



**BENEMÉRITA UNIVERSIDAD
AUTÓNOMA DE PUEBLA**

INSTITUTO DE FISIOLÓGÍA

Laboratorio de Ecología de la Conducta



**La elección femenina de pareja en
el pez *Xenotoca variata* a través
de características acromáticas**

TESIS

presentada para obtener el grado de:

Maestro en Ciencias Fisiológicas

Presenta:

José Fernando Martínez Melchor

Director de tesis:

Dr. Alejandro C. Moyaho Martínez

Puebla, Pue.; Noviembre 2025

RESUMEN

La selección sexual es un mecanismo que explica porqué los rasgos sexuales secundarios (e.g. ornamentos) se desarrollan más en un sexo que el otro. La elección de pareja se presenta cuando miembros de un sexo—generalmente machos—exhiben ornamentos (e.g. coloración) que atraen a las hembras. *Xenotoca variata*, pez dulceacuícola endémico de México presenta escamas iridiscentes que son utilizadas en desplantes de cortejo y encuentros agonísticos. Se ha sugerido que el brillo de estas escamas iridiscentes es la característica colorimétrica que atrae la atención de las hembras. Sin embargo, la medición de esta característica suele complicarse porque la técnica habitual no puede aplicarse a todas las escamas iridiscentes de cada pez. Por esta razón, el objetivo de este trabajo fue diseñar un dispositivo (un fotodiodo) mediante el cual sea posible capturar la totalidad del brillo (i.e. reflectancia) que reflejan las escamas iridiscentes de los peces. Para confirmar la conveniencia del dispositivo realicé experimentos de elección de pareja presentando a hembras con pares de machos de tamaños corporales similares. También busqué determinar el umbral de discriminación de las hembras; es decir, la diferencia mínima en brillo que estas pueden distinguir entre dos machos. Los resultados mostraron que las hembras prefieren a machos con más reflectancia que con menos reflectancia. Y también a machos con más escamas iridiscentes que machos con menos escamas iridiscentes. Las dos variables mostraron una asociación positiva. En conclusión, el uso de un fotodiodo para medir la reflectancia de las escamas iridiscentes resultó ser un procedimiento confiable.

Índice

1. INTRODUCCIÓN	4
2. SUSTENTO TEÓRICO	5
2.1. Selección sexual	5
2.1.1. Mecanismo de selección sexual	6
2.1.2. Elección femenina de pareja reproductiva	6
2.2. Comunicación	7
2.3. Color como comunicación	8
2.4. <i>Xenotoca variata</i>	9
3. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN	10
4. HIPOTESIS	10
5. OBJETIVOS	11
5.1. Objetivos particulares	11
6. MATERIAL Y MÉTODOS	11
6.1. Peces de Estudio	12
6.2. Medición de la reflectancia	12
6.2.1. Fotodiodo	13
6.2.2. Desarrollo y control de la lámpara	14
6.3. Pecera para los Experimentos	14
6.4. Diseño Experimental	15
6.5. Arreglo experimental	16
6.5.1. Experimentos de comportamiento	16
6.5.2. Medición del brillo	17
6.6. Procedimiento experimental	18
6.7. Análisis de los datos	21
7. RESULTADOS	30
7.1. Reflectancia y frecuencia de visitas	30
7.2. Densidad de escamas iridiscentes y frecuencia de visitas	31

7.3. Diferencia de la pendiente de densidad de escamas e intensidad de reflectancia	32
7.4. Reflectancia y duración de visitas	33
7.5. Densidad de escamas iridiscentes y duración de visitas	34
7.6. Diferencia de la pendiente de densidad de escamas e intensidad de reflectancia	35
7.7. Diferencia de frecuencia de visitas y reflectancia	36
7.8. Diferencia de duración de visitas y reflectancia	37
8. DISCUSIÓN	39
9. CONCLUSIÓN	44
10.REFERENCIAS	45
11.APENDICE A	56
11.1. Diagrama de la matriz	56
11.2. Conexión en <i>protoboard</i>	58
11.3. Procesamiento de soldar los circuitos	59
11.4. Impresión del circuito	60
12.ANEXO 1	64
13.ANEXO 2	71
14.ANEXO 3	75

