



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

ESCUELA DE BIOLOGÍA

**“Efecto del Acoso Sexual durante el Periodo de Gestación
en Hembras Preñadas Guppies (*Poecilia reticulata*)”**

Tesis para optar al título de:

Licenciado en Biología

Presenta:

Macías Díaz David Alberto

Tutor: Dra. Guevara Fiore Palestina



Puebla, México 2016

A mis padres y hermanos

Agradecimientos

Esta tesis no hubiera sido posible sin el impulso de aquellas personas que me auxiliaron para el desarrollo de un trabajo de esta índole, comenzando por mi tutora la Dra. Palestina Guevara Fiore, a quien quiero agradecer su dedicación y estímulo, además de sus acertados consejos y de mantener siempre abierta la puerta del Laboratorio de Ecología Evolutiva. También deseo agradecer a mi familia, profesores y compañeros que se encontraron en el camino por aumentar en mí la pasión por la Biología y especialmente a Carolina González Ávalos por su apoyo incondicional. Por último extendo mi agradecimiento a la V.I.E.P., por su apoyo económico a través de la beca que me permitieron las facilidades para la realización de este trabajo.



Índice

	Página
Abstract.....	8
Resumen.....	9
Capítulo I: Introducción y antecedentes.....	11
Historias de vida y disyuntivas biológicas.....	11
<i>Interacciones bióticas</i>	12
Selección sexual.....	13
<i>Selección intrasexual e intersexual</i>	14
Costos de reproducción en hembras.....	15
Conflicto sexual.....	17
<i>Acoso sexual</i>	18
Capítulo II: El problema de investigación.....	20
Planteamiento del problema.....	20
Justificación de la investigación.....	20
Hipótesis.....	21
Predicciones.....	22
Objetivos.....	22

	Página
Capítulo III: Material y métodos.....	23
El guppy, <i>Poecilia reticulata</i>	23
<i>Elección de pareja en Poecílicos</i>	26
<i>Costos de reproducción en hembras Poecílicos</i>	27
<i>Acoso sexual en Poecílicos</i>	28
Población experimental.....	29
Diseño experimental.....	31
Análisis estadístico.....	34
Capítulo IV: Resultados.....	35
Preferencia de los machos por hembras con diferente AR (Asignación Reproductiva).....	35
Efecto del acoso sexual sobre el forrajeo de las hembras con diferente AR (Asignación Reproductiva).....	36
Capítulo V: Discusión.....	37
Capítulo VI: Conclusiones.....	44

	Página
Referencias bibliográficas.....	45
Páginas web.....	54
Anexos.....	55
Participaciones.....	55
Glosario.....	55

Índice de tablas y gráficos

Página

Figura 1. Peces guppies ovovivíparos de agua dulce (a) Macho: se caracteriza por su tamaño más pequeño y, especialmente, por las múltiples variedades e intensidades de sus colores, y (b) Hembra: se caracteriza por su tamaño más grande y por tener una coloración más apagada (café grisáceo), monótona y menos intensa que el macho.....24

Figura 2. Trampas de pesca trasmallo utilizadas durante la captura de guppies en la comunidad de Tehuixtla estado de Morelos, México. La pesca con trampas normalmente se basa en atraer a los peces con carnada (estímulo alimenticio). Las trampas son diseñadas para mantener al pez atrapado con poca posibilidad de escape.....29

Figura 3. Representación de las pruebas de acoso sexual en donde un macho (derecha) tenía libre acceso a un par de hembras (izquierda) que diferían en su AR (menos AR arriba y más AR abajo). El tanque experimental contaba con un parche de alimento (cuadrado color naranja) del cual las hembras podían forrajear.....31

Figura 4. Media \pm SE de hembras con la misma longitud estándar pero con diferencias en su periodo reproductivo, hembras que se encontraban en la tercera semana de gestación presentaron mayor distensión abdominal (a) y peso (b), que en conjunto reflejan la inversión de recursos en su asignación reproductiva (AR) (N=36) *** $P < 0.00005$32

Figura 5. Media \pm SE de comportamientos sexuales del macho dirigido hacia hembras con diferencias en su asignación reproductiva (AR) registrados durante cada una de las pruebas experimentales. En frecuencia de cortejo (a) y duración de cortejo (b) no se encontraron diferencias significativas, sin embargo hembras con menor AR presentaron un mayor número de intentos de cópula forzada (c), (N=36) * $P < 0.05$35

Figura 6. Relación entre intentos de cópula forzada y frecuencia de alimentación. El acoso sexual afecta el forrajeo de las hembras, pero al considerar el ciclo reproductivo, hembras con Baja Asignación Reproductiva (Puntos negros) presentan una menor frecuencia de alimentación en comparación con hembras con Alta Asignación Reproductiva (Triángulos rojos). Las hembras guppies enfrentan diferentes disyuntivas entre los costos por acoso sexual y la alimentación.....36

Abstract

Pregnancy is costly for females. It is well documented that pregnant females pay costs in terms of physiology, locomotion and predation risk. However, we have less evidence to understand the cost of pregnancy attributable to conspecific interactions. Because sexual harassment is an important selective force for females, we tested the effect of male behaviour on females differing in their reproductive allocation (**RA**—the proportion of body mass devoted to reproduction) in guppies, *Poecilia reticulata*. We used non-receptive females in their first week after giving birth (**low RA**) or in their third week after giving birth (**high RA**). We paired females with the same standard length but differing in their RA, so that they didn't differ in size but females with low RA had significantly lower abdominal distension than females with high RA. We hypothesised that females with higher RA will suffer more sexual harassment because of their lower mobility capacity and because males tend to prefer females with higher body condition. We tested one male with a pair of females (low and high RA) and recorded for 30min the number of courtships and forced copulation attempts directed to both females and the number of foraging bites females achieved in a feeding patch. Contrary to our prediction, we found that more forced copulation attempts were directed to low RA females and that low RA females foraged less than high RA females. Our results show for the first time that female guppies pay different costs of sexual harassment at different stages of their reproductive cycle. We discuss the potential causes of this male preference and the repercussion this differential harassment might have on the ecological dynamics of guppies.

Key words: Sexual harassment, sexual conflict, mate choice, reproductive costs, reproductive allocation, forced copulation, foraging.

Resumen

La evolución del oviparismo al viviparismo como estrategia para incrementar la sobrevivencia de la progenie ha ocurrido en algunas familias de peces. Sin embargo, a pesar de los beneficios que involucra este proceso, durante el embarazo las hembras sufren fuertes costos reproductivos. Por ejemplo, al retener los embriones se extiende la duración del ciclo reproductivo, se aumentan gastos energéticos, hay una reducción de la locomoción y se incrementa el riesgo de depredación. Pese a que sabemos que el embarazo es costoso para las hembras en términos fisiológicos, menos evidencia existe de los costos del embarazo como consecuencias de interacciones intraespecíficas.

Una fuerza selectiva importante sobre las hembras es el acoso sexual, porque causa costos significativos, como una disminución de la tasa de alimentación y un aumento en el riesgo de depredación. Bajo este escenario pusimos a prueba el efecto del comportamiento sexual del macho sobre el forrajeo de hembras que difieren en su asignación reproductiva (**AR**-la proporción de cuerpo dedicado a la reproducción) en guppies, *Poecilia reticulata*.

Utilizamos hembras en gestación en su primera semana después del parto (**Baja AR**) o en su última semana después del parto (**Alta AR**). Para poner a prueba si la AR de las hembras afecta el comportamiento de los machos, seleccionamos pares de hembras con la misma longitud estándar (mismo tamaño), pero con diferente AR; las hembras con Baja AR tenían menor distensión abdominal y menor peso que las hembras con Alta AR. Planteamos la hipótesis que hembras con mayor AR sufrirán más acoso sexual debido a que su embarazo limita la movilidad y porque los machos tienden a preferir hembras con mayor condición corporal. Además, predecimos que las hembras con mayor acoso sexual tendrían un mayor costo en forrajeo (disminución en su alimentación). Para poner a prueba nuestra hipótesis, hicimos pruebas de interacción en nado libre de 30 minutos, en las que registramos:

- 1) *El comportamiento sexual de un macho con un par de hembras con diferente AR (Baja y Alta):* Se midió la frecuencia de cortejos (despliegues sigmoidales) y de los intentos de cópula forzada de los machos a cada una de las hembras.

2) *La tasa de forrajeo de las hembras*: Se midió el número de mordidas que cada una de las hembras realizó en un área de alimentación de 2cm².

Aunque los machos guppies no presentaron preferencias de cortejo por hembras basado en su AR, nuestros resultados muestran que el acoso sexual ejercido por el macho en forma de intentos de cópula forzada es mayor en hembras con Baja AR en comparación con hembras con Alta AR. Además, contrario a nuestras predicciones, las hembras con Baja AR presentaron una menor frecuencia de alimentación que las hembras con Alta AR.

Este estudio se suma a la literatura que muestra que las hembras guppies enfrentan diferentes disyuntivas entre los costos por acoso sexual y la alimentación. Nuestros resultados exponen por primera vez una diferencia en la elección de pareja de apareamiento en machos guppies con base en el periodo de embarazo de las hembras. Las preferencias de los machos repercuten en el costo por acoso sexual que las hembras sufren durante su ciclo reproductivo. Si bien en nuestro experimento no observamos diferencias evidentes entre el comportamiento de las hembras con diferente AR, sugerimos que se lleven a cabo futuros estudios para determinar el papel del comportamiento de hembras en diferentes periodos de gestación ante el acoso sexual del macho y ante la actividad de forrajeo.

Palabras clave: Acoso sexual, conflicto sexual, elección de pareja, costos reproductivos, asignación reproductiva, cópula forzada y forrajeo.

Capítulo I: Introducción y antecedentes

Historias de vida y disyuntivas biológicas

La historia de vida de un organismo está determinada por su asignación de recursos (energía, tiempo, nutrientes, etc.) a diversos procesos vitales (crecimiento, defensa y reproducción) que les permite incrementar su adecuación (sobrevivencia y reproducción) en relación con el ambiente en el cual se desarrollan (**Stearns, 1992**). La adecuación es el producto de la sobrevivencia y la fecundidad, esto es, una medida de éxito reproductivo o el éxito de pasar genes a futuras generaciones, donde los individuos que desarrollan comportamientos que incrementan su éxito reproductivo son los más exitosos evolutivamente hablando (**Krebs & Davies, 1993**).

Algunas características de la historia de vida de los organismos son la edad y el tamaño en la que alcanzan la maduración reproductiva, cuántas veces se reproducen, cómo reparten la energía, cómo distribuyen recursos entre su progenie, etc. (**Stearns, 1992; Krebs & Davies, 1993**). Sin embargo cada ambiente (con variación en depredación, disponibilidad de recursos, intensidad de competencia, etc.) plantea diversos problemas, siendo la solución a los mismos una estrategia adaptativa; es decir, un conjunto de adaptaciones en el ciclo de vida que maximizan la probabilidad de que los organismos sobrevivan y dejen descendientes (**Stearns, 1992**). Esto se lleva a cabo a través de la selección natural de compromisos o disyuntivas (*trade-offs*) que son el balance entre las ventajas y desventajas que los animales deben hacer al tomar decisiones con respecto a su crecimiento, reproducción y sobrevivencia (**Krebs & Davies, 1993**).

Uno de los objetivos del estudio de la historia de vida es conocer las causas de estas variaciones (**Partridge & Harvey, 1988**). El conocimiento de las características de historia de vida de los organismos puede ser utilizado en la construcción de modelos, para predecir qué tipos de rasgos serán favorecidos en diferentes ambientes. Las historias de vida se pueden estudiar a través de aspectos demográficos, genética de poblaciones, genética cuantitativa, fisiología y sistemática molecular (**Stearns, 1980**).

Interacciones bióticas

Diversos estudios han demostrado que las interacciones bióticas pueden tener un fuerte impacto sobre la expresión y la evolución de características de historias de vida, principalmente sobre las tasas de supervivencia, la edad y talla en llegar a la madurez y el número y el tamaño de las crías (**Charnov, Turner & Winemiller, 2001; Kaliszewicz, Johst, Grimm & Uchmański, 2005**). Por ejemplo, en las interacciones presa-depredador (***interacción interespecífica***), la adecuación de la presa puede verse afectada de distintas maneras, sobre todo debido a que la depredación es una fuente muy relevante de mortalidad diferencial (**Reznick & Bryga, 1987; Reznick, Bryga & Endler, 1990**).

En el caso de peces vivíparos de la familia Poeciliidae se ha comprobado que la depredación ocasionada por peces de la familia Cichlidae actúa como una fuente de selección demográfica y de evolución de historias de vida. El fenómeno de depredación y sus consecuencias ecológicas se han observado en varias especies pertenecientes a este grupo neotropicales, entre ellos el guppy *Poecilia reticulata* (**Reznick & Endler, 1982**). En esta especie se ha demostrado que la presencia de depredadores ha favorecido la presencia de edad a la madurez temprana, un mayor número de crías de menor tamaño y crecimiento corporal acelerado. A su vez, estos atributos generan tasas altas de crecimiento poblacional. En contraste, en ausencia de depredadores se observan mayores tallas a la madurez sexual, menos crías más grandes, lento crecimiento corporal y, en consecuencia, relativamente bajas tasas de crecimiento poblacional (**Reznick & Endler, 1982; Walsh & Reznick, 2011**).

