos cola de espada *X. montezumae* generados por la exposición a un riesgo aparente de depredación.

2.1 Objetivos particulares

- 1.- Comprobar que los machos perciben las imágenes presentadas en los videos.
- 2.- Estimar los cambios en la conducta de cortejo cuando los machos se exponen a un video de un depredador.
- 3.- Estimar si los machos recuperan sus pautas de cortejo al eliminarse el riesgo de depredación.
- 4.- Validar el empleo de videos como estímulo visual como herramienta que proporciona grandes ventajas metodológicas en trabajos de depredación con machos de *X. montezumae*.

3. Hipótesis 1

Si los machos de *X. montezumae* reconocen como un factor de riesgo la presencia de un depredador, entonces en presencia de éste disminuirán la intensidad y frecuencia de sus conductas.

Hipótesis 2

Si los machos de *X. montezumae* al eliminar el riesgo aparente de depredación recuperaran su actividad de cortejo estarán respondiendo solo a la presencia del depredador más que a la amenaza por parte de éste.

4. Material y Método

4.1 Sitio de colecta.

Los machos y el depredador fueron colectados en el estado de San Luis Potosí en marzo del 2006 en el Manantial Capuchinas, que desemboca al Río Capuchinas localizado aproximadamente a 50 Km dirección oeste de Ciudad Valles en la Huasteca Potosina (Fig. 1). El lugar de colecta se encuentra a 21°46'30.5" latitud N y 99° 18' 13.3" O, con una altitud de 296 m.s.n. la vertiente de agua del manantial hacia el río tiene en promedio una profundidad 31.6 cm. El agua presenta un pH promedio de 7 y temperatura promedio de 25.4° C. Para la captura de estos peces se utilizó una red tipo jábega. Los organismos se transportaron al Laboratorio de Ecofisiología, Departamento de Ecología y Recursos Naturales de la Facultad de Ciencias, U.N.A.M. donde se mantuvieron en condiciones similares a los del sitio de colecta.

4.2 Mantenimiento y Aclimatación

Los organismos utilizados en el presente trabajo fueron machos sexualmente maduros que pertenecen a la especie *X. montezumae* se colocaron en tanques de 40 L con un filtro externo, a una temperatura de 25 °C. El agua de los acuarios fue preparada filtrándose a través de un filtro de carbón activo permanente (Omnifilter) adicionándole sal sin yodo (0.3 g L⁻¹) y un declorador (Knet-Amonia Detox 0.75 ml L⁻¹). El agua de los tanques se recambio por completo una vez por mes. La calidad del agua se mantuvo con filtros externos y de plataforma. Los organismos se alimentaron una vez al día con alimento en hojuelas para peces (Tetramin Tropical Fish) y cada 15 días se les proporcionó alimento vivo (gusanos Tubifex). Los organismos experimentales fueron 16 machos de talla similar y con espada desarrollada. En cada tanque se mantuvo a dos machos separados mediante una red de malla para identificarlos y evitar interacciones antagónicas entre los mismos.

Los machos fueron aclimatados en el laboratorio por varios meses posteriormente a su colecta en tanques de 20x40x25cm (20 L) bajo las mismas condiciones físicas y químicas del sitio de colecta hasta el momento del experimento. Estos fueron mantenidos con un fotoperiodo de 12:12 luz/oscuridad, a una temperatura de 24 ± 1°C y con las mismas condiciones de agua y alimentación señaladas en la sección de mantenimiento.

4.3 Producción de videos

Los videos se grabaron dentro del laboratorio de ecofisiología. Se realizaron dos videos mediante un sistema de video para lo cual se acondicionó el espacio de trabajo con placas de unicel para aislarlo de la luz exterior, movimiento y ruido del laboratorio, el espacio se ilumino con un foco de 100 watts. Las paredes del tanque fueron cubiertas por un plástico blanco para eliminar la reflexión de la luz exterior.

4.3.1 Video de la hembra

Se grabó a una hembra *X. montezumae* sexualmente madura (Fig. 5). La hembra fue colocada en un tanque de vidrio dividido por las dos partes adyacentes del tanque mediante placas de acrílico transparente 15 minutos antes de empezar la grabación para su aclimatación. La hembra quedo en la parte media del tanque y se introdujeron a dos machos sexualmente maduros detrás de las placas adyacentes. Se grabó únicamente a la hembra enfocando la parte media del tanque para que los machos permanecieran ocultos durante la grabación que tuvo una duración de 30 minutos de nado libre de la hembra (con respuesta hacia el macho) en un tanque de vidrio (20x40x25cm). El tanque fue iluminado con un foco de 100 watts. La grabación se realizó en formato mini DV con escaneo progresivo NTSC con una cámara digital Canon (NTSC ELURA). Se seleccionaron las tomas en donde la hembra fue más activa. El video se editó en Adobe Premiere Pro.2.0 con una secuencia de 1 minuto de tanque vacío, 3 minutos de actividad de la hembra y 1 minuto de tanque vacío.



Fig. 5. Hembra *X. montezumae* sexualmente madura. Fotografía tomada durante la grabación del video.

4.3.2 Video del depredador

Por otro lado, se grabó a un depredador no natural de la especie *Herichthys steindachneri* (Jordan y Snyder, 1899; Fig.6). Se utilizó un tanque con las mismas características descritas anteriormente. Se colocó al depredador en la parte media del tanque 15 minutos para su aclimatación antes de empezar la grabación. Posteriormente detrás de las placas adyacentes se colocaron varios charales como presas. El video se realizó enfocando únicamente la placa media del tanque para mantener ocultos a los charales durante la grabación que tuvo una duración de 60 minutos de actividad del depredador del cual se seleccionaron tomas en donde el depredador nada vigorosamente de un extremo al otro del tanque. Se editó una secuencia de un minuto tanque vacío, dos minutos de actividad del depredador y un minuto de tanque vacío.



Fig. 6. Depredador *Herichthys steindachneri*. Fotografía tomada durante la grabación del video.

4.4 Pruebas previas

Las pruebas previas se realizaron en el laboratorio de microscopía del aula de posgrado con el objeto de validar el sistema experimental y en particular el uso de videos. Para los cual se evaluaron a ocho machos para comprobar si perciben la imagen del video mostrando simultáneamente el video de la hembra colocado en el lado derecho del tanque vs. el video de un tanque vacío en el lado opuesto de este durante tres minutos. Los videos de la hembra y tanque vacío fueron alternados de lado y mostrados por un segundo periodo de tres minutos con la finalidad de comprobar si los machos responden a la imagen del video y no únicamente a la iluminación de la pantalla o a su propio reflejo en la pared del tanque. Por otro lado se evaluó si la respuesta de los machos se

debe a una preferencia sobre movilidad/inmovilidad sustituyendo el video de la hembra por un objeto inmóvil con una duración de tres minutos y un objeto móvil con la misma duración.

4.5 Diseño experimental

Así mismo los experimentos se llevaron a cabo en el laboratorio de microscopia del aula de posgrado. Los experimentos fueron realizados en un tanque de vidrio antireflejante de 20 L (20X40X25 cm). El tanque fue dividido en tres secciones iguales. La sección media fue la zona neutral y las secciones adyacentes las zonas de preferencia. Se usaron dos monitores SAMSUNG Sync Master de 17 pulgadas (modelo 735v y modelo 793v) colocados en ambos lados del tanque. Los monitores se colocaron tan cerca como fue posible del tanque (menos de 1 cm de distancia).

5. Fase Experimental

Los experimentos se realizaron con la finalidad de validar la respuesta de los machos ante un video de hembra y de un depredador.

Se expuso a los machos a tratamiento visual para lo cual se utilizaron 20 machos sexualmente maduros. Los peces fueron seleccionados al azar del tanque de aclimatación y colocados individualmente en el tanque experimental (Fig.7) por 30 minutos antes de comenzar el experimento. Los machos fueron aclimatados durante 10 minutos con la proyección de dos videos simultáneos de tanque vacío.

El experimento comenzó con la proyección simultánea de los videos de la hembra y del tanque vacío que fueron mostrados por un periodo de tres minutos. Para detectar el lado de preferencia el video de la hembra y el tanque vacío fueron alternados de lado del acuario y mostrados por un segundo periodo de tres minutos, con un minuto de pausa entre ellos. El video del tanque fue substituido por el estímulo del video de un depredador, mientras el video de la hembra continuó proyectándose en el segundo monitor. El video del depredador/hembra fue mostrado simultáneamente por un periodo de dos minutos.

De esta forma en el 50% de los experimentos los machos se expusieron primero a los videos de hembra/tanque vacío, hembra/depredador y hembra/tanque vacío (n=10 machos) mientras el otro 50% de los machos fueron expuestos al video de hembra/tanque vacío, tanque vacío/tanque vacío y hembra/tanque vacío (n=10 machos). El orden de presentación de todos los videos fue alternado de lado con la finalidad de verificar que el diseño experimental era adecuado.

La conducta de los machos fue grabada durante la exposición al estímulo de los videos de la hembra/tanque vacío (tres minutos) y depredador/hembra (dos minutos). Todos los machos fueron usados solamente una vez.

