



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

VARIACIÓN MORFOLÓGICA
INTRAESPECÍFICA DEL PEZ VIVÍPARO
POECILIOPSIS BAENSCHI: EL EFECTO DEL
FLUJO DE AGUA Y DE LA INTENSIDAD DE
MORTALIDAD

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P R E S E N T A

CLAUDIA OLIVERA TLAHUEL

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOSÉ JAIME ZUÑIGA VEGA
(FACULTAD DE CIENCIAS)

COMITÉ TUTORAL:

DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBERLDÍA (FACULTAD DE
CIENCIAS)

DRA. ROXANA TORRES ÁVILES (INSTITUTO DE ECOLOGÍA)

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE, 2012



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

VARIACIÓN MORFOLÓGICA
INTRAESPECÍFICA DEL PEZ VIVÍPARO
POECILIOPSIS BAENSCHI: EL EFECTO DEL
FLUJO DE AGUA Y DE LA INTENSIDAD DE
MORTALIDAD

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P R E S E N T A

CLAUDIA OLIVERA TLAHUEL

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOSÉ JAIME ZUÑIGA VEGA
(FACULTAD DE CIENCIAS)

COMITÉ TUTORAL:

DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBERLDÍA (FACULTAD DE
CIENCIAS)

DRA. ROXANA TORRES ÁVILES (INSTITUTO DE ECOLOGÍA)

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE, 2012



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

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

OFICIO FCIE/DEP/478/12

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **27 de agosto de 2012** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del (la) alumno (a) **OLIVERA TLAHUEL CLAUDIA** con número de cuenta **302068470** con la tesis titulada "**Variación morfológica intraespecífica en el pez vivíparo *Poeciliopsis baenschii*: el efecto del flujo del agua y de la intensidad de mortalidad**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. JOSÉ JAIME ZÚNIGA VEGA**:

Presidente: DR. FELIPE DE JESÚS RODRÍGUEZ ROMERO
Vocal: DR. JORGE CIROS PÉREZ
Secretario: DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDÍA
Suplente: DR. JOSÉ MARTÍN GARCÍA VARELA
Suplente: DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILÉS

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 5 de octubre de 2012

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

MCAA/MJFM/ASR/grf*



AGRADECIMIENTOS

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

A Conacyt por mi beca otorgada durante el periodo del desarrollo de esta maestría.

Al proyecto PAPIIT IN206309-3 por el financiamiento de este proyecto de investigación.

Al apoyo PAEP por medio del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM para realizar mi estancia de investigación en la Universidad Estatal de Carolina del Norte.

Al Dr. José Jaime Zúñiga Vega por ser un excelente asesor. Por nunca dejar de aprender contigo y por tu paciencia. Por inspirarme a ser una gran investigadora y a apoyarme en momentos difíciles. Gracias por ser parte de este proyecto y dedicarle siempre tiempo.

A la Dra. Dra. Guillermina Alcaráz Zubeldía por sus acertadas correcciones y por compartir la pasión por los peces. A la Dra. Roxana Torres Áviles por sus sugerencias y estructura de esta tesis. Muchas gracias a ambas por ser miembro de mi comité tutorial y estar conmigo estos 4 semestres.

A los miembros de mi jurado. Al Dr. Felipe de Jesús Rodríguez Romero, al Dr. Jorge Ciro Pérez y al Dr. José Martín García Varela. Por sus comentarios y por mostrarme puntos de vista diferentes de la presente investigación.

Al Dr. Brian Langerhans por aceptarme en su laboratorio amablemente, por sus brillantes comentarios, por su paciencia al entenderme y por transmitirme la diversión en nuestro trabajo diario de investigación y estudio.

A todos los chicos del Laboratorio Especializado de Ecología Jona, Fer, Reg, Patty, Hibra, Lety, Ana, Ale, y Yaz. Por la ayuda en las salidas de campo y la recolección de los peces. Por ser un gran equipo de trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi papa por enseñarme hasta el último instante lo que es el amor, valentía y fortaleza. Gracias por tanto tiempo compartido, por tus enormes enseñanzas y porque sin ti nada de esto hubiera pasado. Gracias por enseñarme, guiarme y cuidarme siempre. Gracias por tenerme en tu corazón, como tu siempre estarás en el mio.

A mi mama por siempre apoyarme y no dejarme en ningún instante. Por ser la mama más adorable del mundo. Gracias por estar a mi lado en cada etapa de mi vida. Gracias por que sin ti no existiría.

A mi hermano por siempre darme ánimos y jugar conmigo. Gracias por tus consejos, calidez y protección. Gracias por ser el mejor hermano que se puede desear.

A mi primo favorito Jorge Luis por tu apoyo y tus buenas pláticas. Gracias por siempre estar pendiente de la salud de mi cuerpo, mente y sobre todo mi corazón.

A Carlos por tu hermoso amor y mostrarme el mundo de otra perspectiva. Gracias por caminar junto a mí todo este tiempo.

A Yared por ser un gran apoyo y una hermana para mi. A Marco por que me das energía cada vez que te veo, te escucho o te leo. A Mirna por siempre estar ahí y tu apoyo incondicional. A Lau por tu linda amistad y consejos. A Juls por tus terapias con helado, motivaciones y alegrías. A Liz por toda la amistad que tenemos y lo que falta. A Mariana por tu apoyo y largas pláticas. A mis amigos de la Facultad Ale, Fer, Bere, Rafa, Vic por todos esos momentos con risas. A mis amigos ingenieros Manuel y Ulises por las idas al cine y los viajes de diversión.

DEDICATORIA

A Darío

Por ser la estrella que siempre esta a mi lado

A Luz y Rubén

Por su gran apoyo y amor incondicional

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
OBJETIVO GENERAL	5
OBJETIVOS PARTICULARES	5
HIPÓTESIS	6
PREDICCIONES.....	6
ANTECEDENTES	10
MEDIO AMBIENTE Y VARIACIÓN FENOTÍPICA.....	10
MORFOLOGÍA Y LOCOMOCIÓN EN PECES.....	11
<i>Locomoción en peces poecílidos</i>	15
EL EFECTO DE LA VELOCIDAD DEL FLUJO DE AGUA SOBRE LA MORFOLOGÍA DE PECES.....	16
EFFECTO DE LA MORTALIDAD OCASIONADA POR LA INTERACCIÓN DE LOS DEPREDADORES SOBRE LA MORFOLOGÍA DE PECES.....	18
MÉTODOS	20
ESPECIE Y SITIO DE ESTUDIO.....	20
<i>Análisis de la velocidad de corriente del agua</i>	22
<i>Análisis demográfico</i>	24
<i>Análisis morfológico</i>	30
<u>Morfometría Geométrica</u>	30

<i>Análisis estadístico</i>	34
<u>Uso del centroide</u>	34
<u>Comparación de la forma entre sitios con distintas intensidades de mortalidad y velocidades del flujo del agua</u>	34
<u>Morfometría tradicional</u>	35
<i>Análisis estadístico</i>	35
<u>Medida lineal del tamaño</u>	36
<u>Comparación de las medidas lineales entre sitios con distintas intensidades de mortalidad y velocidades del flujo del agua</u>	36
RESULTADOS	37
ESTIMACIÓN DE TASAS DE MORTALIDAD.....	37
ESTIMACIÓN DE LAS VELOCIDADES DE FLUJO DEL AGUA.....	43
ANÁLISIS MORFOLÓGICO.....	44
<i>Morfometría geométrica</i>	44
<u>Hembras</u>	44
<u>Machos</u>	48
<i>Morfometría tradicional</i>	52
<u>Hembras</u>	52
<u>Machos</u>	55
DISCUSIÓN	58

DIFERENCIAS EN LAS TASAS DE MORTALIDAD ENTRE POBLACIONES DE <i>POECILIOPSIS BAENSCHI</i>	59
VARIACIÓN ENTRE POBLACIONES EN LA MORFOLOGÍA DE <i>P. BAENSCHI</i>	61
RELACIÓN ENTRE LOS AGENTES SELECTIVOS Y LA MORFOLOGÍA.....	62
CONCLUSIONES	69
LITERATURA CITADA	71

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Representación gráfica de la primera predicción que le da dirección a este proyecto de investigación.....	7
Fig. 2. Representación gráfica de la segunda predicción que le da dirección a este proyecto de investigación.....	8
Fig. 3. Representación gráfica de la interacción de las distintas intensidades (alta y baja) del flujo de agua y mortalidad que influyen en la forma de <i>Poeciliopsis baenschi</i>	9
Fig. 4. Tipos principales de aletas en peces (modificado de Sfakiotakis et al., 1999).....	12
Fig. 5. Tipos de nado y su morfología característica de los peces que la presentan.....	14
Fig.6. Representación de la diferencia morfológica de poblaciones que experimentan baja depredación y alta depredación de (a) machos y (b) hembras de <i>Gambusia caymanensis</i>	19
Figura 7. Puntos anatómicos homólogos (<i>landmarks</i>) utilizados para el análisis de la forma en hembras y en machos	32
Figura 8. Medidas lineales utilizadas para el análisis de morfometría tradicional en machos y hembras de cada localidad.....	36
Figura 9. Tasas de supervivencia semanales (ϕ) para seis poblaciones de <i>Poeciliopsis baenschi</i> . Se muestran las estimaciones para hembras y machos para cada localidad de estudio.....	40
Figura 10. Relación entre la talla de los organismos y la tasa de supervivencia para diferentes poblaciones de <i>Poeciliopsis baenschi</i>	41
Figura 11. Representación de la forma en hembras de <i>Poeciliopsis baenschi</i> (redes de deformación) de acuerdo con los dos primeros ejes de variación (RW1 y RW2) y con	

respecto a la interacción de distintas intensidades de flujo de agua (alto y bajo) y mortalidad (alta y baja).....45

Figura 12. Representación de la forma en hembras de *Poeciliopsis baenschi* (redes de deformación) de acuerdo con el primer y tercer ejes de variación (RW1 y RW3) y con respecto a la interacción de distintas intensidades de flujo de agua (alto y bajo) y mortalidad (alta y baja).....47

Fig. 13. Representación de la forma en machos de *Poeciliopsis baenschi* (redes de deformación) de acuerdo con los dos primeros ejes de variación (RW1 y RW2) y con respecto a la interacción de distintas intensidades de flujo de agua (alto y bajo) y mortalidad (alta y baja).....49

Fig. 14. Representación de la forma de los machos de *Poeciliopsis baenschi* (redes de deformación) de acuerdo con el primer y tercer ejes de variación (RW1 y RW3) y con respecto a la interacción de distintas intensidades de flujo de agua (alto y bajo) y mortalidad (alta y baja).....51

Fig. 15. Diferencias en (a) amplitud del pedúnculo caudal (M2) , (b) largo del pedúnculo caudal (M3), (c) ancho máximo del pedúnculo caudal (M4), (d) ancho máximo del pez (M5) en hembras de *Poeciliopsis baenschi* con respecto a los efectos de la mortalidad (baja y alta) y del flujo del agua (bajo y alto).....54

Fig. 16. Diferencias en (a) amplitud del pedúnculo caudal (M2) , (b) largo del pedúnculo caudal (M3), (c) ancho máximo del pedúnculo caudal (M4), (d) ancho máximo del pez (M5) en machos de *Poeciliopsis baenschi* con respecto a los efectos de la mortalidad (baja y alta) y del flujo del agua (bajo y alto).....57

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Resumen de las características de las localidades de estudio de <i>Poeciliopsis baenschi</i>	23
Tabla 2. Ejemplos de la estructura de las historias de captura.....	26
Tabla 3. Ejemplos de modelos que representan distintas fuentes de variación de las tasas de supervivencia (ϕ) y recaptura (p) y que fueron ajustados a los datos de marcaje y recaptura de <i>Poeciliopsis baenschi</i>	27
Tabla 4. Ejemplos de los distintos escenarios o modelos puestos a prueba en el análisis demográfico.....	28
Tabla 5. Modelos que resultaron con mejor ajuste a los datos de marcaje y recaptura de <i>Poeciliopsis baenschi</i>	38
Tabla 6. Tasas de supervivencia semanales estimadas a partir de los promedios ponderados que toman en cuenta el apoyo relativo de todos los modelos ajustados a los datos de marcaje y recaptura de <i>Poeciliopsis baenschi</i>	39
Tabla 7. Tasas de supervivencia semanales y estimaciones de las tasas de mortalidad ($1 - \phi$) para seis poblaciones de <i>Poeciliopsis baenschi</i>	42
Tabla 8. Clasificación de las distintas localidades de estudio del pez vivíparo <i>Poeciliopsis baenschi</i> con respecto a velocidad del flujo del agua (cm/s), pendiente topográfica, intensidad de flujo del agua (alto y bajo) e intensidad de mortalidad (alta y baja).....	43

RESUMEN

Factores ambientales bióticos y abióticos pueden afectar de manera directa la forma de los organismos. Recientemente se ha intensificado el estudio del flujo del agua y de la depredación como agentes selectivos de la forma. El objetivo principal de esta investigación es poner a prueba el efecto de las distintas intensidades de flujo de agua y mortalidad sobre la forma corporal en seis distintas poblaciones del pez vivíparo *Poeciliopsis baenschi*. Se demostró que las velocidades del flujo de agua y la mortalidad en cada población de *P. baenschi* fueron distintas. La mortalidad se estimó a partir de métodos de máxima verosimilitud. Para el análisis de la forma se tomaron fotografías digitales de una muestra de peces de cada población. Se calcularon variables de forma a través de herramientas de morfometría geométrica y también se tomaron medidas lineales usando técnicas de morfometría tradicional. Los resultados revelaron que la forma de machos y hembras de *P. baenschi* es diferente en función de las distintas combinaciones de agentes potencialmente selectivos (bajo y alto flujo de agua; baja y alta mortalidad), favoreciendo formas particulares para cada sexo. Las hembras de las poblaciones que experimentan baja mortalidad y alto flujo del agua tienen la forma del cuerpo con características hidrodinámicas (cuerpos delgados), ideal para ahorrar energía en el nado. En machos, los resultados fueron muy diferentes a lo que se esperaba. Poblaciones que experimentan baja mortalidad y alto flujo de agua tienen una morfología mucho más robusta. En contraste, los machos de la población con bajo flujo de agua y baja mortalidad tienen cuerpos mucho más delgados y con pedúnculos caudales muy largos. Las causas de esta divergencia permanecen aún desconocidas. Al analizar por separado cada una de las estructuras morfológicas (morfometría tradicional) también se encontraron patrones contrastantes entre hembras y machos. Únicamente en hembras, el ancho máximo del pez y la velocidad de corriente tuvieron una relación tal como se esperaba de acuerdo con las predicciones plateadas. A mayor flujo del agua el ancho máximo del pez fue menor, lo que refleja una morfología hidrodinámica en el cuerpo de las hembras en este tipo de ambientes.

Palabras clave: morfometría, *Poeciliopsis*, mortalidad, flujo, agua.

ABSTRACT

Biotic and abiotic environmental factors can affect directly the body shape of living organisms. Recently, more studies have been conducted on the effects of water flow and predation as selective agents on morphology. The main objective of this research is to examine the effect of different intensities of water flow and mortality on six populations of the viviparous fish *Poeciliopsis baenschi*. I demonstrated that water flow and mortality rates were different among populations. Mortality was estimated using maximum likelihood methods. For the body shape analysis digital photographs were taken for a sample of fishes from each population. Shape variables were calculated using geometric morphometric tools. Linear measurements were also registered using traditional morphometrics. The results revealed that the morphology of males and females of *P. baenschi* differed as a function of the different combinations of the putative selective agents (i.e., low and high water flow, low and high mortality), favoring particular shapes for each sex. Females from populations that experienced low mortality and high water flow exhibited morphologies with hydrodynamic characteristics (thin and elongated bodies), ideal for saving energy during swimming. In males, results were very different than expected. Low mortality and high water flow populations resulted in robust morphologies. In contrast, males from the population inhabiting low water flow and low mortality have thinner bodies with relatively long caudal peduncles. The causes of this discrepancy are still unknown. When analyzing separately each morphological structure (traditional morphometrics) I also found contrasting patterns between males and females. Only in females, maximum fish width and its relationship with flow velocity were as I expected according to my predictions. Maximum fish width was smaller in higher water velocities, which indicates a hydrodynamic morphology in females inhabiting this type of environments.

Key words: Morphometric, *Poeciliopsis*, mortality, water flow.

INTRODUCCIÓN

Los factores del medio ambiente son agentes selectivos de las características fenotípicas de los organismos (Pigliucci y Preston, 2004; Marks et al., 2005). Particularmente, la morfología es afectada por presiones de selección locales derivadas de diversos factores. Entre los más importantes se encuentran: el tipo de alimentación, la temperatura, la humedad, la altitud, tipo de reproducción, así como las interacciones bióticas. Entre estas últimas, la que más se destaca por su efecto en la morfología de los organismos es la depredación (Langerhans y Makowicz, 2009; Langerhans y Reznick, 2009). En los depredadores los rasgos morfológicos que se favorecen son aquellos relacionados con la capacidad para obtener a sus presas con mayor facilidad. En las presas los rasgos morfológicos que se favorecen son aquellos que ayudan a incrementar el éxito de supervivencia ante el riesgo de ser depredado (West-Eberhard, 2003; Langerhans y Reznick, 2009).

En peces, se ha demostrado que la presencia de peces piscívoros tiene impacto directo sobre las tasas de mortalidad, que pueden incrementar o disminuir espacial y temporalmente, debido a las distintas intensidades de depredación (Johnson y Zúñiga-Vega, 2009). Por lo tanto, la mortalidad que ocasionan estos depredadores puede afectar la forma de las presas. Alta mortalidad debe seleccionar genotipos y fenotipos con mayor habilidad para escapar de los depredadores en un ambiente acuícola (Domenici, 2003).

En diversas especies de peces de la familia Poeciliidae se han documentado morfologías que les proporcionan una mayor velocidad de escape en poblaciones con alta depredación: pedúnculos caudales más largos, aletas caudales más grandes y cuerpos más delgados. En contraste, en los ambientes sin depredadores se observan morfologías con formas más robustas con aletas cortas y pedúnculos caudales reducidos (Langerhans et

al., 2004; Walker et al., 2005). Sin embargo, los estudios que encuentran esta asociación entre la presencia o ausencia de depredadores potenciales y la forma del cuerpo no han estimado diferencias en las tasas de mortalidad entre poblaciones con y sin depredadores. Esta carencia es notable, dado que el proceso selectivo que generan los depredadores sobre la morfología es a través del incremento en las probabilidades de mortalidad de las presas. Por lo tanto, aún es necesario explorar la relación entre las distintas intensidades de mortalidad y las variaciones en la forma corporal de peces.

Por otro lado, el flujo del agua también puede tener efectos relevantes sobre la morfología. De hecho, la velocidad del agua es uno de los factores ambientales más importantes que afecta a los organismos que habitan en sistemas acuáticos (Urrutia, 2004). Hay estudios que muestran que distintos regímenes de la velocidad del agua promueven una divergencia fenotípica en muchas especies de peces (Langerhans, 2008). En la mayoría de estos estudios los organismos desarrollan una forma mucho más hidrodinámica (cuerpo alargado) cuando habitan ambientes con mayor velocidad de corriente en comparación con aquellos que habitan ambientes con menor velocidad en el flujo de agua (Urrutia, 2004; Langerhans y Reznick, 2009).

En el presente estudio se responden dos preguntas principales con respecto a dos factores particulares que pueden promover cambios intraespecíficos en la forma del cuerpo de una especie de pez. (1) ¿Qué relación hay entre la mortalidad y la forma corporal en distintas poblaciones del pez vivíparo *Poeciliopsis baeschi*? (2) ¿Qué relación hay entre la velocidad del flujo del agua en el que habitan y la forma de los individuos en las distintas poblaciones de *P. baeschi*? Si la mortalidad que producen otros peces depredadores es un agente selectivo de la morfología, entonces, en poblaciones donde la mortalidad es relativamente alta deben seleccionarse organismos con características específicas de un nado óptimo para evadir a dichos depredadores, en comparación con poblaciones donde la mortalidad es relativamente baja. Además, si la velocidad del agua

es un agente selectivo de la morfología, ambientes con alta velocidad de corriente deben seleccionar a organismos con cuerpos mucho más hidrodinámicos, los cuales son más alargados y con una altura menor, en comparación con sitios en los que la velocidad de la corriente de agua sea más lenta. En estos últimos deben observarse formas más robustas.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar el efecto de la variación entre poblaciones en las tasas de mortalidad y en la velocidad de la corriente de agua sobre la divergencia morfológica entre poblaciones del pez vivíparo *Poeciliopsis baenschi*.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Determinar si existen diferencias significativas en la tasa de mortalidad de diferentes poblaciones de *P. baenschi*.
- Determinar si existen diferencias significativas en la velocidad de la corriente de agua que experimentan diferentes poblaciones de *P. baenschi*.
- Determinar si existen diferencias significativas en la morfología de distintas poblaciones de *P. baenschi*.
- Evaluar si existe una relación entre la variación entre poblaciones en las tasas de mortalidad y la variación entre poblaciones en la morfología de *P. baenschi*.

- Evaluar si existe una relación entre la variación entre poblaciones en la velocidad de la corriente de agua y la variación entre poblaciones en la morfología de *P. baenschi*.