Además de las interacciones interespecíficas, las interacciones entre los individuos de la misma especie, las ***interacciones intraespecíficas***, también pueden tener un impacto significativo sobre la evolución de historias de vida. Por ejemplo, la densidad poblacional genera fuerte competencia y supervivencia de los más aptos en librar dicha competencia. En insectos estas interacciones causan un cambio en la estructura poblacional, además originan cambios en la fecundidad y edad a la madurez y crecimiento (**Agnew, Hide, Sidobre & Michalakis, 2002**). La competencia puede ser por los recursos del medio, como territorio o alimento, o por eventos reproductivos, como tener acceso a

individuos del sexo opuesto (**Partridge & Harvey, 1988**), donde los individuos dominantes ganan acceso privilegiado a recursos escasos, mientras que los subordinados deben lograr acceso a dichos recursos por medio de otras estrategias comportamentales (**Bernstein, 1981**). La competencia por la reproducción por ejemplo, puede ser entre los machos por conseguir apareamientos con las hembras compitiendo en atractivo, de forma que aquellos machos cuyo aspecto o comportamiento se ajuste a las preferencias de las hembras tendrán más éxito en el apareamiento (**Andersson, 1994**).

A pesar de que conocemos muchos ejemplos en los que las relaciones intraespecíficas causan costos y conflictos entre individuos, poca evidencia existe para entender la evolución de las respuestas que las hembras tienen ante las interacciones intraespecíficas cuando están presentes los costos del embarazo. Entender dichos costos complementaría nuestro entendimiento de los aspectos que han contribuido a la evolución del viviparismo, así como ampliar nuestro entendimiento del conflicto sexual a través de la coevolución entre machos y hembras. Finalmente, desarrollar estudios que nos muestren los beneficios y costos de las interacciones intraespecíficas complementa nuestro entendimiento de la Teoría de Historias de Vida, una de las bases importantes de la Teoría Evolutiva.

Selección sexual

Darwin (**1871**) definió la **selección sexual** como aquella fuerza evolutiva que favorece los caracteres que aumentan el éxito reproductivo de los organismos, siendo resultado de una lucha no por sobrevivir, sino por tener mayor descendencia posible. El estudio de la selección sexual va dirigido hacia de las características que solamente tienen relación con el aumento en el éxito reproductivo de los organismos, como por ejemplo la mayoría de las características en dimorfismo sexual (**Andersson, 1994**). Para explicar el origen y el mantenimiento de estas características Darwin (**1871**) propuso dos mecanismos distintos que no se excluyen mutuamente: **Selección intersexual**, la elección de pareja ejercida principalmente por las hembras, y la **Selección intrasexual**, competencia entre individuos

del mismo sexo para obtener parejas, que se da generalmente entre machos. Para Darwin (1871) los “ornamentos” en los machos evolucionan a través de la selección sexual por la elección de parejas realizada por las hembras, mientras que las “armas” tales como astas y cuernos en los machos evolucionan por competencia intrasexual por el acceso a las hembras. Ya se ha podido demostrar que estas formas de selección han moldeado muchos rasgos en organismos con reproducción sexual (Andersson, 1994).

Selección intersexual e intrasexual

Trivers (1972) planteó la hipótesis de que el sexo que invierte más en la reproducción y/o en la progenie (generalmente las hembras), será el sexo más selectivo al momento de aparearse; esto induciría una fuerte competencia entre los que menos invierten (generalmente los machos) por aparearse con el sexo selectivo, ocasionando mucha variación en el éxito reproductivo de los que compiten, con algunos muy exitosos y otros que no engendren ninguna cría. Para explicar cómo opera la elección de pareja por parte de las hembras, se han propuesto algunas hipótesis: **a)** eligen aquellas características que revelan la capacidad del macho para conseguir recursos (también llamados beneficios directos) y/o **b)** eligen aquellas características que les revelen la calidad genética del macho (también llamados beneficios indirectos).

La importancia relativa de algunos de los factores que se cree que son la base de la evolución de la selección intersexual a través de beneficios indirectos sigue sin resolverse. Bonduriansky (2001) menciona que la selección intersexual está generalizada entre los insectos (y otros animales). Además de que la elección pre-copulatoria por parte del macho está presente, algunos insectos exhiben la elección de pareja masculina "críptica", variando la cantidad de recursos asignados al apareamiento sobre la base de la calidad de la hembra que elegirán como pareja. Donde las preferencias de apareamiento por parte del macho más comúnmente observados son los que tienden a maximizar el éxito de la fertilización. Estas preferencias tienden a favorecer fenotipos de la hembra asociados a la alta fecundidad o la intensidad de la competencia espermática reducida.

La competencia entre machos o **selección intrasexual**, es quizás el mecanismo que más se ha estudiado y probablemente el mejor entendido dentro de la selección sexual (**Andersson & Simmons, 2006**). En la selección intrasexual, los machos compiten directamente uno con otro mediante peleas o combates ritualizados. Ante el riesgo de los combates algunos machos han desarrollado características morfológicas exageradas (señales conspicuas) para evitar que los rivales se aproximen y para obtener y defender un recurso durante los encuentros; estas señales pueden ser también pistas honestas a las que recurren las hembras para la elección de pareja ya que advierten sobre las cualidades y/o motivaciones de los machos de manera confiable (**Berglund & Rosenqvist, 2001; Candolin, 1999**).

Costos reproductivos en hembras

La reproducción sexual implica frecuentemente que machos y hembras sean distintos en su tamaño, morfología, fisiología y comportamiento (**Krebs & Davies, 1993**). Estas diferencias también se presentan en los gametos, donde las células pequeñas, móviles y producidas en gran cantidad pertenecen a los machos y son llamados espermatozoides; en tanto que las células más grandes, inmóviles, producidas en menor cantidad y con más recursos además del material genético pertenecen a las hembras (**Krebs & Davies, 1993; Parker, 1982**). A esta diferencia en el tipo de gametos se le conoce como **anisogamia** (**Parker, 1982**). Se ha propuesto que en los orígenes de la anisogamia los gametos masculinos eran móviles y se producían en grandes cantidades, enfocando su energía hacia la competencia por la búsqueda y fertilización de los gametos femeninos, a los que les resultaba óptimo ser más sedentarios y principalmente dedicar su energía hacia reservas celulares, siendo por consiguiente menos abundantes. Dada esta escasez, los gametos femeninos se tornarían progresivamente el “recurso limitante”, con potencial de escoger a los mejores entre los gametos masculinos, por ejemplo aquellos más veloces o con otras capacidades que permitan encontrar y fertilizar de forma más eficaz (**Parker, 1982**). De esta forma el gameto femenino ha sido seleccionado, a través de un proceso evolutivo de la anisogamia, para acumular nutrientes y esperar pasivamente la llegada de

otro gameto. El gameto masculino, en cambio, se ha especializado en buscar al gameto femenino ya que de ello depende su éxito.

La reproducción sexual es costosa, por lo que la cantidad de individuos disponibles para aparearse será limitada y las hembras entonces serán el recurso limitante. Esto explicaría que en una población siempre se encuentren más machos que hembras listos para reproducirse y, a su vez, que dicha diferencia puede ser expresada en términos de las diferencias en las tasas de encuentro entre ambos sexos (**Valero, Macías, & Magurran, 2008**). Las hembras son consideradas el sexo que paga costos energéticos superiores al reproducirse (**Andersson, 1994**). Por ejemplo, la evolución del viviparismo se ha dado por beneficios en la adecuación; como la protección de los embriones al riesgo de depredación (**Shine & Bull, 1979**) y el beneficio de los embriones por la termorregulación de la hembra (**Shine, 1983**), pero esto conlleva altos costos asociados a la reproducción en las hembras por retener los embriones durante el embarazo, ya que podría alargar el ciclo reproductivo y conducir a una disminución de la fecundidad en la hembra; además muchas hembras alimentan a los embriones en desarrollo lo que causa costos energéticos (**Andersson, 1994**).

Los costos del embarazo también se reflejan en la eficiencia de alimentación. Las especies de serpientes con una baja **asignación reproductiva** (AR-La proporción del cuerpo dedicado a la reproducción) presentan con frecuencia mayor actividad de alimentación, mientras que aquellas que tienen alta AR prefieren evitar al depredador reduciendo su actividad de alimentación, lo cual podría ayudar a reducir el gasto neto de energía cuando se alimentan (**Huey & Pianka, 1981**). Sin embargo, la necesidad de obtener recursos impulsa una dinámica interesante entre los niveles de energía de una hembra, la producción de descendencia y su disponibilidad o receptividad al apareamiento. Por ejemplo, ya que el apareamiento y la búsqueda de alimento se excluyen mutuamente en muchos insectos (**Odendaal, Turchin, & Stermitz, 1989; Krupa & Sih, 1993; Stone, 1995**), las hembras a menudo se enfrentan a una disyuntiva entre el tiempo y la energía dedicada a la obtención de alimento y el apareamiento. Como consecuencia, se puede esperar que hembras con niveles de energía más bajos presenten menor frecuencia de apareamiento, con el fin de aumentar el tiempo disponible

para la ingesta de alimentos (**Rowe, 1994**). Alternativamente, si el apareamiento no interfiere con la actividad de alimentación de la hembra, bajos niveles de energía podrían tener un efecto positivo sobre la actividad de apareamiento, especialmente en aquellas especies en las que las hembras son más fácilmente alcanzable o menos resistentes a apareamiento (**Rowe, Krupa, & Sih, 1996**). No obstante, cuando se altera la condición nutricional de hembras como en el caso del escarabajo japonés (*Popillia japonica*), privándolas de alimento por un día, el efecto de la condición nutricional sobre la conducta de apareamiento se hace evidente en el aumento en la frecuencia de alimentación cuando se considera el tamaño de la hembra y el periodo reproductivo (**Tigeros & Switzer, 2008**). Estos patrones pueden ser un resultado de la privación de alimentos al alterar los costos y beneficios de apareamiento de hembras de diferentes tamaños del cuerpo y cargas de huevo, y tal vez reflejan una necesidad para las hembras que están a punto de ovopositar al maximizar su ingesta de alimentos. La influencia e interacción de los costos del embarazo afectan el tamaño de la camada, la edad y talla en la descendencia, donde se ve reflejado que evolucionan en respuesta a los cambios experimentales en régimen de depredación y la competencia por la limitación de recursos.

Conflicto sexual

La labor de producir descendientes mediante reproducción sexual, provoca una situación de conflictos de intereses entre los dos organismos que participan (macho y hembra), denominado **conflicto sexual**, y estos surgen cuando el resultado óptimo en la reproducción es diferente entre los sexos (**Parker, 2006**). Estos intereses en ocasiones se contraponen y en otras no. La evolución de ambos sexos es independiente, aunque en muchas circunstancias está relacionada y comparten ciertos intereses, como en la cópula (**Gavrilets, Arnqvist & Friberg, 2001**) y en el cuidado parental (**Barta, Houston, McNamara & Szekely, 2002**).

El conflicto sexual está generalizado en la naturaleza a lo largo de todos los organismos que se reproducen sexualmente (**Arnqvist & Rowe, 2005**). El conflicto generado como resultado de la interacción macho-hembra se puede desarrollar de tal

manera que el escenario óptimo en la reproducción es diferente para ambos (**Chapman, 2006**) y podemos verlo en el desarrollo de comportamientos y adaptaciones que pueden beneficiar a un sexo mientras que al otro le genera un costo (**Moore, Moore & Gowaty, 2003**).

Un conflicto de interés entre las estrategias reproductivas de ambos sexos es la contribución diferencial de cada sexo a la descendencia, donde los machos tienen un gran potencial reproductivo (i.e. invierten menos en la reproducción e incrementan su éxito reproductivo con el número de parejas que puedan obtener) y la selección favorecerá a aquellos que fecunden a más hembras. En éstas, sin embargo, la selección favorecerá a aquellas que optimicen la calidad de la descendencia, ya que su adecuación depende de la cantidad de recursos a los que ellas puedan adquirir para generar descendientes, emparejándose con un macho adecuado o invirtiendo en cuidados a su progenie (**Parker, 2006**). Así, de acuerdo a la propuesta de Trivers (**1972**), el sexo que invierte más recursos en la producción y cuidado de los hijos es el que elige pareja y el que invierte menos buscará el acceso a parejas.

Acoso sexual

El cortejo es un conjunto de caracteres que atraen a las hembras (i.e. despliegues llamativos o colores vistosos) y que están dirigidos a incrementar la tasa de encuentro entre hembras y machos. Estos caracteres han evolucionado en los machos con la finalidad de aumentar la tasa de reappareamientos. Sin embargo, desde el punto de vista de las hembras, el cortejo puede convertirse en acoso sexual si: 1) las hembras se encuentran renuentes a copular, son cotejadas o perseguidas por los machos, provocando que éstas incurran en costos por tiempo perdido en alimentación y otras actividades (**Clutton-Brock & Parker, 1995**) o si 2) la tasa de encuentro entre macho y hembra es mayor a la tasa óptima para las hembras que estaría determinada por el tiempo disponible para buscar alimento o refugios para protección de los depredadores. Se identifica como **acoso sexual** aquella situación en la cual el macho intenta copular repetidamente con la pareja, si su cortejo es persistente y está dirigido a más de una hembra, o incluso si la persigue con la finalidad de copular, cuando la hembra se muestra reticente a aceptar la

cópula, y si con estas aproximaciones, la conducta del macho provoca un costo para la hembra (**Clutton-Brock & Parker, 1995**).