Una vez concluido el experimento las respuestas a comparar en el periodo completo de tres minutos son la posición del macho dentro del tanque, registrada como el tiempo de permanencia en el compartimiento de la hembra (cuando el macho se encontró dentro del rango de 0-13 cm de distancia de la pared de tanque donde se proyectaba el video de la hembra hacia el centro del tanque) y tiempo de permanencia en el compartimiento del tanque vacío (cuando el macho se encontró dentro del rango de 0-13 cm de distancia de la pared del tanque donde se proyectaba el video de tanque vacío y el centro del tanque) así como la frecuencia de despliegues de cortejo. (Cuadro I).

Las pruebas estadísticas para el análisis de datos se realizaron mediante el programa Microsoft Office Excel 2003 en donde se graficaron los datos obtenidos de las pruebas previas y de la fase experimental, mediante gráficas de cotización, considerando el tiempo de permanencia promedio del macho en un compartimiento del tanque donde se proyectaba el video de hembra, tanque vacío, depredador u objeto en movimiento, como variable dependiente del lado de proyección de los videos, así mismo se graficó el promedio de las frecuencias de las conductas de acercamiento transversal y arco como variable dependiente del lado de proyección de los videos proyectados .

Se realizaron pruebas de t pareada para comparar los datos obtenidos en las pruebas previas al experimento (inversión de imágenes). Se comparó el tiempo de permanencia de los machos en el compartimiento de proyección del video de la hembra dentro del tanque tanto del lado derecho como del izquierdo. Así como el tiempo de permanencia

del macho en el compartimiento del video de hembra y el video de objeto en movimiento tanto del lado derecho e izquierdo.

Así mismo se realizaron pruebas de t pareada para el análisis de datos de la fase experimental para comparar el tiempo de permanencia de los machos en el compartimiento de proyección del video de la hembra y en el compartimiento del video con el tanque vacío. De la misma manera se realizó dicha prueba para comparar la frecuencia de los despliegues de arco y despliegues transversales hacia el video de la hembra y el video del tanque vacío.

De la misma manera se realizaron pruebas de t pareada para la comparación del tiempo de permanencia en el compartimiento de la hembra antes, durante y después de la exposición al video del depredador así como la frecuencia de los despliegues de arco y transversales hacia el video de la hembra antes, durante y después de la exposición al video del depredador

El análisis de datos para comparar la respuesta de los machos hacia los videos en el tiempo se realizó con el programa de “Statistics” mediante un análisis no paramétrico de varianza multivariada de una vía (ANOVA) para determinar si el tiempo de permanencia en un compartimiento dentro del tanque donde se proyectaba el video de hembra y tanque vacío era similar en los tres tiempos. Así como para determinar si la frecuencia de despliegues de arco y despliegues transversales era similar entre los tres tiempos (Sokal y Rohlf, 1997).

Cuadro I. Descripción de las conductas de cortejo de *X. montezumae*. Las letras a la izquierda señalan las conductas de cortejo observadas en el diagrama de la Fig. 3 (Hass, 1993).

<i>DESPLIEGUE</i>	<i>DESCRIPCIÓN</i>
A) Acercamiento lento	Una vez a distancia el macho se acerca lentamente hacia la hembra; en ocasiones el macho se acerca nadando hacia atrás.
A) Mordisquear	Los machos mordisquean la región anal de la hembra.
B) Acercamiento transversal	Esta conducta se realiza cerca de la hembra. Los machos con movimientos de temblor nadan hacia delante y hacia atrás tratando de posicionarse paralelamente a la hembra alternando de lado.
C) Nado sobre la cabeza de la hembra	El macho nada con movimientos parecidos al acercamiento transversal diferenciándose por el roce con la aleta caudal sobre la cabeza de la hembra y la frecuente alternancia de lado mientras el cuerpo toma forma de "S".
D) Presentación rígida del cuerpo	El macho mantiene el cuerpo rígido frente a la hembra desplegando la aleta dorsal y caudal.
E) Nado en Circulo	El macho nada formando círculos cerca de la hembra.
F) Figura de "8"	Los machos nadan formando círculos en frente y lateralmente a la hembra alternando de lado formando un "8" distorsionado.
G) Arco (mecerse)	Movimientos homólogos a los del "acercamiento transversal". Esta conducta se realiza a varios cuerpos de distancia de la hembra. Con movimientos temblorosos el macho nada hacia adelante y hacia atrás acercándose lentamente hacia la hembra dando la impresión de mecerse.
H) Despliegue abierto	Los machos posicionan el cuerpo en forma de "C" frente a la hembra.

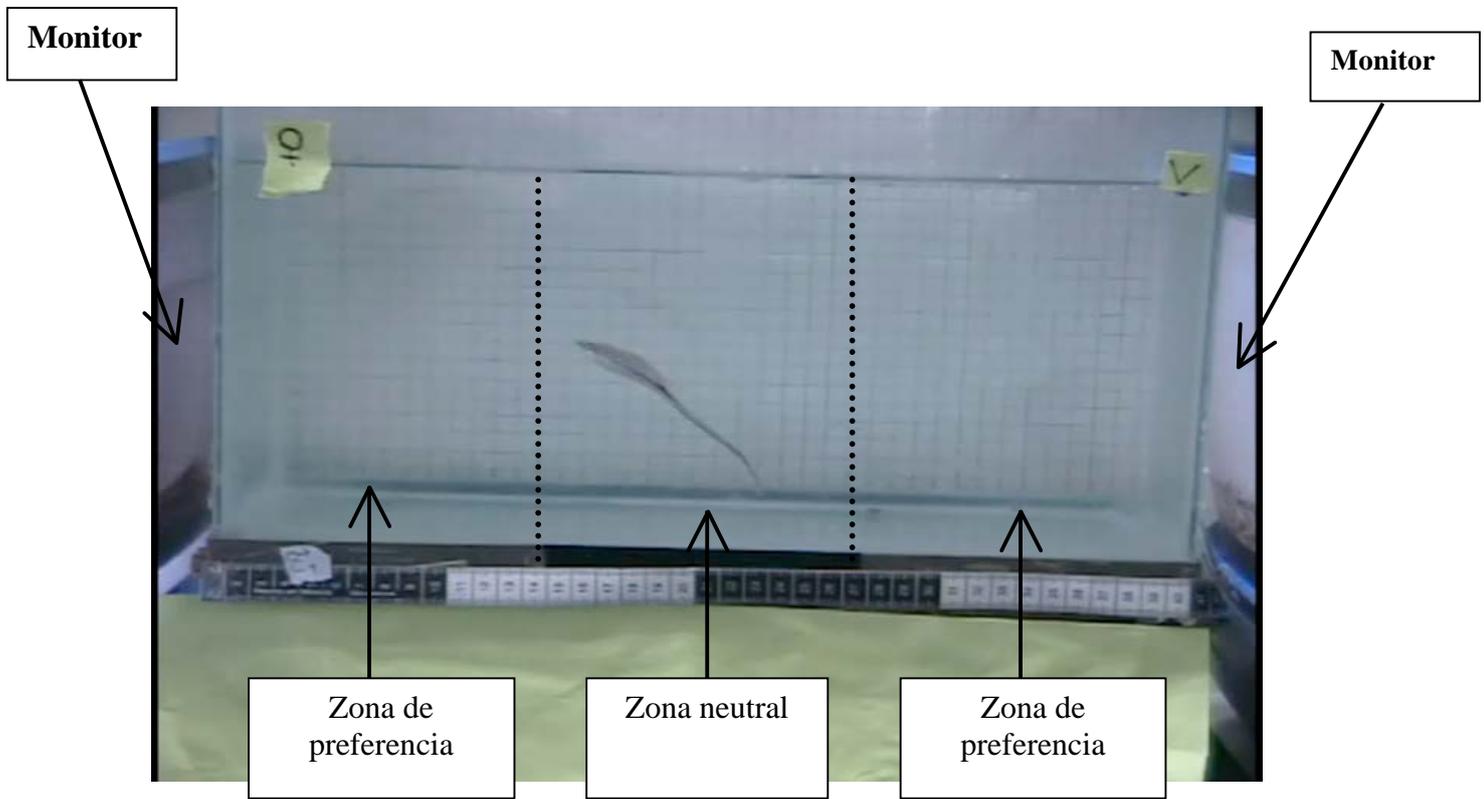


Fig. 7. Tanque experimental mostrando a un organismo experimental nadando en la zona neutral. Se encuentran las tres zonas en que se dividió el tanque para el análisis de los videos.

6. Resultados

6.1 Pruebas previas al experimento (inversión de imágenes)

Los experimentos realizados con el fin de validar que la respuesta de preferencia de los machos se atribuye a la proyección del video de la hembra y no a un sesgo de preferencia por el lado del tanque en que se proyectaba mostró que los machos responden al video de la hembra, independientemente de si éste se proyectó del lado derecho o izquierdo ($P = 0.31$; Fig. 8) comparado mediante una prueba de t pareada. Sin embargo, a pesar de los resultados de este experimento en las pruebas subsecuentes se eligió de manera aleatoria el lado del tanque donde se proyectó cada video.

En los experimentos para demostrar que los machos responden al video de la hembra y no únicamente a un objeto en movimiento muestran que el tiempo de permanencia del macho en el lado en que se proyectó el video del objeto en movimiento fue menor que el tiempo en el lado donde se proyectó el video del tanque vacío evitando el lado de proyección del video con objeto independientemente de si éste se proyectó del lado derecho o izquierdo ($P = 0.02$; Fig. 9).