HIPÓTESIS

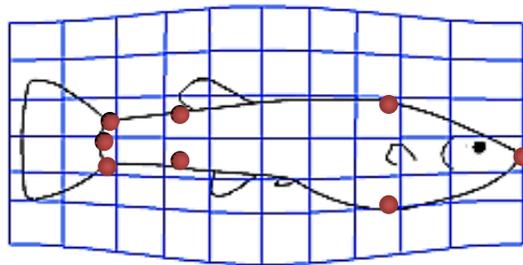
Tal como se ha sugerido para otros poecílidos (Langerhans et al., 2004; Langerhans y Reznick, 2009), la mortalidad y la velocidad de la corriente de agua que habitan son agentes selectivos de la forma corporal de *Poeciliopsis baenschi*.

PREDICCIONES:

1. Poblaciones que sufren altas tasas de mortalidad exhibirán fenotipos con pedúnculos caudales más largos y aletas caudales más grandes en comparación con poblaciones que experimentan bajas tasas de mortalidad (Fig. 1).
2. Poblaciones que experimentan corriente de agua relativamente rápida exhibirán fenotipos más hidrodinámicos, es decir, cuerpos mucho más alargados y con menor altura en comparación con organismos que experimentan corriente de agua relativamente lenta (Fig. 2).
3. Poblaciones que experimentan alta mortalidad y alto flujo del agua (interacción, Fig. 3) exhibirán fenotipos con tendencias hidrodinámicas pero con pedúnculos

caudales más grandes. A diferencia de poblaciones con baja mortalidad y bajo flujo de agua en los que se espera encontrar organismos más robustos y con pedúnculos caudales más estrechos.

Baja tasa de mortalidad



Alta tasa de mortalidad

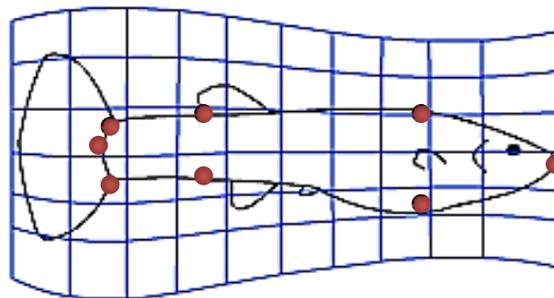
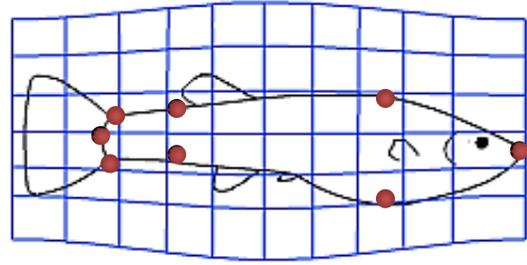


Fig. 1. Representación gráfica de la primera predicción que le da dirección a este proyecto de investigación.

Baja velocidad de corriente



Alta velocidad de corriente

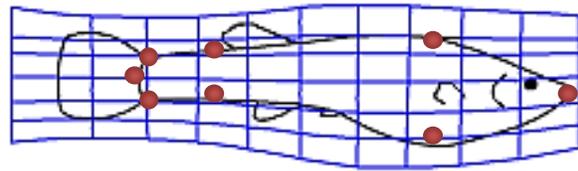


Fig. 2. Representación gráfica de la segunda predicción que le da dirección a este proyecto de investigación.

ANTECEDENTES

MEDIO AMBIENTE Y VARIACIÓN FENOTÍPICA

Los organismos en la naturaleza están expuestos a fluctuaciones de los factores del medio ambiente como temperatura, humedad, competencia y depredación (Hoffmann y Parsons, 1997). Debido a que estas variaciones representan diferentes presiones de selección, los rasgos de los individuos en las poblaciones pueden cambiar dependiendo de las presiones específicas en cada momento del tiempo y en cada localidad. Las consecuencias son cambios intraespecíficos en las características fisiológicas, historias de vida, conductuales y morfológicas de los organismos (Marks et al., 2005).

Particularmente, la morfología puede variar drásticamente entre poblaciones de una misma especie. Algunos de los factores que la afectan son la temperatura, la disponibilidad y tipo de alimento, la competencia, la depredación y el micro-hábitat (Gabriel, 1944; Wilson, 1953; Arnold y Peterson, 1990; Harvell, 1990; Reznick y Endler, 1982; Collias, 1994; Roff, 2002). Por ejemplo, la disponibilidad de comida puede provocar el aumento o disminución del tamaño y la complejidad de las estructuras bucales de los organismos (Miner y Vonesh, 2004). La temperatura es otro factor externo que modifica las estructuras corporales. Cambios extremos de temperatura producen anomalías en el patrón usual de las formas de las escamas de algunas especies de lagartijas, cambios en el tamaño de las alas en moscas y distinta longitud de huesos en mamíferos (Parsons 1990; Markov, 1995; Hoffman y Parsons, 1997). Adicionalmente, existe una amplia variedad de organismos acuáticos que desarrollan diversas estructuras de defensa en respuesta a la presión de sus depredadores (Yoshioka, 1982; Gilbert y Stemberger, 1984; Havel, 1985). Una forma corporal que les permita capturar con éxito su alimento o escapar de sus depredadores aumentará su supervivencia y la posibilidad de dejar descendencia. Es decir, la morfología puede variar en función de diferentes factores ecológicos y está

directamente asociada con la adecuación de los seres vivos (i.e., con su probabilidad de dejar descendencia viable; Wainwright y Reilly, 1994).

MORFOLOGÍA Y LOCOMOCIÓN EN PECES

Los peces viven dentro de un medio ambiente acuático en una gran diversidad de hábitats como mares, ríos y lagos. Por medio del nado los peces se desplazan y se desarrollan en estos distintos medios acuáticos. El nado está compuesto por movimientos presumiblemente adaptativos que les permiten a los peces realizar numerosas actividades necesarias para sobrevivir. Por lo tanto, todos los peces han adoptado formas corporales específicas para los distintos tipos de locomoción (en línea recta o a través de ondulaciones y giros), en los que utilizan diferente forma las aletas medias, pares y caudal. Se les llama aletas medias al conjunto de aletas dorsales y anales, las aletas pares son las aletas pectorales y pélvicas, y la aleta de la cola es también llamada aleta caudal (Fig. 4).

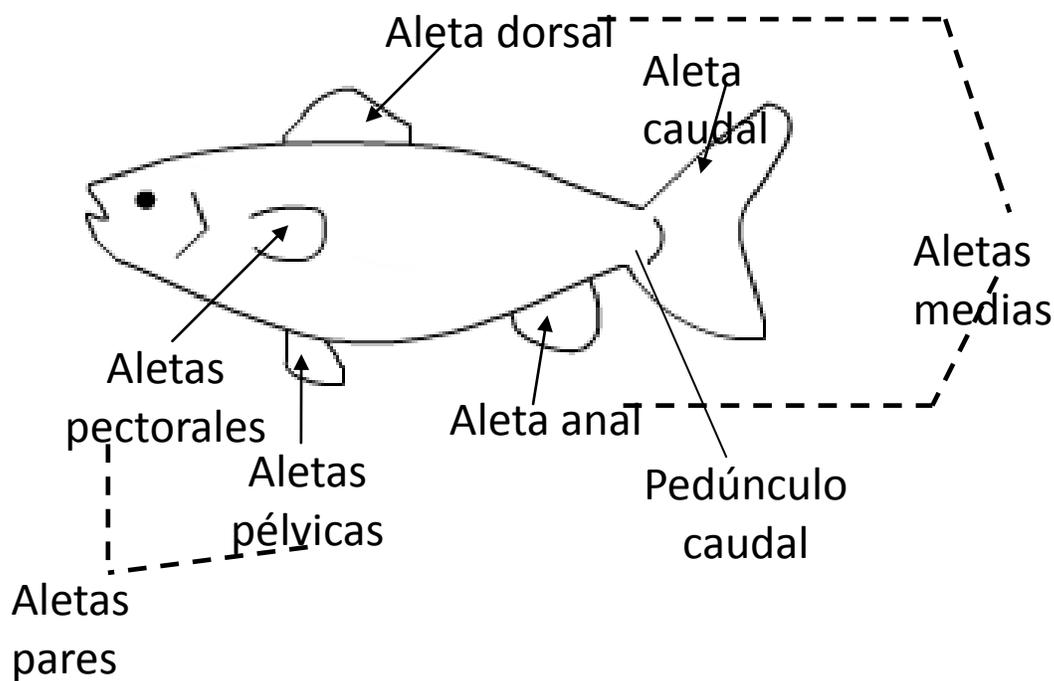


Fig. 4. Tipos principales de aletas en peces (modificado de Sfakiotakis et al., 1999).

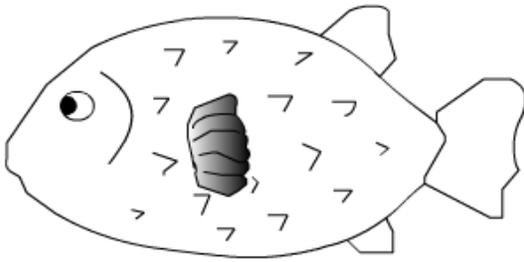
En este trabajo se considera que la clasificación más útil e integrativa de los tipos de nado es la que proponen Webb (1984) y Webb & Blake (1985). En la cual, el tipo de nado que utiliza las aletas medias y pares (Fig. 4 y 5a), es llamado propulsión MPF (*median and paired fin*). Es muy común en peces que son especialistas en maniobrar y que habitan ambientes complejos, por ejemplo, arrecifes de coral, lagos o cuerpos de agua con mucha vegetación. El otro tipo de nado es el llamado propulsión BCF (*body and caudal fin*) que utiliza la mayor parte del cuerpo para la propulsión, principalmente la región de la aleta caudal (Webb y Blake, 1985; Daniel y Webb, 1987; Webb, 1988). A la vez se divide en dos tipos especializados de nado: el BCF transitorio (*fast-start* o nado explosivo) y el BCF periódico (*steady swimming* o nado sostenido; Webb, 1984; Blake, 2004).

El tipo de nado BCF periódico se caracteriza por una repetición cíclica de movimientos propulsivos. Es empleado por peces que cubren distancias muy largas (generalmente en línea recta) y con una velocidad constante. Los peces utilizan principalmente la parte posterior para mantener la propulsión. La forma característica de los peces con este tipo de nado es una amplia aleta caudal en forma de luna, un pedúnculo caudal pequeño y una parte anterior grande. Esta forma corporal de los peces que usan el BCF periódico refleja características que minimizan la turbulencia y el arrastre en el nado (Webb 1984; Blake, 2004; Fig. 5c).

El tipo de nado BCF transitorio es explosivo y de rápida velocidad. Incluye maniobras de escape y giros, incrementa la velocidad del pez de 0 a 1.5 m/s en un espacio de 50 a 150 metros (dependiendo de la especie). La aceleración es provocada por la amplitud y la rapidez de los movimientos laterales de la parte posterior del pez (pedúnculo caudal). Es decir, los peces con una amplia región posterior y aleta caudal se les facilita este tipo de nado. Para un nado óptimo del tipo BCF transitorio el cuerpo debe ser flexible, largo y con una amplia región caudal (Blake, 2004; Webb, 1984; Fig. 5b). El nado BCF transitorio es central para entender la dinámica de las interacciones depredador–presa, ya que es utilizado tanto para escapar de los depredadores como para atrapar a las presas.

En particular, diversos estudios con especies de peces poecílidos de los géneros *Poeciliopsis* y *Gambusia* demuestran que las poblaciones que sufren mayor depredación desarrollan características que favorecen este tipo de nado explosivo (Langerhans et al., 2004; Langerhans, et al., 2005; Langerhans, 2009a). Es decir, las presiones selectivas ocasionadas por la depredación llevan a cambios en la morfología (parte posterior del cuerpo y pedúnculos caudales más grandes) en poblaciones en las que deben coexistir con diversos depredadores en comparación con poblaciones en las que la intensidad de depredación es más baja (Langerhans, 2009a).

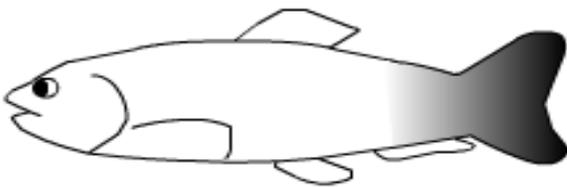
a



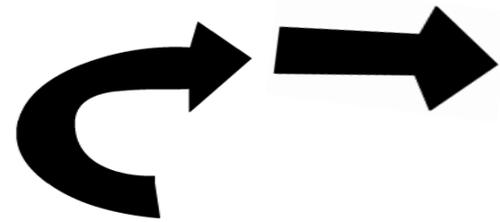
MPF



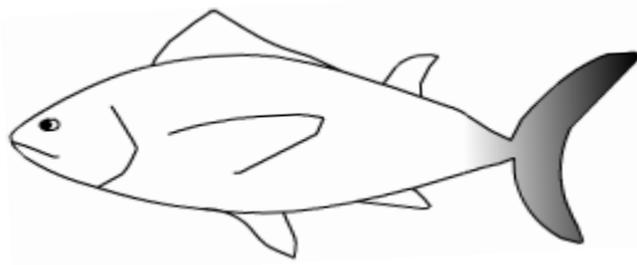
b



BCF-Transitorio



c



BCF-Periódico

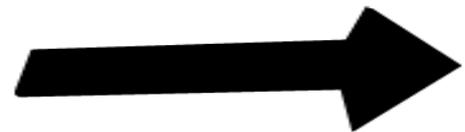


Fig. 5. Tipos de nado y su morfología característica de los peces que la presentan (a) propulsión MPF, *median and paired fin* (b) propulsión BCF transitoria, *body and caudal fin*. (c) propulsión BCF periódica. Las áreas sombreadas son las partes del cuerpo que utilizan para la producción de movimiento en cada tipo de propulsión. Las flechas indican las direcciones que son más utilizadas en cada tipo de nado: (a) ondulaciones y maniobras; (b) giro de escape; (c) línea recta.

Locomoción en peces poecílicos

Los miembros de la familia Poeciliidae son peces neotropicales que habitan una gran diversidad de ambientes (ríos, arroyos, lagos, lagunas, etc.; Evans et al., 2011). Este amplio rango de distribución ha permitido una diversificación de tipos de locomoción, y por lo tanto diferentes morfologías (p.e., diferentes tamaños del cuerpo y aletas, ornamentaciones y colores) de acuerdo a la heterogeneidad del medio ambiente dentro de la familia. Los poecílicos nadan utilizando principalmente la aleta caudal para la propulsión. Por lo cual, de acuerdo a la clasificación de Webb (1984) y Webb & Blake (1985), los poecílicos utilizan un nado de tipo BCF (propulsión mediante el cuerpo y la aleta caudal). De acuerdo con esta clasificación los poecílicos ocupan ambos tipos de nado BFC (transitorio y periódico), utilizando uno más que otro dependiendo de los factores bióticos y abióticos en el ambiente que les rodea.

Por ejemplo, la alta depredación dentro de las poblaciones puede llevar a la selección de características en la forma que les permitan a los peces escapar con mayor facilidad de sus depredadores, como lo son estructuras especializadas de un nado de tipo BCF transitorio. Particularmente, el pez vivíparo *Poeciliopsis baenschi* no ha sido estudiado con respecto a los tipos de locomoción, por lo que no existen datos específicos que detallen los tipos de nado BCF que utilizan con mayor frecuencia. Sin embargo, existen estudios realizados con los géneros *Gambusia*, *Poecilia* y *Brachyrhaphis* (Langerhans y DeWitt, 2004; Gomes y Monteiro, 2008; Langerhans y Makowicz, 2009) que comparan los cambios morfológicos entre poblaciones que ocupan un nado sostenido (BCF periódico) o un nado explosivo (BCF transitorio) dependiendo de las presiones ambientales (p.e., depredación y flujo del agua). En sus resultados se mostraron que las poblaciones de peces que experimentan alta depredación tienen pedúnculos caudales más largos y una parte anterior estrecha (estructuras que mejoran el tipo nado transitorio), en comparación con poblaciones que experimentan baja depredación y que presentan una

parte anterior amplia con pedúnculos caudales cortos (estructuras que mejoran el tipo nado sostenido).

Por lo anterior, se infiere que *P. baenschi* utiliza un tipo de nado BCF transitorio cuando requiere movimientos rápidos y giros para escapar (i.e., en poblaciones con alta depredación). La estructura que principalmente optimiza este tipo de nado es un pedúnculo caudal largo, y en general, una parte anterior angosta (cabeza) y una parte posterior amplia (pedúnculo caudal). En contraste, se infiere que *P. baenschi* utiliza un tipo de nado BCF periódico o sostenido cuando busca alimento o pareja y no necesita movimientos rápidos (i.e., en poblaciones con bajo flujo de agua o baja depredación). La estructura que maximiza este tipo de nado es un pedúnculo caudal corto y angosto. Se ha observado en algunas poblaciones del género *Gambusia* que presentan un nado sostenido (p.e., ambientes con baja depredación) que estos peces desarrollan una forma más amplia en la parte anterior del cuerpo y una forma estrecha en la parte posterior del cuerpo (Langerhans, 2009a, 2009b). En resumen, se pueden esperar patrones morfológicos distintos en las diferentes poblaciones de *P. baenschi* que habitan en regímenes contrastantes de factores bióticos y abióticos, dependiendo del tipo de nado que utilizan la mayor parte del tiempo.

EFFECTO DE LA VELOCIDAD DEL FLUJO DE AGUA SOBRE LA MORFOLOGÍA DE PECES

Por medio de la selección natural divergente, la morfología puede cambiar de acuerdo a las distintas intensidades de factores ambientales (Langerhans, 2008). Un factor que recientemente ha sido estudiado por promover la diferenciación morfológica entre poblaciones de peces es el flujo del agua. Varios autores han considerado que la velocidad del flujo de agua es uno de los principales factores ambientales abióticos que definen la

forma de los peces (Nicoletto, 1996; Nicoletto y Krodic-Brown, 1999; Urrutia, 2004; Langerhans, 2008; Langerhans y Reznick, 2009).

Se han desarrollado trabajos sobre el efecto de distintos regímenes del flujo de agua sobre la morfología en *Poecilia reticulata*, *Poeciliopsis turrubarensis* y *Oncorhynchus mykiss* (Nicoletto, 1996; Zúñiga-Vega et al., 2007; Langerhans, 2008). Estos estudios han demostrado que los pedúnculos caudales son más largos y gruesos en peces que experimentan una velocidad del agua rápida en comparación con los peces que experimentan una velocidad del agua lenta. Sin embargo, existen inconsistencias morfológicas en algunas especies, por ejemplo, en *Xiphophorus montezumae* se mostró una disminución en el ancho del pedúnculo, amplitud en la aleta caudal y disminución en la amplitud de la aleta dorsal cuando los peces experimentaban alta velocidad del flujo de agua (Urrutia, 2004).

Otros trabajos realizados con especies de las familias Salmonidae, Centrarchidae y Poeciliidae (género *Gambusia*) demostraron, en su mayoría, que los pedúnculos caudales de las poblaciones con rápido flujo de agua eran más largos y la altura de los peces era menor, características de una morfología más hidrodinámica (Langerhans, 2008; Langerhans y Reznick, 2009). A pesar de los estudios que existen en la actualidad, el efecto de la velocidad del flujo de agua aún no queda claro. Los patrones ecomorfológicos que se presentan en las distintas especies son inconsistentes. Uno de los objetivos principales de esta tesis es conocer cuál es el efecto de distintas intensidades del flujo de agua sobre la morfología de *Poeciliopsis baenschi*.

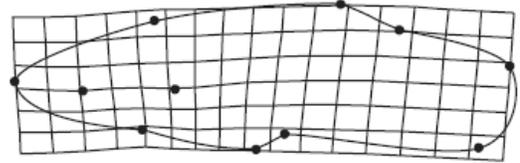
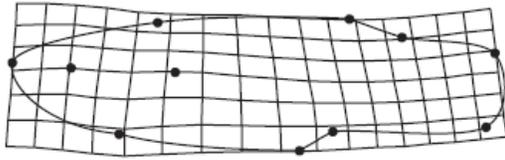
EFFECTO DE LA MORTALIDAD OCASIONADA POR LA INTERACCIÓN DE LOS DEPREDADORES SOBRE LA MORFOLOGÍA DE PECES

En peces, hay un interés reciente por entender la relación entre distintas intensidades de depredación y el cambio morfológico que experimentan las poblaciones. En los géneros *Gambusia*, *Poecilia* y *Carassius* en presencia de depredadores se han encontrado cambios morfológicos como: pedúnculos caudales largos, incremento en la agudeza corporal y cuerpos más robustos, respectivamente (Langerhans et al., 2004; Chivers et al., 2008; Domenici et al., 2008). Particularmente interesantes son los trabajos que utilizaron herramientas novedosas de análisis de la forma corporal (i.e., morfometría geométrica) en distintas poblaciones de *Gambusia hubbisi* y *Gambusia caymanensis* que experimentan diferentes intensidades de mortalidad (Langerhans, 2009 a, 2009b; Langerhans y Macowicz, 2009; Langerhans y Reznick, 2009). En estos estudios se encontró que las poblaciones que experimentan una alta mortalidad presentan una parte anterior estrecha (área de la cabeza) y una parte posterior amplia (área del pedúnculo caudal). En contraste, las poblaciones con baja mortalidad presentaron una parte anterior amplia y una parte posterior estrecha (Fig.6).