1. INTRODUCCIÓN

Muchas especies de animales presentan diferencias entre machos y hembras en características, llamadas rasgos sexuales secundarios—como el canto y la coloración—, que no están directamente relacionadas con la reproducción. La selección sexual, responsable de dichas características, ocurre cuando los individuos de un sexo compiten por el acceso a individuos del otro sexo. Hay dos formas de la selección sexual: 1. Intrasexual, individuos del mismo sexo compiten entre sí para tener acceso al sexo opuesto; 2. Intersexual, individuos de uno de los sexos exhiben rasgos morfológicos o de comportamiento para atraer a individuos del sexo opuesto. Específicamente, los machos o hembras, dependiendo de la especie, expresan características físicas en forma de “ornamentos” que proporcionan información a los individuos del sexo opuesto. Las señales visuales, expresión de los ornamentos, son procesadas y recolectadas por el sistema visual que explota las condiciones ambientales, de modo que evolutivamente se ha adaptado a estas. La elección de pareja potencial de apareamiento es común en las especies que se reproducen sexualmente como los peces y aves. Por ejemplo, *Xenotoca variata*, una especie de pez vivíparo endémico de México posee patrones de coloración que atraen a las hembras. Los patrones de coloración son producidos por las escamas iridiscentes que los machos exhiben en un número mayor que las hembras. La iridiscencia de las escamas es resultado de la llamada coloración estructural, la cual depende de la interacción de la luz con nanoestructuras (e.g. cristales de guanina). La iridiscencia se caracteriza por cambiar sus características cromáticas y acromática dependiendo del ángulo de observación. Este tipo de coloración es usado para generar señales visuales complejas durante comportamientos agonísticos (interacciones agresivas entre individuos de la misma especie); como indicadores de estatus social; y para llamar la atención de las hembras. Estudios previos sugieren que el brillo (una característica acromática) puede actuar como una señal visual relevante en la preferencia de las hembras por machos con escamas iridiscentes (Juarez, 2015). Sin embargo, la cuantificación de esta característica representa un desafío técnico debido a las limitaciones de los métodos espectrales convencionales, los cuales no permiten obtener

una medición global. Esto es, el brillo se evalúa escama por escama, lo que dificulta estimar el valor total reflejado por un individuo. El objetivo del estudio que presento aquí fue desarrollar un procedimiento que permita cuantificar el brillo total reflejado por las escamas iridiscentes de los machos de *Xenotoca variata*.

2. SUSTENTO TEÓRICO

2.1. Selección sexual

En los animales sexuados los machos y las hembras se diferencian por sus órganos de reproducción llamados caracteres sexuales primarios. Las diferencias entre ellos, las que no se relacionan directamente con la reproducción se denominan caracteres sexuales secundarios (e.g. coloración superficial, canto, etc.) (Darwin, 1871). El mecanismo de la selección sexual fue propuesto por Darwin (1859, 1871) para explicar por qué los caracteres sexuales secundarios, como los llamados ornamentos o estructuras físicas exageradas, suelen estar más desarrolladas en un sexo que en el otro (Anderson, 1994). La selección sexual puede ocurrir entre individuos del mismo sexo (selección intrasexual) o entre individuos del sexo opuesto (selección intersexual) (Kokko y cols., 2006). La selección sexual de tipo intrasexual es la competencia directa entre individuos del mismo sexo a través de peleas en las que los contendientes usan estructuras físicas de combate (e.g. cuernos y espolones). Esta competencia se puede considerar como un juego de suma cero, donde un individuo resulta ganador (dominante) y el otro perdedor (sumiso) (Jennions y Kokko, 2014). La otra forma de selección sexual (intersexual) sucede cuando los miembros de un sexo, generalmente los machos, exhiben ornamentos (e.g. canto, colores llamativos) para atraer a las hembras. Los individuos que los exhiben tienen más probabilidades de aparearse con los individuos del sexo opuesto, que los individuos que no los exhiben (Brooks y Griffith, 2013); es una forma de competencia indirecta entre machos (Parker, 2013). Usualmente se hace referencia a las dos formas de selección sexual como la competencia macho-macho por la pareja reproductiva y la elección femenina de pareja reproductiva (*mate choice* en inglés), respectivamente.