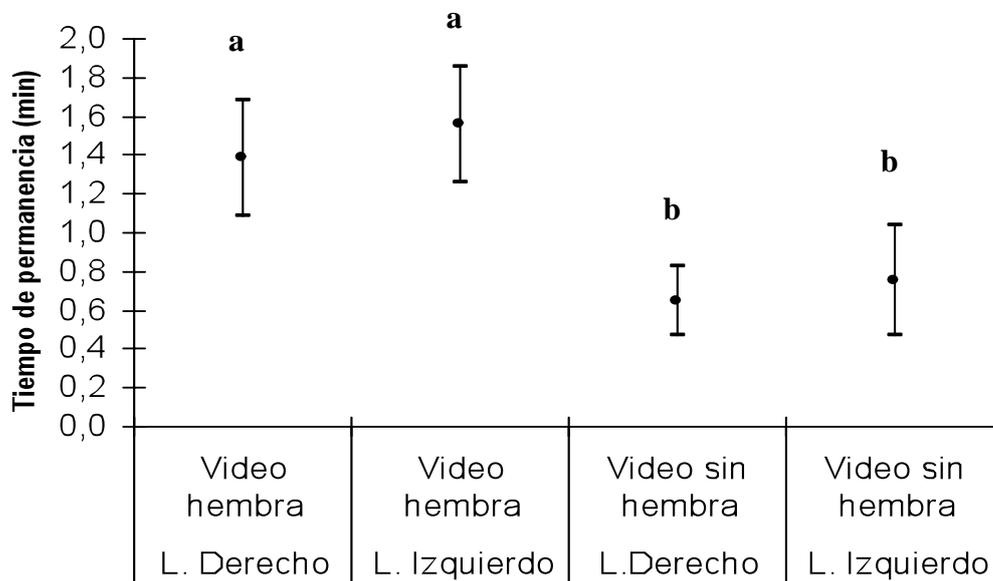


Fig. 8. Tiempo de permanencia de los machos en el lado en el que se proyecta el video de la hembra o en el lado del video del tanque vacío cuando el video de la hembra y del tanque vacío se alterna de lado. Las diferencias significativas entre video con y sin hembra y entre lado derecho e izquierdo ($P < 0.05$) se muestran con letras diferentes. Las letras iguales indican que no hay diferencias.

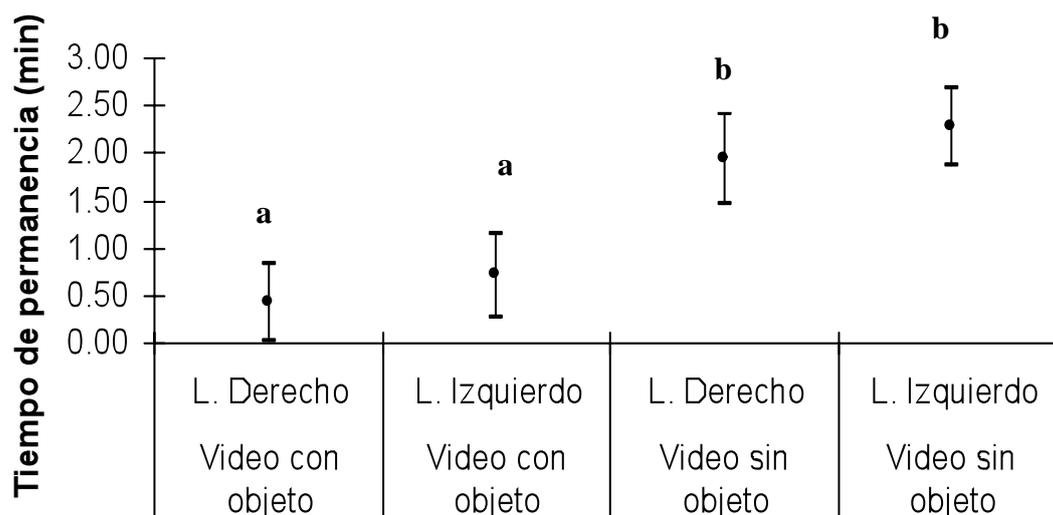


Fig. 9. Tiempo de permanencia de los machos en el lado en el que se proyecta el video del objeto en movimiento y en el lado del video del tanque vacío, cuando el video del objeto y del tanque vacío se alterno de lado. Las diferencias significativas entre video con y sin objeto y entre lado derecho e izquierdo ($P < 0.05$) se muestran con letras diferentes. Las letras iguales indican que no hay diferencias.

6.2 Pruebas experimentales

Durante los experimentos se identificaron los despliegues de cortejo descritos para la especie *X. montezumae*, presentación rígida del cuerpo, despliegue abierto “c”, arco y acercamiento transversal. Los despliegues más frecuentes y presentes en todos los organismos experimentales fueron el arco y el acercamiento transversal mismos que se tomaron en cuenta para el análisis de datos (Cuadro II).

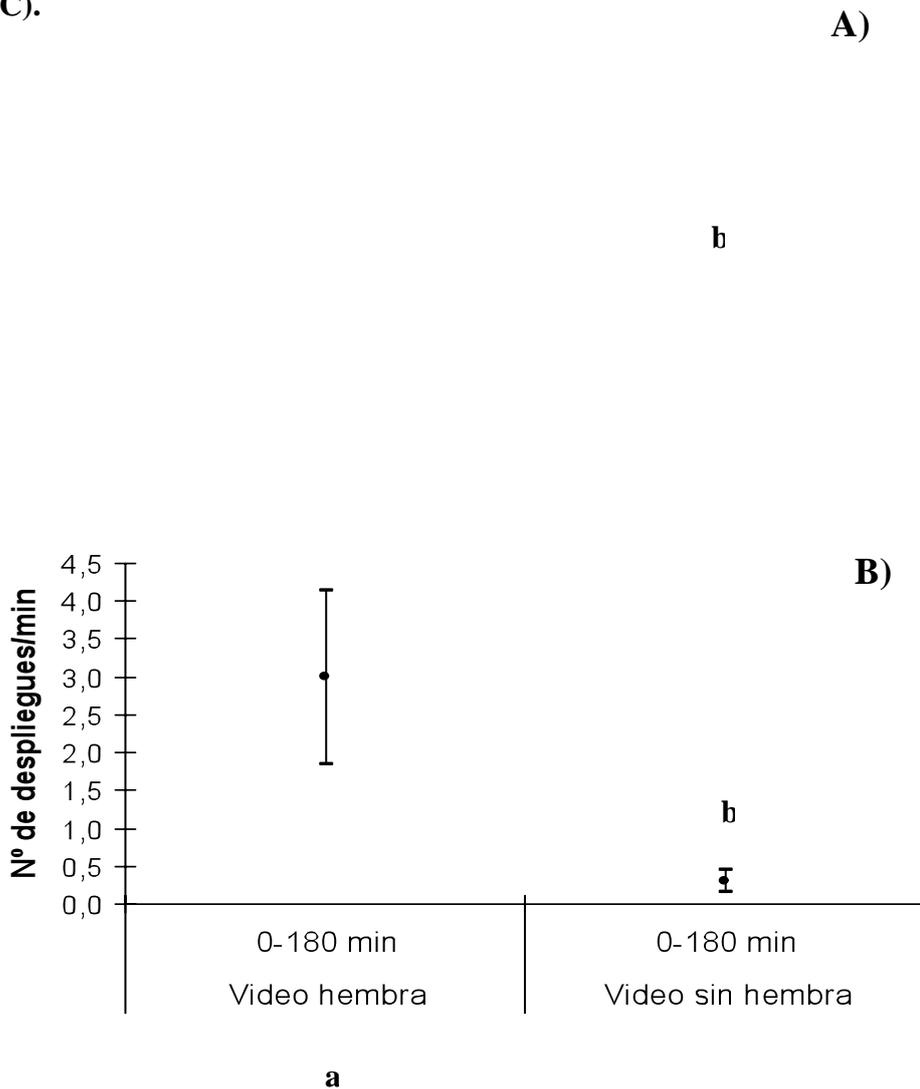
Cuadro II. Porcentaje de peces que expresaron cada una de las conductas de cortejo identificadas. A) presentación rígida del cuerpo, C) arco, D) acercamiento transversal, F) despliegue abierto “c”.

VIDEOS	Porcentaje de peces expresando los despliegues de cortejo			
	A	C	D	F
Hembra vs Vacío	0	70	50	0
Hembra vs Depredador	0	30	10	0
Hembra vs Vacío (2)	20	60	50	10
Hembra vs Vacío	60	80	60	0
Vacío vs Vacío	0	0	0	0
Hembra vs Vacío (2)	30	60	40	20

6.2.1 Respuesta de los machos al video de la hembra

El tiempo de permanencia en el compartimiento de proyección del video de la hembra fue significativamente mayor que el tiempo de permanencia en el del video con el tanque vacío ($P < 0.001$) comparado mediante una prueba de t pareada. En particular, los machos permanecieron más de dos terceras partes del tiempo en lado donde se proyectaba el video de la hembra (Fig. 10A). Estos resultados también permiten demostrar que los machos responden al video de la hembra más que a la iluminación de la pantalla.

En cuanto a los despliegues de arco se observó que éstos fueron casi 10 veces más frecuentes hacia el video de la hembra, que al video del tanque vacío ($P = 0.009$; Fig. 10B). Asimismo, los despliegues transversales fueron más frecuentes hacia la proyección del video de la hembra que hacia el video del tanque vacío ($P = 0.02$; Fig. 10C).