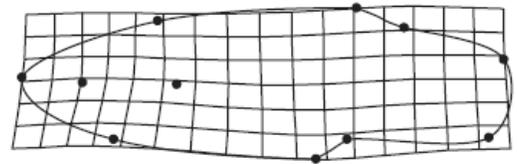
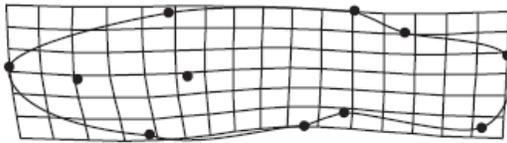
Baja depredación

Alta depredación

a



b



c

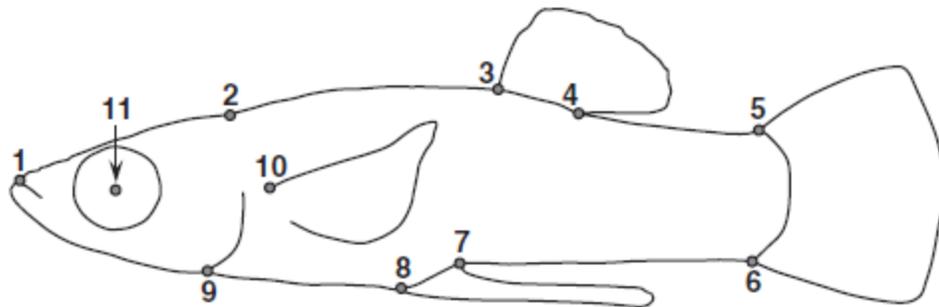


Fig.6. Representación de la diferencia morfológica de poblaciones que experimentan baja depredación y alta depredación de (a) machos y (b) hembras de *Gambusia caymanensis*. Se utilizaron 11 puntos anatómicos para el análisis de la forma (c). Obtenido de Langerhans y Makowicz, 2009.

Sin embargo, sólo existen cuatro estudios con *P. baenschi* (Zúñiga-Vega et al., 2012), *P. reticulata* (Reznick et al., 1996; Reznick y Bryant, 2007) y *Brachyrhaphis rhabdophora* (Johnson y Zúñiga-Vega, 2009) que demuestran que la depredación es verdaderamente el factor principal que causa la mortalidad. En las poblaciones donde existe mayor depredación las tasas de mortalidad son altas en comparación con las poblaciones con baja intensidad de depredación. Sin duda, existe la necesidad de nuevos estudios que estimen las tasas de mortalidad en diferentes regímenes de depredación en poblaciones de peces. Hasta la fecha, sólo existe un estudio que examina las diferencias de las tasas de mortalidad entre las poblaciones de *Poeciliopsis baenschi* (Zúñiga-Vega, 2012). Esta especie de pez poecílido habita algunos ríos del occidente de México. En algunas de sus poblaciones, coexisten con peces piscívoros de la familia Poeciliidae que presumiblemente los depredan. En otras poblaciones, *P. baenschi* no coexiste con peces depredadores (Zúñiga-Vega et al., 2012). Además no existen trabajos previos o evidencia que examinen la relación entre mortalidad y forma corporal de peces del género *Poeciliopsis*. Este tema innovador es uno de los principales ejes que dirige la presente investigación.

MÉTODOS

ESPECIE Y SITIO DE ESTUDIO

Se utilizó como modelo de estudio al pez vivíparo *Poeciliopsis baenschi* (familia: Poeciliidae; género: *Poeciliopsis*; Meyer Radda, Riehl y Feichtinger, 1986) distribuido únicamente en ríos de los estados de Jalisco y Colima en el occidente de México. Es un pez de agua dulce que habita en zonas de poca profundidad en los ríos (p.e., pozas). Presenta dimorfismo sexual respecto a la talla, las hembras son más grandes que los machos con respecto al largo hocico-pedúnculo (SL; 21.4 ± 0.17 mm SL promedio para machos y 24.6 ± 0.36 mm SL promedio para hembras). Además los machos difieren de las hembras en que presentan una estructura sexual llamada gonopodio (aleta anal modificada) con la que

fertilizan a las hembras. Las hembras presentan superfetación, es decir, mantienen en su oviducto distintas camadas en diferentes estadios de desarrollo (Constantz, 1989).

Se estudiaron seis poblaciones *P. baenschi* para el análisis demográfico durante cinco semanas en los ríos de los estados de Colima y Jalisco: el río Armería, el arroyo Chandiablo y el río Coahuayana en Colima; el río Cuzalapa, el río Purificación y el río Pilastón en Jalisco (Tabla 1). Se utilizaron redes de enmalle (aproximadamente de 1 X 3 m) para atrapar a los peces empleando movimientos circulares y laterales sobre la poza en estudio. El grupo de recolecta fue de 3-4 personas para homogeneizar el esfuerzo de colecta. Los horarios de colecta se realizaron a la misma hora en cada sitio (por la mañana a partir de las 9 am). Posteriormente, para su análisis morfométrico se recolectaron alrededor de 120 especímenes por población empleando de la misma forma las redes de enmalle. Las muestras recolectadas en el último día de estudio de cada población se transportaron al laboratorio en alcohol al 95%. En el laboratorio las muestras fueron colocadas en frascos con alcohol limpio al 70%. Los frascos eran grandes en los que se colocaron los peces cuidadosamente de forma horizontal para evitar que se deformaran. La solución no mostró signos de dañar la forma de los peces durante el tiempo de fijación que fue aproximadamente entre tres meses a un año.

Además se recolectaron las especies en las que coexiste *P. baenschi* en cada sitio de estudio. La identificación la realizó el curador de la Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología. La densidad de las especies piscívoras en cada sitio de estudio fue estimada mediante conteo directo, es decir, cada vez que se sacaba peces con la red se contaba el número de peces observados atrapados en la red (observación personal) en las 5 ocasiones de captura para cada sitio (Tabla1).

Análisis de la velocidad de corriente del agua

Se midieron las diferencias entre las velocidades de corriente del agua de los diferentes sitios de estudio por dos métodos distintos. El primer método fue tomar el tiempo en que transcurría un objeto flotante en una distancia determinada (3 m) en donde los peces se localizaban en cada sitio. El procedimiento se repitió 3 veces durante el último día de las visitas y se calculó el promedio de las mediciones para cada sitio. El segundo método fue la estimación de las pendientes observadas en las cartas topográficas para cada sitio. Se razonó que la pendiente sería proporcional a la velocidad del agua en el río: a mayor pendiente la velocidad del agua sería mayor. Los valores estimados de la velocidad en el flujo de agua variaron entre los sitios de estudio de 0.0 cm/s a 36 cm/s (Tabla 1). Se compararon los resultados obtenidos en cada método asumiendo que las velocidades resultantes del método del objeto flotante tendrían una razón directamente proporcional a los resultados de la altura de la pendiente obtenido por el segundo método. Es decir, la velocidad del río calculada por el método del objeto flotante es mayor en los ríos con alta pendiente topográfica.

Tabla 1. Resumen de las características de las localidades de estudio de *Poeciliopsis baenschii*. Se detallan los nombres de las localidades, la ubicación geográfica de cada localidad, el tamaño de la muestra por cada localidad para machos y hembras así como el número total de la muestra. También se muestran las especies que coexisten en las diferentes localidades, la velocidad en la corriente de agua que experimentan en cada localidad y la presencia o ausencia de peces piscívoros en las diferentes localidades.

Localidades	Ubicación geográfica	Tamaño de la muestra			Especies coexistentes	Velocidad de la corriente de agua (cm/s)	Peces piscívoros
		Hembras	Machos	total			
Río Armería	19°10' N 103°49'W	294	242	536	<i>Poecilia butleri</i> ^a <i>Poeciliopsis turrubarensis</i> ^a <i>Oerochromis aureus</i> ^c	15.9	Presencia
Arroyo Chandiablo	19°12.01' N 104°20.29'W	167	99	266	<i>Poecilia butleri</i> ^a	0.0	Ausencia
Río Coahuayana	18°54' N 103°39' W	305	198	503	<i>Poecilia butleri</i> ^a <i>Poeciliopsis turrubarensis</i> ^a <i>Oerochromis aureus</i> ^c <i>Ilyodon furcidens</i> ^b	5.6	Presencia
Río Cuzalapa	19°29' N 104°18' W	406	385	791	<i>Oerochromis aureus</i> ^c <i>Poecilia butleri</i> ^a <i>Xenotaenia resonalae</i> ^b	36	Presencia
Río Purificación	19°44.7' N 104°33.1' W	603	202	805	<i>Poecilia butleri</i> ^a <i>Xenotaenia resonalae</i> ^b	12.5	Ausencia
Río Pilastón	19°23.45' N 104°31.98' W	749	184	933	<i>Oerochromis aureus</i> ^c <i>Poecilia butleri</i> ^a <i>Xenotaenia resonalae</i> ^b	0.0	Presencia

^aFamilia Poeciliidae

^bFamilia Goodeidae

^cFamilia Cichlidae

Análisis demográfico

En las seis poblaciones de *P. baenschi* en los ríos de Colima y Jalisco se emplearon métodos de marca-recaptura para estimar la probabilidad de mortalidad ($1 - \phi$) en cada población. El método de marca-recaptura implica capturar, marcar y liberar a los organismos y darles seguimiento durante un determinado tiempo. Se obtuvieron datos por marca-recaptura durante 5 semanas con una visita semanal para todas y cada una de las localidades. Para marcar individualmente a los peces, se utilizaron inyecciones de tinta con elastómero (tinta fluorescente a rayos UV) de distintos colores (Northwest Marine Technology; <http://www.nmt.us/>). Se utilizaron cinco diferentes colores (rojo, amarillo, morado, azul y verde) para marcar un punto en la parte trasera del cuerpo del pez que representan las unidades, decenas, centenas y millares de acuerdo a su ubicación exacta. Por medio de los organismos marcados que son recapturados (observados en las siguientes ocasiones de captura) pueden estimarse diferentes parámetros poblacionales como la probabilidad de supervivencia (ϕ) y recaptura (p) (Lebreton et al., 1992; Amstrup et al., 2005; Lemos-Espinal et al., 2005).

Para estimar la probabilidad de mortalidad ($1 - \phi$), se estimaron principalmente los parámetros de supervivencia y recaptura por medio de métodos de máxima verosimilitud (ML) con ayuda del software MARK (White y Burnham; 1999). La ML es un método de inferencia estadística que estima el valor de los parámetros de interés (p.e., ϕ y p) que con mayor probabilidad dieron origen a los datos obtenidos en campo (Edwards, 1972; Rao, 1972; Mood et al., 1974; Burnham et al., 1987). Además ML provee parámetros insesgados, normalmente distribuidos y con el menor número de varianza. Las dos primeras propiedades indican buena fiabilidad de las estimaciones cuando el número de animales marcados es grande y la mínima varianza indica si son óptimos en términos de precisión (Olivera-Tlahuel, 2010).

Los datos de entrada para el programa MARK son las historias de captura hechas con los datos recolectados en campo. Las historias de captura son construidas por 0's y 1's, donde el 0 indica ausencia (no se recapturó) de los organismos en cierta ocasión de captura y el 1 indica la presencia (o recaptura) de los organismos en cierta ocasión de captura (Tabla 2). En la presente investigación se obtuvieron 5 ocasiones de captura debido a que se visitaron las localidades durante 5 semanas con una visita semanal. En las historias de captura también se pudo integrar el efecto de la talla como covariable y las localidades como grupos para su análisis en el software MARK (Tabla 2).

Tabla 2. Ejemplos de la estructura de las historias de captura. Cada renglón contiene los destinos posibles de los organismos recapturados en campo en las 5 ocasiones de captura (los primeros 5 dígitos), la localidad a la que pertenecen (remarcados en negro) y la talla (longitud estándar en mm) a la que fueron observados por primera vez. La talla se utilizó como covariable en los análisis demográficos.

Historias de captura	Interpretación
11101 1 0 0 0 0 24.3;	Organismo que fue capturado en las primeras tres ocasiones de captura, no se observó en la cuarta ocasión de captura y hasta la quinta ocasión se volvió a capturar. El Individuo pertenece a la localidad 1. Su talla observada fue de 24.3 mm.
11010 0 1 0 0 0 15.9;	Organismo que fue capturado en las primeras dos ocasiones de captura, no se observó en la tercera ocasión de captura, en la cuarta ocasión se volvió a encontrar y en la última ocasión de captura ya no se observó. El Individuo pertenece a la localidad 2. Su talla observada fue de 15.9 mm.
10111 0 0 0 0 1 18.3;	Organismo que fue capturado en la primera ocasión de captura, no se observó en segunda ocasión de captura y en las subsecuentes ocasiones de captura se observó. El individuo pertenece a la localidad 5. Su talla observada fue de 18.3 mm.
11111 0 0 0 0 1 22.1;	Organismo que en todas las ocasiones de captura se capturó. El Individuo pertenece a la localidad 6. Su talla observada fue de 22.1 mm.

Posteriormente, se pusieron a prueba distintos modelos que difieren en la forma en la que los parámetros (ϕ y p ; Tabla 3) pueden variar. Los modelos fueron de tipo Cormack-Jolly-Seber (CJS) para poblaciones abiertas (Jolly, 1965; Seber, 1965; Lebreton et al., 1992). En estos modelos se utilizan recapturas de organismos vivos y que son liberados también vivos.

Tabla 3. Ejemplos de modelos que representan distintas fuentes de variación de las tasas de supervivencia (ϕ) y recaptura (p) y que fueron ajustados a los datos de marcaje y recaptura de *Poeciliopsis baenschi*.

Modelos	Interpretación
$\phi_L p_C$	ϕ es afectada por la localidad y p es constante.
$\phi_C p_{Sx}$	ϕ es constante y p es afectada por el sexo.
$\phi_T p_L$	ϕ es una función de la talla y p es afectada por la localidad.
$\phi_T^2 p_T$	ϕ es una función cuadrática de la talla y p es afectada por la talla.

Inicialmente, se pusieron a prueba varios modelos en los cuales los parámetros (supervivencia y recaptura) sólo podían estar afectados por un solo efecto como la talla (T), la talla cuadrática (T^2), el sexo (Sx), la localidad (L) o ser simplemente constantes (C). La talla es la medida del largo del pez (mm) tomada en campo para cada espécimen capturado. Los modelos de la talla y la talla cuadrática son diferentes debido a que en el primero se espera una respuesta lineal (una sola pendiente positiva o negativa) del parámetro en función de la talla y en el segundo se espera una respuesta que no es lineal sino cuadrática (una pendiente positiva y otra negativa). Es decir, en el modelo de talla cuadrática la supervivencia es más alta o más baja en las tallas intermedias en comparación con la supervivencia de las tallas extremas (tallas pequeñas o grandes), formando una parábola. En segundo lugar, se probaron modelos aditivos que son modelos con efectos de dos o tres factores (p.e., modelo aditivo de talla, sexo y localidad = $T + Sx + L$; modelo aditivo de localidad y talla = $L + T$; modelo aditivo de localidad y sexo = $L + Sx$). En tercer lugar, los parámetros podrían ser afectados por dos o más factores y por la interacción de los mismos factores formando un modelo con interacciones (p.e., modelo de interacción del sexo y la localidad = $Sx \times L$; modelo de la interacción de la talla

cuadrática y localidad = $T^2 \times L$; modelo de la interacción de la localidad, talla cuadrática y sexo = $L \times T^2 \times Sx$). La interacción significa que el efecto de un factor (p.e., localidad) depende de los niveles del otro factor (p.e., sexo).

En total se construyeron 95 modelos los cuales difieren de acuerdo con las distintas combinaciones de los factores afectando a ϕ y ρ (Tabla 4). Estos modelos representan distintos escenarios que pueden presentarse en la realidad, es decir, hipótesis alternativas acerca de la forma en la que los parámetros de interés (ϕ y ρ) pueden afectarse de acuerdo a factores como la localidad, el sexo y la interacción de los mismos. Los procedimientos de ML implementados en el software MARK permiten conocer cuál es el modelo más verosímil o que se acerca a la realidad desconocida de acuerdo a nuestro conjunto de datos recolectados en campo.

Tabla 4. Ejemplos de los distintos escenarios o modelos puestos a prueba en el análisis demográfico.

Modelos			
$\phi_{L \times Sx \times T}^2 \rho_L$	$\phi_{Sx \times L} \rho_{Sx}$	$\phi_L \rho_{L \times Sx}$	$\phi_{T \times L} \rho_L$
$\phi_{L+Sx} \rho_T$	$\phi_{Sx \times T} \rho_L$	$\phi_{L \times T}^2 \rho_L$	$\phi_C \rho_L$
$\phi_{L+T}^2 \rho_{L \times Sx}$	$\phi_{T+L} \rho_L$	$\phi_C \rho_C$	$\phi_L \rho_{L \times Sx}$
$\phi_L \rho_C$	$\phi_T^2 \rho_C$	$\phi_{L \times T} \rho_C$	$\phi_{Sx} \rho_C$

Para escoger el mejor modelo, existen principios y estrategias, en el programa MARK se utilizó el principio de parsimonia. Este principio indica que un modelo con muchos parámetros es indeseable, porque a medida que aumenta el número de parámetros, la verosimilitud del modelo decrece (Lebreton et al., 1992). Por lo tanto, se

selecciona el modelo que con el menor número de parámetros se ajusta de mejor manera a los datos, y será el modelo más verosímil y parsimonioso (Johnson y Omland, 2004).

Para seleccionar el modelo más verosímil se utilizó el Criterio de Información de Akaike (AIC; Akaike, 1973). Este criterio representa una medida de la verosimilitud de cada modelo que es penalizada por el número de parámetros que son calculados. El mejor modelo es el que tiene menor AIC y representa el escenario que tiene un mayor apoyo en los datos tomados en campo.

MARK proporciona otras medidas para comparar los modelos como el ΔAIC , que nos permite distinguir si un modelo difiere de otro respecto al nivel de ajuste hacia los datos. Si $\Delta AIC > 2$, los modelos que se están comparando son diferentes en cuanto a su nivel de ajuste. Si $\Delta AIC < 2$, los modelos que se están comparando son iguales en su ajuste hacia los datos. Otra manera para comparar los modelos es calculando las medidas de plausibilidad relativa (i.e., la verosimilitud) de cada modelo a través del peso normalizado de Akaike (w_i). Estos pesos indican el apoyo relativo que tienen cada modelo en los datos y ayudan a la comparación entre ellos. Por ejemplo, un modelo con un w_1 grande tendrá más apoyo en los datos en comparación con un modelo con un w_2 pequeño. De modo que el modelo que tenga menor AIC y con el mayor peso normalizado será el mejor modelo de todos los que se ajustaron en el programa MARK. Si es cierto que las tasas de mortalidad difieren entre sitios, se espera que el modelo con el mejor ajuste en los datos sea uno en el que la tasa de supervivencia sea una función de la localidad y su interacción con algún otro factor. Es decir, un modelo de tipo: $\phi_L \rho_C$, $\phi_L \rho_{Sx}$, $\phi_L \rho_{LXSx}$, $\phi_{LxT} \rho_C$, $\phi_{LxT}^2 \rho_{L+Sx}$, etc.

Aún a pesar de que se seleccionó el mejor modelo con los principios y estrategias elegidas, existe incertidumbre con respecto a los demás escenarios biológicos que también podrían ocurrir (debido a que nunca la probabilidad del mejor modelo será de 1; Burnham y Anderson, 2002). Por tal motivo, en lugar de calcular solamente ϕ y ρ del

mejor modelo (o con el menor AIC), se calcularon promedios ponderados. Los promedios ponderados calculan los parámetros deseados tomando en cuenta todos los modelos respetando su peso normalizado (w_i ; medida de plausibilidad relativa). En consecuencia, las probabilidades de los parámetros se ajustan de acuerdo a la importancia del modelo y en función de su verosimilitud, proporcionándole mayor importancia al modelo que tiene mayor peso. Los promedios ponderados se calculan usando la ecuación:

$$\phi \text{ y } p \text{ (ponderados)} = \sum (\phi_i \text{ ó } p_i) \times w_i$$

donde el subíndice i representa a cualquier modelo i , de tal modo que ϕ_i (o p_i) representa al parámetro derivado del modelo particular i y w_i representa al peso normalizado del modelo i . Así los promedios ponderados arrojan valores muy confiables de las probabilidades de supervivencia y recaptura (Johnson y Omland, 2004; Cooch y White, 2009). El paso final para el análisis demográfico fue obtener las estimaciones de la probabilidad de mortalidad en las distintas poblaciones de *P. baenschi*. La probabilidad de mortalidad simplemente se estimó como $1 - \phi$, donde ϕ representa un promedio ponderado de la probabilidad de supervivencia de cada población estudiada.