2.1.1. Mecanismo de selección sexual

Darwin (1871) identificó que la selección sexual es mediada por la competencia entre machos e implícitamente por la elección femenina de pareja. La competencia entre machos (primer mecanismo reconocido; Schlupp, 2021) surge cuando estos compiten por el acceso a las hembras, por lo cual han desarrollado, evolutivamente hablando, armamentos (e.g., astas) que usan para pelear entre sí (Eberhard y cols., 2018). Ejemplos típicos son las especies como los ciervos, alces, escarabajos cornudos, entre otros. Estos fenotipos, características físicas observables, pueden ser beneficiosos para quien los ha desarrollado; en particular para su adecuación. La adecuación se refiere a la capacidad de un individuo para sobrevivir y reproducirse en su entorno con relación a los otros individuos del mismo sexo en la población (Hunt y Hodgson, 2010). Sin embargo, los caracteres sexuales secundarios pueden poner en riesgo la supervivencia del individuo que los posee. Por eso no es sorprendente que algunos autores como Wallace (1868) los hayan considerado como una discapacidad. Quizá por eso algunos de estos rasgos masculinos solo aparecen en la temporada reproductiva (Shuster, 2003). Por otro lado la elección femenina de pareja reproductiva se refiere a que las hembras tienen preferencias por machos con atributos particulares (i.e. ornamentos o adornos), los cuales llegan a ser exagerados como resultado de esa selección femenina (Shuster, 2003).

2.1.2. Elección femenina de pareja reproductiva

La propuesta de Darwin sobre un mecanismo de selección sexual que pretendía explicar la presencia y preferencia de rasgos masculinos, inexplicables por la selección natural (Andersson y Simmons, 2006), generó controversia (Makowicz y cols., 2020) debido a que implícitamente se presume la existencia de un aspecto de sentido estético perfeccionado por elección femenina (Majerus, 1986). No obstante, la evidencia acumulada ha fortalecido cada vez más a la teoría de la selección sexual. Estudios como los de Majerus (1986) han demostrado la preferencia femenina por ornamentos en peces y aves. A la vez, los modelos genéticos formulados por Lande (1981) y Kirkpatrick (1982) han validado la coevolución conocida como fisheriana en alusión a Fisher, quien propuso un mecanismo de correlación genética para explicar como ornamentos masculinos parecen desbocados (i.e exagerados) por la preferencia femenina (Andersson y Simmons, 2006).

Típicamente la elección de pareja se define como un proceso por el cual rasgos como los ornamentos de un sexo, comunmente machos, son preferidos por el sexo opuesto (Dougherty, 2020). En otras palabras, los individuos, generalmente las hembras, desarrollan preferencias por esos rasgos (Jennions y Petrie, 1997). De acuerdo con Jennions y Petrie (1997) los términos elección y preferencia (*choosiness* y *preference* en inglés) describen dos aspectos de la elección de pareja reproductiva. Por un lado, la capacidad de respuesta a parejas potenciales y la habilidad para discriminar entre ellas caracterizan a la elección. Aquí se asume que hay una inversión en términos del tiempo y/o esfuerzos requeridos para hacer esa elección. La preferencia, por la otra parte, se refiere a la relación entre los valores que los rasgos masculinos pueden tomar y la respuesta de las hembras a ellos. No obstante tal distinción, los aspectos de elección y preferencia femenina están interconectados y ambos determinan los resultados de la elección de pareja (Brooks y Griffith, 2010).

En este contexto los machos expresan su calidad o atractivo mediante ornamentos que exhiben y que son evaluados por las hembras durante el proceso de elección (Andersson, 1994; Andersson y Simmons, 2006; Zahavi, 1975). Los ornamentos coadyuvan, al ser elegidos por las hembras, a maximizar el éxito reproductivo de los machos. Entre los ejemplos más llamativos de ornamentos se encuentran las colas de los pavorrales (Zuk, 1991) y las escamas iridiscentes que poseen algunos peces como *Xenotoca variata* (Moyaho y cols., 2023). Estos ornamentos funcionan como señales visuales dirigidas a las hembras (i.e., comunicación; Hall y cols., 1998).

2.2. Comunicación

La comunicación intraespecífica (individuos de la misma especie) o interespecífica (individuos de especies distintas) es una característica fundamental de las interacciones sociales. Se basa en la emisión de señales o exhibiciones de naturaleza variada (química, visual, etc.) que evolucionaron como tal al modificar el comportamiento de otros individuos (Frings, 1962). Las señales son el resultado de la selección natural o sexual que las favoreció porque aumentan la eficacia de la comunicación, y por lo tanto, la probabilidad de éxito en el apareamiento o la obtención de recursos (Krebs y Davies, 1993). Haldane (1954) sostenía que una señal es el resultado de una pequeña cantidad de

energía que incide sobre los receptores sensoriales, y que puede ser lo suficientemente grande como para determinar el comportamiento de otros individuos, en relación con el apareamiento o la lucha por recursos (Enquist y cols., 2010).