El acoso sexual promueve el conflicto sexual por la asimetría en costos de machos y hembras, donde los machos llegan a eliminar o minimizar la elección de pareja de las hembras para aumentar su éxito de apareamiento (**Henson & Warner, 1997**); además, permite la evolución de comportamientos que favorecen a un sexo, generando un costo en la adecuación del sexo contrario, como el incremento de la mortalidad (**Meader & Gilburn, 2008**) así como múltiples costos como el aumento de gasto energético (**Clutton-Brock & Langley, 1997**), el incremento al riesgo de depredación (**Rowe, 1994**), la reducción de oportunidades de alimentación (**Magurran & Seghers, 1994**) y daños físicos (**Blanckenhorn, Hosken, Martin, Reim, Teuschl & Ward, 2002**). Tales costos inmediatos podrían tener una repercusión a largo plazo en la reproducción de los organismos, sobre todos los casos en los que el riesgo de depredación o el daño físico contribuyan a incrementar la probabilidad de muerte de la hembra. Sin embargo, la alta tasa de cortejo de los machos y las implicaciones que éste tiene sobre el tiempo que invierten las hembras en rechazar sus aproximaciones, representa en sí mismo un costo y por lo tanto se ha considerado como acoso sexual (**Magurran & Seghers, 1994; Clutton-Brock & Parker, 1995**).

Capítulo II: El problema de investigación

Planteamiento del problema

Durante el embarazo las hembras sufren fuertes costos reproductivos. Por ejemplo, al retener los embriones se extiende la duración del ciclo reproductivo, se aumentan gastos energéticos, hay una reducción de la locomoción y se aumenta el riesgo de depredación. A pesar de que sabemos que el embarazo es costoso para las hembras en términos fisiológicos, menos evidencia existe de **los costos del embarazo como consecuencia de interacciones intraespecíficas**.

Una fuerza selectiva importante sobre las hembras es el acoso sexual, porque causa costos significativos, como una disminución de la tasa de alimentación y un aumento en el riesgo de depredación. Bajo este escenario pusimos a prueba el efecto del comportamiento sexual del macho sobre hembras que difieren en su asignación reproductiva (AR: la proporción de cuerpo dedicado a la reproducción) en guppies, *Poecilia reticulata*.

Justificación de la investigación

El viviparismo ha evolucionado muchas veces e independientemente a partir de una estrategia ancestral que implica fertilización externa, el oviparismo. El viviparismo en este sentido, ha sido considerado como una novedad evolutiva, y en esta transición del oviparismo al viviparismo se han supuesto una serie de cambios morfológicos, anatómicos, ontogénicos, fisiológicos y etológicos tanto en hembras como en su descendencia. Un requisito previo para la evolución del viviparismo es la obtención de una fertilización interna, lo que implica cambios gaméticos en machos y hembras así como el comportamiento durante la cópula. Pero esta estrategia conlleva altos costos que las hembras enfrentan en este tipo de reproducción, como el desarrollo de tejidos especiales, la carga física progresiva del embarazo que podría impedir la locomoción aumentando el riesgo de depredación como un costo adicional. Esto incrementa la diferencia de inversión

que cada uno de los sexos realiza en la reproducción dando como resultado la evolución del dimorfismo sexual y la aparición del conflicto sexual donde los machos se benefician mediante la inducción de esfuerzo reproductivo elevado sobre las hembras y estas a su vez sufren los costos del acoso sexual donde se exhibe en su adecuación, incrementa el riesgo de depredación, influye sobre la eficiencia de alimentación o puede manifestarse más tarde, afectando la esperanza de vida y la calidad de la descendencia. Bajo el contexto de conflicto sexual, se ha hipotetizado que diferentes tácticas utilizadas por los machos, aumentan diferentes niveles en el costo de la adecuación en hembras con diferencias en su ciclo reproductivo. Sin embargo, las pruebas que fundamentan esta idea aún son muy escasas. Para ello se analizó el comportamiento del pez *Poecilia reticulata*, un modelo en el estudio de ecología, evolución, genética y selección sexual, además de en un modelo importante para la genómica funcional de adaptación de caracteres. Se registró el comportamiento sexual del macho sobre las hembras con diferencias en su ciclo reproductivo para responder si existe relación entre el acoso sexual y la eficiencia de alimentación en hembras. Este proyecto busca contribuir el conocimiento acerca de las adaptaciones conductuales que tanto machos como hembras exhiben durante su reproducción y resaltar la importancia de los costos que ejerce la fertilización interna en las hembras de especies ovovivíparas.

Hipótesis

El acoso sexual causa costos que ultimadamente disminuyen la adecuación de las hembras (i.e. disminución de tasas de forrajeo). Los machos prefieren acosar a hembras de mayor talla, por lo que es posible que también prefieran hembras con mayor masa corporal. Las hembras con más tiempo de gestación presentan mayor asignación reproductiva (AR) o mayor proporción del cuerpo dedicado a la reproducción, como mayor distensión abdominal y peso, por lo que muestran más masa corporal que las hembras con menor tiempo de gestación. Por lo tanto, es posible que los machos dirijan acoso sexual diferenciado a hembras en diferentes periodos de gestación (i.e. hembras con

diferente AR). Además, las hembras con mayor AR tienen costos de movilidad que podrían hacerlas más susceptibles al acoso sexual de los machos.

Predicciones

Las predicciones que derivan de esta hipótesis son:

- 1) Durante el último periodo de gestación, cuando las hembras presentan mayor AR, las hembras reciben mayor acoso sexual de los machos.
- 2) Al elegir entre dos hembras del mismo tamaño, los machos prefieren a las hembras con mayor AR o distensión abdominal.
- 3) Si las hembras reciben mayor acoso sexual su tasa de forrajeo disminuye.

Objetivo general

Evaluar si los machos guppies dirigen mayor acoso sexual a hembras con mayor AR (última semana de embarazo, mayor distensión abdominal) que a hembras con menor AR (primera semana de embarazo, menor distensión abdominal), y si este comportamiento genera costos de forrajeo en las hembras.

Objetivos particulares

1. Comparar la frecuencia y la duración del cortejo que hembras con mayor AR y menor AR reciben de los machos.
2. Comparar la frecuencia de los intentos de cópulas forzadas que hembras con mayor AR y menor AR reciben de los machos.
3. Evaluar el efecto por acoso sexual ejercido por el macho en la eficiencia de forrajeo en hembras con mayor AR y menor AR.

Capítulo III: Material y métodos

El guppy, *Poecilia reticulata*

Dentro de la clase de peces, se encuentran los peces Poecílidos (familia Poeciliidae) con cerca de 220 especies en 28 géneros (**Franco & Roberto, 2005**). Los peces poecílidos son un grupo que se le ha dado una vital importancia dentro del estudio de la Biología Evolutiva por su corto periodo reproductivo y la diversidad de estrategias en adaptaciones reproductivas (**Allendorf, 1990**). Los efectos del ambiente sobre sus atributos fenotípicos están bien documentados. De hecho, los organismos de este grupo han sido utilizados para poner a prueba modelos de evolución de historias de vida (**Reznick & Endler, 1982; Walsh & Reznick, 2011**).

Todas las especies de poecílidos tienen fertilización interna y sólo una especie no es vivípara (**Constantz, 1989**). Estos peces exhiben una gran diversidad de características reproductivas como la presencia (o ausencia) de matrotrofia (i.e. transferencia de nutrientes madre-embriones; **Wourms, Grove & Lombardi, 1988**); y la presencia (o ausencia) de superfetación (i.e. la capacidad de las hembras de llevar internamente dos o más camadas de embriones en distintos estadios de desarrollo) (**Zúñiga-Vega, Rodríguez-Reyes, Olivera-Tlahuel, Maceda-Cruz, Molina-Zuluaga & Johnson, 2010**). Una de las características morfológicas más importantes que distinguen a los machos poecílidos de otras familias de peces, es el gonopodio: se trata de la modificación de la aleta anal como aparato intromisor. Se ha encontrado una gran diversidad en la morfología del gonopodio a lo largo de toda la familia (**Constantz, 1984**).

Los peces guppies (*Poecilia reticulata*) son los más conocidos dentro de la familia Poeciliidae, con estudios como la evolución de patrones de color presente en machos y la elección de pareja en hembras (**Houde, 1997**). Son peces pequeños de agua dulce, nativos de Trinidad y de otras partes de Sudamérica (**Houde, 1997**). Los machos crecen hasta llegar a la edad reproductiva y alcanzan tallas de 3 a 7 cm. Emplean no más del

20% de su tiempo en alimentarse. Las hembras alcanzan tallas de aproximadamente 4 hasta 10 cm y emplean hasta un 60% de su tiempo en forrajeo (Houde, 1997). Los machos presentan patrones de coloración a lo largo del cuerpo, en la cola y las aletas; estos patrones son importantes ornamentaciones sexuales compuestos por manchas y líneas brillantes de colores como: negro (melaninas), blanco (pigmentos estructurales), rojos-anaranjados (carotenoides) y verdes y azules (iridiscentes). Las hembras son color café grisáceo sin brillo, con una mancha oscura alrededor del gonoporo (Fig. 1) (Houde, 1997).

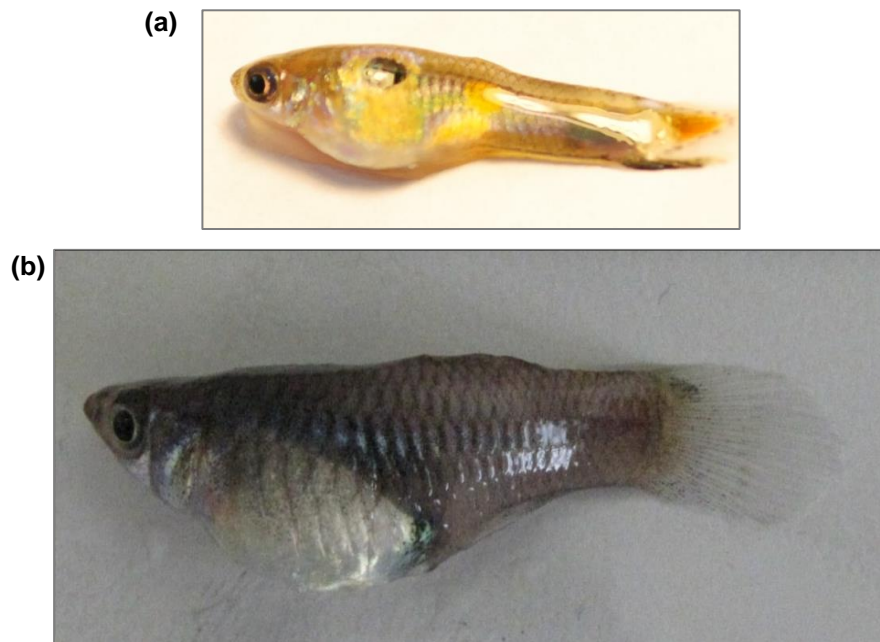


Figura 1. Peces guppies ovovivíparos de agua dulce. (a) Macho: se caracteriza por su tamaño más pequeño y, especialmente, por las múltiples variedades e intensidades de sus colores, y (b) Hembra: se caracteriza por su tamaño más grande y por tener una coloración más apagada (café grisáceo), monótona y menos intensa que el macho.

Los peces guppies son considerados una especie extremadamente variable tanto fenotípica como genéticamente, sus poblaciones muestran diferencias significativas en

patrones de color, comportamientos e historias de vida, que están fuertemente asociados con la presencia o ausencia de depredadores (**Endler, 1995**). Esta especie presenta dimorfismo sexual y al igual que otros miembros de la familia Poeciliidae, son una especie ovovivípara (**Turner, 1947**). Son clasificados como **lecitotróficos** porque las hembras no proporcionan directamente los nutrientes a los embriones, sino que estos obtienen la energía necesaria para su desarrollo desde el huevo (**Houde, 1997**). Muestra reproducción vía fertilización interna donde los machos utilizan el **gonopodio**, una aleta anal modificada, como un órgano copulatorio (**Houde, 1997**).

Los peces guppies presentan un sistema de apareamiento promiscuo. Los machos invierten la mayor parte del día (hasta el 50% de su tiempo) buscando y cortejando a las hembras, y si se encuentran hembras receptivas, los machos podrán aparearse varias veces con diferentes hembras en tan sólo un día. En estudios recientes se ha encontrado que al igual que los machos, las hembras se aparean varias veces en cada ciclo reproductivo, siendo de dos a tres machos los padres de la camada (**Houde, 1997; Evans & Magurran, 2000**). En *Poecilia reticulata*, las hembras que han sido inseminadas por más de un macho pueden intercalar la paternidad de sus crías o tienen camadas de diferentes padres (**Houde, 1997**), ya sea porque dan prioridad a un macho seleccionado (**Constanz, 1984**) o porque el esperma de los machos más atractivos es más competitivo.