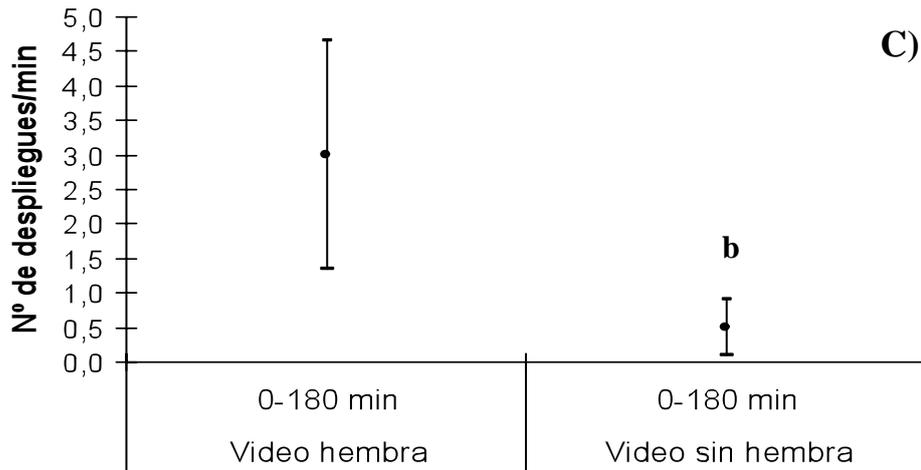


Fig. 10. Preferencia hacia el lado de proyección de video de la hembra vs lado de tanque vacío durante 3 min. de exposición al video A) Tiempo de permanencia, B) Arco y c) Acercamiento transversal. Las diferencias significativas entre el video con y sin hembra ($P < 0.05$) se muestran con letras.

6.2.2 Respuesta de los machos a los videos en el tiempo

Los experimentos para demostrar si la frecuencia de respuesta en el tiempo (1, 2 y 3 minutos) se modifica, mostraron que el tiempo de permanencia el compartimiento de proyección del video de la hembra es similar en los tres tiempos ($H_{2,30} = 1.40$; $P = 0.50$) la comparación se realizó mediante un análisis no paramétrico de varianza multivariada de una vía (ANOVA). Asimismo, la frecuencia de despliegues de arco es similar entre los tres tiempos ($H_{2,30} = 0.50$; $P = 0.78$). De igual forma, la frecuencia de despliegues transversales es similar entre los tres tiempos ($H_{2,30} = 1.72$; $P = 0.42$).

Los resultados fueron similares en cuanto al video de tanque vacío, donde el tiempo de permanencia en este compartimiento fue muy bajo y similar en los tres tiempos ($H_{2,30} = 3.56$; $P = 0.49$). La frecuencia de despliegues de arco y transversales fueron también bajos similares entre los tres tiempos ($H_{2,30} = 0.07$; $P = 0.99$; $H_{2,30} = 2.14$; $P = 0.34$). Debido a que no se observaron diferencias en el tiempo en cuanto a las respuestas de tiempo de permanencia, arco y despliegues transversales los datos de los tres minutos de observación se agruparon.

6.2.3 Respuesta del macho ante amenaza de depredación

Permanencia

Los tiempos de permanencia en el compartimiento de la hembra antes y durante la exposición al video del depredador fueron similares ($P = 0.47$) comparado mediante una

prueba de *t* pareada. Sin embargo, en presencia del video del depredador se observaron diferencias significativas en el tiempo de permanencia en el compartimiento de la hembra y a este video (**P < 0.001**). En este caso, el tiempo de permanencia en el compartimiento del tanque donde se proyectaba el video del depredador fue casi 20 veces menor que el tiempo de permanencia en el compartimiento de proyección del video de la hembra. Únicamente dos de los 10 organismos experimentales visitaron el compartimiento del tanque en el que se proyectaba el video del depredador.

El tiempo de permanencia en el compartimiento de proyección del video de la hembra antes y después de ser expuesto al video del depredador no difirió (**P = 0.45**) comparado. Asimismo, el tiempo de permanencia en el compartimiento de proyección de tanque vacío antes y durante el tiempo de exposición al video del depredador fueron similares (**P= 0.47**). El tiempo de permanencia en el compartimiento del video del tanque vacío antes y después de ser expuesto al video del depredador no difirió (**P = 0.46**), únicamente uno y dos peces, respectivamente, no visitaron el compartimiento de proyección de tanque vacío. En contraste, el tiempo de permanencia en el compartimiento donde se proyectaba el video del depredador fue menor que el tiempo de permanencia en el compartimiento de tanque vacío después de haber sido expuestos al video del depredador (**P = 0.02**); sin embargo no se observaron diferencias entre el compartimiento del video de tanque vacío antes y después de ser expuestos al depredador (**P = 0.46**). Esto indica que los machos volvieron a visitar con mayor frecuencia el compartimiento donde se proyectaba el video del tanque vacío, una vez que dejó de proyectarse el video del depredador (**Fig. 11**).

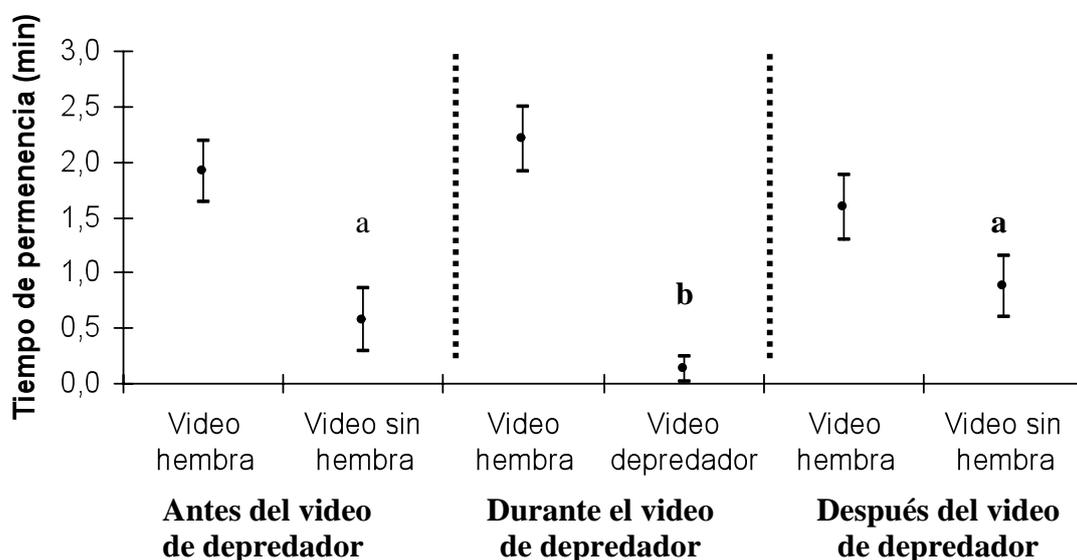


Fig. 11. Tiempos de permanencia en el compartimento de proyección del video de la hembra antes y durante la exposición al video del depredador y después de la exposición a este último video. Las diferencias significativas entre video de tanque vacío y depredador ($P < 0.05$) se muestran con letras diferentes. Las letras iguales indican que no hay diferencias.

Arco

Los despliegues de arco ante el video de la hembra antes y durante el tiempo de exposición al video del depredador fueron significativamente diferentes ($P = 0.04$) comparado mediante una prueba de t pareada. En este experimento siete de los 10 machos desplegaron esta conducta hacia la hembra, mientras que en presencia del depredador sólo lo hicieron tres y con menor frecuencia. La frecuencia de despliegue de esta conducta ante el video de la hembra, antes y después del video del depredador fue similar ($P = 0.19$). Es decir, la frecuencia de despliegues de arco se recuperó después de terminar de ver el video del depredador (Fig. 12).

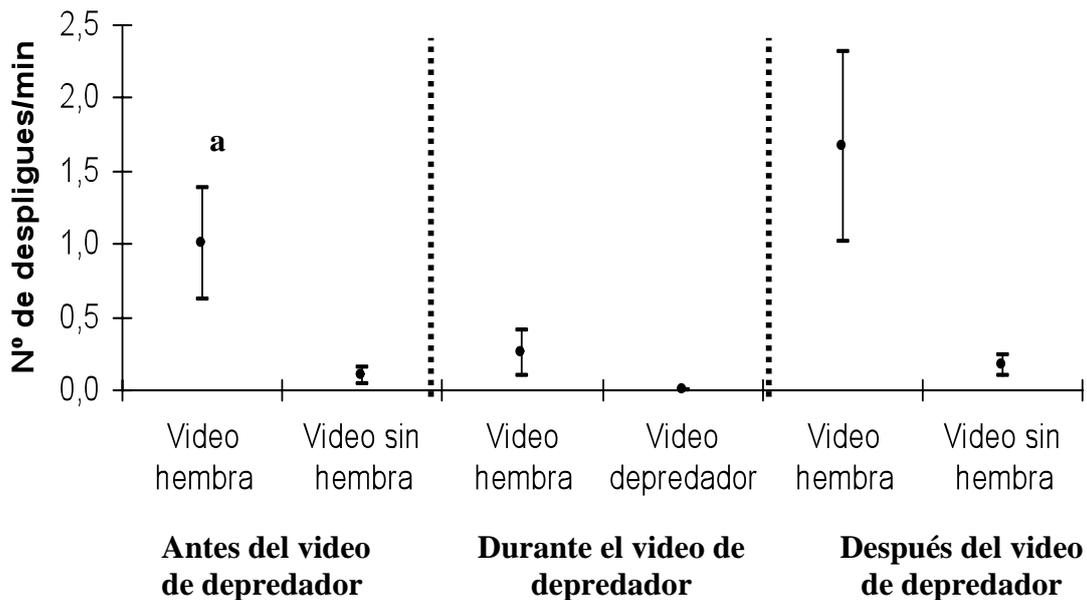


Fig. 12. Despliegues de arco ante el video de la hembra antes, durante y después de la exposición al video del depredador. Las diferencias significativas entre los videos con hembra ($P < 0.05$) se muestran con letras diferentes. Las letras iguales indican que no hay diferencias.