Las señales pueden ser de carácter multimodal e incluir exhibiciones que amplifican o acentúan la información transmitida (Clutton-Brock, 2009). Las exhibiciones pueden variar desde la utilización de armamentos (e.g. las astas en ciervos), el tamaño corporal para pelear, hasta señales visuales estereotipadas que incluyen amenazas faciales y exhibiciones de estructuras coloridas, según la especie (Young, 2019). El éxito de una señal depende de varios factores, incluyendo su emisión efectiva (la transmisión a través del entorno), la recepción correcta por parte del receptor (e.g. hembras), su decodificación, y en última instancia, la respuesta esperada del receptor (Peretti y Aisenberg, 2011). En ciertas especies de peces, como los *guppies*, se ha observado que algunos rasgos sexuales secundarios (e.g. coloración) son comunicados principalmente como señales visuales (Sandkam y cols., 2017). Estas son producidas por la emisión de longitudes de onda desde la superficie corporal (i.e. emisión de color) y recogidas por el sistema visual de la especie (Bradbury y Vehrencamp, 2011).

2.3. Color como comunicación

Los patrones de coloración aparecen en múltiples contextos del comportamiento asociados con diferentes mecanismos para su generación (Krishnan y cols., 2020). Un ejemplo es el comportamiento de cortejo, donde la coloración mostrada por algunas especies es usada como una señal visual del estado de salud o calidad del individuo emisor (Harris y cols., 2020). La coloración exhibida por los animales puede ser de dos tipos: la coloración pigmentaria, la cual consiguen a través de la ingesta de pigmentos (e.g. carotenoides) que favorecen la absorción de ciertas longitudes de onda. El segundo tipo es la coloración estructural, la cual se produce por la reflexión de longitudes de onda específicas a través de la interacción de la radiación electromagnética (luz visible) con estructuras minúsculas presentes en escamas, plumas, y pelaje de muchos animales. La coloración estructural se produce por fenómenos ópticos como la interferencia o dispersión de la luz (Doucet y Meadows, 2009).

Uno de los fenómenos producidos por la coloración estructural es la iridiscencia

(Stuart-fox y cols., 2020) que generan nanoestructuras y cuya apariencia (color o brillo) cambia según el ángulo de observación o incidencia de la luz (e.g. pompas de jabón) (Doucet y Meadows, 2009). Algunos estudios han sugerido que la coloración iridiscente tiene una función comunicativa importante en el contexto de la elección de pareja (Kemp, 2008). Por ejemplo, las hembras de algunas especies tienen una preferencia por los machos con mayor brillo, entendido éste como la cantidad total de luz reflejada por una superficie (Endler, 1990; Bradbury y Vehrencamp, 2011). Este fenómeno se ha observado en distintas especies (Dreher y cols., 2017; Kemp, 2007; Théry y cols., 1995; Tokarz, 1995). Por ejemplo, en la rana venenosa *Oophaga pumilio* se observó que las hembras mostraron una preferencia por los machos con mayor brillo, derivado de su coloración aposemática, y que en al menos una población los machos son más brillantes que las hembras, lo que indica acción de selección sexual sobre esta señal aposemática (Maan y Cummings, 2009). Además, estudios generales sobre las señales de color han señalado que el contraste acromático (más vinculado con el brillo o luminancia que con el tono) puede ser más relevante para la eficacia de una señal, especialmente en distancias largas o ambientes con visibilidad reducida (Goyret y Kelber, 2012). En el caso de los peces, por ejemplo, la iridiscencia puede ser importante en la elección femenina de pareja, como se ha demostrado que sucede en algunas poblaciones de *guppies* (*Poecilia reticulata*) donde el brillo de las escamas influye en el atractivo de los machos (Kodric-Brown y Johnson, 2002). De manera similar, en machos de *Xenotoca variata* la iridiscencia que muestran sus escamas iridiscentes funciona como una señal visual que capta la atención de las hembras durante el comportamiento de cortejo. (Moyaho y cols., 2023; Moyaho y cols., 2023).

2.4. *Xenotoca variata*

Xenotoca variata es una especie de pez vivíparo de agua dulce perteneciente a la subfamilia Goodeinae, la cual se distribuye en diversas regiones del centro de México (Moyaho y cols., 2004), concretamente en el río Lerma Medio, la cuenca de Zacapu, el lago de Cuitzeo y la laguna de Chapala (Corona-Santiago y cols, 2017; Domínguez-Domínguez, 2008). La subfamilia Goodeinae se ha utilizado como un modelo de evolución debido a sus características reproductivas y desarrollo embrionario

inusuales (Corona-Santiago y cols., 2017). Por ejemplo la especie *Xenotoca variata* presenta patrones de coloración dimórficos: los machos poseen una banda amarilla en la región distal de la aleta caudal, así como escamas iridiscentes que reflejan luz de diferentes longitudes de onda (Moyaho y cols., 2004).