Análisis morfológico

Morfometría Geométrica

Los métodos de morfometría geométrica (MG) son utilizados para el análisis de la forma en muchas áreas de investigación biológica (p.e, ecología, evolución y paleontología; Hard et al., 2000; Kassan et al., 2003; Trapani, 2003; Adams et al., 2004; Zúñiga-Vega et al., 2007; Langerhans y Makowicz, 2009). La MG proporciona una amplia, fácil comparación y visualización de las distintas y complejas formas entre los individuos, lo cual la convierte en una herramienta muy poderosa y útil (Zelditch et al., 2004). Por lo que el análisis de la forma a través de MG es un enfoque que ayuda a entender las diversas causas de la

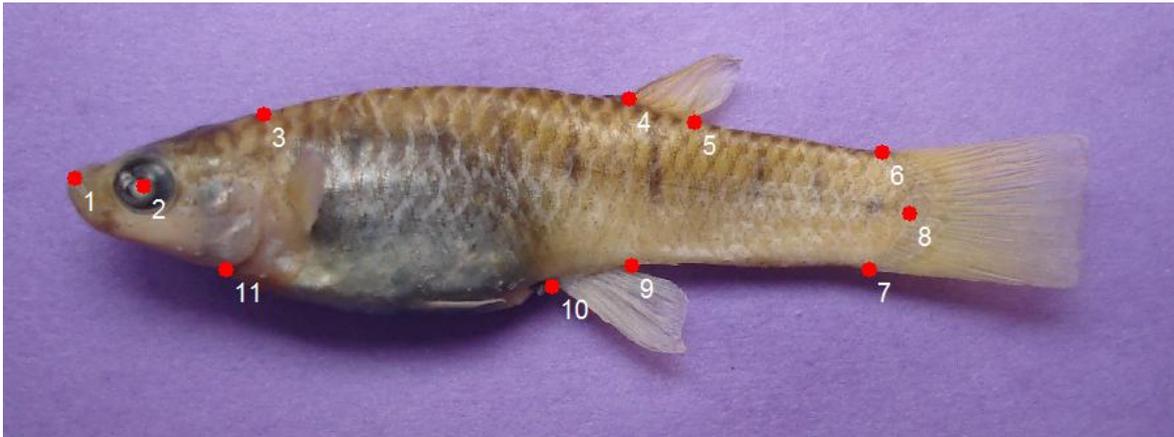
variación y transformación morfológica como respuestas a presiones selectivas del medio ambiente (Zelditch et al., 2004).

La MG se basa en la posición de puntos anatómicos homólogos (*landmarks*), que se colocan en fotos digitales de cada individuo estudiado. Estos puntos se colocan en lugares anatómicos que pueden ser identificados en cada individuo sin margen de error. A diferencia de la morfometría tradicional (basado en mediciones lineales), los puntos anatómicos pueden colocarse en lugares más específicos, no importando si son curvas o si los individuos son de diferente talla. Los puntos anatómicos son la manera más precisa y adecuada de representar y medir cualquier estructura morfológica de los organismos, además de corregir por su alometría.

Se tomaron fotos laterales de individuos de cada sexo y de cada población para un total de 364 fotos (67 en Río Armería, 32 machos y 35 hembras; 58 Arroyo Chandiablo, 38 machos y 20 hembras; 67 Río Coahuayana, 35 machos y 32 hembras; 64 Río Cuzalapa, 43 machos y 21 hembras; 54 Río Purificación, 25 machos y 29 hembras; 54 Río Pilastón, 30 machos y 64 hembras). Posteriormente, con ayuda del Software tpsDig (<http://life.bio.sunysb.edu/ee/rohlf/software.html>; Rohlf, 2006) se colocaron 11 puntos anatómicos homólogos en cada organismo de cada población y de cada sexo (Figs. 7a y b).

Debido a que la morfología entre sexos es distinta en *P. baenschi* y por la particularidad de síntesis del análisis multivariado de la forma (i.e., Análisis de Componentes Principales), el mayor eje de variación de la forma podría representar únicamente diferencias entre sexos. Por lo tanto, separé el análisis morfométrico para machos y hembras para no resaltar únicamente las diferencias entre sexos. Así, los análisis de MG permitieron observar únicamente las diferencias de la forma con respecto a los factores que se pusieron a prueba (mortalidad y flujo de agua).

a



b

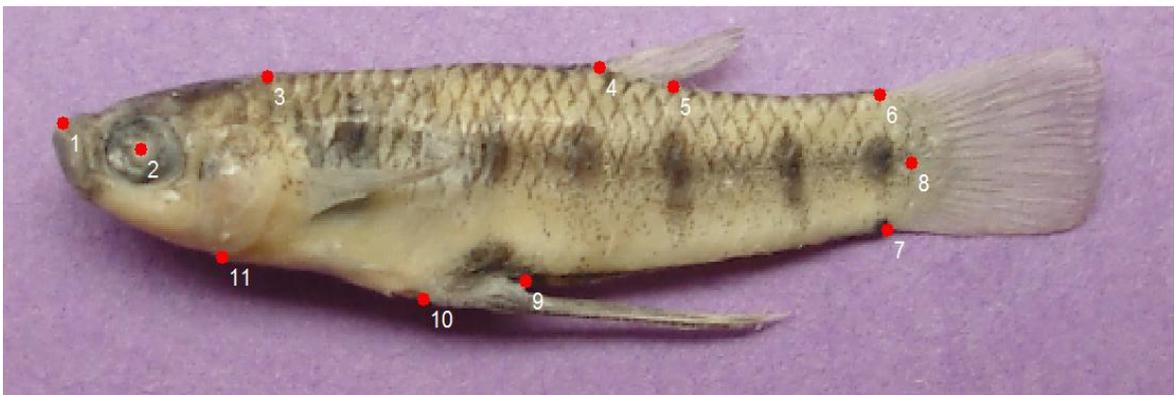


Figura 7. Puntos anatómicos homólogos (*landmarks*) utilizados para el análisis de la forma en (a) hembras y en (b) machos. (1) Punto máximo antero-dorsal de la mandíbula, (2) centro del ojo, (3) hendidura del final antero-posterior de la cabeza, (4) inserción anterior de la aleta dorsal, (5) inserción posterior de la aleta dorsal, (6) inserción dorsal de la aleta caudal, (7) inserción ventral de la aleta caudal, (8) punto medio-posterior del ancho de la aleta caudal, (9) inserción posterior de la aleta anal, (10) inserción anterior de la aleta anal, (11) inserción del opérculo y perfil ventral del cuerpo.

El siguiente paso fue convertir las coordenadas anatómicas en variables de forma (*Partial Warps*, PW's) por medio del software tpsRelw (<http://life.bio.sunysb.edu/ee/rohlf/software.html>; Rohlf, 2007). Las variables de forma son difíciles de interpretar porque son dependientes unas con otras, además de que los patrones de variación y covariación contienen mucha información (Zelditch et al., 2004). Por tal motivo, se construyeron nuevas variables de forma que se puedan analizar con mayor facilidad por medio de un análisis de Componentes Principales (PCA) llevado a cabo sobre los PW's. El PCA tiene como objetivo reducir la dimensionalidad, simplificar los patrones de variación y hacerlos más fáciles de interpretar, reemplazando las variables originales de la forma o PW's con otras nuevas llamadas variables RW's (*Relative Warps*). Las variables RW's son combinaciones lineales de las variables originales y son independientes unas de otras. La primer RW (que corresponde al primer componente principal) explica la mayor cantidad posible de la variabilidad en los datos. Luego, el segundo RW (que corresponde al segundo componente principal) explica la mayor variabilidad posible que no explicó el primer RW, y así sucesivamente. Por lo tanto, la ventaja de utilizar las RW's es que la mayoría de la variación en las muestras se resume en pocas variables RW's. En 1 o 2 variables RW's se tiene la mayoría de la variación total de la muestra.

También por medio del software tpsRelw se pueden construir redes de deformación, que ayudan a visualizar con mayor facilidad el cambio entre los individuos que experimentan distintas intensidades de los factores ambientales (Fig.6a y b). De tal manera, que es más fácil analizar, por ejemplo, el 60-80 % de la variación en la forma de los individuos con 2 variables RW's que se pueden graficar con redes de deformación, en comparación con las múltiples variables originales (PW's).

Análisis estadístico

Uso del centroide

En MG se considera que la talla es independiente de la forma. Por lo tanto, se utilizó el tamaño del centroide como una medida de la talla de cada pez (*centroid size*, valor que corresponde al punto geométrico que está justo en medio de todos los puntos anatómicos de cada individuo; Zelditch et al., 2004). El tamaño del centroide también se calculó mediante el programa tpsRelw. En términos matemáticos, el centroide es la raíz cuadrada de las sumas de las distancias cuadradas de cada punto anatómico hacia el centro de la forma. En el análisis estadístico se utilizó el centroide como covariable para corregir las diferencias en tamaño entre los peces.

Comparación de la forma entre sitios con distintas intensidades de mortalidad y velocidades del flujo del agua

Para el análisis de la variación de la forma entre los distintos regímenes de flujo de agua y las distintas intensidades de mortalidad, se utilizó un análisis multivariado de covarianza (MANCOVA). Las distintas categorías de la mortalidad (alta y baja) y del flujo de agua (alto y bajo) fueron utilizadas como variables categóricas independientes, las variables de forma (RW1, RW2 y RW3) se utilizaron como variables continuas dependientes y el tamaño del centroide se utilizó como covariable. El modelo de MANCOVA proporciona medias ajustadas (o corregidas) por la covariable para cada variable de forma (para cada RW), correspondientes a cada categoría de la mortalidad y flujo de agua. Los resultados de las medias ajustadas obtenidos de la MANCOVA se graficaron junto a las redes de deformación correspondientes para su posterior interpretación biológica.

Morfometría tradicional

En la década pasada usualmente se medía la longitud, la profundidad y la amplitud de los organismos o de alguna estructura morfológica en particular para obtener resultados de análisis morfométricos (Blackith y Reyment, 1971; Anderson, 1988; Marcus, 1990; Adams, 2004). Ahora se sabe que estas técnicas de morfometría tradicional (MT) tienen inconsistencias. Una de las más importantes es que no mide la forma de los organismos o la forma de la estructura con la que deseamos trabajar, sino que sólo mide las diferencias entre las longitudes tomadas. En la presente investigación pongo a prueba las diferencias entre la MG y MT. De igual manera que en MG, en MT se dividió el análisis de la forma entre machos y hembras para observar si las diferencias con respecto a los factores planteados (flujo de agua y mortalidad) son consistentes entre los dos métodos.

Se utilizaron las fotos tomadas en campo de todos los peces de cada localidad para el análisis de geometría tradicional y su relación entre los distintos regímenes de flujo de agua y de mortalidad. Se asignaron 5 mediciones para cada individuo con ayuda del software TPSdig, que también proporciona medidas lineales. Estas medidas son el largo del pez, la amplitud del pedúnculo caudal, el largo del pedúnculo caudal, el ancho máximo del pedúnculo caudal y el ancho máximo del pez (Fig. 8). Las medidas fueron elegidas de acuerdo con las estructuras de los peces que se afectan por los diferentes tipos y conductas de nado y también con respecto a las estructuras que se esperaba que fueran distintas entre alta y baja mortalidad y entre alto y bajo flujo de agua (ver predicciones).

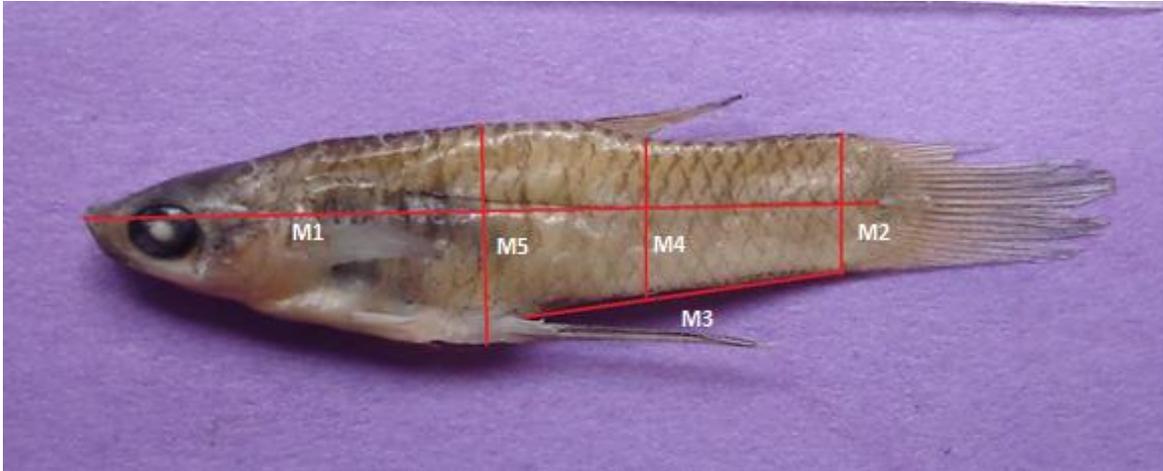


Figura 8. Medidas lineales utilizadas para el análisis de morfometría tradicional en machos y hembras de cada localidad. (M1) Largo del pez, (M2) amplitud del pedúnculo caudal, (M3) largo del pedúnculo caudal, (M4) Ancho máximo del pedúnculo caudal, (M5) Ancho máximo del pez.

Análisis estadístico

Medida lineal del tamaño

La medida 1 o longitud total (M1) de cada pez se utilizó como una medida de la talla en el análisis de morfometría tradicional. Del mismo modo que se utilizó el centroide como covariable en morfometría geométrica, la longitud total fue utilizada como covariable en geometría tradicional.

Comparación de las medidas lineales entre sitios con distintas intensidades de mortalidad y velocidades del flujo del agua

Para el análisis estadístico de la variación en la forma a través de medidas morfológicas tradicionales y el efecto de las distintas categorías del flujo de agua (bajo o alto) y las

distintas intensidades de mortalidad (baja o alta) se utilizó otro análisis multivariado de covarianza (MANCOVA). La mortalidad y el flujo de agua fueron utilizados como variables categóricas independientes, las variables de forma tradicionales o las medidas lineales (M2-M5) se utilizaron como variables continuas dependientes y la medida del largo del pez (M1) se utilizó como covariable. El modelo de MANCOVA proporciona medias ajustadas (o corregidas) por la covariable para cada variable de forma (para cada RW), correspondientes a cada categoría de la mortalidad y flujo de agua. Por último, las medias ajustadas obtenidas del MANCOVA se graficaron para su posterior interpretación biológica.

RESULTADOS

ESTIMACIÓN DE TASAS DE MORTALIDAD

El modelo de mayor ajuste a los datos de las poblaciones de *P. baenschi* indicó que la supervivencia está afectada por la interacción de la localidad y la talla cuadrática ($\phi_{L \times T}^2$; AIC = 4574.91), mientras que la probabilidad de recaptura es afectada por la interacción del sexo y la localidad ($p_{S \times L}$). Esto implica que la tasa de supervivencia es una función cuadrática de la talla (los individuos de tamaño intermedio experimentan distinta mortalidad en comparación con los individuos de tallas grandes o pequeñas) y que la forma de esta función difiere entre poblaciones. La probabilidad de recaptura difiere entre sexos y la magnitud de esta diferencia depende de la población (interacción). El segundo mejor modelo difiere únicamente en la supervivencia, que es afectada por la interacción de la localidad y la talla. Este modelo tiene un ajuste hacia los datos totalmente diferente al primer modelo ($\phi_{L \times T}$; $\Delta AIC = 8.2$; Tabla 5). Además, el primer mejor modelo tiene el mayor peso ($w = 0.96$ ó el 96% de apoyo) y alcanza a ser distinto, en términos de su ajuste a los datos, del segundo mejor modelo ($\Delta AIC > 2$). Por lo tanto, el primer modelo tiene el

mejor ajuste a los datos por tener el menor AIC y es diferente a cualquier otro modelo (Tabla 5).

Tabla 5. Modelos que resultaron con mejor ajuste a los datos de marcaje y recaptura de *Poeciliopsis baenschi*. Para cada modelo se presenta: (1) el criterio de información de Akaike (AIC), (2) la diferencia en los valores del AIC de cada modelo con respecto al mejor modelo (Δ AIC), (3) el peso normalizado de Akaike que indica el grado de apoyo de cada modelo (w). Las probabilidades de supervivencia de cada modelo pueden verse afectadas por la localidad (L), el sexo (S), la talla (T), la talla cuadrática (T^2), ser simplemente constante (C) y por las interacciones de estos factores. La probabilidad de captura de los modelos puede ser afectada por el sexo (S), por la localidad (L) y por las interacciones de estos factores. Se muestran solamente los cinco modelos con el ajuste más alto.

Modelos	AIC	ΔAIC	w
$\phi_{L \times T}^2 p_{S \times L}$	4574.91	0.000	0.964
$\phi_{L \times T} p_{S \times L}$	4583.10	8.193	0.016
$\phi_{L \times T}^2 p_L$	4584.04	9.133	0.010
$\phi_{L \times T}^2 p_{S+L}$	4585.84	10.93	0.004
$\phi_{L \times T}^2 p_C$	4587.92	13.01	<0.001

Tomando en cuenta el peso de todos los modelos, se obtuvieron los promedios ponderados (Tabla 6). Claramente, la supervivencia es diferente entre localidades sin importar el sexo (Fig. 9). Además, la supervivencia es una función cuadrática de la talla (Fig. 10). Se puede observar que en las poblaciones de Armería, Chandiablo, Coahuayana y Pilastón los peces de tallas intermedias tienen mayores tasas de supervivencia en comparación con los peces de tallas extremas (Fig. 10). A diferencia de las localidades de

Cuzalapa y Purificación en las que los peces de tallas intermedias tienen menores tasas de supervivencia en comparación a los peces con tallas extremas (Fig.10).

Tabla 6. Tasas de supervivencia semanales estimadas a partir de los promedios ponderados que toman en cuenta el apoyo relativo de todos los modelos ajustados a los datos de marcaje y recaptura de *Poeciliopsis baenschi*. Se muestran las estimaciones para cada localidad y de cada grupo (hembra o macho) con su respectivo intervalo de confianza (95%).

Localidades	Grupo	Promedio ponderado de ϕ	Intervalo de confianza
Purificación	Hembras	0.708	0.604 - 0.794
	Machos	0.708	0.604 - 0.794
Cuzalapa	Hembras	0.488	0.404 - 0.573
	Machos	0.489	0.405 - 0.573
Chandiablo	Hembras	0.665	0.449 - 0.828
	Machos	0.665	0.448 - 0.829
Pilastón	Hembras	0.538	0.364 - 0.702
	Machos	0.538	0.361 - 0.705
Coahuayana	Hembras	0.778	0.687 - 0.849
	Machos	0.778	0.681 - 0.851
Armería	Hembras	0.777	0.575 - 0.899
	Machos	0.777	0.575 - 0.900

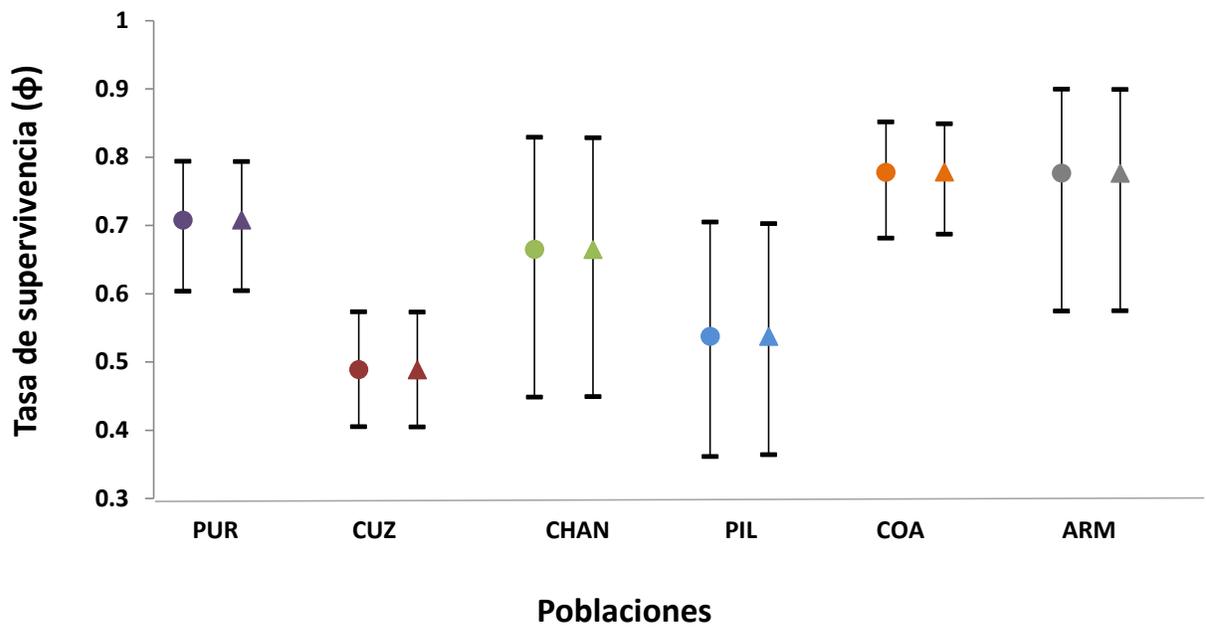


Figura 9. Tasas de supervivencia semanales (ϕ) para seis poblaciones de *Poeciliopsis baenschi*. Se muestran las estimaciones para hembras (círculos) y machos (triángulos) para cada localidad de estudio. Las abreviaturas representan a los sitios de estudio de acuerdo con la Tabla 8. Las barras denotan los intervalos de confianza del 95 %.