Acercamiento transversal

Los despliegues transversales ante el video de la hembra antes y durante el tiempo de exposición al video del depredador fueron diferentes ($P = 0.04$) comparado mediante una prueba de t pareada. En el primer caso, únicamente seis de los 10 machos

desplegaron esta conducta ante el video de la hembra. Mientras que en el segundo solo un macho de los 10 desplegó la conducta de acercamiento transversal al video de la hembra. La frecuencia de despliegues transversales ante el video de la hembra, antes y después del video del depredador fue similar ($P = 0.43$). Es decir, también en este caso la frecuencia de despliegues se recuperó después de ver el video del depredador (Fig.13).

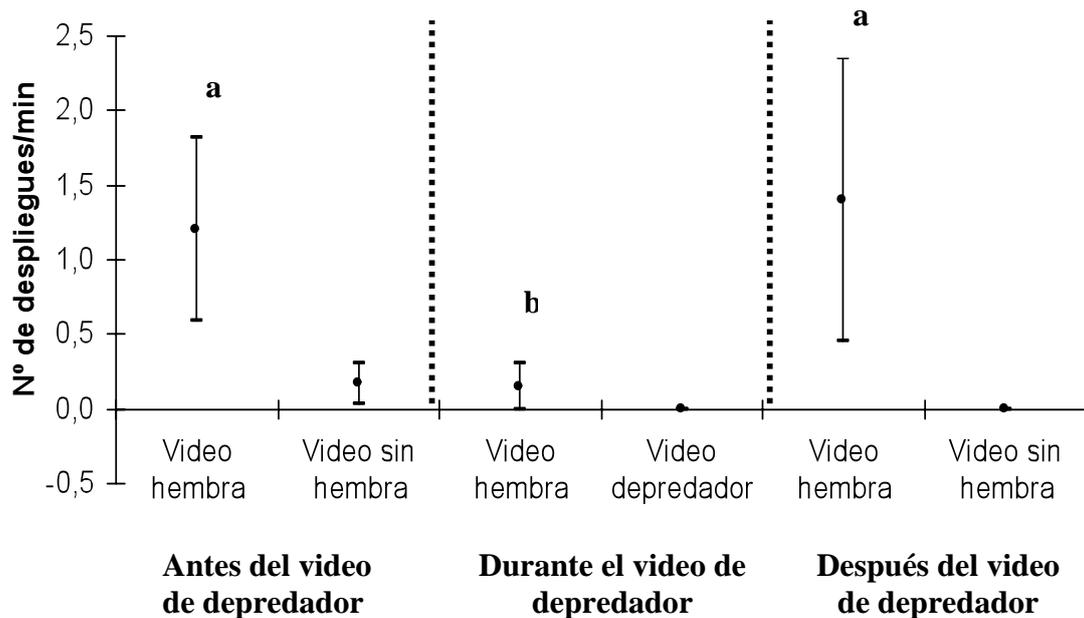


Fig. 13. Despliegues transversales hacia el video de la hembra antes, durante y después de proyectarse el video del depredador. Las diferencias significativas entre los videos con hembra ($P < 0.05$) se muestran con letras diferentes. Las letras iguales indican que no hay diferencias.

7. Discusión

7.1 Control de inversión de imágenes

De los despliegues descritos por Hass (1993) para la especie *X. montezumae* no fue posible identificarlos todos debido al diseño experimental que imposibilitó la libre expresión de los despliegues que implican una interacción directa con la hembra. Sin embargo, se identificaron algunas repuestas de cortejo de las cuales se cuantificaron únicamente el arco y el acercamiento transversal por ser las más frecuentes, aportar datos suficientes y estar presentes en todos los organismos experimentales.

Los experimentos preliminares mostraron que los peces respondieron a la proyección del video de la hembra y no al video del tanque sin organismo, lo cual implica que los organismos respondieron a la imagen proyectada y no únicamente a la iluminación de la pantalla. Por otro lado, en los experimentos en que se proyectó un tanque vacío vs. un tanque con un objeto (rectángulo) desplazándose de lado a lado, mostraron que los peces evitan dicho objeto; lo cual indica que la respuesta se debe al tipo de movimiento de un objeto en el tanque. Este tipo de pruebas constituyen un requisito indispensable para validar los experimentos a través de demostrar que los peces responden a la imagen focal de la hembra y no únicamente al movimiento de objetos o a la iluminación producida por la pantalla (Rosenthal *et al.*, 1996; Rosenthal, 1999; Goncalves *et al.*, 2000; Jonson y Basolo, 2003). Este tipo de controles ha sido utilizado en diversos trabajos para demostrar la respuesta a depredadores por *X. helleri* (Jonson y Basolo, 2003) y la respuesta de preferencia hacia machos en *Poecilia formosa*, *X. helleri* y *G. aculeatus* (Rowland *et al.*, 1995; Landman *et al.*, 1999; Rosenthal *et al.*, 1996; Trainor y Basolo, 2000; Goncalves *et al.*, 2000).

En este estudio los machos de *X. montezumae* respondieron a la imagen de la hembra. Es importante señalar que aunque en la mayor parte de los estudios realizados los organismos responden a las imágenes, en algunos casos como en el trabajo de Goncalves y colaboradores (2000) realizado con machos *Salaria pavo*, los organismos responden a machos vivos y no a la imagen específica que se proyecta del mismo, o bien presentan respuestas similares a la imagen de un tanque vacío y a la imagen del macho coespecífico. De la misma manera, en el trabajo de preferencia de hembras *Poecilia latipinna* por machos con espadas artificiales amarillas y transparentes, tampoco se presenta respuesta a la imagen de los machos con espada, sin embargo esto se atribuyó a aspectos metodológicos como el empleo de monitores de televisión diseñados para la visión humana, por lo que no fue posible que los organismos detectaran el color en la espada; otra posible explicación fue que a pesar de que las espadas fueran detectadas estas no reflejaron la luz UV presente de manera natural, siendo imposible la emisión de luz UV a través de los monitores de televisión, por lo tanto las hembras no pudieron percibir dicho componente (Witte y Klink, 2005) no obstante, es importante señalar que la mayoría de trabajos con empleo de videos que presentan resultados negativos no se publican dado que con frecuencia los problemas son de tipo técnico, ya que utilizan monitores y pantallas de televisión inadecuadas

donde en muchos casos no se percibe adecuadamente el color o se presentan problemas de pixelización, iluminación, contraste y composición espectral ejemplo de ello son los trabajos realizados por Endler con guppies (*P. reticulata*), McClintock con guppies (*P. reticulata*), Schlupp con mollies del amazonas (*P. formosa*), Bakker con stickleback (*G. aculeatus*), Papperberg con papagayos verde (*Pisittacus erithacus*) y Chaiken con aves estornino pinto (*Sturnus vulgaris*) (Schlupp, 2000).

Otro factor importante que puede generar una respuesta inadecuada de los organismos se basa en el formato de video empleado, ya que existen gran variedad de formatos como son: Beta, VHS, Hi8 que pueden ser de muy baja calidad para este tipo de estudios. Sin embargo, actualmente existen formatos digitales procesables directamente por la computadora (HD high definition, DV digital video, MPEG 4, etc; Schlupp, 2000). Para el presente trabajo se empleo el formato de video DV, por ser de alta calidad, bajo costo y procesable directamente por la computadora.

Con los resultados obtenidos no se pondría interpretar si los peces reconocen la imagen proyectada por su color, por la forma o bien por las características específicas de movimiento (conducta). En literatura se señala que los animales pueden responder a los videos por una o varias de las características de la proyección, como sucede en *P. reticulata* cuyas hembras parecen responder más al movimiento y conducta de los peces, que al color de la imagen en proyección (Nicoletto y Brown, 1999). Por el contrario, en el trabajo de Künzler y Bakker (2001) *G. aculeatus*, las hembras responden al color nupcial en la imagen del macho más que al cortejo o al tamaño. En casos específicos en donde se manipula una sola característica como en el caso de *G. aculeatus* se demuestra que la respuesta de las hembras es específicamente al color nupcial en la imagen de un pez macho (Rowland *et al.*, 1995), y con *X. helleri* se demuestra la preferencia de las hembras a imágenes de machos con espadas largas (Trainor y Basolo, 2000). Los resultados indican que el método utilizado es adecuado para cubrir los objetivos de este estudio ya que los machos *X. montezumae* responden a las imágenes presentadas en los videos.

De las conductas de cortejo reportadas para la especie fue posible identificar presentación rígida del cuerpo, despliegue abierto “c” en algunos organismos y con baja

frecuencia el arco y el acercamiento transversal estuvieron presentes en todos los organismos y con mayor frecuencia.