El comportamiento de *cortejo* en guppies está constituido por un despliegue sigmoidal durante el cual el cuerpo del macho adquiere una forma de “S” (despliegues sigmoidales), con las aletas caudales y dorsales completamente abiertas o cerradas; la hembra selecciona al macho por su ornamentación y movimientos vigorosos de cortejo (**Liley, 1966; Farr, 1975; Kodric-Brown & Nicoletto, 2001**). Los machos esperan largo tiempo enfrente o ligeramente a un lado de la hembra hasta que deje de moverse o disminuya su actividad, aguardando una oportunidad para realizar el despliegue. Estos despliegues resaltan los complejos y llamativos patrones de coloración que presentan los machos a lo largo del cuerpo. Las hembras nadan en círculo exponiendo la cloaca para facilitar la inseminación.

La *cópula forzada* se considera como un apareamiento forzado dirigido hacia una hembra en el que el macho inserta el gonopodio en el gonoporo de una hembra sin cortejo previo (**Aronson & Clark, 1952**). Cuando las hembras no están receptivas y el apareamiento es furtivo, los machos atacan a las hembras por detrás, lanzando el gonopodio hacia la cloaca (**Houde, 1997**). El cortejo y las cópulas forzadas son potencialmente capaces de dar lugar a la fecundación (**Magurran, 2005**).

El macho utiliza dos estrategias cortejo o cópulas forzadas, el grado en que usa cada una de ellas depende en parte de la receptividad femenina (**Liley, 1966**), que dura en promedio de tres a cuatro días después del parto, periodo donde las hembras se aparean con más de un macho, por lo general de dos a tres (**Evans & Magurran, 2000**). Para el resto del ciclo reproductivo, que continua en promedio de 25 a 30 días, las hembras se niegan a copular (**Houde, 1997; Liley, 1966**). El espermatozoides recibido durante la copulación se almacena durante varios meses en el ovario y una hembra puede producir crías (entre una y veinte) después de la última copulación durante un periodo aproximado de seis a ocho meses (**Houde, 1997**). Después de la copulación los huevos fecundados dentro del oviducto de la hembra incrementan su masa y volumen a través de todo el desarrollo, que se ve reflejado en el aumento progresivo de la carga del embarazo (**Ghalambor, Reznick, & Walker, 2004**).

Elección de pareja en machos guppies

A pesar de que la mayoría de la investigación de selección sexual en guppies se ha realizado estudiando la elección de pareja de las hembras, teórica y empíricamente se ha observado que los machos muestran elección de pareja: prefieren hembras con un mayor tamaño del cuerpo (longitud estándar LS) como generalmente ocurre en especies donde la fecundidad de la hembra aumenta con el tamaño del cuerpo (**Dosen & Montgomerie, 2004**). Los machos guppies muestran selectividad en su comportamiento reproductivo, ya que pueden distinguir hembras conspecíficas (**Magurran & Ramnarine, 2005**) e incluso son capaces de reconocer hembras de mayor calidad, como las hembras receptivas (**Dosen & Montgomerie, 2004; Guevara-Fiore, Skinner, & Watt, 2009**). Evans, Pitcher, & Magurran, (2002) confirman que los machos de *Poecilia reticulata* prefieren a las

hembras de mayor tamaño a la hora de realizar las pautas de cortejo que llevan a la reproducción, pero también intervienen otros factores. Si la hembra más grande ya ha sido fecundada por otro macho quedará fuera de la elección de los otros machos quienes escogerán en su lugar a una hembra virgen o de un tamaño menor pero que no haya sido fecundada con anterioridad (**Bisazza, 1989**). Estos resultados sugieren que guppies machos poseen preferencias de apareamiento de hembras relativamente grandes, pero que tales preferencias se expresan sólo cuando los machos pueden evaluar con precisión el estado de apareamiento de hembras encontradas que difieren en el tamaño del cuerpo. Además, estudios previos surgieron que los machos incrementan su actividad sexual (frecuencia de cortejo) en la presencia de competidores, que cuando machos interactúan solo con hembras (**Evans & Magurran, 1999; Magellan, Pettersson, & Magurran, 2005**).

En guppies los machos tienen un periodo de vida más corto si están expuestos a tasas de apareamiento altas (**Jordan & Brooks, 2010**). El incremento en el esfuerzo reproductivo también puede alterar las preferencias de pareja de apareamiento de los machos (**Head, Wong, & Brooks, 2010**) o puede repercutir en el esfuerzo que los machos invierten en futuros eventos reproductivos (**Engqvist, 2011**). En conjunto, la literatura muestra una fuerte evidencia de que los machos guppies tienen preferencias y eligen activamente sus parejas al reproducirse.

Costos de reproducción en hembras guppies

Los principales costos reproductivos en hembras poecilidos están relacionados a la carga física del embarazo que impide la locomoción e incrementa el riesgo de depredación (**Ghalambor, Reznick, & Walker, 2004; Shine & Bull, 1979; Walker, Ghalambor, Griset, McKenney, & Reznick, 2005**). Las hembras preñadas también enfrentan altos costos energéticos, como el aumento en la tasa de consumo de oxígeno y nutrientes, el desarrollo de tejidos especiales y la restricción en la movilidad (**Goodwin, Dulvy & Reynolds, 2002**).

En el pez mosquito (*Gambusia affinis*), la velocidad de natación, una medida de la resistencia fisiológica, disminuye a medida que avanza el embarazo y probablemente el peso y volumen de los embriones aumenta (**Plaut, 2002**). En guppies, los embriones

aumentan de volumen y la masa durante todo el desarrollo, aumentando progresivamente la carga de embarazo (**Ghalambor et al., 2004**). Ghalambor et al., (2004) encontraron en el guppy que la etapa del embarazo se correlacionó negativamente con la velocidad máxima, distancia recorrida y la aceleración. Walker et al., (2005) mostraron en guppies que una disminución en velocidad máxima y aceleración aumenta el riesgo de depredación cuando se expone a un depredador natural.

Acoso sexual en Poecílicos

El acoso sexual es susceptible de comprometer la elección femenina y puede tener consecuencias evolutivas significativas (**Magurran & Seghers, 1994**). En estudios realizados en hembras guppies, los costos que sufren por el acoso sexual las obligan a tomar una decisión entre la exposición al acoso sexual y un incremento al riesgo de depredación (**Darden & Croft, 2008; Magurran & Ramnarine, 2005; Rowe, 1994**), donde la depredación es considerada la mayor fuerza selectiva que ha influido la evolución de las características de historias de vida en el guppy (**Reznick & Endler, 1982; Walsh & Reznick, 2011**), y sin embargo, las hembras prefieren enfrentar mayor riesgo de depredación en lugar de aumentar su riesgo de acoso sexual.

El acoso sexual influye en el comportamiento individual con su ambiente social; las hembras han mostrado ajustar sus estrategias de forrajeo, estructura social y preferencias grupales cuando los machos están presentes (**Tobler, Schlupp, & Plath, 2011**). Sin embargo, las relaciones entre el acoso sexual y la adecuación de las hembras dependen de los costos y los beneficios asociados con múltiples apareamientos y sus interacciones, y por lo tanto pueden variar en diferentes especies y bajo diferentes condiciones (**Maklakov, Bilde, & Lubin, 2005**). Makowicz & Schlupp (2013) encontraron que las hembras Mollies (*Poecilia latipinna*) ajustan sus comportamientos en función del riesgo de acoso sexual, dependiendo del nivel de presencia del macho a la que estaban expuestas. Midieron el cambio general en la condición corporal de las hembras después de ser expuestas a un tratamiento particular de nivel de acoso sexual, encontrando efectos negativos directos de acoso sexual en su adecuación.

Sin embargo, hasta ahora no se ha analizado las consecuencias del acoso sexual en las hembras guppies cuando están presentes los costos reproductivos (i. e. la carga física del embarazo). A pesar de que conocemos muchos de los costos fisiológicos del embarazo de hembras, poco sabemos de los costos provocados por las interacciones intraespecíficas. Bajo este escenario, se propone el presente experimento para evaluar si existe elección de pareja de apareamiento en machos guppies con base al ciclo reproductivo presente en hembras, y si esta preferencia genera consecuencias de interacciones intraespecíficas en la forma de acoso sexual otorgando costos relacionados con el embarazo en hembras guppies.

Población experimental

Se utilizaron peces guppies (*Poecilia reticulata*) capturados en la comunidad de Tehuixtla estado de Morelos, México (18° 33' N, 99° 16' W; Fig. 2). Los peces colectados (ca. 200 individuos) se transportaron en contenedores de plástico (50 individuos por contenedor) a las instalaciones del Laboratorio de Ecología Evolutiva dentro de la Escuela de Biología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. El proceso de colecta, transporte y la manutención de los peces en el laboratorio cumplieron con las normas de ética dictadas por la guía del uso de animales en investigación de la ASAB/ABS ("**Guidelines for the Use of Animals: Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching,**" 2014).



Figura 2. Trampas de pesca trasmallo utilizadas durante la captura de guppies en la comunidad de Tehuixtla estado de Morelos, México. La pesca con trampas normalmente se basa en atraer a los peces con carnada (estímulo alimenticio). Las trampas son diseñadas para mantener al pez atrapado con poca posibilidad de escape.

Durante un periodo de 3 meses los peces capturados se mantuvieron en condiciones de laboratorio a una temperatura ambiente de 22-24°C y bajo fotoperiodo de 12:12 horas luz:oscuridad, donde se alimentaron dos veces al día con alimento comercial (hojuelas Tetramin®) y se realizaron cambios regulares de agua y limpieza de filtros a base de carbono. Dentro del laboratorio, la población capturada se dividió desde el inicio en dos tanques diferentes con una proporción de sexos similar entre ambas peceras.

Para realizar el experimento se eligieron aleatoriamente peces sexualmente maduros de esta población, pero teniendo en cuenta que ambos sexos debían provenir de diferentes tanques con el fin de evitar alguna influencia de la familiaridad social entre individuos. Ninguno de los peces tuvo experiencia en experimentos anteriores y fueron manipulados sólo una vez. Los experimentos se llevaron a cabo entre las 08:00-14:00 horas para controlar las posibles diferencias en el comportamiento a través del día (**Liley, 1966**). Las pruebas experimentales que se describirán a continuación se realizaron en tanques de vidrio (35x20cm y 22cm de altura) forrados en 3 de sus caras con papel verde, a modo de proporcionar aislamiento visual a los peces. Para no someter a los peces

experimentales a cambios ambientales durante las pruebas, los tanques experimentales se rellenaron con grava y agua debidamente aireada y mantenida a la misma temperatura procedente de los tanques de la población reproductiva. La iluminación del tanque experimental fue similar a la presente en los tanques de la población, con ayuda de una lámpara tubular de luz blanca artificial de 20 Watts a una altura de un metro sobre el tanque experimental. Para evitar estresar a los peces experimentales por presencia de observadores, se colocó una cortina negra entre la pecera experimental y el observador a una distancia no mayor a un metro.

Diseño experimental

Para medir el efecto del acoso del macho sobre el forrajeo de las hembras, se realizaron pruebas en las que se registró el comportamiento sexual de un macho hacia dos hembras de tamaño similar pero con diferente Asignación Reproductiva (AR) y en las que simultáneamente se registró la tasa de forrajeo de las hembras. Para evaluar la tasa de alimentación en hembras, en cada prueba se colocó un parche de alimentación nuevo de 2cm^2 (un portaobjetos con alimento molido Tetramin®; Fig. 3). Las hembras después del experimento se aislaron en pares para registrar la fecha de parto, con estas fechas se confirmó el ciclo reproductivo de cada hembra.

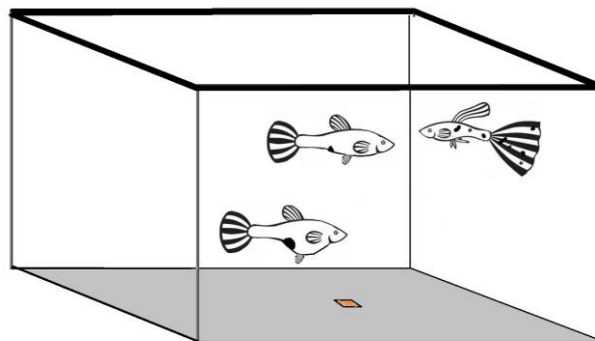


Figura 3. Representación de las pruebas de acoso sexual en donde un macho (derecha) tenía libre acceso a un par de hembras (izquierda) que diferían en su AR (menos AR arriba y más AR abajo). El tanque

experimental contaba con un parche de alimento (cuadrado color naranja) del cual las hembras podían forrajear.

En total se pusieron a prueba 36 machos con 36 pares de hembras. Para formar los pares utilizamos hembras en gestación en su primera semana después del parto (Baja AR) o en su última semana después del parto (Alta AR). Para poner a prueba si la AR de las hembras afecta el comportamiento de los machos, seleccionamos pares de hembras con la misma longitud estándar (mismo tamaño; t -test: n_{36} , $P= 0.8176$), pero con diferente AR. Las hembras con Baja AR presentaron menor distensión abdominal (0.7065 ± 0.010 cm; media \pm SE) que las hembras con Alta AR (0.806 ± 0.012 cm, t -test: n_{36} , $P= 1.08e-07^{***}$, Figura 4a). Además, el peso fue significativamente mayor en hembras con Alta AR (3ra. Semana: 0.521 ± 0.0204 gr) que hembras con Baja AR (1ra. Semana: 0.4421 ± 0.0195 gr; t -test: n_{36} , $P= 6.093e-09^{***}$, Figura 4b).