Las escamas iridiscentes, como he mencionado arriba, son importantes durante exhibiciones de cortejo para captar la atención de las hembras. Así mismo, en estudios previos se ha observado que las hembras podrían preferir interactuar con machos con una densidad de escamas iridiscentes más grande que con los machos que tienen una densidad de escamas iridiscentes inferior (Moyaho y cols., 2004). Por otra parte, también se ha propuesto que el brillo producido por las escamas iridiscentes sea el rasgo que logra captar la atención de las hembras (Juárez, 2015). Juárez encontró que el brillo de estructuras metálicas puestas en señuelos logra capturar la atención en las hembras de *Xenotoca variata*. Por lo tanto, medir el brillo total de las escamas iridiscentes ayudaría a comprender la preferencia femenina por ese rasgo. Sin embargo, no es factible medir con un espectroradiómetro la reflectancia (i. e. brillo) de todas y cada una de las escamas iridiscentes de un macho para confirmar lo que halló Juárez. Por lo tanto, contar con un dispositivo que mida el brillo total de las escamas iridiscentes ayudaría a evaluar mejor la preferencia femenina por ese rasgo.

3. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Cuál es la característica colorimétrica de las escamas iridiscentes de los machos que las hembras de *Xenotoca variata* usan para elegir machos?

4. HIPOTESIS

La característica acromática de las escamas iridiscentes masculinas tienen un efecto atractivo en las hembras de *Xenotoca variata*.

Si esta hipótesis es correcta, espero encontrar que:

1. Las hembras prefieran acercarse a los machos más brillantes.

2. Haya un umbral por arriba del cual una hembra percibiría como diferentes a dos machos con intensidades de brillos distintas.

5. OBJETIVOS

Desarrollar un procedimiento que permita medir el brillo total reflejado por las escamas iridiscentes de los machos de *Xenotoca variata*, superando así las limitaciones de la medición individual de escamas iridiscentes.

5.1. Objetivos particulares

1. Establecer un procedimiento que permita estimar la cantidad de brillo total reflejado por las escamas iridiscentes de los machos de *Xenotoca variata*;
2. Validar el procedimiento mediante experimentos de elección femenina en *Xenotoca variata*;
3. Evaluar la relación entre la preferencia de las hembras y la diferencia en la intensidad de brillo entre los machos.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

Para poner a prueba las predicciones derivadas de la hipótesis planteada, utilicé un fotodiodo para medir la reflectancia total emanada de las escamas iridiscentes de los machos de *Xenotoca variata*. Esta ha sido una herramienta usada en el pasado para fines similares (Rushton y Campbell, 1954). Así mismo realicé experimentos de elección femenina de pareja presentando a hembras individuales un par de machos elegidos aleatoriamente, aunque de tamaños corporales similares. Antes de llevar a cabo los experimentos definitivos realicé pruebas piloto para evaluar la eficiencia de la fotocelda para medir la luz reflejada por las escamas iridiscentes de los peces, y también aproveché para conseguir un arreglo adecuado para las pruebas de elección femenina.

6.1. Peces de Estudio

Utilicé un total de 105 peces adultos, 70 machos y 35 hembras, de la especie *Xenotoca Variata*. Fueron peces criados en cautiverio en el Instituto de Fisiología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. La muestra fundadora proviene del lago de Yuriria en Guanajuato. Los peces para los experimentos fueron trasladados y alojados en peceras de 51 x 26 x 30 cm en el Laboratorio de Ecología de la Conducta bajo condiciones controladas de cuidado. Las condiciones de mantenimiento incluyeron una temperatura ambiente más o menos constante ($21^{\circ} \pm 1$ C), con un pH de 7.6 y una oxigenación del agua mediante la temporización de bombas automáticas. Los peces eran alimentados 2 veces al día con hojuelas Tetra Mind proveniente de Alemania, y artemia cultivada en el laboratorio.

6.2. Medición de la reflectancia

Utilicé un fotodiodo HAMAMATSU (series S1337-1010BQ, Japón), para medir la luz reflejada por las escamas iridiscentes de los peces. Realicé la medición haciendo incidir una luz difusa en forma de flash proveniente de una lámpara. Así mismo ocupé un cono de ácido poliláctico (PLA) para direccionar la luz y usé una interfaz en serie para amplificar y enviar a una computadora la señal eléctrica generada por el fotodiodo (Figura 1).