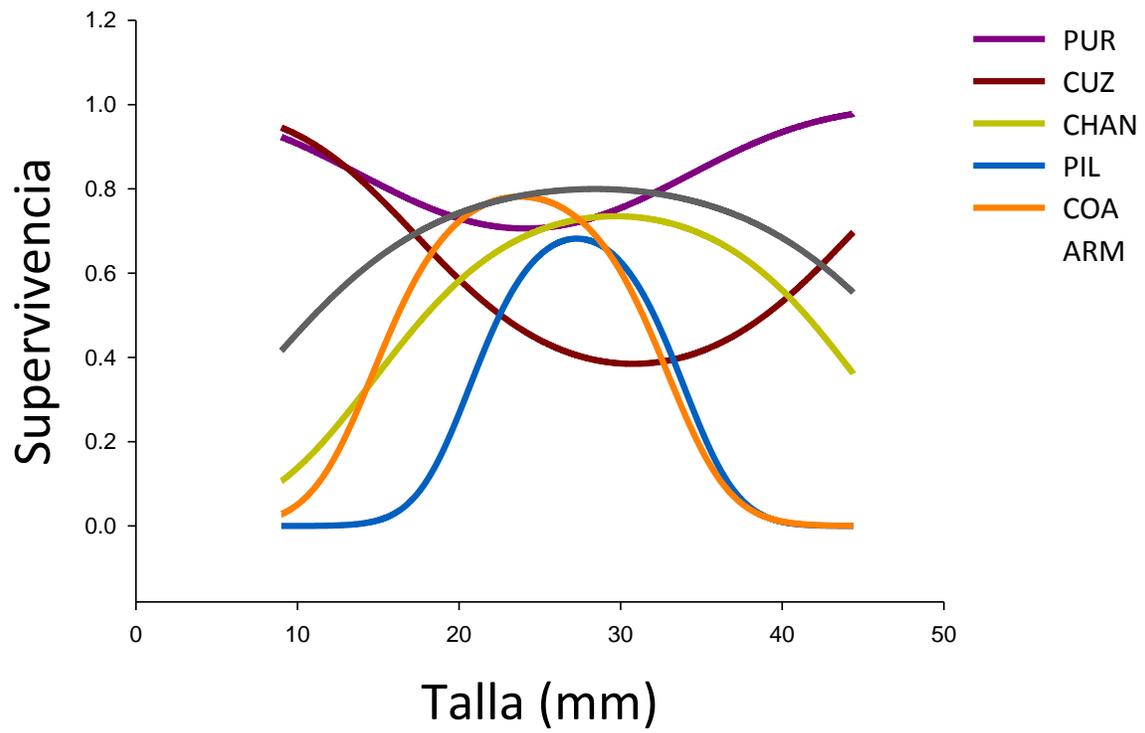


Figura 10. Relación entre la talla de los organismos y la tasa de supervivencia para diferentes poblaciones de *Poeciliopsis baenschi*.

Se obtuvieron las estimaciones de las tasas de mortalidad ($1 - \phi$) correspondientes para cada tasa de supervivencia utilizando los promedios ponderados en cada localidad y sin diferenciar entre sexos, dado que no se encontraron diferencias entre machos y hembras (Tabla 7). Se puede observar que las tasas de mortalidad son contrastantes entre las poblaciones, resaltando las poblaciones de Cuzalapa y Pilastón con mayor mortalidad (0.511 y 0.462 respectivamente; Tabla 7). Por lo tanto, las poblaciones de Cuzalapa y Pilastón fueron clasificadas como poblaciones de alta mortalidad. A diferencia de las poblaciones de Purificación, Chandiablo, Coahuayana y Armería que fueron clasificadas como poblaciones de baja mortalidad.

Tabla 7. Tasas de supervivencia semanales y estimaciones de las tasas de mortalidad ($1 - \phi$) para seis poblaciones de *Poeciliopsis baenschi*. Las poblaciones de mayor mortalidad se remarcan en negro.

Localidades	Promedios ponderados de	
	las tasas de supervivencia	Tasa de mortalidad ($1 - \phi$)
	(ϕ)	
Purificación	0.708	0.292
Cuzalapa	0.489	0.511
Chandiablo	0.665	0.335
Pilastón	0.538	0.462
Coahuayana	0.778	0.222
Armería	0.777	0.223

ESTIMACIÓN DE LAS VELOCIDADES DEL FLUJO DE AGUA

Las velocidades de flujo del agua fueron contrastantes en las distintas localidades ($F = 26.07$, $P < 0.001$). Las poblaciones de Chandiablo y Pilastón tuvieron un flujo de agua nulo (0.0 cm/s) por lo que se clasificaron como poblaciones de bajo flujo de agua. Por lo tanto, las poblaciones de Armería, Coahuayana, Cuzalapa y Purificación fueron clasificadas como poblaciones de alto flujo de agua (16, 6, 37, 12 cm/s respectivamente). Los resultados del cálculo de las velocidades de flujo de agua fueron similares con los resultados de las pendientes calculadas mediante las cartas topográficas. Las poblaciones de Chandiablo y Pilastón obtuvieron las pendientes más bajas (27.32 y 20.32 m/km) en comparación con las poblaciones de Armería, Coahuayana, Cuzalapa y Purificación (70.42, 62.11, 111.11, 60.24 m/km respectivamente). Las pendientes fueron proporcionales a la velocidad del agua calculada en campo (Tabla 8).

Tabla 8. Clasificación de las distintas localidades de estudio del pez vivíparo *Poeciliopsis baenschii* con respecto a velocidad del flujo del agua (cm/s), pendiente topográfica, intensidad de flujo del agua (alto y bajo) e intensidad de mortalidad (alta y baja). Se muestran también las abreviaturas con las que los sitios serán identificados en todo el texto.

Clasificación de sitios					
Localidad	Abreviatura	Velocidad de la corriente del agua (cm/s)	Pendiente (m/km)	Clasificación de flujo del agua	Clasificación de mortalidad
Armería	ARM	16	70.42	Alto	Baja
Chandiablo	CHAN	0	27.32	Bajo	Baja
Coahuayana	COA	6	62.11	Alto	Baja
Cuzalapa	CUZ	39	111.11	Alto	Alta
Pilastón	PIL	0	20.32	Bajo	Alta
Purificación	PUR	13	60.24	Alto	Baja

ANÁLISIS MORFOLÓGICO

Morfometría geométrica

Hembras

Los efectos del centroide, de la mortalidad, del flujo de agua y de su interacción sobre la forma de las hembras de *P. baenschi* resultaron significativos (Λ de Wilks = 0.67, 0.68, 0.37, 0.92, respectivamente; $P < 0.0001$ en todos los casos). Dado que la interacción entre el flujo del agua y la mortalidad fue significativa, las diferencias entre las distintas categorías de la mortalidad (alta y baja) y el flujo del agua (bajo y alto) por separado frecuentemente son significativas. Se presentan los resultados de la variación en la forma en los planos cartesianos RW1-RW2 y RW1–RW3 porque éstos explican la mayor cantidad de variación en los datos (49.94 y 45.15 % de la variación total, respectivamente; Figs. 11 y 12). De esta manera se pueden visualizar con mayor facilidad y comparar la forma con las predicciones biológicas planteadas.

Los resultados mostraron diferencias en la forma de las hembras en los dos primeros ejes de variación (RW1 y RW2) entre las distintas clasificaciones de mortalidad y flujo de agua (Fig. 11). Particularmente, las hembras que experimentan baja mortalidad y alto flujo de agua (i.e., poblaciones de Armería, Coahuayana y Purificación; red de color rosa) tienen una forma con la parte media del cuerpo más estrecha y con el pedúnculo caudal más largo en comparación con las otras categorías. Esta diferencia de las poblaciones de baja mortalidad y alto flujo de agua (red rosa) con respecto a todas las demás es muy clara en el primer eje de variación (RW1). En el segundo eje de variación (RW2) las diferencias son menos marcadas.

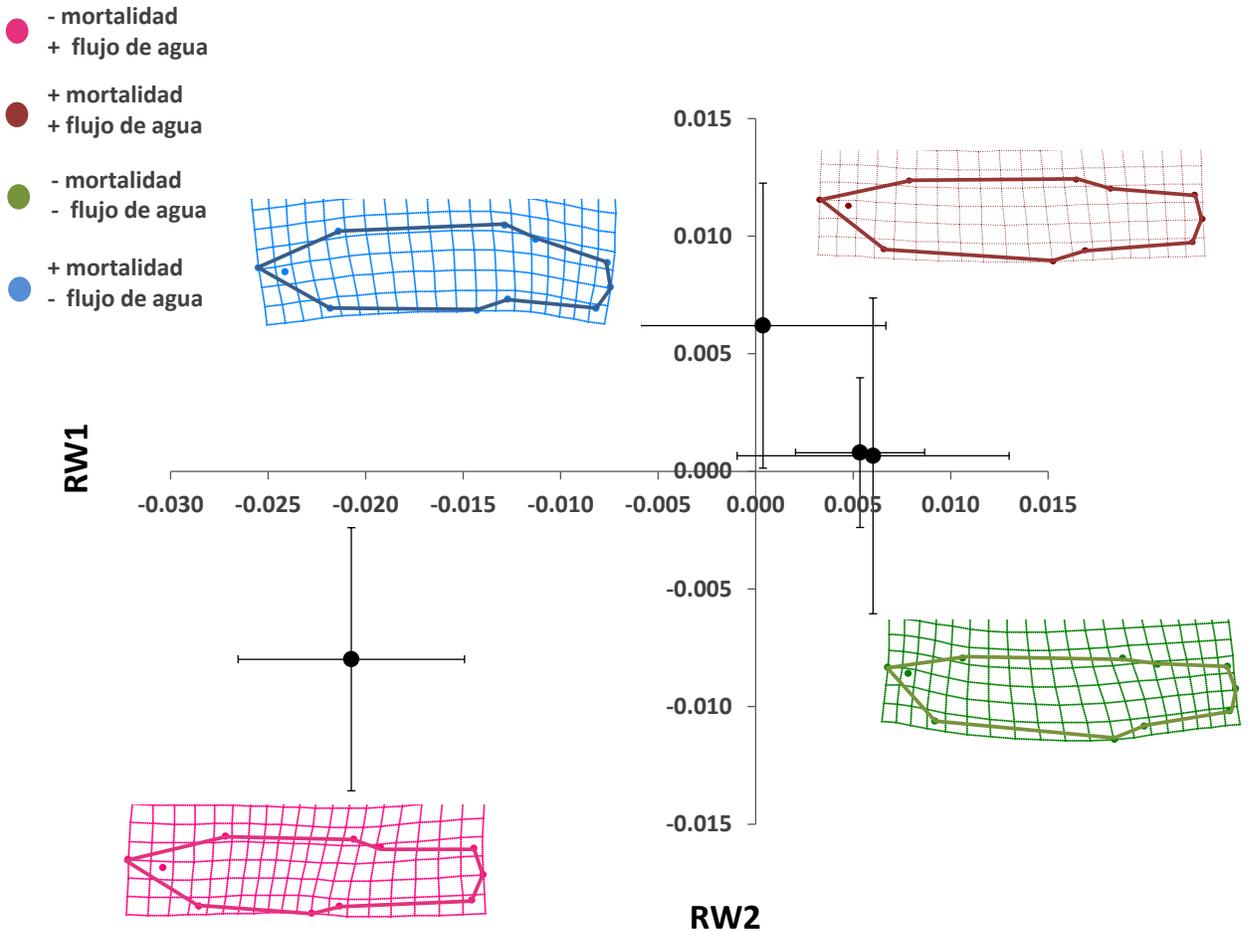


Figura 11. Representación de la forma en hembras de *Poeciliopsis baenschi* (redes de deformación) de acuerdo con los dos primeros ejes de variación (RW1 y RW2) y con respecto a la interacción de distintas intensidades de flujo de agua (alto y bajo) y mortalidad (alta y baja). La red de deformación azul representa a la forma de los peces que experimentan alta mortalidad y bajo flujo de agua (i.e., población de Pilastón). La red de deformación café representa la forma de los peces que experimentan alta mortalidad y alto flujo de agua (i.e., población de Cuzalapa). La red de deformación rosa representa la forma de los peces que experimentan baja mortalidad y alto flujo de agua (i.e., poblaciones de Armería, Coahuayana y Purificación). La red de deformación verde representa la forma de los peces que experimentan baja mortalidad y bajo flujo de agua (i.e., población de Chandiablo). Las barras representan los intervalos de confianza (95%).

Al analizar en conjunto el primer y tercer eje de variación (RW1 y RW3) se encontraron claras diferencias morfológicas entre las distintas clasificaciones de mortalidad y flujo de agua (Fig. 12). El tercer eje de variación resume las diferencias en la parte anterior del cuerpo entre poblaciones. Las hembras que experimentan alta mortalidad y bajo flujo de agua tienen una parte anterior amplia (específicamente la cabeza) y el pedúnculo caudal estrecho (i.e., población de Pilastón; red azul). En contraste, las hembras que experimentan baja mortalidad y bajo flujo de agua tienen una parte anterior del cuerpo pequeña (específicamente la cabeza; i.e., población de Chandiablo; red verde).

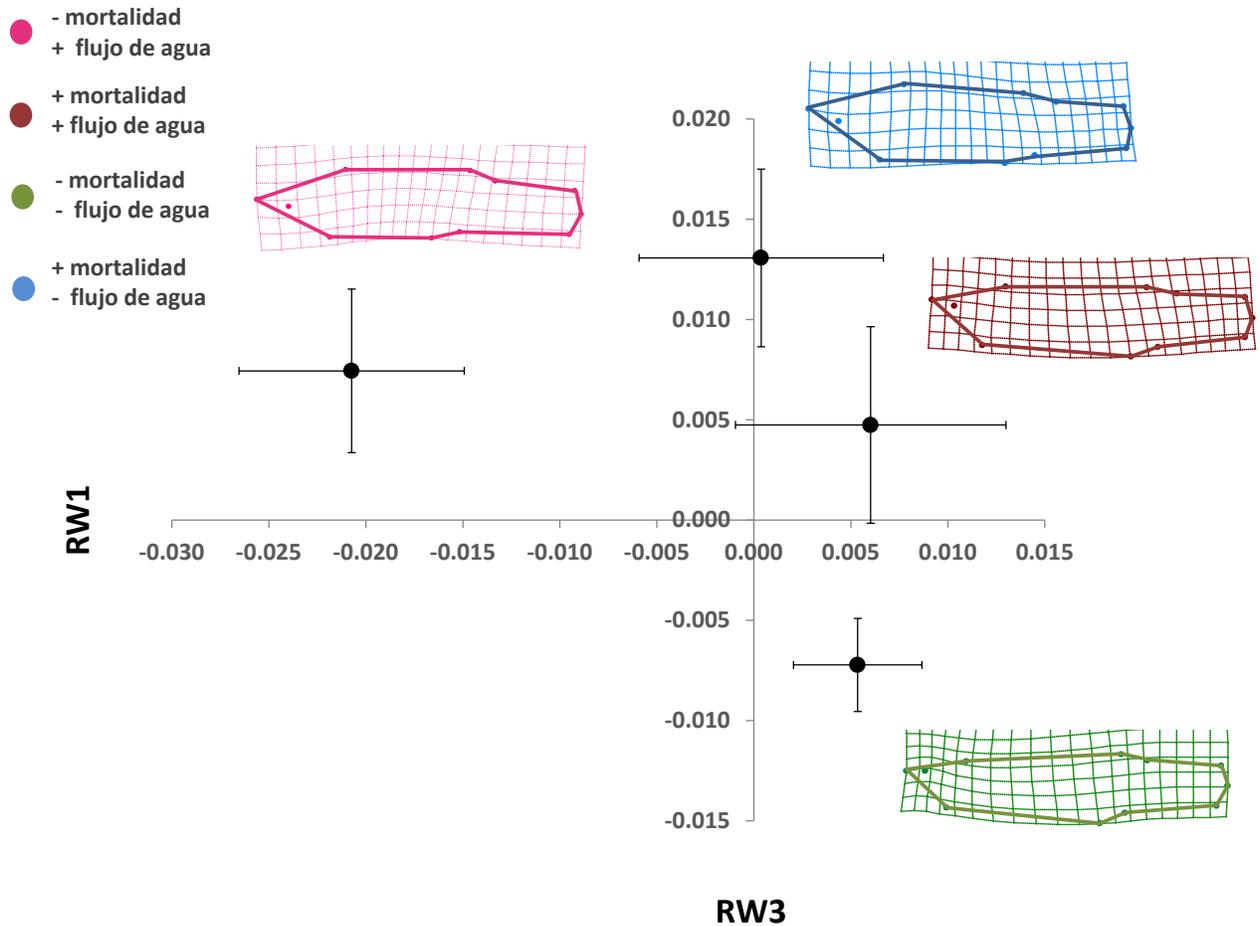


Figura 12. Representación de la forma en hembras de *Poeciliopsis baenschii* (redes de deformación) de acuerdo con el primer y tercer ejes de variación (RW1 y RW3) y con respecto a la interacción de distintas intensidades de flujo de agua (alto y bajo) y mortalidad (alta y baja). La red de deformación azul representa a la forma de los peces que experimentan alta mortalidad y bajo flujo de agua (i.e., población de Pilastón). La red de deformación café representa la forma de los peces que experimentan alta mortalidad y alto flujo de agua (i.e., población de Cuzalapa). La red de deformación rosa representa la forma de los peces que experimentan baja mortalidad y alto flujo de agua (i.e., poblaciones de Armería, Coahuayana y Purificación). La red de deformación verde representa la forma a los peces que experimentan baja mortalidad y bajo flujo de agua (i.e., población de Chandiablo). Las barras representan los intervalos de confianza (95%).

Machos

Los efectos del flujo de agua y de la interacción con la mortalidad (mortalidad \times flujo del agua) sobre la forma de los machos de *P. baenschii* resultaron significativos (Λ de Wilks = 0.92 y 0.59, respectivamente; $P < 0.0001$ en ambos casos). Por el contrario, los efectos del centroide y la mortalidad sobre la forma de los machos no fueron significativos (Λ de Wilks = 0.98 y 0.97 respectivamente; $P = 0.10$ y 0.41, respectivamente).

Nuevamente en esta sección, los resultados que se mencionan son exclusivamente aquellos de los efectos de las interacciones de estos factores sobre los primeros tres ejes de variación morfológica (RW1, RW2 y RW3). Se presentan los resultados de la variación en la forma en los planos cartesianos RW1-RW2 y RW1–RW3 porque éstos explican la mayor cantidad de variación en los datos (49.94 y 45.15 % de la variación total, respectivamente).

Los resultados demuestran diferencias en la forma de los machos en los dos primeros ejes de variación (RW1 y RW2) entre las distintas clasificaciones de mortalidad y flujo de agua (Fig. 13). Existe un continuo de variación morfológica a lo largo del RW1. Este continuo de diferencias morfológicas se inicia con los machos que experimentan baja mortalidad y alto flujo de agua (i.e., poblaciones de Armería, Coahuayana y Purificación; red rosa) que tienen la parte media del cuerpo robusta con el pedúnculo caudal relativamente estrecho. En contraste, el continuo de variación morfológica finaliza con machos que experimentan baja mortalidad y bajo flujo de agua (i.e., población de Chandiablo; red de color verde) que tienen la parte media del cuerpo estrecha y el pedúnculo caudal relativamente largo. En el segundo eje de variación (RW2) no se detectaron diferencias marcadas entre poblaciones (Fig. 13).

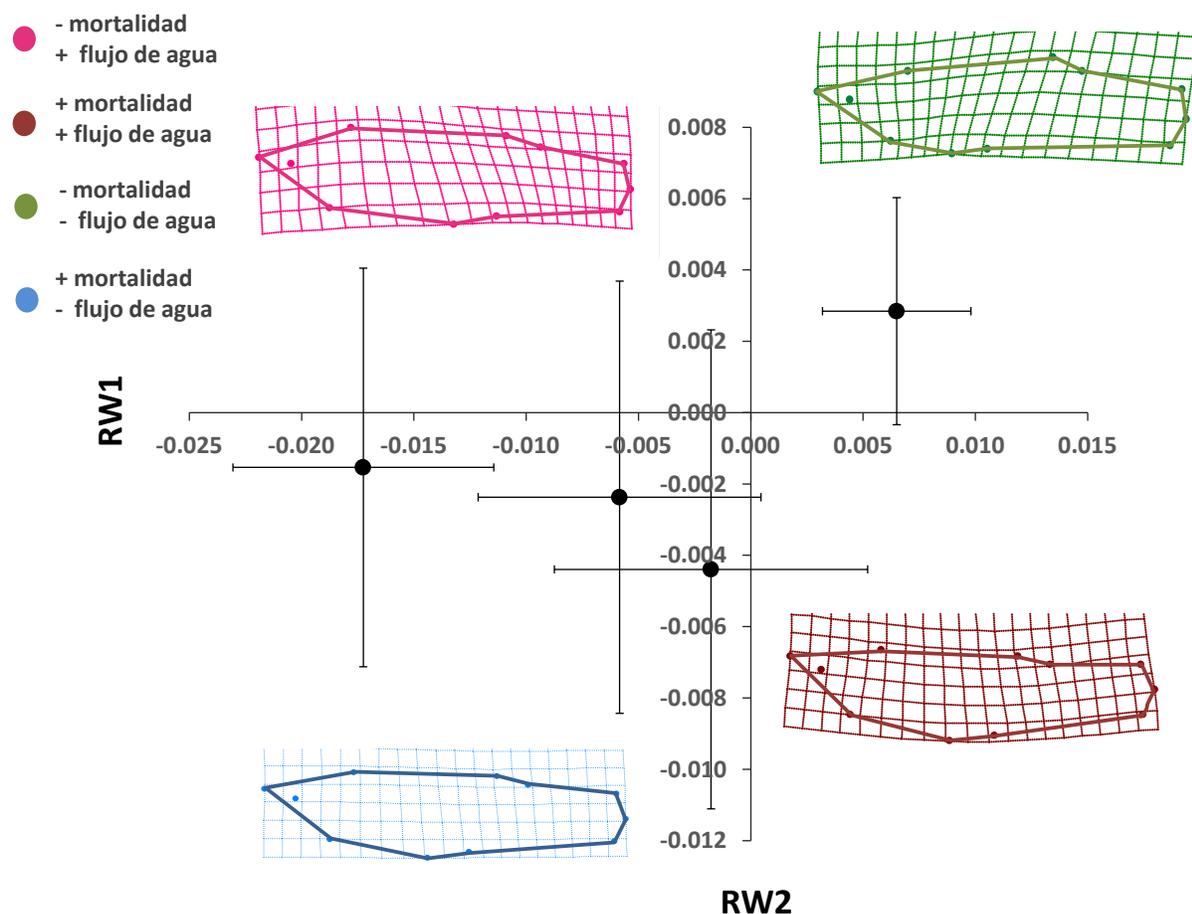


Fig. 13. Representación de la forma en machos de *Poeciliopsis baenschi* (redes de deformación) de acuerdo con los dos primeros ejes de variación (RW1 y RW2) y con respecto a la interacción de distintas intensidades de flujo de agua (alto y bajo) y mortalidad (alta y baja). La red de deformación azul representa a la forma de los peces que experimentan alta mortalidad y bajo flujo de agua (i.e., población de Pilastón). La red de deformación café representa la forma de los peces que experimentan alta mortalidad y alto flujo de agua (i.e., población de Cuzalapa). La red de deformación rosa representa la forma de los peces que experimentan baja mortalidad y alto flujo de agua (i.e., poblaciones de Armería, Coahuayana y Purificación). La red de deformación verde representa la forma a los peces que experimentan baja mortalidad y bajo flujo de agua (i.e., población de Chandiablo). Las barras representan los intervalos de confianza (95%).