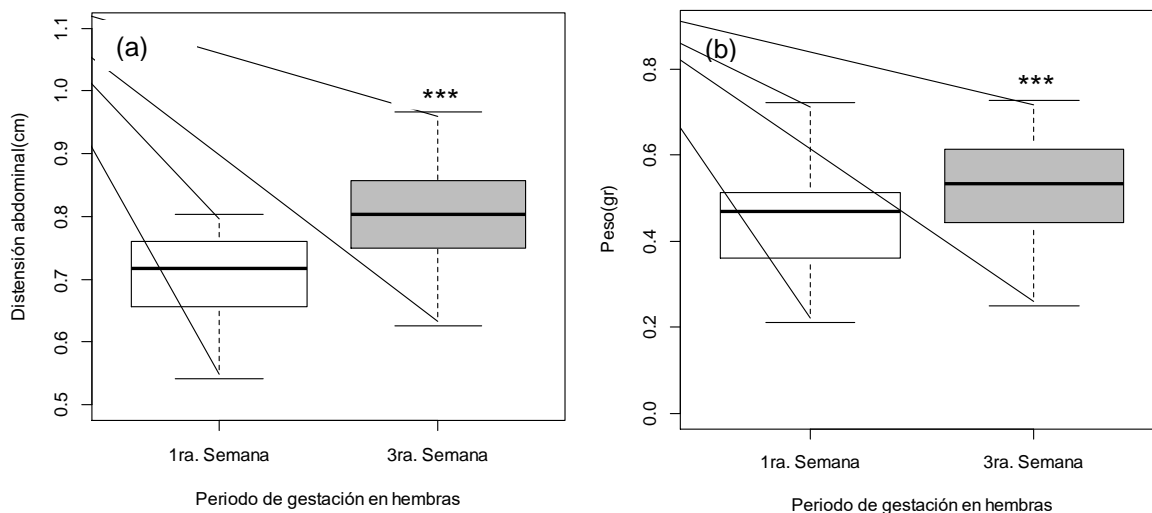


Figura 4. Media \pm SE de hembras con la misma longitud estándar pero con diferencias el su periodo reproductivo. Hembras que se encontraban en la tercera semana de gestación presentaron mayor distensión

abdominal (**a**) y peso (**b**), que en conjunto reflejan la inversión de recursos en su asignación reproductiva (AR) (N=36) *** $P < 0.00005$.

Las mediciones de los peces se llevaron a cabo anestesiándolos de la siguiente manera: se colocó de forma gentil cada pez en un recipiente con anestésico (aceite de clavo al 30% con temperatura de 8-10°C) durante un tiempo de 40 a 50 segundos. Posteriormente se procedió a la toma del peso húmedo (sólo en hembras) en una balanza analítica marca OHAUS-AS120. Para la medición de la longitud estándar (excluyendo la aleta caudal) en ambos sexos y de la distensión abdominal en las hembras, se tomaron fotos con una cámara digital de los peces anestesiados al lado de una referencia métrica (regla).

Las imágenes capturadas de machos y hembras se analizaron a través del programa *ImageJ*. Al finalizar la toma de datos los pares de hembras y los machos fueron aislados en tanques de acrílico (15x15cm) durante un periodo de 24 horas antes del experimento sin tener contacto visual con el sexo opuesto. Durante este periodo los machos se alimentaron de forma habitual, mientras que a las hembras no se les alimentó con la finalidad de generar motivación de forrajeo durante las pruebas experimentales.

En cada prueba experimental se registró el comportamiento sexual de un macho ante un par de hembras, y el forrajeo de dichas hembras. El primer dato registrado fue la latencia, el tiempo transcurrido desde la introducción de los individuos al tanque experimental hasta el primer comportamiento sexual del macho. Posterior a la latencia registramos los siguientes comportamientos durante un periodo de 30 minutos (ver introducción para una descripción más detallada de los mismos):

- 1) Frecuencia y duración de cortejos del macho a cada una de las hembras.
- 2) Frecuencia de intentos de cópula forzada del macho a cada una de las hembras.
- 3) La tasa de forrajeo de las hembras cuantificada como el número de mordidas que cada una de las hembras realizó en un área de alimentación de 2cm².

El registro de estos comportamientos los llevaron a cabo dos observadores (David A.M.D. y Francisco J.D.L.) utilizando el programa ***JWatcher*** Versión 0.9 (Blumstein, Daniel & Evans, 2000). Se llevaron a cabo pruebas de confiabilidad entre observadores e intra observador antes del experimento. Las pruebas de confiabilidad tienen como objetivo asegurar la repetibilidad del registro de los comportamientos a lo largo de todas las observaciones (Schork, 2000). Las confiabilidades consisten en comparar los registros de conducta (frecuencia y duración de cortejo, cópula forzada en el macho, y mordidas realizadas por las hembras) de un mismo pez entre observadores y entre un mismo observador.

Análisis estadístico

Para analizar las diferencias en el comportamiento del macho (cortejos e intentos de cópula forzada) hacia hembras con Alta AR y Baja AR, se aplicaron pruebas de Student *t*-test y Wilcoxon dependiendo de una distribución normal o no en los datos. Todos los datos fueron evaluados para la normalidad utilizando la prueba de KolmogorovSmirnov. Para examinar la relación entre la frecuencia de intentos de cópula forzada, la tasa de forrajeo y el efecto de tratamiento (Baja AR y Alta AR) usamos un modelo lineal generalizado mixto (función: *log*) con distribución de errores tipo Poisson y el criterio de información de Akaike (AIC de "Akaike's Information Criterion") para comparar la plausibilidad relativa de un conjunto de modelos. En el modelo elegido se comparó el tratamiento que consiste en utilizar la diferencia de medias y el intervalo de confianza del 95%, IC. Si el IC del 95% en torno a las diferencias de medias no se solapan a cero consideramos esta evidencia que no había una diferencia significativa entre los dos tratamientos que se comparan ($P < 0,05$). Todos los análisis de datos se realizaron utilizando el paquete estadístico R versión 3 (R Core Team, 2013).

Capítulo IV: Resultados

Preferencia de los machos por hembras con diferente AR (Asignación Reproductiva)

Los machos dirigieron similar frecuencia de cortejo (media \pm S.E., AR Baja: 4.63 ± 0.99 , AR-Alta: 6.58 ± 1.62 ; Wilcoxon-test: n_{25} , $P= 0.2406$, Figura 3a) y duración de cortejo registrado en segundos (media \pm S.E., AR-Baja: 7.10 ± 2.20 , AR Alta: 7.85 ± 2.20 ; Wilcoxon-test: n_{25} , $P= 0.4842$, Figura 3b) a hembras con diferente AR. Sin embargo, los machos realizaron significativamente más intentos de cópulas forzadas a las hembras que presentaron AR Baja (media \pm S.E., AR Baja: 15.41 ± 1.54 , AR Alta: 10.66 ± 1.14 , t -test pareado: $n_{35} = *P= 0.008171$, Figura 3c).

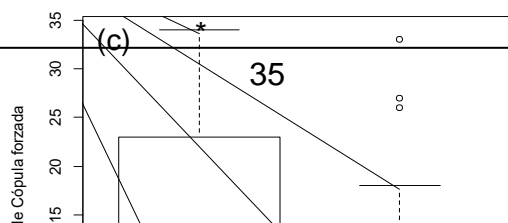
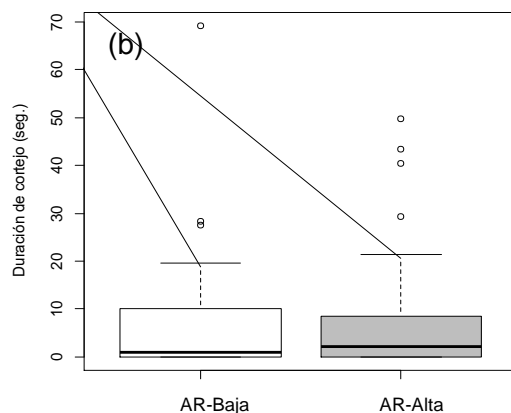
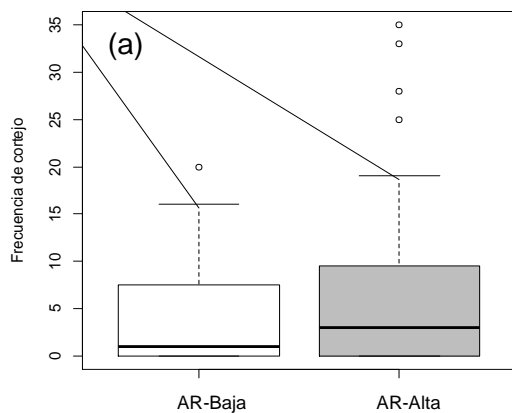


Figura 5. Media \pm SE de comportamientos sexuales del macho dirigido hacia hembras con diferencias en su asignación reproductiva (AR) registrados durante cada una de las pruebas experimentales. En frecuencia de cortejo (a) y duración de cortejo (b) no se encontraron diferencias significativas, sin embargo hembras con menor AR presentaron un mayor número de intentos de cópula forzada (c), ($N=36$) * $P < 0.05$.

Efecto del acoso sexual sobre el forrajeo de las hembras con diferente AR

Para examinar la interacción entre el acoso sexual (intentos de cópulas forzadas) sobre la frecuencia de alimentación de hembras en diferentes periodos de gestación, se utilizó un modelo lineal generalizado mixto (función: *log*) con distribución de errores tipo Poisson, donde se muestra un fuerte efecto del acoso sexual sobre la eficiencia de alimentación (**Generalized Linear Mixed Model: n_{36} , A.R. Baja= $P=0.0319$, n_{36} , A.R. Alta= $P=<2e-16$, Figura 4**). La influencia del acoso sexual sobre el número de mordidas está presente en mayor medida cuando las hembras se encuentran en la primera etapa de su ciclo reproductivo (baja AR).

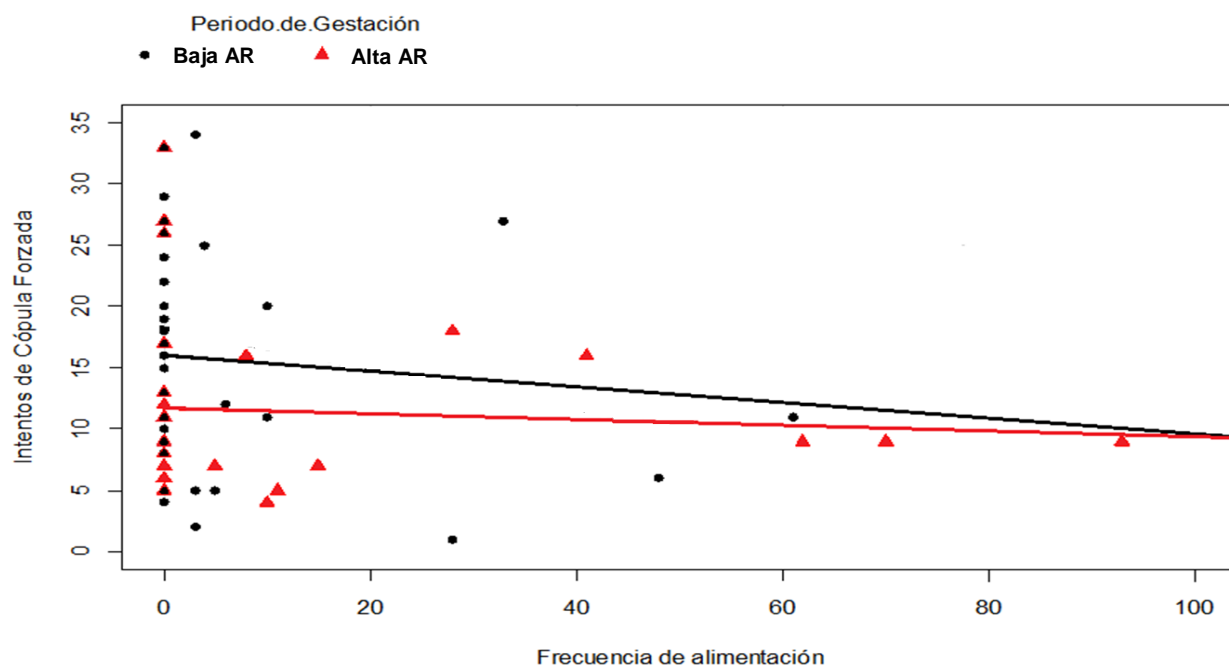


Figura 6. Relación entre intentos de cópula forzada y frecuencia de alimentación. El acoso sexual afecta el forrajeo de las hembras, pero al considerar el ciclo reproductivo, hembras con Baja Asignación Reproductiva (Puntos negros) presentan una menor frecuencia de alimentación en comparación con hembras con Alta Asignación Reproductiva (Triángulos rojos). Las hembras guppies enfrentan diferentes disyuntivas entre los costos por acoso sexual y la alimentación.

Capítulo V: Discusión

Aunque los costos energéticos y fisiológicos por la carga física del embarazo en hembras están bien documentados, en el presente estudio evaluamos si las hembras guppies preñadas sufren costos ecológicos por la interacción con conespecíficos. Particularmente, evaluamos experimentalmente el efecto del acoso sexual de los machos sobre el forrajeo de hembras en dos periodos de gestación, Bajo y Alto, y si los machos tenían preferencias por hembras con mayor masa corporal. Para ello, controlamos dos variables importantes para los machos: el tamaño de la hembra o longitud estándar (**Dosen & Montgomerie, 2004; Evans *et al.*, 2002; Bisazza *et al.*, 1989; Herdman, Kelly, & Godin, 2004**) y su receptividad (**Guevara-Fiore *et al.*, 2009**), ya que en las pruebas se usaron hembras con el mismo tamaño y hembras no receptivas.