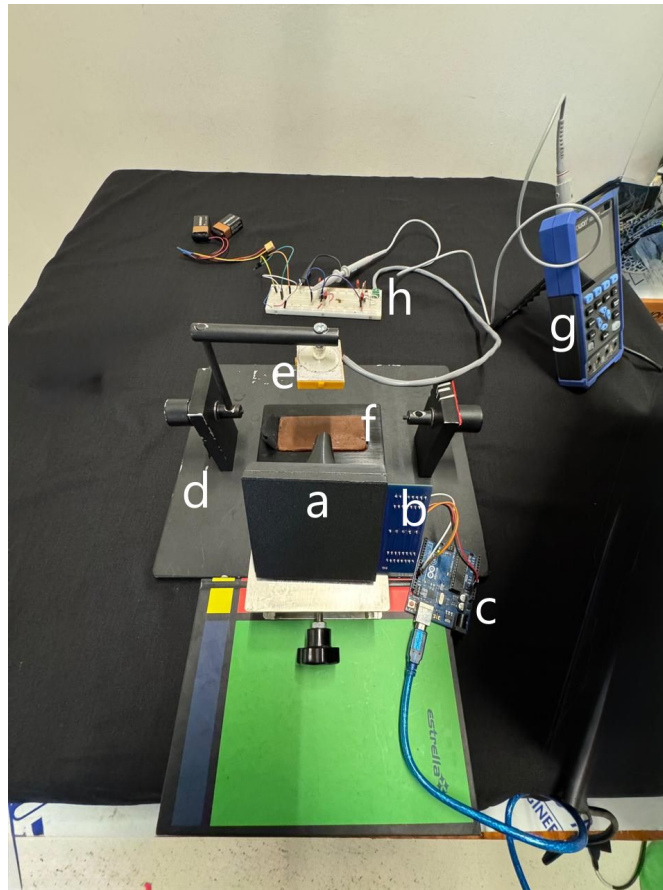


Figura 1. Componentes del método de la medición del brillo. a) Cono de PLA. b) matriz de LEDs. c) Arduino. d) Goniómetro modificado. e) Fotodiodo. f) Tina anodizada con cera. g) Osciloscopio. h) Amplificador de transimpedancia.

6.2.1. Fotodiodo

El fotodiodo tiene características (Anexo 1) ideales para la medición de la reflectancia generada por la incidencia de luz en las escamas iridiscentes. Las características más importantes son: 1. Una sensibilidad específica ante algún cambio de luz de baja intensidad; 2. Un rango amplio de respuesta espectral (190 – 1100 nm); 3. Una área adecuada de fotosensibilidad (10 x 10 mm). Además, presenta una capacitancia (capacidad de recoger y almacenar energía) terminal típica de 1100 pF a 0 V de polarización inversa (Hamamatsu Photonics, datasheet S1337 Series). El fotodiodo es conectado a un amplificador de señal que diseñe (Anexo 2) y adapté con base en un tipo de amplificador de transimpedancia. El amplificador convierte la corriente en voltaje, la cual medía a través de un osciloscopio digital OWON (HDS 2102s). Recababa los datos registrados en el osciloscopio con un programa incluido con el aparato a través de una interfaz osciloscopio-computadora mediante una conexión USB. Cambié los valores de

voltaje a valores de intensidad luminosa (W/m^2) para tener unidades de medición relevantes en el contexto del estudio.

6.2.2. Desarrollo y control de la lámpara

La lámpara de iluminación consistió en una matriz de 64 LEDs (8 x 8) con diferentes longitudes de onda con la finalidad de cubrir el rango del espectro visible y UV (350 – 700 nm). Al centro de la matriz se encuentran LEDs de longitud de onda corta (UV) y hacia la periferia LEDs de longitud de onda larga (rojo). Este arreglo permitió direccionar la luz a través del cono reflector de PLA. Así mismo, un lente colimador puesto en el interior del cono facilitó una superposición de la luz de los LEDs, lo cual resultó en una luz blanca. En el Apéndice A presento un diagrama que describe el circuito para el control y los códigos de programación para el encendido y apagado de la luz. Controlaba la matriz mediante un microcontrolador Arduino UNO que a su vez programaba a través de Arduino IDE (*software* para programar). De este modo conseguí que la matriz se encendiera y apagara cada 60 milisegundos, con la finalidad de obtener un efecto de flash.