7.2 Interés de los machos al video en el tiempo

Los resultados mostraron que la respuesta de los machos a la proyección de la imagen de la hembra o bien al tanque vacío no se modificó en el tiempo (180 minutos). Esto es, el tiempo de atención, la frecuencia de despliegues de arco y de acercamiento transversal fue similar durante los tres primeros minutos de exposición a los videos. Este resultado indica que los machos mantienen el interés al video de la hembra durante tres minutos, aun cuando no obtienen respuesta específica a su presencia o sus despliegues conductuales. Esto nos permitió agrupar los resultados obtenidos durante los tres primeros minutos para realizar el análisis de las conductas. Es importante señalar que el tiempo de exposición a los video de coespecíficos o bien de depredadores que utilizan algunos autores en sus experimentos puede variar entre tres y diez minutos para tener una respuesta adecuada (Rowland *et al.*, 1995; Rosenthal *et al.*, 1996; Brown y Nicoletto, 1997; Nicoletto y Brown, 1999; Goncalves *et al.*, 2000; Künzler y Bakker, 2001; Jonson y Basolo, 2003; Witte y Klink, 2005), tiempos y repuestas que coinciden con este trabajo.

7.3 Respuesta de los machos ante la amenaza de depredación

Los machos de *X. montezumae* responden a la proyección de la hembra permaneciendo en esta parte del tanque más tiempo que en el lado de proyección del tanque vacío. Los resultados obtenidos contrastan de los de experimentos realizados con peces marinos *S. pavo*, los cuales no responden a la imagen de un coespecífico y permanecen la mayor parte del tiempo en el lado de proyección del tanque vacío. Sin embargo, nuestros resultados son acordes con los obtenidos en el mismo trabajo en hembras de *P. formosa* las cuales responden a la proyección de un macho y permanecen más tiempo en este lado que en el de proyección de tanque vacío (Goncalves *et al.*, 2000).

El tiempo de permanencia en el tanque donde se proyectaba el video de la hembra no se modificó cuando se proyectó el video del depredador; sin embargo al proyectar el video del depredador, el tiempo de permanencia disminuyó respecto al video del tanque vacío. Es decir, los organismos detectaron y evitaron al depredador, siendo únicamente dos de los diez organismos (20%) en esta condición visitaron el tanque del depredador.

Este resultado nos permite interpretar que las posibles causas por las cuales algunos machos de *X. montezumae* visitaran el tanque donde se presentaba un peligro aparente es, que probablemente estos no detectaran al depredador al visitar el tanque o bien que expresaran la conducta de inspección como lo mencionan Aksnes y Giske (1993), Kelley y Magurran (2003) permitiendo a los organismos incrementar la información sobre el depredador proyectado en la pantalla (Kelley y Magurran, 2003). La inspección se lleva a cabo cuando la presa fija su atención en el depredador mientras nada lentamente hacia él (Pitcher *et al.*, 1986). Aunque la inspección podría incrementar a corto plazo la posibilidad de ser atacados también genera beneficios a largo plazo al proporcionar información acerca de los depredadores y su estatus lo cual les permite tomar decisiones sobre si seguir cortejando, reproducirse o evitar el sitio (Dugatkin y Godin, 1992ab; Pitcher, 1992). Adicionalmente puede permitir a los no inspectores adquirir información acerca del depredador (Kelley y Magurran, 2003). No se ha reportado conducta de inspección en peces del género *Xiphophorus* como se ha reportado para poecílidos como guppies *P. reticulata* (Magurran y Seghers, 1990a; Dugatkin y Godin, 1992b), neón cobre (*Hemigrammus erythrozonus*; Brown y Godin, 1999), escamas finas (*Phoxinus neogaeus*; Brown y Golub, 2001). Así, que es probable que el acercamiento de los machos al video del depredador fuese el primer registro de *X. montezumae* que expresara una conducta de inspección a un depredador.

La frecuencia de las conductas de despliegue al video de la hembra disminuyó considerablemente mientras se proyectaba el video del depredador, únicamente tres de los diez machos desplegaron la conducta de arco y uno de diez realizó la conducta de acercamiento transversal mismos que se acercaron al depredador. Lo anterior aporta evidencia y refuerza el pensar que expresaron la conducta de inspección, ya que al detectar la imagen del depredador disminuyeron su actividad, los cuales posteriormente al acercarse a éste, probablemente al evaluar que el riesgo de ser atacados no era tan alto, comprobándose lo anterior con la conducta de arco presente con mayor frecuencia y realizada a distancia de la hembra y finalmente cortejaron nuevamente.

La disminución de la expresión de las conductas de cortejo puede implicar una disminución en el éxito reproductivo de los machos en presencia de los depredadores, dado que la obtención de parejas puede verse disminuida. Esto debido a que en muchos peces, como sucede en los peces poecílidos, los despliegues conductuales juegan un

papel fundamental en la selección sexual. Por ejemplo en *P. reticulata*, *X. helleri*, *X. montezumae* y *G. aculeatus* las conductas de cortejo son una de las características en las que las hembras se basan para la elección de pareja (Candolin, 1997; Dill *et al.* 1999; Rosenthal, 1999; Morris *et al.*, 2005). La importancia de las conductas de despliegue de cortejo en los peces del género *Xiphophorus* incluyendo a la especie *X. montezumae* son descritas de manera detallada en el estudio realizado por Hass (1993), quien caracteriza las conductas desde el aspecto evolutivo.

Aun cuando el éxito reproductivo de los machos ante la presencia de depredadores podría verse disminuida, la conducta de evasión y la disminución de la frecuencia de despliegues conductuales puede constituir una conducta adaptativa. Es decir, se presenta una disyuntiva ya que los machos deben decidir entre los beneficios de evitar a sus depredadores para lograr sobrevivir y el costo debido a la disminución del éxito reproductivo (Kavaliers y Chlorelis, 2001). En este estudio, los machos de *X. montezumae* evitan a los depredadores y disminuyen sus conductas de cortejo como respuesta al riesgo de depredación con lo cual pueden incrementar su probabilidad de supervivencia. Algunos autores proponen que bajo condiciones de amenaza de depredación, los machos subordinados, con expresión de conductas de despliegue menos evidentes; podrían verse temporal y relativamente favorecidos dado que el papel de la selección sexual ante amenaza de depredación puede jugar un papel de menor importancia o bien puede invertirse. Esto se reporta para guppies *P. reticulata* en donde las hembras de poblaciones con alto riesgo de depredación prefieren a los machos menos conspicuos cuando un depredador esta presente (Godin y Briggs, 1996). Esto es debido a que en *P. reticulata* los machos con mayor colorido son más conspicuos y mayormente depredados (Godin y McDonough, 2003). De la misma manera se ha reportado para arañas machos de *Schizocosa ocreata* portadoras de ornamentación en las patas delanteras* y despliegues de cortejo para atraer a las hembras, que al aumentar digitalmente el tamaño de la ornamentación y la complejidad del cortejo, los machos son más conspicuos para los depredadores (Roberts *et al.*, 2006).

Así mismo; se ha observado en otros peces con espada (*X. multilineatus*) que los machos portadores del ornamento más largo resultan ser igualmente atractivos para

* Los machos de *Schizocosa ocreata* presentan cerdas largas y oscuras en la patela y tibia de las patas delanteras, empleadas en señales visuales (Uetz *et al.*, 2002).

hembras como a los depredadores *Astianax mexicanus*. Reportándose además en el laboratorio que los depredadores que cohabitan con poblaciones de machos sin espada prefieren a machos portadores del ornamento que sin éste (Rosenthal *et al.*, 2001).

7.4 Conducta posterior a la amenaza de depredación

La respuesta de los machos a los depredadores fue evidente a través de la disminución en la actividad. Sin embargo, el cambio de la conducta pudiera expresarse únicamente durante la presencia del depredador o bien ser de mayor duración una vez que la amenaza ha cesado.

En este estudio, los machos de *X. montezumae* parecen responder a la presencia del depredador, mas que a la amenaza de depredación; dado que una vez que se dejó de proyectar el video la frecuencia de expresión de conductas de cortejo se restablecieron. Los resultados observados con *X. montezumae* son similares a los observados en machos espinosos *G. aculeatus*, donde el riesgo de depredación disminuye las conductas de cortejo de los machos mientras el depredador esta presente, sin embargo una vez que dejan de percibir la presencia del depredador los machos recuperan su actividad de cortejo hacia las hembras (Candolin, 1997). En contraste, Jonson y Basolo (2003) encontraron que las hembras de *X. helleri* no recuperan su respuesta ante la imagen de los machos después de ser expuestas al riesgo de depredación, por lo que las hembras parecen responder a la amenaza de depredación más que a la presencia de éste, tal respuesta probablemente se deba a la “intensidad” de la amenaza de depredación generada por la proyección del depredador consumiendo a un macho coespecífico. Una explicación alternativa puede fundamentarse en que la respuesta ante el riesgo de depredación se presenta de manera diferencial entre los sexos ya que en este caso, es la respuesta de las hembras ante el riesgo de depredación la que se estima. Es importante destacar que en especies con dimorfismo sexual marcado, como por ejemplo en los guppies *P. reticulata*, el riesgo de depredación se presenta de forma diferencial entre los sexos, debido a que las presas conspicuas son preferidas por los depredadores (Liley y Sehers, 1975; Magurran y Nowak, 1991; Pocklington y Dill, 1995). En estos poecilidos se ha reportado que las hembras adoptan estrategias conductuales de riesgo y exhiben altos niveles de conducta antidepredación, en particular inspección y agrupamiento en cardúmenes en comparación con los machos. Por lo tanto Reader y Laland (2000)

sugieren que las hembras de *P. reticulata* son más hábiles para aprender acerca de los depredadores que los machos.