Por otro lado, al analizar en conjunto el primer y tercer eje de variación (RW1 y RW3) se encontraron claras diferencias morfológicas entre las distintas clasificaciones de mortalidad y flujo de agua (Fig. 14). De la misma forma que en el primer RW, el tercer eje de variación resume un continuo de variación morfológica marcada entre las poblaciones. Este continuo morfológico indica un cambio gradual en la parte media del cuerpo y la longitud del pedúnculo caudal en machos. El continuo de variación comienza con los machos que experimentan baja mortalidad y alto flujo de agua (i.e., poblaciones de Armería, Coahuayana y Purificación; red rosa) que tienen la parte anterior del cuerpo más amplia (particularmente la cabeza) y el pedúnculo caudal corto. En contraste, el continuo de variación acaba con los machos que experimentan baja mortalidad y bajo flujo de agua (i.e., población de Chandiablo; red verde) que tienen la parte anterior del cuerpo más estrecha (particularmente la cabeza muy pequeña) con el pedúnculo caudal largo.

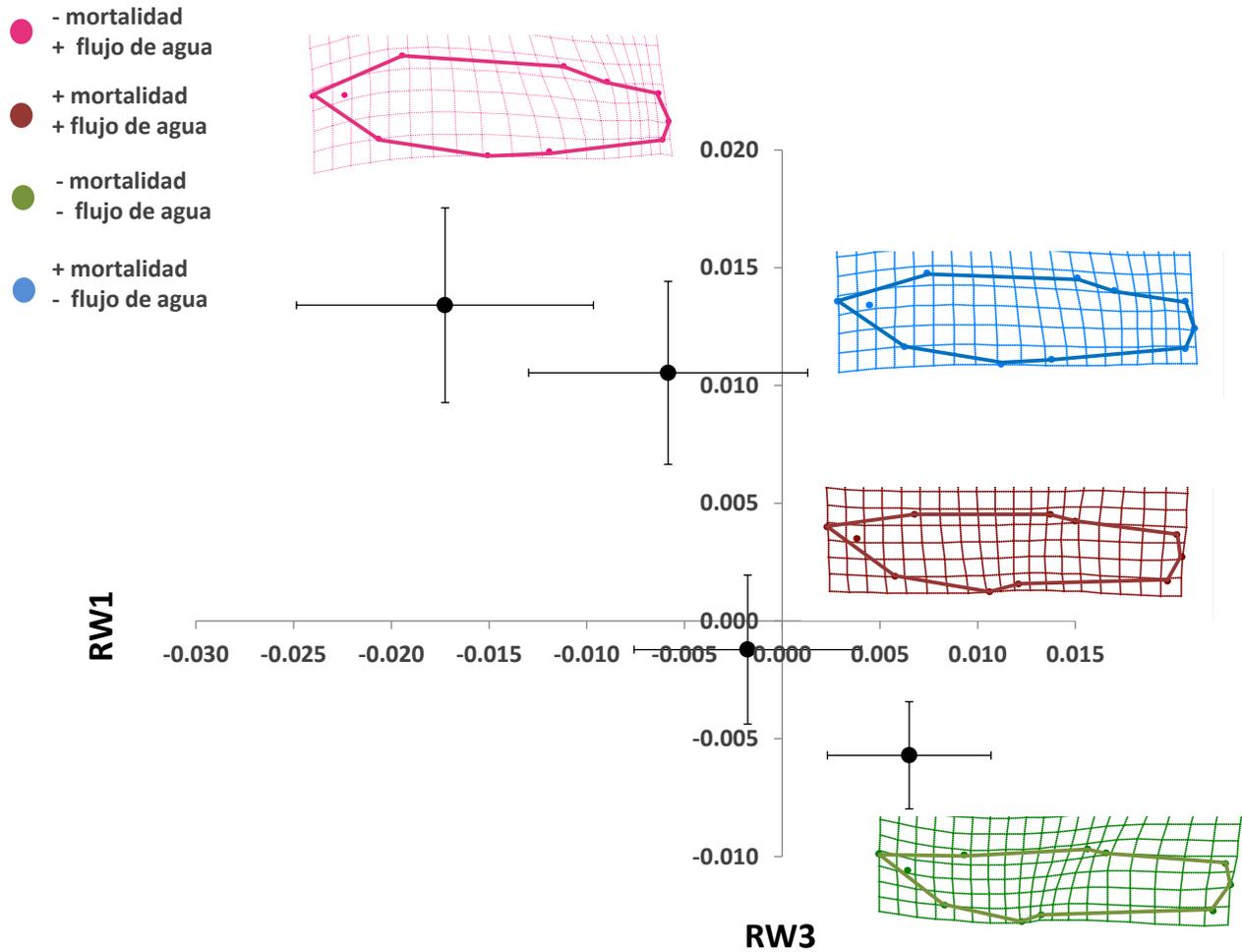


Fig. 14. Representación de la forma de los machos de *Poeciliopsis baenschi* (redes de deformación) de acuerdo con el primer y tercer ejes de variación (RW1 y RW3) y con respecto a la interacción de distintas intensidades de flujo de agua (alto y bajo) y mortalidad (alta y baja). La red de deformación azul representa a la forma de los peces que experimentan alta mortalidad y bajo flujo de agua (i.e., población de Pilastón). La red de deformación café representa la forma de los peces que experimentan alta mortalidad y alto flujo de agua (i.e., población de Cuzalapa). La red de deformación rosa representa la forma de los peces que experimentan baja mortalidad y alto flujo de agua (i.e., poblaciones de Armería, Coahuayana y Purificación). La red de deformación verde representa la forma a los peces que experimentan baja mortalidad y bajo flujo de agua (i.e., población de Chandiablo). Las barras representan los intervalos de confianza (95%).

Morfometría tradicional

Hembras

Los efectos de la talla (M1) y el flujo de agua sobre las distintas medidas lineales (M2-M5) de las hembras de *P. baenschi* resultaron significativos (Λ de Wilks = 0.10 y 0.76, respectivamente; $P < 0.001$). Contrariamente a lo esperado, los efectos de la mortalidad y de la interacción de ambos factores sobre las distintas medidas lineales no fueron significativos (Λ de Wilks = 0.90 y 0.18, respectivamente; $P = 0.90$ y 0.18, respectivamente). En esta sección presento también las gráficas del efecto de la mortalidad y el flujo del agua sobre la morfología de las hembras (Fig. 15). En estas gráficas se muestra claramente el efecto de los distintos flujos de agua que sí fue estadísticamente significativo.

Particularmente, las hembras que experimentan baja mortalidad y bajo flujo de agua (i.e., población de Chandiablo) tienen la amplitud del pedúnculo caudal menor en comparación con las hembras que experimentan la misma categoría de mortalidad pero con alto flujo de agua (i.e., poblaciones de Armería, Coahuayana y Purificación; Fig. 15a). En contraste, las hembras que experimentan una alta mortalidad sin importar de cual categoría de flujo de agua provienen (i.e., poblaciones de Cuzalapa y Pilastón) no tienen diferencias significativas en la amplitud del pedúnculo caudal.

El análisis en el largo del pedúnculo caudal de las hembras indicó que no existen diferencias significativas entre las distintas combinaciones de mortalidad y flujo del agua (no se superponen los intervalos de confianza; Fig. 15b). De la misma manera, al analizar el ancho máximo del pedúnculo caudal no se encontraron diferencias significativas entre las medidas de las distintas categorías de mortalidad y flujo de agua (Fig.15c).

Los resultados mostraron diferencias en el ancho máximo de las hembras entre las distintas combinaciones de mortalidad y flujo del agua (Fig. 15d). En general, sobre este carácter se observa claramente el efecto del flujo del agua, sin importar la intensidad de mortalidad. Hembras de poblaciones que experimentan bajo flujo de agua tienen el ancho máximo de pez mayor en comparación con las hembras que experimentan alto flujo de agua (color negro; Fig.15d).

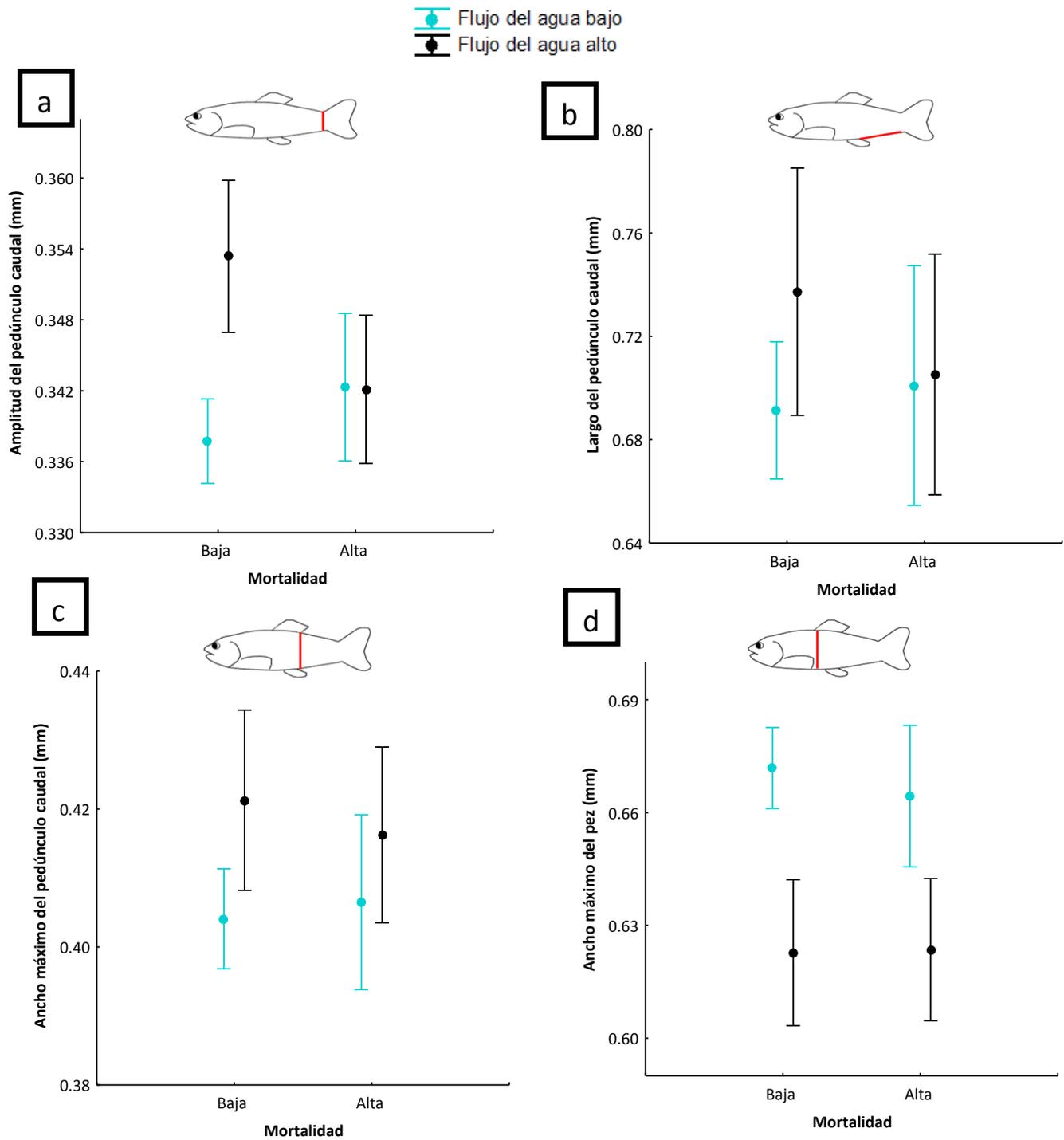


Fig. 15. Diferencias en (a) amplitud del pedúnculo caudal (M2) , (b) largo del pedúnculo caudal (M3), (c) ancho máximo del pedúnculo caudal (M4), (d) ancho máximo del pez (M5) en hembras de *Poeciliopsis baenschii* con respecto a los efectos de la mortalidad (baja y alta) y del flujo del agua (bajo y alto). Las barras denotan los intervalos de confianza (95%). Las poblaciones que corresponden a las distintas intensidades de los factores son descritas en la Tabla 8.

Machos

Los efectos de la talla (M1), la mortalidad y la interacción (mortalidad x flujo de agua) de los machos de *P. baenschi* resultaron significativos (Λ de Wilks = 0.18, 0.79, 0.75, respectivamente; $P < 0.001$). Contrariamente al efecto de flujo del agua que no fue significativo (Λ de Wilks = 0.98; $P = 0.40$).

Se demostraron diferencias en la amplitud del pedúnculo caudal (M2) entre los machos que experimentan únicamente bajo flujo de agua y las distintas combinaciones de mortalidad (Fig. 16a). Se observa que los machos que experimentan una baja mortalidad y bajo flujo de agua (i.e., población de Chandiablo) tienen una mayor amplitud del pedúnculo caudal en comparación con los machos que experimentan alta mortalidad (i.e., poblaciones de Pilastón y Cuzalapa; Fig. 16a).

El análisis en el largo del pedúnculo caudal (M3) de los machos demostró que existen diferencias entre las distintas combinaciones de mortalidad y flujo del agua (Fig. 16b). Los machos que experimentan exclusivamente baja mortalidad y las distintas combinaciones de flujo de agua (alta y baja) tienen el largo del pedúnculo caudal distinto. Es decir, los machos que experimentan baja mortalidad y bajo flujo de agua tienen el pedúnculo caudal más largo en comparación con machos que experimentan la misma clasificación de mortalidad y alto flujo de agua.

Por otra parte, los machos que experimentan iguales condiciones de flujo de agua tienen la medida del largo del pedúnculo caudal diferente con respecto a la categoría de mortalidad en la se encuentran. Los machos que experimentan bajo flujo de agua y baja mortalidad tienen el pedúnculo caudal más largo en comparación con los machos que

experimentan la misma categoría de flujo de agua y alta mortalidad. Por el contrario, los machos que experimentan alto flujo de agua y baja mortalidad tienen el pedúnculo caudal más corto en comparación con los machos que experimentan la misma categoría de flujo de agua y alta mortalidad (Fig. 16b).

Al analizar el ancho máximo del pedúnculo caudal del pez (M4) en los machos no se encontraron diferencias significativas sobre las interacciones de la mortalidad y el flujo del agua (Fig.16c). El análisis en el ancho máximo del pez (M5) en machos indicó que existen diferencias notables entre las distintas combinaciones de las categorías de mortalidad y flujo de agua (Fig. 16d). Por una parte, los machos que experimentan baja mortalidad y bajo flujo de agua son menos anchos en comparación con los machos que experimentan la misma categoría de mortalidad y alto flujo de agua. De la misma manera ocurre en los machos que experimentan alta mortalidad y alto flujo de agua que son menos anchos que los machos a que experimentan la misma categoría de mortalidad y bajo flujo de agua.

Por otra parte, se puede observar que también existen diferencias entre el ancho de los machos que experimentan bajo flujo de agua y las diferentes categorías de mortalidad. Es decir, los machos que experimentan baja mortalidad y bajo flujo de agua tienen un ancho menor en comparación con los machos que experimentan alta mortalidad y la misma clasificación del flujo de agua (Fig. 16d).

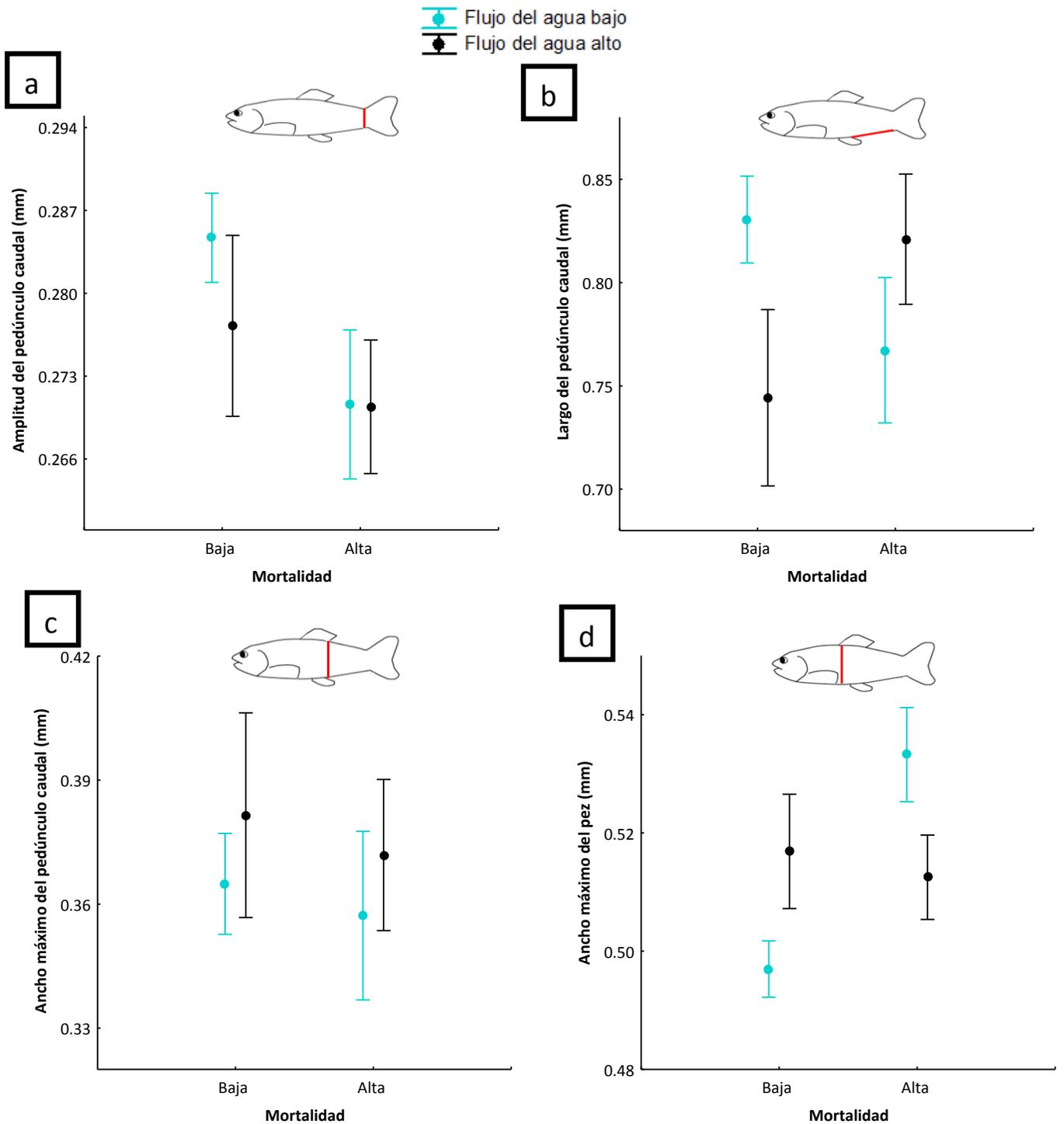


Fig. 16. Diferencias en (a) amplitud del pedúnculo caudal (M2) , (b) largo del pedúnculo caudal (M3), (c) ancho máximo del pedúnculo caudal (M4), (d) ancho máximo del pez (M5) en machos de *Poeciliopsis baenschi* con respecto a los efectos de la mortalidad (baja y alta) y del flujo del agua (bajo y alto). Las barras denotan los intervalos de confianza (95%). Las poblaciones que corresponden a las distintas intensidades de los factores son descritas en la Tabla 8.