6.3. Pecera para los Experimentos

Las peceras para los experimentos incluyeron cuatro compartimentos, tres de estos tenían el mismo tamaño (25 x 21 x 17 cm): de los cuales dos albergaban a los machos y el tercer compartimento se dejaba vacío. El cuarto compartimento (75 X 24 X 17 cm) alojaba a la hembra. Para asegurar que los machos no pudieran ver a la hembra, pero que esta si pudiera ver a ellos, ocupé un vidrio unidireccional y oscurecí el compartimento de la hembra con una cubierta ya que el efecto del vidrio depende de la diferencia de iluminación entre ambos lados (Figura 2).

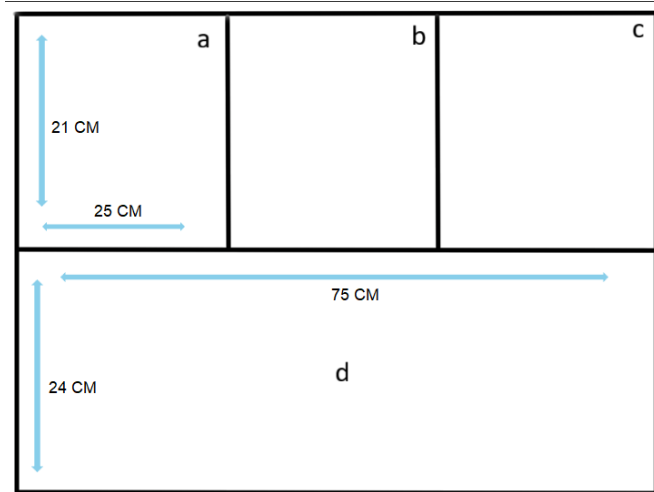


Figura 2. Pecera experimental. a, b y c representan los compartimentos de los machos, y el compartimento d representa al compartimento de la hembra.

6.4. Diseño Experimental

Utilicé un diseño de muestras empaquetadas, el cual consiste en elegir pares de unidades experimentales con base en características comunes (Moyaho y Beristain-Castillo, 2018). La primera etapa consistió en tomar de manera aleatoria una muestra de machos y hembras sexualmente maduros. La segunda etapa consistió en ordenar, por separado, a machos y hembras con base en su tamaño corporal, del más pequeño al más grande. La tercera etapa consistió en formar triadas: los 2 machos y la hembra más pequeños; luego la siguiente triada con los pesos corporales más pequeños, y así, hasta completar el bloque experimental correspondiente (Tabla 1). Cinco triadas conformaban un bloque experimental que consistió en correr los 5 experimentos en una semana. Entonces el tiempo (semanas) fue el criterio para formar los bloques experimentales. Siete bloques fueron los que en total formé.

Tabla 1: Diseño experimental: hembras y machos empatados por tamaño corporal. Un bloque experimental es el [que presento aquí](#).

Hembra	Macho 1	Macho 2
H1	M1	M2
H2	M3	M4
H3	M5	M6
H4	M7	M8
H5	M9	M10

H: hembra; M: macho.

6.5. Arreglo experimental

Hice dos arreglos para los experimentos, uno para las pruebas de comportamiento con la pecera que describí arriba, y el segundo para medir el brillo.

6.5.1. Experimentos de comportamiento

En el compartimento donde ponía a la hembra (Figura 2) colocaba una cubierta de MDF (fibra de densidad media) para conseguir la condición de oscuridad deseada. La cubierta consistía en 4 piezas de MDF, dos de ellas (64 x 78 cm, ancho y altura) formaban las paredes laterales con pendiente más larga (81 cm), la tercera correspondía al techo de la cubierta (75 x 82 cm) y la cuarta formaba la cara posterior de la cubierta (75 x 10 cm) (figura 3). En la cara anterior de la cubierta hay un espacio donde colocaba dos cámaras (panorámica y aérea) para realizar grabaciones de los experimentos. Para tener un ambiente controlado de la iluminación use una tela de color negro mate para cubrir el arreglo experimental. Además, utilicé una fuente de iluminación (“Ai Prime HD” Aqua Illumination, E. U.) que simulaba una luz natural proyectada hacia la zona superior de los compartimentos de los machos..