Conclusiones

En el presente trabajo se estimó el efecto del riesgo de depredación en las pautas de cortejo de los machos en la especie *X. montezumae*, demostrándose que el riesgo de depredación disminuye considerablemente los despliegues de cortejo de los machos. Así mismo, los resultados demuestran que los machos responden más a la presencia del depredador que a la amenaza de depredación dado que recuperan su respuesta de cortejo.

Es evidente que el efecto de la amenaza de depredación pueda presentar un costo en términos reproductivos debido a que al atenuar las conductas de cortejo los machos serían menos atractivos para las hembras.

En el presente trabajo se comprobó que los machos de *X. montezumae* responden a las imágenes mostradas en los videos. Pudiéndose confirmar que el uso de videos con machos *X. montezumae* es una herramienta con grandes ventajas en el empleo de estímulos visuales.

BIBLIOGRAFIA

Alcock, J. 1998. *Male and female reproductive tactics*. En: *Animal Behavior an evolutionary approach*. 6ª edición, (ed. Alcock, J.), pp. 462-469, Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.

Alcock, J. 2001. *The evolution of reproductive behaviour*. En: *Animal Behaviour an evolutionary approach*, 7ª edición, (ed. Alcock, J.), pp. 341-358, Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.

Álvarez, J. 1950. *Claves para la determinación de especies en los peces de aguas continentales mexicanas*. Secretaría de Marina. Dirección General de Peces e Industrias Conexas. México.

Aksnes, D. L. y J . Giske. 1993. A theoretical model of aquatic visual feeing. *Ecological Modelling*. **67**: 233-250.

Andersson, M. 1982. Female choice for extreme tail length in a widowbird. *Nature* **299**: 818-820.

Barbosa, A. y A. P. Moller. 1999. Aerodynamic cost of long tails in male barn swallows *Hirundo rustica* and the evolution of sexual size dimorphism. *Behavioral Ecology* **10**: 128-135.

Basolo, A. L. 1990a. Female preference for male sword length in the green swordtail, *Xiphophorus helleri* (Pisces poecilidae). *Animal Behaviour* **40**: 332-338.

Basolo, A. L. 1990b. Female preferences predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science* **250**: 808-810.

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

Basolo, A. L. 1996. The phylogenetic distribution of a female preference. *Systematic Biology* **45**: 290-307.

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

Basolo, A. L. y W. E. Wagner. 2004. Covariation between predation risk, body size and fin elaboration in the green swordtail, *Xiphophorus helleri*. *Biological Journal of the Linnean Society* **83**: 87-100.

Bounoure, M. 1962. *Las paradas sexuales*. En: El instinto sexual, (ed. Bounoure, M.), pp. 79-86, Ediciones Morata, Madrid, España.

Brown, G. E., D. P. Chivers y R. J. F. Smith. 1997. Differential learning rates of chemical versus cues of a northern pike by fathead minnows in a natural habitat. *Environmental Biology of Fishes* **49**: 89-96.

Brown, A. K. y P. F. Nicoletto. 1997. Repeatability of female choice in the guppy: response to live and videotaped males. *Animal Behaviour* **54**: 369-376.

Brown, E. y J.-G. J. Godin. 1999. Fin-flicking behaviour: a visual antipredator alarm signal in a characin fish, *Hemigrammus erythrozonus*. *Animal Behaviour* **58**: 469-475.

Brown, G. E. y J. L. Golub. 2001. Attack cone avoidance during predator inspection visits by wild finescale dace (*Phoxinus neogaeus*): the effects of predator diet. *Journal of Chemical Ecology* **27**: 1657-1666.

Brown, G. E., D. L. Gershaneck, D. L. Plata y J. L. Golub. 2002. Ontogenetic changes in response to heterospecific alarm cues by juvenile largemouth bass are phenotypically plastic. *Behaviour* **139**: 913-927.

Candolin, U. 1997. Predation risk affects courtship and attractiveness of competing threespine stickleback males. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **41**: 81-87.

Cardinali, D. P. 1992. *Fisiología de la visión*. En: Manual de neurofisiología, (ed. Cardinali, D. P.), pp. 133-136, Díaz Santos, S.A. Madrid, España.

Chivers, D. P. y R. J. F. Smith. 1994. The role of experience and chemical alarm signalling in predator recognition by fathead minnows. *Pimephales promelas*. *Journal of Fish Biology* **44**: 273-285.

Chivers, D. P. y R. J. F. Smith. 1998. Chemical alarm signaling in aquatic predator-prey systems: a review and prospectus. *Ecoscience* **5**: 338-352.

Csányi V. 1985. Ethological analysis of predator avoidance by the paradise fish *Macropodus opercularis* L. Part I. Recognition and learning of predators. *Behaviour* **92**: 227-240.

Cordero, R. A. 1999. Selección sexual y comportamiento reproductor de los insectos. *Ecología Evolutiva* **26**: 693-701.

Dill, L. M., A. V. Hedrich y A. Fraser. 1999. Male mating strategies under predation risk: do females call the shots? *Behavioral Ecology* **10**: 452-461.

Dugatkin, L. A. y J. - G. J. Godin. 1992a. Prey approaching predators: a cost-benefit perspective. *Annals Zoologici Fennici* **29**: 233-252.

Dugatkin, L. A. y J. - G. J. Godin. 1992b. Predator inspection, shoaling and foraging under predation hazard in the Trinidadian guppy, *Poecilia reticulata*. *Environmental Biology of Fishes* **34**: 265-276.

Eibl, E. 1979. *Desencadenadores*. En: Etología. Introducción al estudio comparado del comportamiento, (ed. Eibl, E.), pp. 158-167, Ediciones Omega, Barcelona, España.

Endler, 1991. *Interactions between predators and prey*. En: Behavioural ecology: an evolutionary approach, 3° edición, (ed. Krebs J. R. y N. B. Davies), pp. 169-196, Blackwell Scientific Publ., Oxford.

Espinoza, H P., M. T. G. Dillanes y P. F. Mata. 1993. *Listados faunísticos de México III. Los peces dulceacuícolas mexicanos*. Departamento de Zoología I. B. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Fleishman, L. J., W, J. McClintock, R. B. Death, D. H. Brainard y J. A. Endler. 1998. Colour perception and the use of video playback experiments in animal behaviour. *Animal Behaviour* **56**: 1035-1040.

George, C. J. W. 1960. *Behavioral Interaction of the Pickerel (*Esox niger* and *Esox americanus*) and the Mosquitofish (*Gambusia patruclis*)*. PhD Thesis, Harvard University, Cambridge.

Godin, J. G. J. y S. E. Briggs. 1996. Female mate choice under predation risk in the guppy. *Animal Behaviour* **51**: 117-130.

Godin, J. G. J. y H. E. McDonough. 2003. Predator preferences for brightly colored males in the guppy: a viability cost for a sexually selected trait. *Behavioral Ecology* **14**: 194-200.

Goncalves, D. M., R. E. Olivera, K. Korner, J. R. Poschedel y I. Schlupp. 2000. Using video play backs to study visual communication in a marine fish, *Salarias pavo*. *Animal Behaviour* **60**: 351-357.

Gould L. J. y G. C. Gould. 1996a. *The discovery of sexual selection*. En: Sexual Selection Mate Choice and Courtship in Nature, (eds. Gould L. J y G. C. Gould.), pp. 71-95, Scientific American Library, Nueva York, E.U.A.

Gould L. J. y G. C. Gould. 1996b. *Female choice*. En: Sexual Selection Mate Choice and Courtship in Nature, (eds. Gould L. J y G. C. Gould.), pp. 96-181, Scientific American Library, Nueva York, E.U.A.

Gutierrez, B. D. 2005. *Arrastre generado por un ornamento en machos del género Xiphophorus*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M.

Hartman, E. J. y M.V. Abrahams. 2000. Sensory compensation and the detection of predators: the interaction. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*. **267**: 571-575.

Hass, V. 1993. *Xiphophorus phylogeny, reviewed on the basis of the courtship behaviour*. En: Trends in ichthyology, (eds. J.H. Schroeder, J. Bauer y M. Scharl), pp. 279-288, Blackwell, Londres.

Heckel, J., 1848. Eine neue Gattung von Poecilien mit rochenartigem Anklammerungs-Organen (Xiphophorus). *Sitzungsber Akad. Wiss. Wein. Math. Nat.* CI **(1)**:289-303.

Jonson, J. B. y A. L. Basolo. 2003. Predator exposure alters female mate choice in the green swordtail. *Behavioral Ecology* **14**: 619-625.

Jordan, D. S. y J. O. Snyder. 1899. Notes on a collection of fishes from the rivers of Mexico, with description of twenty new species. *Bulletin of the U.S. Fish Commission* **19**:115-147.

Kavaliers, M. y E. Chlorelis. 2001. Antipredator responses and defensive behavior: ecological and ethological approaches for the neurosciences. *Neuroscience and Behavioral Reviews* **25**: 577-586.

Kelley, L. J. y E. A. Magurran. 2003. Learned predator recognition and antipredator responses in fishes. *Fish and Fisheries* **4**: 216-226.

Kodric-Brown, A. 1993. Female choice of multiple male criteria. in guppies: interacting effects of dominance, coloration and. courtship.. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **32**: 415-420.