Teóricamente y empíricamente se ha observado que cuando la fecundidad de la hembra aumenta con el tamaño del cuerpo, los machos prefieren hembras con un mayor tamaño del cuerpo debido a que una hembra más grande podría tener gónadas más grandes que le permiten poner un mayor número de huevos; por tanto, el macho que copule con la hembra más grande tendrá mayor descendencia y aumentará su eficacia biológica (**Houde, 1997**). Sin embargo, hasta el momento nadie había puesto a prueba la preferencia de los machos por hembras con mayor masa corporal controlando el tamaño

de las hembras (LS). En este caso, uno supondría que si hembras con más tiempo de gestación presentan mayor asignación reproductiva (AR) o mayor proporción del cuerpo dedicado a la reproducción (mayor distensión abdominal y peso), y por lo tanto muestran más masa corporal que las hembras con menor tiempo de gestación, los machos elegirían a la hembra con mayor masa corporal. A pesar de ello, en nuestro estudio se encontró que la elección de pareja ejercida por el macho en forma de cortejo no mostró diferencias significativas entre ambos tipos de hembra. Además, contrario a nuestra predicción de que las hembras con Alta AR podrían ser más susceptibles al acoso sexual ya que podrían tener costos de movilidad dado su aumento de masa corporal (**Goodwin, Dulvy & Reynolds, 2002**), este costo no se reflejó en las presentes pruebas de interacción con el macho, ya que obtuvimos un acoso sexual diferenciado en forma de intentos de cópula forzada dirigido mayoritariamente hacia hembras con Baja AR afectando en consecuencia la tasa de forrajeo de las hembras más acosadas.

Lo anterior significa que, contrario a lo que esperábamos, los machos prefirieron a las hembras con menor masa corporal. Nuestros pares de hembras se eligieron a modo de minimizar diferencias entre ellas (i.e. intentar que la única diferencia fuera su masa corporal, medida como distensión abdominal y peso). Sin embargo, en el presente experimento fue imposible medir diferencias en la producción de hormonas o feromonas entre hembras de diferentes tiempos de embarazo (i.e. diferente AR). Ambas hembras en el par eran hembras no receptivas, ya que las hembras guppies son receptivas los primeros tres días después de parir (**Houde, 1997**), y acorde con esto las hembras en nuestro experimento no mostraron comportamiento receptivo ante el cortejo de los machos, esto es, no realizaron un nado arqueando su columna, sin mover las aletas pectorales (**Houde, 1997**). No obstante, es posible que pudiera haber diferencias en las señales químicas que le llegaban a los machos. Bajo las condiciones de experimentación que tuvimos nos fue imposible realizar una comparación de señales químicas usadas por hembras con diferente AR, pero la literatura sugiere que las hembras secretan señales olfativas que los machos usan para tomar decisiones de elección de pareja e inversión reproductiva (**Guevara-Fiore et al, 2009; Guevara-Fiore, Stapley, Krause, Ramnarine, & Watt, 2010; Guevara-Fiore, Stapley, & Watt, 2010**). Así que en el presente

experimento es posible que los machos ignoraran la masa corporal de las hembras y se enfocaran en otras señales que eran invisibles a nosotros, como lo son las señales químicas.

Ante estos resultados la pregunta que sigue es: ¿Por qué los machos prefieren hembras en la primera etapa de su embarazo? Esta preferencia puede ser una adaptación evolutiva que ha sido seleccionada por conferirles beneficios a los machos que logren discernir entre hembras con Baja AR y hembras con Alta AR.

En primer lugar hay que tener en claro que la receptividad femenina se limita a los primeros tres días del ciclo reproductivo (**Liley, 1966**). Cuando una hembra ha sido inseminada por más de un macho puede intercalar la paternidad de sus crías o tienen camadas de diferentes padres (**Houde, 1997**), ya sea porque dan prioridad a un macho seleccionado (elección femenina críptica) (**Constanz, 1984**) o porque el esperma de los machos más atractivos es más competitivo (competencia espermática), donde en un apareamiento a través de cópula forzada el esperma recibido durante el último encuentro debe competir con el esperma almacenado de los anteriores apareamientos consensuales, así como con los subsiguientes. Cabe resaltar que el utilizar el acoso sexual en hembras que no son receptivas es una evidencia inequívoca de que puede tener éxito, al menos en términos de transferencia de esperma (**Pilastro, Evans, Sartorelli & Bisazza, 2002**).

Está bien documentado que los machos prefieren a hembras receptivas (i.e. el número de esperma entregado durante el cortejo es tres veces mayor que la entregada durante el acoso sexual) esto posiblemente se deba a la producción de hormonas como la gonadotrópica, que además de sus efectos sobre el desarrollo ovárico, esta hormona también puede estimular la secreción de una hormona ovárica implicado en el control de la receptividad sexual (**Liley, 1968**) es muy probable que las hembras con Baja AR aún se encuentren secretando aunque en menor cantidad este tipo de hormonas que influye directamente como estímulo hacia los machos expresado en intentos de cópula forzada. Sin embargo, aún se requiere una gran cantidad de trabajo de investigación, junto con una

cuidadosa manipulación y observación, para deducir si se encuentra una ventaja adaptativa al elegir a hembras con Baja AR que hembras con Alta AR.

En nuestro experimento esperábamos que hembras con Baja AR, dada su condición de contar un menor peso y una mayor locomoción, presentarían una ventaja para la ingesta de alimento. Posiblemente la disminución en la frecuencia del forrajeo que observamos sea una consecuencia de la reducción del tiempo disponible para la alimentación (**Köhler et al., 2011**), ya que las hembras evitaron el acoso de los machos desplazándose de un lugar a otro, lo que impidió que realizaran actividades de forrajeo. No es la primera vez que se observa que el acoso sexual de los machos disminuye la posibilidad de obtener recursos de las hembras. Por ejemplo, Magurran & Seghers (**1994**) mencionan que una reducción en la tasa de alimentación, debida principalmente al acoso sexual, podría afectar la fecundidad de las hembras puesto que esta variable depende directamente de su tamaño, y el tamaño corporal a su vez depende de la eficiencia de alimentación.

En general, las características de las hembras asociadas con el uso de la energía y de la locomoción son especialmente propensas al cambio, ya sea por plasticidad fenotípica, o por un cambio evolutivo, generado como consecuencia del acoso sexual de los machos. Por ejemplo, Shaun, Darren, Karine & Safi (**2016**) demuestran que los cambios en la fisiología y la mecánica de locomoción se puede dar tras una exposición prolongada al acoso sexual, las hembras guppies que experimentaron mayores niveles de acoso sexual por parte de los machos, exhibieron mayores niveles de actividad locomotora (nado de manera más eficiente). En resumen, las hembras guppies expuestas a altos niveles de acoso sexual mostraron un incremento en la eficiencia de natación, gastando menos energía para moverse a una velocidad y una distancia dada.

Algunos estudios muestran que el acoso sexual de los machos puede ser una fuerza de selección fuerte para las hembras, aunque la literatura muestra resultados mixtos. Por ejemplo, en un estudio sobre guppies, el aumento de acoso sexual reduce la fecundidad de la hembra (**Ojanguren & Magurran, 2007**) mientras que otro experimento no pudo encontrar ningún efecto (**Head & Brooks, 2006**). En el pez mosquito (*Gambusia*

general), el acoso sexual ha dado lugar a un aumento en la fecundidad de la hembra (**Smith & Sargent, 2006; Smith, 2007**), mostrando que el acoso sexual no siempre es un detrimento de la adecuación de las hembras. Sin embargo, en esta especie no existe cortejo, sólo cópulas forzadas, por lo que dicho resultado no debe manejarse fuera del contexto ecológico y evolutivo de dicha especie en particular.

En guppies el patrón parece ser que las hembras sufren costos graves por el acoso sexual. Gasparini, Devigili & Pilastro (**2009**) manipularon el nivel de acoso sexual y la tasa de apareamiento en dos grupos de hembras guppies, *Poecilia reticulata*, cada hembra interactuó con tres machos por un día (bajo acoso sexual, BAS) o tres machos por ocho días (alto acoso sexual, AAS) durante cada ciclo reproductivo a lo largo de su vida. Encontraron que la fecundidad de la hembra no fue diferente entre los grupos, pero tiene un fuerte efecto sobre la adecuación de la descendencia, ya que hembras con AAS produjeron descendencia femenina con cuerpos más pequeños y descendencia masculina con el gonopodio más corto, que eran menos atractivos para las hembras y menos exitosos en los apareamientos que sus contrapartes con BAS. Estos resultados sugieren que el acoso sexual y tasas elevadas de apareamiento pueden tener efectos negativos sobre la adecuación de la descendencia.

Además el acoso sexual sobre hembras guppies también puede afectar su forrajeo (**Magurran & Seghers, 1994**), sobre todo en poblaciones con pocos riesgos de depredación donde las hembras llegan a recibir un intento de copula cada minuto (**Magurran & Seghers, 1994**). En peces mollies (*Poecilia mexicana*) el acoso sexual ejercido por el macho afecta el tiempo de forrajeo (**Köhler, Hildenbrand, Schleucher, Riesch, Arias-Rodriguez & Streit, 2011**); Reznick & Yang (**1993**) demostraron que hembras *Poecilia latipinna* sufren un costo a través de una reducción de su tiempo de alimentación en presencia de machos. Además, nos muestran que los machos pequeños imponen un costo mayor en las hembras. Adicionalmente Magurran & Seghers (**1994**) sugirieron que una reducción en la tasa de alimentación, debida principalmente al acoso sexual, podría afectar la fecundidad de las hembras puesto que esta variable depende directamente de su tamaño, y el tamaño corporal a su vez depende de la eficiencia de alimentación. Como consecuencia al acoso sexual las hembras han desarrollado

estrategias para reducir su exposición. Por ejemplo, las hembras pueden evitar zonas que contienen alta densidad de machos (**Darden & Croft, 2008**), forman alianzas para defenderse ellas mismas de ataques de machos (**Silk, 2007**) o aceptan avances del macho (**Sarah & Le Boeuf, 1991**).

Por otro lado, el acoso sexual es susceptible de comprometer la elección femenina y puede tener consecuencias evolutivas significativas (**Magurran & Seghers, 1994**), causando costos que disminuyen la adecuación de las hembras (**Makowicz & Schlupp, 2013**). Si bien hay estudios enfocados en el efecto de acoso sexual sobre la fecundidad de la hembra en poecílicos con variedad de resultados (**Ojanguren & Magurran, 2007; Head & Brooks, 2006; Smith & Sargent, 2006; Smith, 2007**) sugerimos que se lleve a cabo un estudio para determinar si el aumento de acoso sexual en hembras con diferentes periodos de gestación reduce su fecundidad y de igual manera si este acoso sexual repercute sobre la adecuación de la descendencia (**Gasparini, Devigili & Pilastro; 2009**).

Aunque el presente estudio se realizó en un ambiente de laboratorio, las condiciones experimentales fueron similares en muchos aspectos a los que se encuentran en la naturaleza. Por ejemplo, durante la estación seca, en la parte alta del sistema fluvial se forman pequeñas piscinas aisladas que pueden variar en el área superficial de 1 a 10 m² y contienen un número variable de peces que van a estar juntos por un período de varios meses (**Griffiths & Magurran, 1997**). Es importante destacar que, a través de las poblaciones naturales de guppies, hay una gran variación en el grado en que las hembras experimentan acoso sexual, que puede estar relacionado con, por ejemplo, la variación en la proporción relativa de machos (**Head & Brooks, 2006**) y otras presiones ecológicas (**Magurran & Seghers, 1994**). Hay que tener en consideración que las adaptaciones conductuales, como las presentadas por los machos en sus preferencias de apareamiento, no son perfectas ni definitivas, sino que se ven sometidas constantemente a la presión de factores tanto ambientales como sociales, lo que en último extremo determinará su evolución.

Nuestros resultados muestran que los machos acosan prioritariamente a hembras en su primera semana después de parir, y que este acoso repercute negativamente en el

forrajeo que hembras con baja AR puedan realizar. Se puede considerar que las hembras guppies siempre están embarazadas, ya que son capaces de guardar esperma por varios meses (**Houde, 1997**). A pesar de que las hembras guppies son lecitotróficas, o sea, sus embriones se desarrollan a través del vitelo acumulado por la hembra en el huevo, y por tanto las hembras no aportan nutrientes a través de una placenta a los embriones en desarrollo, es obvio que el desarrollo de huevos ricos en vitelo es fundamental para el éxito reproductivo de las hembras. En términos evolutivos, la reproducción es el evento más importante en la vida de cualquier ser vivo. El éxito evolutivo se basa en producir un número suficiente de copias del propio genoma para existir indefinidamente, donde las estrategias que adopta cada ser vivo será en función a la búsqueda de su beneficio, por ejemplo la transición del oviparismo al viviparismo en Poecílidos donde podría resultar ventajosa para la hembra con cambios orientados a mantener los gametos dentro de ella de modo que aumente las posibilidades de supervivencia no sólo del óvulo sino del embrión en los primeros estadios del desarrollo (**Wourms & Lombardi, 1992**).