DISCUSIÓN

El hábitat de las seis poblaciones de *Poeciliopsis baenschi* incluidas en este estudio difirieron en la velocidad del flujo de agua de los ríos y en la probabilidad de los organismos a morir. De acuerdo a nuestra hipótesis general, estas dos presiones de selección, las características hidrodinámicas y la mortalidad, parecen influir en la variación de las características fenotípicas de los peces. El resultado fue marcadas diferencias en la morfología de machos y hembras de las diferentes poblaciones. Las diferencias morfológicas fueron notables tanto al analizar toda la forma del cuerpo del pez en su conjunto (a través de morfometría geométrica) como al analizar las distintas estructuras anatómicas por separado (morfometría tradicional).

En las distintas localidades se encontraron patrones, en su mayoría inesperados, las características de la forma como de las medidas lineales de los peces con respecto a las diferentes categorías del flujo del agua (alto y bajo) y la mortalidad (alta y baja). En los análisis morfométricos, se muestran resultados muy distintos para machos y hembras tanto en morfometría geometría como en morfometría tradicional. Es decir, los resultados indican que las combinaciones de los dos agentes selectivos que examiné, afectan de manera diferente la morfología de machos y hembras. Los resultados de las combinaciones de las distintas clasificaciones de flujo de agua y mortalidad mostraron nuevos e interesantes patrones que son descritos detalladamente en las siguientes secciones.

DIFERENCIAS EN LAS TASAS DE MORTALIDAD ENTRE POBLACIONES DE *POECILIOPSIS BAENSCHI*

Una gran cantidad de estudios han demostrado que diferentes poblaciones de una misma especie pueden experimentar tasas de mortalidad contrastantes (Houde, 1987; Mangel y Stamps, 2001; Shine, 2001; Lebreton, 1992; Olivera-Tlahuel, 2010). Particularmente, en poecílicos la variación intraespecífica de las tasas de mortalidad no han sido estudiadas ampliamente, sólo existen tres estudios que demuestran que efectivamente la mortalidad es diferente entre las distintas poblaciones de peces (p.e., Bronikowski et al. 2002; Johnson y Zúñiga-Vega, 2009; Zúñiga-Vega et al., 2012).

En la presente investigación se encontró que las tasas de mortalidad de las distintas poblaciones de *P. baenschi* son diferentes. Las poblaciones de Cuzalapa y Pilastón tienen las tasas de mortalidad más altas en comparación con las poblaciones de Armería, Chandiablo, Coahuayana y Purificación. Un resultado notable es la evidencia de la relación cuadrática de la talla sobre las tasas de mortalidad en las distintas poblaciones de *P. baenschi*. En algunas poblaciones la tasa de mortalidad fue mayor sobre los organismos de talla intermedia en comparación con los peces de tallas más grandes o más pequeñas (e.i. localidades de Purificación y Cuzalapa). En otras poblaciones las tasas de mortalidad fueron mayores en peces con tallas extremas (pequeñas o grandes) en comparación con peces de tallas intermedias (i.e., localidades de Armería, Chandiablo, Coahuayana y Pilastón).

Existe evidencia en otros organismos de que las tasas de mortalidad dependen de la talla, favoreciendo a tallas intermedias o a tallas extremas dependiendo del tipo de selección natural y de variaciones espaciales en factores bióticos y abióticos (Trexler et al., 1992; Reznick, 1996; Reznick et al., 1996; Zúñiga-Vega et al., 2012). El patrón de

mortalidad como una función cuadrática de la talla puede ser explicado por dos distintos tipos de selección: estabilizadora y disruptiva (Sogard, 1997; Martin y Pfenning, 2009). La selección estabilizadora ocurre cuando la tasa de supervivencia es alta en tallas intermedias como en los sitios de Armería, Chandiablo, Coahuayana y Pilastón. En contraste, la selección disruptiva ocurre cuando la tasa de supervivencia es alta en las tallas extremas, como en las localidades de Purificación y Cuzalapa.

Diversos trabajos con peces poecílidos han comparado las características ecológicas y fenotípicas de poblaciones que coexisten con depredadores (Langerhans, 2009 a,b; Langerhans y Reznick, 2009; Langerhans y Macowicz, 2009). En la gran mayoría de estos estudios han encontrado que en presencia de depredadores se favorece la presencia de distintos fenotipos (Langerhans et al., 2004; Langerhans, 2009 a, 2009 b; Langerhans y Reznick, 2009; Langerhans y Macowicz, 2009). Sin embargo, es poca la evidencia de que estos depredadores generen distintos regímenes de mortalidad (Johnson y Zúñiga-Vega, 2009; Reznick et al., 2006; Reznick y Bryant, 2007; Zúñiga-Vega et al., 2012). En la presente investigación, las dos poblaciones en las que la probabilidad de muerte es alta (Pilastón y Cuzalapa), coinciden con la presencia de peces cíclidos que depredan a *P. baenschi* (*Oerochromis aureus*; Zúñiga-Vega et al., 2012). Sin embargo, dos poblaciones en los que se describió baja mortalidad (Armería y Coahuayana) también coexisten con estos peces piscívoros (familia Cichlidae). Esto sugiere que la densidad de estos depredadores en estos dos últimos sitios es menor (porque son sitios de baja mortalidad) y de menor tamaño (observación personal). Alternativamente, es posible que otras fuentes de mortalidad también ocurran en las poblaciones estudiadas al igual que en otras especies de peces, como lo son la densidad poblacional, limitación de recursos y la temporalidad en otros factores abióticos como la temperatura y el oxígeno disuelto en el agua (Sweet y Kinne, 1964; Holm et al., 1990; Trexler y McManus, 1992; Bustos et al., 2007; Tsuda et al., 2011). Para explicar las posibles causas de mortalidad en las diferentes poblaciones de los organismos, se requirieron estudios futuros que examinen los múltiples factores (p.e., la densidad poblacional o utilización de nicho) que pueden llevar a la disminución de supervivencia de *P. baenschi*.

VARIACIÓN EN LA MORFOLOGÍA ENTRE POBLACIONES DE *P. BAENSCHI*

Existen patrones de dimorfismo sexual en muchas especies de animales (Hedrick y Temeles, 1989; Shine, 1989; Parker, 1992). En peces, los patrones de variación entre sexos son notables y se han explicado debido a las distintas actividades que existen entre machos y hembras, la selección sexual y las diferentes intensidades de mortalidad para cada sexo (Bisazza et al., 1996; Pilastro et al., 1997; Hendry et al., 2006). Particularmente, en poecílidos se observan claras diferencias en la morfología entre machos y hembras. En muchas especies de esta familia, las hembras son más grandes y robustas que los machos, además de que las hembras son sometidas a cambios drásticos en su cuerpo por la reproducción (Plaut, 2002; Ghalambor et al., 2004; Zúñiga-vega et al., 2007). Por lo tanto, los agentes selectivos afectan de manera distinta a la forma de machos y hembras favoreciendo una forma en particular para cada sexo. En *P. baenschi* existe una diferencia notable entre sexos: las hembras son más grandes y robustas que los machos. Estas diferencias morfológicas fueron el motivo del análisis morfométrico realizado por separado para poder evaluar de manera más directa el efecto de la velocidad del flujo de agua y la tasa de mortalidad.

Por otra parte, en los últimos años ha aumentado considerablemente el número de estudios en peces que analizan la forma del cuerpo, o alguna estructura del cuerpo, (p.e., aletas caudales, gonopodios o branquias) con respecto a presiones selectivas del medio ambiente (p.e., reproducción o concentración de oxígeno disuelto en agua; Langerhans, 2006; Langerhas et al., 2007; Zúñiga-Vega et al., 2007). Particularmente en poecílidos, está documentado que las presiones selectivas más importantes que cambian la forma son la depredación y el flujo del agua (Langerhans, 2008; Langerhans y Macowicz, 2009; Langerhans y Reznick, 2009; Urrutia, 2009). Estos estudios también han analizado y

comprobado (al menos hasta cierto punto), que los cambios fenotípicos representan adaptaciones a presiones selectivas muy particulares (Irschick and Garland Jr., 2001). Si esta suposición es correcta, las morfologías observadas en un sitio de estudio con características ambientales específicas son las mejores para maximizar la supervivencia y la adecuación del individuo en ese ambiente (Billman y Pyron, 2005).

RELACIÓN ENTRE LOS AGENTES SELECTIVOS Y LA MORFOLOGÍA

En diversos estudios enfocados en entender la morfología de peces poecílicos se asume que la depredación (presencia o ausencia) es un poderoso agente selectivo de la forma (Langerhans et al., 2004; Langerhans, 2009 a, 2009b; Langerhans y Reznick, 2009; Langerhans y Macowicz, 2009). Se ha demostrado que en presencia de sus depredadores se favorece una forma del cuerpo en particular que les ayuda a escapar. La morfología óptima del cuerpo en presencia de depredadores es el desarrollo de las estructuras que les permitan mayor propulsión (una parte delantera estrecha, una cabeza pequeña y una parte trasera larga y amplia; Langerhans et al., 2004; Langerhans, 2009 a, 2009b; Langerhans y Reznick, 2009). Por lo tanto, se esperaba que la morfología de las poblaciones de Pilastón y Cuzalapa (poblaciones de alta mortalidad) estuviera conformada por una parte anterior estrecha, con cabezas pequeñas y pedúnculos caudales largos y amplios. En contraste, se esperaba el patrón morfológico contrario en las poblaciones de Armería, Chandiablo, Coahuayana y Purificación (cabezas grandes, parte anterior del cuerpo amplia y pedúnculos caudales cortos y estrechos; poblaciones de baja mortalidad).

Contrariamente a lo esperado, la morfología característica para las hembras de *P. baenschi* que experimentan alta mortalidad es un cuerpo con la parte anterior amplia, con cabezas relativamente más grandes y con pedúnculos caudales relativamente cortos. Las hembras que experimentan baja mortalidad tienen la cabeza más pequeña (en

Chandiablo) o alargada (Armería, Coahuayana y Purificación), la parte media del cuerpo estrecha y pedúnculos caudales largos. Por lo tanto, para hembras no se cumplieron las predicciones descritas sólo para el efecto de la mortalidad (Fig. 1). La morfología de los machos en las diferentes categorías de mortalidad no fue diferente entre todas las poblaciones, y tampoco se cumplieron las predicciones descritas para únicamente este factor. Los resultados obtenidos en *P. baenschi* nos da indicio de que la morfología podría estar afectada por otras causas de mortalidad no asociadas a la presión de depredación por peces, tales como la densidad poblacional, los recursos alimenticios, etc. Además, la morfología no sólo es afectada por el efecto de las distintas intensidades de mortalidad, sino también es afectada por las distintas combinaciones tanto de las categorías de mortalidad como del flujo de agua (interacciones). Lo cual indica que hay un efecto en conjunto de ambos factores sobre la morfología.

En lo que respecta al flujo del agua, existen relativamente pocos estudios de su efecto sobre la forma en peces poecílicos (Nicoletto, 1999; Langerhans et al., 2007; Langerhans, 2008; Zúñiga-Vega et al., 2007; Urrutia, 2009). Algunos trabajos indican que los distintos tipos de nado (BCF transitorio y BCF periódico) y sus morfologías asociadas se favorecen de acuerdo a las distintas velocidades del flujo del agua. Es decir, en ambientes donde existe corriente rápida se favorecen los peces que tienen el cuerpo delgado y con menor altura (hidrodinámicos). Algunos autores indican que el tipo de nado que se favorece en estos ambientes de alto flujo de agua es BCF periódico o sostenido, en comparación con ambientes de bajo flujo de agua. La forma característica que señalan algunos autores en un ambiente con bajo flujo de agua es la forma del cuerpo robusta; sin embargo, no queda claro si las características que se favorecen en la morfología son las asociadas al nado de tipo BCF transitorio (Langerhans, 2008).

Se observó que las hembras de *P. baenschi* de las poblaciones de Pilastón y Chandiablo que experimentan bajo flujo de agua tienen la parte media del cuerpo robusta

y pedúnculos caudales cortos. De acuerdo a las predicciones planteadas, únicamente la parte media del cuerpo robusta y los pedúnculos caudales cortos de estas poblaciones fueron observados de acuerdo con lo esperado. De la misma forma, de acuerdo con las predicciones planteadas, las hembras de las poblaciones que experimentan un flujo de agua más veloz (Armería, Coahuayana, Cuzalapa y Purificación) tienen cuerpos con la parte media del cuerpo estrecha y el pedúnculo caudal largo (Fig. 2). Este otro patrón también fue consistente con lo esperado (cuerpo más alargado y estrecho o hidrodinámico). Sin embargo, en machos se observó el patrón contrario. Es decir, la población de Chandiablo que experimenta bajo flujo de agua tiene la parte media del cuerpo más estrecha y el pedúnculo caudal más largo en comparación con el resto de las poblaciones de machos (con cuerpos más hidrodinámicos).

Adicionalmente, se observó un nuevo patrón en machos y hembras: los peces que experimentan bajo flujo de agua tienen cabezas pequeñas en comparación de aquellos que experimentan un flujo alto del agua. Como se mencionó anteriormente, la morfología no sólo es afectada por el efecto de las distintas categorías del flujo de agua (i.e., factores por separado, al igual que la mortalidad), sino también es afectada por las distintas combinaciones de los dos factores (i.e., la interacción).

En ningún estudio anterior se ha demostrado que la forma de los peces es el resultado de la combinación de los factores flujo del agua y mortalidad. En la presente investigación las interacciones de estos dos factores resultaron de gran importancia para poder explicar la forma de machos y hembras de las distintas poblaciones de *P. baenschi*. Específicamente en hembras, una de las predicciones fue que las poblaciones que experimentan baja mortalidad y alto flujo de agua tuvieran en general el cuerpo delgado, la parte anterior relativamente robusta y el pedúnculo caudal corto (estructuras óptimas para contrarrestar los efectos adversos del ambiente; Fig. 3). Sin embargo, la forma de las hembras en este tipo de ambientes, representados por las poblaciones de Armería, Coahuayana y Purificación, no fue consistente con estas predicciones, porque tienen una

forma con la parte media del cuerpo más estrecha y el pedúnculo caudal más largo en comparación con todas las otras combinaciones de mortalidad y flujo de agua (Fig. 11). Las diferencias entre todas las otras poblaciones (Chandiablo, Cuzalapa y Pilastón), que se clasifican dentro de distintas categorías de mortalidad y flujo del agua, radican principalmente en la forma y el tamaño de la cabeza (Fig. 12). Hembras que experimentan alta mortalidad y bajo flujo de agua tienen cabezas considerablemente más grandes. En contraste, hembras que experimentan baja mortalidad y bajo flujo de agua tienen cabezas notablemente pequeñas (Fig. 12).

Específicamente, el patrón morfológico en las hembras de las poblaciones de Armería, Coahuayana y Purificación que experimentan baja mortalidad y alto flujo del agua (parte media del cuerpo más estrecha y el pedúnculo caudal más largo) puede favorecer la estabilidad y maniobra en la velocidad de agua rápida durante sus actividades y procesos conductuales, alimenticios, fisiológicos y energéticos. El pedúnculo caudal largo asociado a un cuerpo largo podría ayudar a los peces a tener mayor hidrodinámica disminuyendo el costo energético del desplazamiento en el nado. Indudablemente el efecto del flujo del agua es muy notable en el cambio de la forma cuando no existe la presión de alta mortalidad.

Por otra parte, existe un continuo de variación morfológica en machos entre las distintas combinaciones de los factores estudiados. En primer lugar están los machos de las poblaciones de Armería, Coahuayana y Purificación que experimentan baja mortalidad y alto flujo de agua y que tienen la parte anterior del cuerpo amplia, la parte media del cuerpo robusta y el pedúnculo caudal relativamente estrecho y corto. En el otro extremo, el continuo de variación morfológica finaliza con machos de la población de Chandiablo que experimentan baja mortalidad y bajo flujo de agua y que tienen la parte anterior y media del cuerpo estrecha y el pedúnculo caudal relativamente largo (Figs. 13 y 14). Se esperaba que los machos que experimentan baja mortalidad y alto flujo del agua tuvieran en general un cuerpo con la parte anterior y media amplia con pedúnculos caudales cortos

(Fig. 3). De acuerdo con lo esperado, la forma observada en las poblaciones de Armería, Coahuayana y Purificación coincide con las predicciones planteadas. En la población de Chandiablo que experimenta baja mortalidad y bajo flujo de agua se esperaba que la forma de los machos fuera la más robusta de todas (Fig. 3); contrariamente, la forma de los machos de la población de Chandiablo son los más delgados, la parte del cuerpo anterior y media son estrechas y el pedúnculo caudal marcadamente largo.

El patrón observado en machos que experimentan baja mortalidad y alto flujo de agua, congruente con las predicciones, está documentado por los pocos estudios respecto al efecto del flujo del agua sobre la morfología de peces (Langerhans, 2008). Sin embargo, existe un patrón en los machos que experimentan baja mortalidad y bajo flujo de agua que no se ha documentado en ningún estudio y que no coincidió con las predicciones planteadas: cuerpos exageradamente delgados y largos. Presumiblemente esta forma puede deberse a otros tipos de factores bióticos o abióticos que no se midieron en campo. Por ejemplo, factores conductuales como el cortejo, espaciales como distintos nichos ecológicos entre sexos, alta densidad poblacional y baja disponibilidad de alimento (Langerhans y Gifford, 2008; Ghalambor et al., 2007; Tobler et al., 2008).

Existen diferencias claras entre machos y hembras en sus características morfológicas asociadas a diferentes presiones de mortalidad y velocidad de la corriente de agua. La diferencia intersexual en la respuesta morfológica de las poblaciones puede ser por los distintos estilos de vida de los sexos y los distintos costos asociados a la viviparidad (en hembras) y al cortejo (en machos). Por ejemplo, las hembras no podrían exhibir una forma totalmente óptima para el escape en poblaciones con alta mortalidad por que tendrían un costo reproductivo alto (p.e., menor superfecundación). Las dos poblaciones de hembras que experimentan alta mortalidad exhiben una tendencia a un cuerpo más robusto (Pilastón y Cuzalapa). En machos, la ausencia de algún factor estresante (baja mortalidad y bajo flujo de agua) puede llevar al cambio morfológico de una forma que optimice el cortejo como se observó en la población de Chanbiablo. Estos machos

exhibían un cuerpo óptimo para la persecución rápida (o nado transitorio; parte delantera estrecha y con pedúnculos caudales amplios) con un eventual menor costo energético. Por otro lado, no existen estudios sobre la conducta de *P. baenschi*; sin embargo, existen estudios en otras especies cercanamente emparentadas con *P. baenschi* que demuestran diferencias entre sexos en sus nichos y su comportamiento (Magurran y Seghers, 1994; Evans y Magurran 1999; Hendry et al., 2006; Croft et al., 2004; Plaut, 2002).

Al analizar por separado cada una de las estructuras morfológicas se encontraron patrones interesantes de variación y una vez más, distintas respuestas entre hembras y machos. El efecto del flujo del agua sobre la amplitud del pedúnculo caudal de las hembras dependió de la mortalidad. Solamente en las poblaciones que experimentan baja mortalidad se detectó un efecto del flujo del agua (Fig. 15a). En las poblaciones de Armería, Coahuayana y Purificación que experimentan alto flujo del agua las hembras tienen el pedúnculo caudal más ancho en comparación con hembras de la población de Chandiablo que experimentan bajo flujo del agua. Se esperaba que el ancho del pedúnculo caudal fuera menor en poblaciones que experimentan alta mortalidad. Por lo tanto, la predicción planteada para el ancho del pedúnculo caudal no fue consistente con los resultados.

Las variaciones en el ancho máximo de las hembras entre las diferentes poblaciones son afectadas únicamente por el flujo del agua, sin importar la intensidad de mortalidad (Fig. 15d). Las hembras de las poblaciones de Pilastón y Chandiablo que experimentan bajo flujo de agua tienen un ancho mayor en comparación con las hembras de las poblaciones de Armería, Coahuayana, Cuzalapa y Purificación que experimentan alto flujo de agua. Una menor altura en los peces que experimentan alta velocidad de corriente son propias de características hidrodinámicas (Urrutia, 2004). El patrón observado en las hembras con respecto al ancho máximo de los peces fue consistente con las predicciones.

En los machos de la población de Chandiablo que experimentan una baja mortalidad y bajo flujo de agua la amplitud del pedúnculo caudal es mayor en comparación con los machos de las poblaciones de Pilastón y Cuzalapa que experimentan alta mortalidad (Fig. 16a). Este patrón de la amplitud del pedúnculo caudal en machos es contrario a lo esperado, ya que se predijo que el pedúnculo caudal sería mayor en las poblaciones que experimentaran alta mortalidad. Pedúnculos caudales amplios permiten mayor propulsión cuando se escapa de los depredadores (Lauder, 1989; Drucker y lauder, 2002; Langerhans et al., 2004). Sin embargo, encontré un cambio morfológico opuesto: los pedúnculos caudales más anchos en los machos ocurrieron en sitios de baja mortalidad aunque con el efecto conjunto de bajo flujo de agua. La variación en la amplitud del pedúnculo caudal en función de los efectos de la mortalidad y del flujo de agua fue opuesta entre hembras y machos (comparar las Figs. 15a y 16a). Tal vez esta diferencia intersexual se deba a distintas conductas y actividades.