Koga, T., P. R. Backwell y M. D. Jennions. 1998. Elevated predation risk changes mating behaviour and courtship in a fiddler crab. *Proceedings of The Royal Society of London Biological Sciences* **265**: 1385-1390.

Krause, K. y J. G. J. Godin. 1996. Influence of prey foraging posture on flight behavior and predation risk: predators take advantage of unwary prey. *Behavioral Ecology* **7**: 264-271.

Kruesi, C. K. y G. Alcaraz. 2007. Does a sexually selected trait represent a burden in locomotion? *Journal of Fish Biology* **70**: 1161-1170.

Künzler, R. y C. M. Bakker. 2001. Female preferences for single and combined traits in computer animated stickleback males. *Behavioral Ecology* **12**: 681-685.

Landman, K., J. Parzefall y I. Schlupp. 1999. A sexual preference in the Amazon molly, *Poecilia Formosa*. *Environmental Biology of Fishes* **56**: 325-331.

Lagler, K. F., J., E Bardach y D. R. May Passino. 1984. *Integración*. En: Ictiología, (eds. Lagler, K. F. J., E. Bardach y D. R. May Pasino), pp. 305-369, A G T Editor, S. A., México.

Liley, N. R. y B. H. Sehers. 1975. *Factors affecting the morphology and behaviour of guppies in Trinidadian*. En: Function and Evolution in Behaviour, (eds. Baerends, G. P., C. Beer y A. Manning), pp. 92-118, Clarendon Press, Oxford.

Loew, E. R. y W. N. McFarland. 1990. *The underwater visual environment*. En: The Visual System of Fish, (eds. Douglas R. y M. Djamgoz), pp. 1-43, Chapman and Hall, Cambridge.

McKinon, J. S. 1995. Video mate preferences of female threespined sticklebacks from populations with divergent male coloration. *Animal Behaviour* **50**: 1645-1655.

Magurran, A. E. y A. Higham. 1988. Information transfer across fish shoals under predator threat. *Ethology* **78**: 153-158.

Magurran, A. E. 1989. Acquired recognition of predator odour in the European minnow (*Phoxinus phoxinus*). *Ethology* **82**: 216-223.

Magurran, A. E. y B. H. Seghers, 1990. Population differences in predator recognition and attack cone avoidance in the guppy *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour* **40**: 443-452.

Magurran, A. E. y M. A. Nowak. 1991. Another battle of the sexes: the consequences of sexual asymmetry in mating costs and predation risk in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **246**:31-38.

Maier, R. 2001a. *Atracción y cortejo*. En: Comportamiento animal un enfoque evolutivo y ecológico, (ed. Maier, R.), pp. 210-217, Mc Graw Hill, Madrid, España.

Maier, R. 2001b. *Estrategias y técnicas defensivas*. En: Comportamiento animal un enfoque evolutivo y ecológico, (ed. Maier, R.), pp.148-157, Mc Graw Hill, Madrid, España.

Martín, P. y P. Bateson. 1993. *Measuring behaviour: an introductory guide*, swimming costs in swordtails, (eds. Martín, P. y P. Bateson), Cambridge University Press, Cambridge.

Moller, A. P. 1988. Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature* **332**: 640-642.

Moller, A. P. 1990. Male tail length female mate choice in the monogamous swallow *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour* **39**:458-465.

Moller, A. P. 1992. Female swallow preference for symmetrical male sexual ornaments. *Nature* **357**:238-240.

Moller, A. P. 1994. *Sexual selection in the barn swallow*, (ed. Moller, A. P.), Oxford University Press, Londres.

Morris, R. M. J. A. Moretz, K. Farley y P. Nicoletto. 2005. The role of sexual selection in the loss of sexually selected traits in the swordtail fish *Xipophorus continens*. *Animal Behaviour* **69**: 1415-1424.

Nicoletto, P. F. y K. A. Brown. 1999. The use of digitally-modified videos to study the function of ornamentation and courtship in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Environmental Biology of Fishes* **56**: 333-341.

Ohlsson, T., H. C. Smith, L. Raberg y D. Hasselquist. 2002. Pheasant sexual ornaments reflect nutritional conditions during early growth. *Proceedings of The Royal Society of London Biological Sciences* **269**: 21-27.

Peláez, H. F. 1997. *Comportamiento sexual y reproductor: modelos evolutivos y conductuales*. En: *Etología. Bases de la conducta animal y humana*, (ed. Peláez, H. F.), pp. 221-242, Ediciones Pirámide. Madrid, España.

Pichardo, J. C. 2004. *Conducta social de Xiphophorus montezumae (Pices: Poeciliidae) en diferentes ambientes sociales*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M.

Piña, V. 1985. *Efecto del tratamiento de nucleótidos cíclidos y factores liberadores de cianodotrofinas sobre la maduración gonadal del pez Xiphophorus helleri*. Tesis grado de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.

Pitcher, T. J., D. A. Green y A. E. Magurran. 1986. Dicing with death: predator inspection behaviour in minnow shoals. *Journal of Fish Biology* **28**: 439-448.

Pitcher, T. J. 1992. Who dares, wins: the function and evolution of predator inspection behaviour in shoaling fish. *Netherlands Journal of Zoology* **42**: 371-391.

Pocklington, R. y L. M. Dill. 1995. Predation on females or males: who pays for bright traits? *Animal Behaviour* **49**: 1122-1124.

Rauchenberger, M., K. D. Kallman y D. C. Morizot. 1990. Monophyly and geography of the Río Pánuco Basin swordtails (genus *Xiphophorus*) with descriptions of four new species. *American Museum of Natural History Novitates* **2974**: 1-41.

Reader, S. M. y K. N. Laland. 2000. Diffusion of foraging innovations in the guppy. *Animal Behaviour* **60**: 175-180.

Reynolds, J. D. 1987. Mating system and nesting biology of the red-necked phalarope *Phalaropus lobatus*. *Ibis* **129**: 225-242.

Roberts, J., P. W. Taylor y G. W. Uetz. 2006. Consequences of complex signalling: predator detection of multimodal cues. *Behavioral Ecology* 236-240.

Rosen, D. E. 1979. Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: revisionary studies and comparative geography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **162**: 267-376.

Rosen, D. E. y E. O. Bailey. 1963. The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), their structure, zoogeography and systematics. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **126** (1): 1-176.

Rosenthal, G. G., S. E. Christopher y W. L. Miller. 1996. Female preferences for dynamic traits in the green swordtail, *Xiphophorus helleri*. *Animal Behaviour* **51**: 811-820.

Rosenthal G. G. y C. S. Evans. 1998. Female preference for swords in *Xiphophorus helleri* reflects a bias for large apparent size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States* **95**: 4431-4436.

Rosenthal, G. G. 1999. Using video playback to study sexual communication. *Environmental Biology of Fishes* **56**: 307-316.

Rosenthal, G. G., T. F. Martínez, F. J. García de León y M. J. Ryan. 2001. Shared preferences by predators and female for male ornaments in swordtail. *The American Naturalist* **158**: 146-154.

Rowland, W. J., K. J. Bolyard, J. J. Jenkins y H. J. Fowler. 1995. Video playback experiments on stickleback mate choice: female motivation and attentiveness to male colour cues. *Animal Behaviour* **49**: 1559-1567.

Sekuler, R. y R. Blake. 1994. *Perception*, (ed. Sekuler, R. y R. Blake), McGraw-Hill, Nueva York.

Schein, M. W. y E. B. Hale. 1970. *Estímulos que desencadenan el comportamiento sexual*. En: Sexo y conducta (coloquio), (ed. Frank A. B), pp. 289-290, Siglo XXI editores, México.

Schlupp, I. 2000. Are there lessons from negative results in studies using video playback? *Acta Ethologica* **3**: 9-13.

Smith, R. L. 1979. Paternity assurance and altered roles in the mating behaviour of a giant water bug *Abedus herberti* (Heteroptera : Belostomatidae). *Animal Behaviour* **27**: 716-725.

Sokal R. R. y F. J. Rohlf, 1997. 3^o edición. *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*, (eds. Sokal R. R y F. J. Rohlf), W. H. Freeman y Co, Nueva York.

Stamp-Dawkins, M. 1986. *Unraveling Animal Behaviour*, (ed. Stamp-Dawkins, M.), Harlow, Longman.

Stearns, S. C. y R. F. Hokstra. 2005. 2^a edición. *Coevolution*. En: *Evolution: an introduction*, (eds. Stephen, S. C. y R. F. Hokstra), pp. 455- 459, Oxford University Press, Nueva York.

Trainor, B. C. y A. L. Basolo. 2000. An evaluation of video playback using *Xiphophorus helleri*. *Animal Behaviour* **59**: 83-89.

Uetz, G. W., R. Papke y B. Kilinc. 2002. Influence of feeding regime on body size, body condition and a male secondary sexual character in *Schizocosa ocreata* wolf spiders (Araneae, Lycosidae): condition-dependence in a visual signalling trait. *The Journal of Arachnology* **30**: 461-469.

Van Valen, L. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* **1**: 1-30.

Werner, E. E., J. F. Gilliam, D. J. Hall y G. G. Mittelbach. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* **64**: 1540-1548.

Witte, K. y B. K. Klink. 2005. No pre-existing bias in sailfin molly females, *Poecilia latipinna*, for a sword in males. *Behaviour* **142**: 283-303.

Zahavi, A. 1975. Mate selection a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* **53**: 205-214.