El viviparismo requiere de una fecundación interna que conlleva cambios en el comportamiento, donde la conducta afecta a la aptitud biológica de los individuos medida en términos de éxito reproductivo diferencial. Estas conductas constituyen adaptaciones puesto que se adecuan a las necesidades de los organismos de acuerdo con el entorno en el que viven. La transición de oviparismo a viviparismo también implica costos reproductivos para las hembras relacionados a la carga física del embarazo donde los embriones aumentan de volumen y la masa durante todo el desarrollo (**Ghalambor *et al.*, 2004**), que impide la locomoción, incrementa el riesgo de depredación (**Ghalambor, Reznick, & Walker, 2004; Shine & Bull, 1979; Walker, Ghalambor, Griset, McKenney, & Reznick, 2005**), y reduce la velocidad de natación (**Plaut, 2002**). En el presente estudio demostramos que hembras en su primera etapa del ciclo reproductivo o Baja AR sufren un costo más alto que las hembras con Alta AR producto del acoso sexual de los machos, que se ve reflejado en una disminución de la capacidad de forrajeo. Este estudio abre las puertas a futuras investigaciones multidisciplinarias que combinen la fisiología, la evolución y la ecología del comportamiento para entender las implicaciones de dichos

costos en la adecuación de las hembras a través de una resolución evolutiva del conflicto sexual.

Capítulo VI: Conclusiones

La selección natural ajusta los beneficios y costos de cada sexo de acuerdo con sus características con el fin de minimizar el impacto neto de dichos costos sobre su éxito reproductivo. En las últimas décadas se ha observado que los machos sí muestran preferencias en su elección de pareja de apareamiento (**Bonduriansky, 2001**) y que muchas veces los intereses de los machos no son compatibles con los de las hembras, generándose un conflicto entre los sexos (**Andersson, 1994**). Ejemplo de esto es el acoso sexual, en el que los machos intentan aumentar su éxito de inseminación mientras que las hembras intentan ejercer elección de pareja favoreciendo a los machos que incrementen la adecuación de las hembras como machos con mejores genes (**Andersson, 1994**). En el presente estudio se puso a prueba si el acoso sexual de los machos afecta diferencialmente a hembras con diferente Asignación Reproductiva (AR) pero igual tamaño (longitud estándar). Nuestros resultados muestran que el macho no es selectivo al utilizar el cortejo como estrategia de apareamiento ante hembras que presentan misma talla pero con diferente masa corporal por el embarazo (i.e. AR). Sin embargo, los machos dirigen mayor número de intentos de cópula forzada a hembras con menor masa corporal o AR.

El acoso sexual ejercido por el macho en forma de intentos de cópula forzada afecta en diferente medida la tasa de alimentación de las hembras, donde hembras con Baja AR presentaron mayor acoso sexual correlacionado con una menor frecuencia de alimentación y hembras con Alta AR presentaron una mayor ingesta de alimento. Si bien en nuestro experimento no observamos diferencias evidentes entre el comportamiento de las hembras con diferente AR, sugerimos que se lleven a cabo futuros estudios para determinar el papel del comportamiento de hembras en diferentes periodos de gestación ante el acoso sexual del macho y ante la actividad de forrajeo. Este estudio se suma a la literatura que muestra que las hembras guppies enfrentan diferentes disyuntivas entre los costos por acoso sexual y la alimentación sufriendo costos ecológicos de interacción con conspecíficos. Nuestros resultados exponen por primera vez una diferencia en la elección de pareja de apareamiento en machos guppies con base en el periodo de embarazo de las hembras.

Referencias Bibliográficas

- Allendorf, F.W. (1990). Ecology and Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae). *Science*, 248(4954), 502-503.
- Agnew, P., Hide, M., Sidobre, C., & Michalakis, Y. (2002). A Minimalist Approach to the Effects of Density-dependent Competition on Insect Life-history traits. *Ecological Entomology*, 27(4), 396-402.
- Andersson, M. (1994). *Sexual Selection* / Malte Andersson. New Jersey: *Princeton University Press*, 1994.
- Andersson, M., & Simmons, L.W. (2006). Sexual Selection and Mate Choice. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 296-302.
- Arnqvist, G. (1989). Sexual Selection in a Water Strider: The Function, Mechanism of Selection and Heritability of a Male *Grasping apparatus*. *Oikos*, 56(3), 344-350.
- Arnqvist, G., & Rowe, L. (2005). *Sexual Conflict*. Princeton, NJ: *Princeton University Press*.

- Aronson, L.R., & Clark, E. (1952). Evidences of Ambidexterity and Laterality in the Sexual Behavior of Certain Poeciliid Fishes. *The American Naturalist*, 828, 161-171.
- Barta, Z., Houston, A.I., McNamara, J.M., & Szekely, T. (2002). Sexual Conflict about Parental Care: The Role of Reserves. *The American Naturalist*, 159, 687-705.
- Berglund, A., & Rosenqvist, G. (2001). Male Pipefish prefer Dominant over Attractive Females. *Behavioral Ecology*, 12(4), 402-406.
- Bernstein, I. (1981). Dominance: The Baby and the Bathwater. *Behavioral and Brain Sciences*, (4), 419-457.
- Bisazza, A. (1989). Male Mate Preferences in the Mosquitofish *Gambusia holbrooki*. In A. M. y. G. Marin (Ed.). *Ethology*, 68, 1844-1855.
- Blanckenhorn, W.U., Hosken, D.J., Martin, O.Y., Reim, C., Teuschl, Y., & Ward, P.I. (2002). The Costs of Copulating in the Dung Fly *Sepsis cynipsea*. *Behavioral Ecology*, 13(3), 353-358.
- Blumstein, D.T., Daniel, J.C., & Evans, C.S. (2000). JWatcher. Version 0.9.
- Bonduriansky, R. (2001). The Evolution of Male Mate Choice in Insects: a Synthesis of Ideas and Evidence. *Biological Reviews*, 76(3), 305-339.
- Candolin, U. (1999). Male-Male Competition Facilitates Female Choice in Sticklebacks, *Proceedings of the Royal Society of London Series B.*, 266, 785-789.
- Chapman, T. (2006). Evolutionary Conflicts of Interest Between Males and Females. *Current Biology*, 16(17), 744-754.
- Charnov, E.L., Turner, T.F., & Winemiller, K.O. (2001). Reproductive Constraints and the Evolution of Life Histories with Indeterminate Growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 16, 9460-9464.

- Clutton-Brock, T.H., & Langley, P. (1997). Persistent Courtship Reduces Male and Female Longevity in Captive Tsetse Flies *Glossina morsitans morsitans* Westwood (Diptera: Glossinidae). *Behavioral Ecology*, 8(4), 392-395.
- Clutton-Brock, T.H., & Parker, G.A. (1995). Sexual Coercion in Animal Societies. *Animal Behaviour*, 49(5), 1345-1365.
- Constantz G.D. (1984). Sperm Competition in Poeciliid Fishes. In (Ed. R. L. Smith) Sperm Competition and the Evolution of Mating Systems.465-475. New York: *Academic Press*.
- Constantz G.D. (1989). Reproductive Biology of Poeciliid Fishes. In: Meffe GK, Snelson FF, Editors. Ecology and Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae). Englewood Cliffs *Prentice Hall*, 33-50.
- Darden, S.K., & Croft, D.P. (2008). Male Harassment Drives Females to Alter Habitat use and Leads to Segregation of the Sexes. *Biology Letters*, 4(5), 449-451.
- Darwin, C. (1859). Origen de las Especies: *Ed. Porrúa. México*.
- Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. London: John Murray, *Albemarle Street*.
- Dosen, L.D., & Montgomerie, R. (2004). Female Size Influences Mate Preferences of Male Guppies. *Ethology*, 110(3), 245-255.
- Endler, J.A. (1995). Multiple-trait Coevolution and Environmental Gradients in Guppies. *Trends In Ecology & Evolution*, 10(1), 22-29.
- Engqvist, L. (2011). Male Attractiveness is Negatively Genetically Associated with Investment in Copulations. *Behavioral Ecology*, 22(2), 345-349.
- Evans, J.P., & Magurran, A.E. (1999). Male Mating Behaviour and Sperm Production Characteristics Under Varying Sperm Competition Risk in Guppies. *Animal Behaviour*, 58, 1001-1006.

- Evans, J.P., & Magurran, A.E. (2000). Multiple Benefits of Multiple Mating in Guppies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(18), 10074-10076.
- Evans, J.P., Pitcher, T.E., & Magurran, A.E. (2002). The Ontogeny of Courtship, Colour and Sperm Production in Male Guppies. *Journal of Fish Biology*, 60(2), 495-498.
- Farr, J.A. (1975). The Role of Predation in the Evolution of Social Behavior of Natural Populations of the Guppy, *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae). *Evolution*, 29,151-158.
- Franco, L., & Roberto, E.R. (2005). Systematics of the Subfamily Poeciliinae Bonaparte (Cyprinodontiformes: Poeciliidae), with an Emphasis on the Tribe Cnesterodontini Hubbs. *Neotropical Ichthyology*, 3(1), 1-60.
- Gasparini, C., Devigili, A., & Pilastro, A. (2012). Cross-generational Effects of Sexual Harassment on Female Fitness in the Guppy. *Evolution*, 66(2), 532-543.
- Gavrilets, S., Arnqvist, G., & Friberg, U. (2001). The Evolution of Female Mate Choice by Sexual Conflict. *Proceedings of the Royal Society of London Series B.*, 268(1466). 531- 539.
- 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*). *The American Naturalist*, 164(1), 38-50.
- Goodwin, N.B., Dulvy, N.K., & Reynolds, J.D. (2002). Life-history Correlates of the Evolution of Live Bearing in Fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 357(1419), 259-267.
- Griffiths, S.W., & Magurran A.E. (1997). Schooling Preferences for Familiar Fish Vary with Group Size in a Wild Guppy Population. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 264 (1381), 547-551.

- Guevara-Fiore, P., Skinner, A., & Watt, P.J. (2009). Do Male Guppies Distinguish Virgin Females from Recently Mated ones? *Animal Behaviour*, 77(2), 425-431.
- Guevara-Fiore, P., Stapley, J., Krause, J., Ramnarine, I.W., & Watt, P.J. (2010). Male Mate-searching Strategies and Female Cues: How do Male Guppies Find Receptive Females? *Animal behaviour*, 79 (6), 1191-1197.
- Guevara-Fiore, P., Stapley, J., & Watt, P.J. (2010). Mating Effort and Female Receptivity: How do Male Guppies Decide When to Invest in Sex? *Behavioral ecology and sociobiology*, 64 (10), 1665-1672.
- Guidelines for the Use of Animals: Guidelines for the Treatment of Animals in Behavioural Research and Teaching. (2014). *Animal Behaviour*, 87, 1-9.
- Head, M.L., & Brooks, R., (2006). Sexual Coercion and the Opportunity for Sexual Selection in Guppies. *Animal Behaviour*, 71, 515-522.
- Head, M.L., Wong, B.B., & Brooks, R. (2010). Sexual Display and Mate Choice in an Energetically Costly Environment. *Plos One*, 5(12), 15279-15279.
- Henson, S.A., & Warner, R.R. (1997). Male and Female Alternative Reproductive Behaviors in Fishes: A new Approach using Intersexual Dynamics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 571-592.
- Herdman, E.J., Kelly, C.D., & Godin, J.G. (2004). Male Mate Choice in the Guppy (*Poecilia reticulata*): Do Males Prefer Larger Females as Mates? *Ethology*, 110(2), 97-111.
- Houde, A.E. (1997). Sex, Color, and Mate Choice in Guppies: *Princeton University Press. Princ.*
- Huey, R.B., & Pianka, E.R. (1981). Ecological Consequences of Foraging Mode. *Ecology*, 62, 991-999.

- Kaliszewicz, A., Johst, K., Grimm, V., & Uchmański, J. (2005). Predation Effects on the Evolution of Life History Traits in a Clonal Oligochaete. *The American Naturalist*, 166(3), 409-417.
- Kodric-Brown, A., & Nicoletto, P.F. (2001). Age and Experience Affect Female Choice in the Guppy (*Poecilia reticulata*). *The American Naturalist*, 157(3), 316-323.
- Krebs, J.R., & Davies, N.B. (1993). An introduction to Behavioural Ecology. 3rd edition, *Blackwell Scientific Publications*.
- Krupa, J.J., & Sih, A. (1993). Experimental Studies on Water Strider Mating Dynamics: Spatial Variation in Density and Sex Ratio. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33(2), 107-120.
- Köhler, A., Hildenbrand, P., Schleucher, E., Riesch, R., Arias-Rodriguez, L., & Streit, B., (2011). Effects of Male Sexual Harassment on Female Time Budgets, Feeding Behavior, and Metabolic Rates in a Tropical Livebearing Fish (*Poecilia mexicana*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(8), 1513-1523.
- Kuckuck, C. & Greven, H. (1997). Notes on the Mechanically Stimulated Discharge of Spermiozeugmata in the Guppy, *Poecilia reticulata*. *Z. Fischk*, 4, 73-88.
- Liley, N.R. (1966). Ethological Isolating Mechanisms in Four Sympatric Species of Poeciliid Fishes. *Behaviour*, 13, 1-197.
- Liley, N.R. (1968). The endocrine Control of Reproductive Behaviour in the Female Guppy, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*, 16(2-3), 318-331.
- Magellan, K., Pettersson, L.B., & Magurran, A.E. (2005). Quantifying Male Attractiveness and Mating Behaviour through Phenotypic Size Manipulation in the Trinidadian Guppy, *Poecilia reticulata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58(8), 366-374.
- Magurran, A.E. (2005). Evolutionary Ecology: The Trinidadian Guppy. *Oxford, University Press*.