Los efectos combinados de la mortalidad y de la corriente generaron variación entre poblaciones en el largo del pedúnculo caudal (Fig. 16b). Los machos que experimentan exclusivamente baja mortalidad y las distintas combinaciones de flujo de agua (alta y baja), tienen el largo del pedúnculo caudal distinto. Es decir, los machos de la población de Chandiablo que experimentan baja mortalidad y bajo flujo de agua tienen el pedúnculo caudal más largo en comparación con machos de las poblaciones de Armería, Coahuayana y Purificación que experimentan la misma clasificación de mortalidad pero con alto flujo de agua (Fig. 16b). Dado que pedúnculos caudales más largos favorecen la propulsión para evadir a los depredadores, se esperaba que todas poblaciones de alta mortalidad, como Cuzalapa y Pilastón, tuvieran los pedúnculos caudales más largos. Desafortunadamente, esta predicción no se cumplió. En sitios de alta mortalidad el pedúnculo caudal puede ser relativamente corto (como en Pilastón), aunque esto ocurre únicamente cuando la corriente de agua es lenta (Fig. 16b). En resumen, la variación ente poblaciones en largo del pedúnculo caudal de los machos depende drásticamente de las distintas combinaciones de mortalidad y flujo de agua.

De acuerdo con las predicciones planteadas, los machos que experimentan baja mortalidad y bajo flujo de agua deberían ser más robustos en comparación con los machos que experimentan las otras combinaciones de estos factores. Mis resultados indican exactamente lo contrario: en sitios con baja mortalidad y bajo flujo de agua los machos son los más delgados de entre todas las poblaciones (Fig. 16d). Los machos más robustos se observaron en sitios de alta mortalidad y bajo flujo de agua. Este resultado indica que cuando hay alto riesgo de morir y los machos pueden nadar con cierta facilidad (bajo flujo de agua) en *P. baenschi* se favorecen cuerpos robustos que podrían mejorar su velocidad de propulsión.

En la década pasada únicamente la morfometría tradicional era suficiente para interpretar biológicamente los resultados respecto a los cambios morfológicos en los organismos (Adams et al., 2004). Al pasar de los años la morfometría geométrica tomó importancia y actualmente sigue en desarrollo. La morfometría geométrica es un tema innovador que merece ser estudiado por sus avances en la exactitud de la medición de la forma de los organismos, mientras que por medio de la morfometría tradicional los cambios en la morfología pueden pasar desapercibidos.

CONCLUSIONES

- Se encontraron diferencia entre las distintas poblaciones de estudio de *P. baenschi* con respecto a las distintas intensidades de los factores flujo de agua y mortalidad. Las poblaciones de Cuzalapa y Pilastón experimentan alta mortalidad. Las poblaciones de Armería, Chandiablo, Coahuayana y Purificación experimentan baja mortalidad. Las poblaciones de Chandiablo y Pilastón son de bajo flujo de agua. Las poblaciones de Armería, Coahuayana, Cuzalapa y Purificación son de alto flujo del agua.

- Los agentes selectivos estudiados afectan de manera distinta la forma de machos y hembras de *P. baenschi*, favoreciendo una forma en particular para cada sexo. En hembras y machos no se cumplieron las predicciones descritas para el efecto de la mortalidad. Se observó que las hembras de *P. baenschi* de las poblaciones de Pilastón y Chandiablo que experimentan bajo flujo de agua tienen la parte media del cuerpo robusta y pedúnculos caudales cortos. Únicamente la parte media cuerpo robusto y los pedúnculos caudales cortos de estas poblaciones fue lo esperado de acuerdo a las predicciones planteadas. Sin embargo, en machos se observa el patrón contrario.
- Las interacciones de la intensidad de mortalidad y velocidad de la corriente de agua resultaron de gran importancia para determinar la forma de machos y hembras de distintas poblaciones de *P. baenschi*. Las predicciones con respecto a la forma de las hembras que resultaría de estas interacciones no se cumplieron. Las hembras que experimentan baja mortalidad y alto flujo de agua tienen una forma con la parte media del cuerpo más estrecha y el pedúnculo caudal más largo en comparación con todas las otras combinaciones de mortalidad y flujo de agua. En machos, existe un continuo de variación morfológica. En los que destaca, las poblaciones que experimentan baja mortalidad y alto flujo de agua se observa una parte media del cuerpo robusta y pedúnculo caudal relativamente estrecho y corto que coincide con las predicciones planteadas. Por lo que existen diferencias claras intersexuales en la interacción y la observación de su forma.
- En morfometría tradicional de hembras se encontraron diferencias entre las combinaciones de los factores con respecto a las medidas de la amplitud del pedúnculo caudal y el ancho máximo del pez. En machos, se encontraron diferencias entre las combinaciones de los factores con respecto a las medidas de la amplitud del pedúnculo caudal, largo del pedúnculo caudal y el ancho máximo del pez.
- El análisis de la forma con morfometría geométrica permitió observar marcadas diferencias en las poblaciones con diferentes intensidades de flujo de agua y

mortalidad en comparación con los análisis de morfometría tradicional. Se sugiere utilizar los métodos de morfometría geométrica por ser una herramienta innovadora.

- Las diferencias observadas en la forma de los peces entre las distintas poblaciones que son sometidas a distintas presiones de selección local (flujo de agua y mortalidad) pueden llevar a determinar características morfológicas específicas en cada población. Esto puede implicar a largo plazo la evolución de diversas morfologías en *P. baenschi* lo que a su vez podría tener consecuencias locales sobre la estructura de las comunidades (p.e., pueden mejorar su habilidad competitiva sobre otras especies incluso al grado de llegar a desplazarlas).

LITERATURA CITADA

Adams, D. C., Rohlf, F. J., Slice, D.E. (2004): Geometric morphometrics: Ten years of progress. *Ital. Zool. J.* **71**: 5-16.

Akaike, H. (1973): Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: International Symposium on information theory. B. N. Peltran and F. Csáki, editors. Second edition. Akadémiai Kiadó, Budapest, Hungary.

Amstrup, S. C., McDonald, T. L., Manly Eds, B. F. J. (2005): *The Handbook of Capture-Recapture Analysis*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

Arnold, S. J., Peterson, C. R. (1990): A test for temperature effects on the ontogeny of shape in the garter snake *Thamnophis Sirtalis*. *Physiol. Zool.* **62**: 1316-1333.

Billman, E. J., Pyron, M. (2005): Evolution of Form and Function: Morphology and Swimming Performance in North American Minnows. *J. Freshwater Ecol.* **20**: 221-232.

Bisazza, A., Novarini, N., Pilastro, A. (1996): Male body size and male-male competition: interspecific variation in poeciliid fishes. *Ital. J. Zool.* **63**: 365-369.

Blackith R., Reyment, R. A. (1971): *Multivariate morphometrics*. Academic Press, New York.

Blake, R. W. (1983): *Fish locomotion*. Cambridge University Press. Cambridge, New York.

Blake, R. W. (2004). Fish functional design and swimming performance. *J. Fish Biol.* **65**: 1193-1222.

Bone, Q., Marshall, N. B., Blaxter, J. H. S. (2004): Swimming. In: *Biology of fishes*. Bios Scientific Publishers. New Fetter Lane, London.

Bronikowski, A. M., Clark, M. E., Rodd, F. H., Reznick, D. N. (2002): Population-Dynamic Consequences of Predator-Induced Life History Variation in the Guppy (*Poecilia reticulata*). *Ecology* **83**: 2194-2204.

Burnham, K. P., Anderson, D. R., White, G. C., Brownie, C., Pollock, K. H. (1987): Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. *Am. Fish. Soc* **5**: 1-437.

Bustos, C. A., Landaeta, M. F., Bay-Schmith, E., Lewis, R., Moraga, X. (2007): Effects of temperature and lipid droplet adherence on mortality of hatchery-reared southern hake *Merluccius australis* larvae. *Aquaculture* **270**: 535-540.

Chivers, D. P., Zhao X., Brown, G. E., Marchant, T. A., Ferrari, C. O. (2008): Predator-induced changes in morphology of a prey fish: the effects of food level and temporal frequency of predation risk. *Evol. Ecol.* **22**: 561-574.

Collias, N. E. (1944): Aggressive behavior among vertebrate animals. *Physiol. Zool.* **17**: 83-123.

Constantz, G. D. (1989): Reproductive biology of Poeciliid fishes. In: *Ecology and Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall. Englewood Cliffs, New Jersey.

Cooch, E., White, G. (2009): Program MARK: "A gentle introduction". 7th Edition. Colorado State University.

Croft, D. P., Botham, M. S., Krause J. (2004): Is sexual segregation in the guppy, *Poecilia reticulata*, consistent with the predation risk hypothesis? *Environ. Biol. of Fishes* **71**: 127-133.

Daniel, T. D., Webb, P. W. (1987): Physical determinants of locomotion. In: *Comparative physiology: life in water and on land*. Liviana Press. Padova, Italy.

Domecini, P. (2003): Habitat, body design and the swimming performance of fish. In: *Vertebrate biomechanics and evolution*. BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford, New York.

Domenici, P., Turesson, H., Brodersen, J., Brönmark, C. (2008): Predator-induced morphology enhances escape locomotion in crucian carp. *Proc. R. Soc. B* **275**: 195-201.

Drucker, E. G., Lauder, G. V. (2002): Experimental hydrodynamics of fish locomotion: functional insights from wake visualization. *Integr. Comp. Biol.* **42**: 243-257.

Edwards, A. W. F. (1972): *Likelihood*. Cambridge University Press. Cambridge, England.

Evans, J. P., Pilastro, A., Schlupp, I. (2011): *Ecology of evolution of Poeciliid fishes*. University of Chicago Press. Illinois, Chicago.

Gabriel, M. L. (1944): Factors affecting the number and form of vertebrae in *Fundulus heteroclitus*. *J. Exp. Zool.* **95**: 105-147.

Ghalambor, C. K., Reznick, D. N., Walker, J. A. (2004): constraints on adaptive evolution: the functional trade-off between reproduction and fast-start swimming performance in the trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*). *Am. Nat.* **164**: 38-50.

Gilbert, J. J., Stemberger, R. S. (1984): Asplanchna induced polymorphism in the rotifer *Keratella slacki*. *Limnol. Oceanogr.* **29**: 1309-1316.

- Gomes, J. L., Monteiro, L. R. (2008): Morphological divergence patterns among populations of *Poecilia vivipara* (Teleostei Poeciliidae): test of an ecomorphological paradigm. *Biol. J. Linn. Soc.* **93**: 799-812.
- Hard, J. J., Berejikian, B. A., Tezak, E. P., Schroder, S. L., Knudsen C. M., Parker, L. T. (2000): Evidence for Morphometric Differentiation of Wild and Captively Reared Adult Coho Salmon: A Geometric Analysis. *Environ. Biol. Fishes.* **58**: 61-73.
- Harvell, C. D. (1990): The ecology and evolution of inducible defenses. *Q. Rev. Biol.* **65**: 323-340.
- Havel, J. E. (1985): Cyclomorphosis of *Daphnia pulex* spined morphs. *Limnol. Oceanogr.* **30**: 853-861.
- Hedrick, A. V., Temeles, E. J. (1989): The evolution of sexual dimorphism in animals: Hypotheses and tests. *TRENDS Ecol. Evol.* **4**: 136-138.
- Hendry, A. P., Kelly, M. L., Kinnison, M. T., Reznick, D. N. (2006): Parallel evolution of the sexes? Effects of predation and habitat features on the size and shape of wild guppies. *J. Evol. Biol.* **19**: 741-754.
- Hoffmann, A. A., Parsons, P. A. (1997). *Extreme environmental change and evolution.* Cambridge University Press. Cambridge, New York.
- Holm, J. C., Refstie, T., Bo, S. (1990): The effect of fish density and feeding regimes on individual growth rate and mortality in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* **89**: 225-232.
- Houde, E. D. (1987): Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symp.* **2**: 17-29.
- Irschick, D. J., Garland Jr., T. (2001): Integrating Function and Ecology in Studies of Adaptation: Investigations of Locomotor Capacity as a Model System. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **32**: 367-396.

Johnson, J. B., Omland, K. S. (2004): Model selection in ecology and evolution. *TRENDS Ecol. Evol.* **19**: 101-108.

Johnson, J. B., Zúñiga-Vega, J. J. (2009): Differential mortality drives life-history evolution and population dynamics in the fish *Brachyrhaphis rhabdophora*. *Ecology* **90**: 2243-2252.

Jolly, G. M. (1965): Explicit estimates from capture-recapture data with death and immigration-stochastic model. *Biometrika* **52**: 225-247.

Kassan, D. D., Adams, D.C., Hori., M., Yamaoka, K. (2003): Morphometric analysis ecomorphologically equivalent cichlid species from lakes Malawi and Tanganyika. *J. Zool. Lond.* **260**: 153-157.

Langerhans, B. R., Layman, C. A., DeWitt, T. J. (2005): Male genital size reflect a trade-off between attracting mates and avoiding predators in two live-bearing fish species. *PNAS* **102**: 7618-7623.

Langerhans, R. B. (2008): Predictability of phenotypic differentiation across flow regimes in fishes. *Integr. Comp. Biol.* **48**: 750-768.

Langerhans, R. B., Layman, C. A., Shokrollahi, A. M., DeWitt, T. J. (2004): Predator-driven phenotypic diversification in *Gambusia affinis*. *Evolution* **58**: 2305-2318.

Langerhans, R. B., Macowicz, A. M. (2009): Shared and unique features of morphological differentiation between predator regimes in *Gambusia caymanensis*. *J. Evol. Biol.* **22**: 2231-2242.

Langerhans, R. B. (2006): Evolutionary consequences of predation: avoidance, escape, reproduction, and diversification. In: *Predation in Organisms: A Distinct Phenomenon*. Springer-Verlag. Heidelberg, Germany.

Langerhans, R. B. (2009a): Trade-off between steady and unsteady swimming underlies predator-driven divergence in *Gambusia affinis*. *J. Evol. Biol.* **22**: 1057-1075.

Langerhans, R. B. (2009b): Morphology, performance, fitness: functional insight into a post-Pleistocene radiation of mosquito-fish. *Biol. Lett.* **5**: 488-491.

Langerhans, R. B., DeWitt, T. J. (2007): Shared and unique features of evolutionary diversification. *Am. Nat.* **164**: 335-349.

Langerhans, R. B., Layman, C.A., Shokrollahi, A.M., DeWitt, T.J. (2004): Predator driven phenotypic diversification in *Gambusia affinis*. *Evolution* **58**: 2305-2318.

Langerhans, R. B., Reznick, D.N. (2009): Ecology and evolution of swimming performance in fishes: predicting evolution with biomechanics. In: *Fish Locomotion: An Etho-ecological Perspective*. Science Publishers, Enfield, CT.

Lauder, G. V. (1989): Caudal Fin Locomotion in Ray-finned Fishes: Historical and Functional Analyses. *Am. Zool.* **29**: 85-102.

Lebreton, J. D., Burnham, k. P., Clobert, J., Anderson, D. R. (1992): Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.* **62**: 67-118.

Lemos-Espinal, J. A., Rojas-González, R. I., Zúñiga-Vega, J. J. (2005): Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México. México. D. F.

Magurran, A. E., Seghers, B. H. (1994): Cost of Sexual Harassment in the Guppy, *Poecilia reticulata*. *Proc. R. Soc. Lond. B* **258**: 89-92.

Mangel, M., Stamps, J. (2001): Trade-offs between growth and mortality and the maintenance of individual variation in growth. *Evol. Ecol. Res.* **3**: 583-593.

Marcus L. F., (1990): Traditional morphometrics. In: F. J. Rohlf & F. L. Bookstein (eds), *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop*. Spec. Publ. No. 2. University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor, pp. 77-122.

Markov, T. A. (1995): Evolutionary ecology and developmental instability. *Annu. Rev. Entomol.* **40**: 105-120.

Marks, C., West, T. N., Bagatto, B., Moore, F. B.-G. (2005): Developmental environmental alters conditional aggression in zebrafish. *Copeia* **4**: 901-908.

Martin, R. A., Pfennig, D. W. (2009): Disruptive Selection in Natural Populations: The Roles of Ecological Specialization and Resource Competition. *Am. Nat.* **174**: 268-281.

Miner, B. G., Vonesh, J. R. (2004): Effects of fine grain environmental variability on morphological plasticity. *Ecol. Lett.* **7**: 794-801.

Mood, A. M., Graybill, F. A., Boes, D. C. (1974): Introduction to the theory of statistics. McGraw Hill. New York.

Nicoletto, P. F. (1996): The influence of water velocity on the display behavior of male guppies, *Poecilia reticulata*. *Behav. Ecol.* **7**: 272-278.

Nicoletto, P. F., Kodric-Brown, A. (1999): The relationship among swimming performance, courtship behavior, and carotenoid pigmentation of guppies in four rivers of Trinidad. *Environ. Biol. Fish.* **55**: 227-235.

Olivera-Tlahuel, C. (2010): El efecto de la ectomización de falanges sobre la supervivencia de especies de lagartijas con distintos hábitos. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM.

Parker, G. A. (1992): The evolution of sexual size dimorphism in fish. *J. Fish Biol.* **41**: 1-20.

Parsons, P. (1990): Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **65**: 131-145.

Pigliucci, M., Preston, K. (2004): The Evolutionary Biology of Complex Phenotypes. Oxford University Press. Oxford, New York.

Pilastro, A., Giacomello, E., Bisazza, A. (1997): Sexual selection for small size in male mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *Proc. R. Soc. Lond. B* **264**: 1125-1129.

Plaut, I. (2002): Does pregnancy affect swimming performance of female Mosquitofish, *Gambusia affinis*? *Funct. Ecol.* **16**: 290-295.

Rao, C. S. (1972): *Linear statistical inference and its applications*. John Wiley y Sons. New York.

Reznick, D. N., Butler, M. J., Rood, H. F., Ross, P. (1996): Life-history evolution in guppies (*Poecilia Reticulata*) 6. Differential mortality as a mechanism for natural selection. *Evolution* **50**: 1651-1660.

Reznick, D. N., Endler, J. A. (1982): The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution* **36**: 160-177.

Reznick, R. N. (1996): Live-history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*: Poeciliidae). 4. Parallelism in live-history phenotypes. *Am. Nat.* **147**: 319-338.

Roff, D. A. (2002): *Life History Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Rohlf, F. J. 2006. *TpsDig*. Department of Ecology and Evolution, State Univ. New York, Stony Brook.

Rohlf, F. J. 2007. *TpsRelw*. Department of Ecology and Evolution, State Univ. New York, Stony Brook.

Seber, G. A. F. (1965): A note on the multiple recapture census. *Biometrika* **52**: 249-259.

Shine, R. (1989): Ecological Causes for the Evolution of Sexual Dimorphism: A Review of the Evidence. *Q. Rev. Biol.* **64**: 419-461.

Shine, R., LeMaster, M. P., Moore, I. T., Olsson, M. M., Mason, R. T, (2001): Bumpus in the snake den: effects of sex, size, and body condition on mortality of red-sided garter snakes. *Evolution* **55**:598-604.

Sogard, S. M. (1997): Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: a review. *Bull. Mar. Sci.* **60**: 1129-1157.

Sweet, J. G., Kinne, O. (1964): The effects of various temperature-salinity combinations on the body form of newly hatched *Cyprinodon macularius* (Teleostei). *Helgoland Mar. Res.* **11**: 49-69

Tobler, M., Franssen, C. M., Plath M. (2008): Male-biased predation of a cave fish by a giant water bug. *Naturwissenschaften* **95**:775-779.

Trapani, J., (2003): Geometric Morphometric Analysis of Body-Form Variability in *Cichlasoma minckleyi*, the Cuatro Ciénegas cichlid. *Environ. Biol. Fishes.* **68**: 367-369.

Trexler, J. C., Travis, J., McManus, M. (1992): Effects of habitats and body size on mortality rates of *Poecilia latipinna*. *Ecology* **73**: 2224-2236.

Tsuda, Y., Sakamoto, W., Yamamoto, S., Murata, O. (2011): Effect of environmental fluctuations on mortality of juvenile Pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis*, in closed life-cycle aquaculture. *Aquaculture* **330-333**: 142-147.

Urrutia, V. E. (2004): Variación en la tasa de alimentación, crecimiento y morfología de peces cola de espada (*Xiphophorus montezumae*), expuestos a diferentes velocidades de corriente. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.

Wainwright, P. C., Reilly, S. M. (1994): Ecological morphology: integrative organismal biology. The University Chicago Press. Illinois, Chicago.

Walker, J. A., Ghalambor, C. K., Griset, O. L., McKenney, D., Reznick, D. N. (2005): Does faster start increase the probability of evading predators? *Funct. Ecol.* **19**: 808-815.

Webb, P. W. (1984): Body form, locomotion, and foraging in aquatic vertebrates. *Am. Zool.* **24**: 107-120.

Webb, P. W. (1988): Simple Physical principles and vertebrate aquatic locomotion. *Am. Zool.* **28**: 709-725.

Webb, P. W., Blake R.W (1985): Swimming. In: Functional vertebrate morphology. Harvard Univ. Press. M.A., Cambridge.

West-Eberhard, M. J. (2003): Evaluating the adaptive role of morphological plasticity. In: Developmental plasticity and evolution. Oxford University Press. Oxford, New York.

White, G. C., Burnham, K. P. (1999): Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: S120-S138.

Wilson, E. O. (1953): The origin and evolution of polymorphisms in ants. *Q. Rev. Biol.* **28**: 136-156.

Yoshioka, P. M. (1982): Role of planktonic and benthic factors in the population dynamics of the bryozoan *Membranipora membranacea*. *Ecology* **63**: 457-468.

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

Zuñiga-Vega, J. J., Reznick, D. N., Johnson, J. B. (2007): Habitat predicts reproductive superfetation and body shape in the livebearing fish *Poeciliopsis turrubarensis*. *Oikos* **116**: 995-1005.

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