- Magurran, A.E., & Ramnarine, I.W. (2005). Evolution of Mate Discrimination in a Fish. *Current Biology*, 15(21), 867-868.
- Magurran, A.E., & Seghers, B.H. (1994). Sexual Conflict as a Consequence of Ecology: Evidence from Guppy, *Poecilia reticulata*, Populations in Trinidad. *Proceedings of the Royal Society of London Series B.*, 255, 31-36.
- Maklakov, A., Bilde, T., & Lubin, Y. (2005). Sexual Conflict in the Wild: Elevated Mating Rate reduces Female Lifetime Reproductive Success. *American Naturalist*, 165(5), 38-45.
- Makowicz, A.M., & Schlupp, I. (2013). The direct Costs of Living in a Sexually Harassing Environment. *Animal Behaviour*, 85(3), 569-577.
- Meader, S.J., & Gilburn, A.S. (2008). Asymmetrical Costs of Sexual Conflict in the Seaweed Fly, *Coelopa frigida*. *Ecological Entomology*, 33(3), 380-384.
- Moore, A.J., Moore, P.J., & Gowaty, P.A. (2003). Females avoid Manipulative Males and Live Longer. *Journal of Evolutionary Biology*, 16(3), 523-530.
- Odendaal, F.J., Turchin, P., & Stermitz, F.R. (1989). Influence of Host-plant Density and Male Harassment on the Distribution of Female *Euphydryas anicia* (Nymphalidae). *Oecologia*, 78, 283-288.
- Ojanguren, A.F., & A.E. Magurran. (2007). Male Harassment Reduces Shortterm Female Fitness in Guppies. *Behaviour*, 144, 503–514.
- Parker, G.A. (1982). Why Are there so Many Tiny Sperm? Sperm Competition and the Maintenance of two Sexes. *Journal of Theoretical Biology*, 96(2), 281-294.
- Parker, G.A. (2006). Sexual Conflict over Mating and Fertilization: an Overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 361(1466), 235-259.
- Partridge, L., & Harvey, P. (1988). The Ecological Context of Life History Evolution. *Science*, (241), 1449-1455.

- Pilastro, A., Evans, J. P., Sartorelli, S., & Bisazza, A. (2002). Male Phenotype Predicts Insemination Success in Guppies. *Proceedings of the Royal Society of London*, 269,1325-1330,
- Plaut, I. (2002). Does Pregnancy Affect Swimming Performance of Female Mosquitofish, *Gambusia affinis*?. *Functional Ecology*, 16(3), 290-295.
- R Core Team (2013). R: A language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.Rproject.org/>.
- Reznick, D.N., & Endler, J.A. (1982). The Impact of Predation on Life History Evolution in Trinidadian Guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*, 1, 160-177.
- Reznick, D.N., & Bryga, H. (1987). Life-History Evolution in Guppies (*Poecilia reticulata*): Phenotypic and Genetic Changes in an Introduction Experiment. *Evolution*, (6). 1370-1385.
- Reznick, D.N.; Bryga, H., & Endler, J.A. (1990). Experimentally Induced Life-history Evolution in a Natural Population. *Nature*, 346(6282), 357-359.
- Reznick, D.N. & Yang, A.P. (1993). The Influence of Fluctuating Resources on Life History: Patterns of Allocation and Plasticity in Female Guppies. *Ecology*, 74(7) 2011-2019.
- Rowe, L. (1994). The Costs of Mating and Mate Choice in Water Striders. *Animal Behavior*, 48, 1049-1056.
- Rowe, L., Krupa, J.J., & Sih, A. (1996). An Experimental Test of Condition-dependent Mating Behavior and Habitat Choice by Water Striders in the Wild. *Behavioral Ecology*, 7(4), 474-479.
- Sarah, L.M., & Le Boeuf, B.J. (1991). Sexual Behavior of Male Northern Elephant Seals: II. Female Response to Potentially Injurious Encounters. *Behaviour*, 117(3-4) 262-280.
- Schork, M.A. (2000). Introduction to Biostatistics: A Guide to Design, Analysis, and Discovery. *Journal of the American Statistical Association*, 95.449 (2000), 339.

- Shaun, S.K., Darren, P.C., Karine, S., & Safi, K.D. (2016). Male sexually coercive behaviour drives increased swimming efficiency in female guppies. *Functional Ecology*, 30, 576-583.
- Shine, R., & Bull, J.J. (1979). The Evolution of Live-Bearing in Lizards and Snakes, *American Naturalist*, 113, 905-923.
- Shine, R. (1983). Reptilian Viviparity in Cold Climates: Testing the Assumptions of an Evolutionary Hypothesis. *Oecologia*, 57(3) 397-405.
- Silk, J.B. (2007). Social Components of Fitness in Primate Groups. *Science*, 317(5843), 1347-1351.
- Smith, C.C., & Sargent R.C. (2006). Female Fitness Declines with Increasing Female Density but not Male Harassment in the Western Mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Animal Behaviour*, 71, 401-407.
- Smith, C.C. (2007). Independent Effects of Male and Female Density on Sexual Harassment, Female Fitness, and Male Competition for Mates in the Western Mosquitofish *Gambusia affinis*. *Behaviour Ecology Sociobiology*, 61, 1349-1358.
- Stearns, S.C. (1980). A New View of Life-History Evolution. *Oikos*, 2, 266.
- Stearns, S.C. (1983). The influence of Size and Phylogeny on Patterns of Covariation Among Life-history Traits in the Mammals. *Oikos*, 41, 173-187.
- Stearns, S.C. (1992). The Evolution of Life Histories. Oxford, UK: *Oxford University Press*, 249.
- Stone, G.N. (1995). Female Foraging Responses to Sexual Harassment in the Solitary Bee *Anthophora plumipes*. *Animal Behaviour*, 2, 405.
- Tigeros, N., & Switzer, P.V. (2008). Effects of Food Deprivation, Body Size, and Egg Load on the Mating Behavior of Female Japanese Beetles, *Popillia japonica* Newman (Coleoptera Scarabaeidae). *Ethology Ecology and Evolution*, 20(2), 89-99.

- Tobler, M., Schlupp, I., & Plath, M. (2011). Costly Interactions Between the Sexes: Combined Effects of Male Sexual Harassment and Female Choice? *Behavioral Ecology*, 22(4), 723-729.
- Trivers, R. (1972). Parental Investment and Sexual Selection. Cambridge, Mass: *Biological Laboratories*, Harvard University.
- Turner, C.L. (1947). Viviparity in Teleost Fishes, *Scientific Monthly*, 65(6), 508-518.
- Valero, A., Macías-García, C., & Magurran, A.E. (2008). Heterospecific Harassment of Native Endangered Fishes by Invasive Guppies in Mexico. *Biology Letters*, 4(2), 149-152.
- Walker, J.A., Ghalambor, C.K., Griset, O.L., McKenney, D., & Reznick, D.N. (2005). Do Faster Starts Increase the Probability of Evading Predators?. *Functional Ecology*, 19, 808-815.
- Walsh, M.R., & Reznick, D.N. (2011). Experimentally Induced Life-history Evolution in a Killifish in Response to the Introduction of Guppies. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 65(4), 1021-1036.
- Wourms, J.P., Grove, B.D., & Lombardi, J. (1988). The Maternal-embryonic Relationship in Viviparous Fishes. *Fish Physiology*, 11, 1-134.
- Wourms, J.P. & Lombardi, J. (1992). Reflections on the Evolution of Piscine Viviparity, *American Zoologist*, 32, 276-293.
- Zúñiga-Vega, J.J., Rodríguez-Reyes, F.R., Olivera-Tlahuel, C., Maceda-Cruz, R., Molina-Zuluaga, C., & Johnson J.B. (2012). Intraspecific Variation in Mortality Rates of the Livebearing Fish *Poeciliopsis baenschi*. *Environmental Biology of Fishes*, 95, 259-273.

<http://www.jwatcher.ucla.edu/>

<http://imagej.nih.gov/ij/>

<http://www.r-project.org/>

http://posgradouatx.com.mx/posgrado_ciencias_biologicas_uatx_040.htm

Anexos

Participaciones

Asistencia al XX Curso Internacional de Bases Biológicas de la Conducta, presentando el proyecto en forma de cartel con el título: Efecto del Acoso Sexual en Hembras Preñadas Evaluando los Costos de Forrajeo en Peces Guppies. Durante los días del 9 al 14 de Octubre del 2015 en la Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala Tlax., México.

Glosario

Acoso sexual.-Conductas compulsivas de solicitud de favores sexuales dirigidas hacia hembras (casi siempre) en contra de su consentimiento.

Adecuación (Fitness).-Conjunto de características estructurales, fisiológicas o de comportamiento de un organismo a su ambiente y que se miden, en forma integrada, por

su capacidad reproductiva. Estas características incrementan la probabilidad de que un individuo sobreviva o deje más progenie.

Ambiente.-Condiciones externas que afectan a un individuo y que pueden ser físicas (temperatura, humedad, acidez del agua, etc.) o bióticas (número de competidores, depredadores, parásitos, etc.).

Anisogamia.-Diferencias en los gametos de organismos con reproducción sexual, que involucra la unión para la formación de un nuevo individuo.

Cópula forzada.-Apareamiento forzado dirigidos hacia una hembra; empuje gonopodial ejercido por el macho al área del gonoporo de una hembra sin cortejo.

Dimorfismo.-Ocurrencia en el mismo lugar de dos formas de la misma especie; es frecuente el dimorfismo sexual entre muchos animales, con hembras y machos presentando diferentes fenotipos, como el caso de las aves, las mariposas y otros insectos.

Disyuntiva biológica (trade-off).-Balance entre las ventajas y desventajas que los animales deben hacer al tomar decisiones con respecto a su crecimiento, reproducción y sobrevivencia.

Especie.-Grupo de organismos que pueden cruzarse en forma sexual y que está reproductivamente aislado de otros grupos semejantes de organismos, que presenta monofilia. Constituye la categoría taxonómica fundamental y se designa por un binomio latino.

Evolución.-Cualquier cambio permanente en la estructura genética de los organismos de una generación a la siguiente.

Gonopodio.-Modificación de la aleta anal, en forma de tubo, de machos vivíparos para la fertilización de la hembra.

Individuo.-Organismo que representa, al mismo tiempo que una unidad fisiológica totalmente autocontenida, un genotipo único.

Latencia.-Tiempo de observación desde la colocación del macho y hembras en la pecera hasta la primera interacción del macho hacia alguna de las hembras en el presente experimento.

Lecitotróficos.-Organismos sexuales que producen huevos pero estos se desarrollan en el interior del oviducto de la hembra, presentando inseminación interna, donde la estrategia de alimentación por parte de los embriones es a través de las reservas del vitelo (de su saco vitelino) recibiendo nutrientes desde la yema del huevo.

Matrotrofia.-Forma de provisión maternal en el que los nutrientes son proporcionados durante todo el desarrollo del embrión.

Medio (o ambiente).-La suma total de las condiciones físicas y biológicas en que vive un organismo.

Oviparismo.-Modo de reproducción en el cuál los organismos ponen huevos.

Población.-Biológicamente hablando, debe llenar las siguientes características: a) ser un grupo de organismos de una especie, b) que puedan intercambiar genes, c) que interactúen, d) que se desarrollen bajo condiciones ambientales similares, e) que se encuentren bajo la influencia de sus propios efectos sobre el ambiente y la de sus vecinos y f) cuya selección natural está afectada por sus atributos demográficos y por el medio físico y biótico.

Progenie.-Descendencia dejada por un organismo o pareja de organismos como resultado de una reproducción sexual.

Recursos.-Componentes del medio, ya sean bióticos o físicos, necesarios para que los individuos puedan cumplir las diferentes fases de su ciclo de vida.

Selección Natural.-Teoría medular del darwinismo, que explica por qué los organismos mejor adaptados que otros al medio en que viven, dejan mayor número de progenie fértil y viable propagando hereditariamente sus características favorables en la población. Éxito reproductivo diferenciado.

Selección Sexual.-La selección de las características que solamente tienen relación con el incremento en el éxito reproductivo de los organismos. Disyuntiva entre el éxito reproductivo y la supervivencia.

Superfetación.-Forma de reproducción en la que una hembra carga con múltiples embriones en diferentes estados de desarrollo.

Teoría Historia de vida.-Es una rama de la biología evolutiva que estudia los compromisos (trade-offs) asociados a la distribución de energía entre las funciones vitales de crecimiento, mantenimiento y reproducción.

Variación ambiental.-Variación en el carácter de un organismo debido a influencias externas y que ocurre independientemente de cualquier alteración en su estructura genética.

Variación genética.-Variación en el carácter de un organismo, resultado de una mutación o de recombinación genética.

Viviparismo.-Modo de reproducción en el cual los organismos dan a luz a las crías vivas.