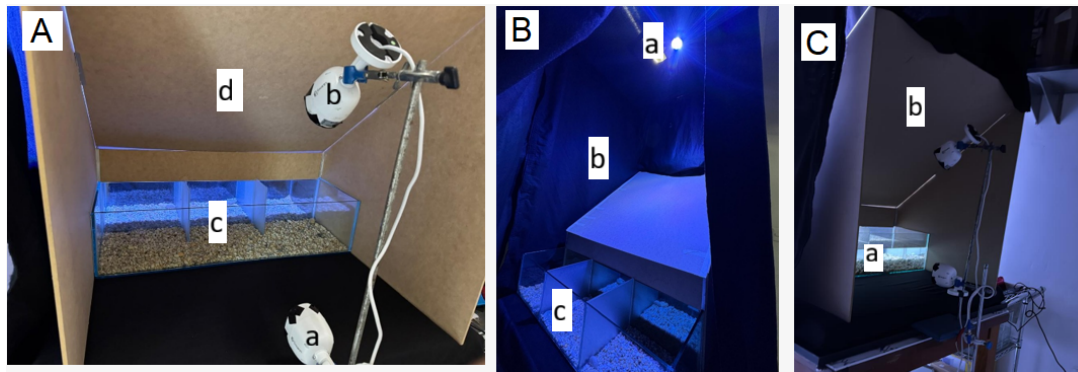


Figura 3. Arreglo para las pruebas de comportamiento. A) vista anterior: a) cámara panorámica; b) cámara aérea; c) compartimento de la hembra; d) cubierta. B) Vista posterior: a) lampara "Prime HD"; b) tela para cubrir el arreglo; c) compartimento de los machos. C) Vista diagonal: a) compartimento de la hembra; b) cubierta.

6.5.2. Medición del brillo

Para la medición del brillo utilicé un arreglo que consistió en un goniómetro adaptado (Figura 4). En la base del mismo colocaba una tina anodizada rellena con cera de campeche; ahí ponía al pez. La cera permite mantener cierta humedad y adherencia, lo que ayudó a tomar las mediciones del brillo. En 2 de los extremos de la base hay postes que permitían sujetar al fotodiodo insertado en un *protoboard* usado como puente para conectar el fotodiodo hacia el amplificador. Las salidas de la conexión eran conectadas al amplificador que colocaba en la parte posterior del goniómetro. A su vez las salidas del amplificador eran conectadas al osciloscopio con lo cual conseguía una interfaz osciloscopio-computadora. En otro de los extremos (parte anterior) colocaba el cono de PLA que elevaba mediante un gato mecánico para lograr la iluminación direccionada hacia el pez. En el interior del cono ponía la matriz del LEDs que conectaba a la computadora para controlar la temporalidad de la iluminación del pez (Figura 4).

Los parametros que conservaba eran los siguientes:

- Ángulo del fotodiodo: 90°;
- Altura del fotodiodo a la tina: 7.5 cm;
- Altura del *protoboard* a la tina: 8 cm;
- Cera de campeche en la tina;
- Ángulo de iluminación: 45 °;
- Altura del cono a la matriz: 6.7 cm;

- Distancia de la superficie de la capa de cera a la punta del cono: 1.5 cm.

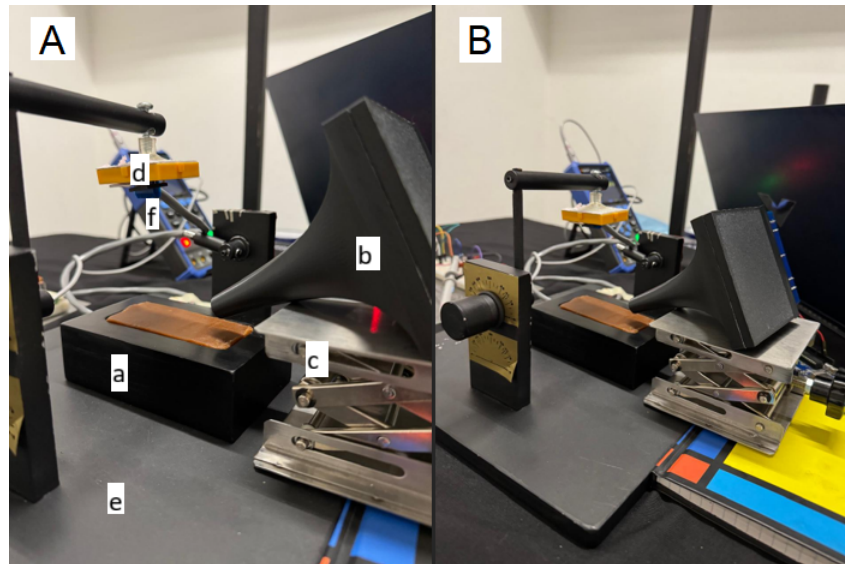


Figura 4. Sistema de medición de la reflectancia. A) vista oblicua cercana: a) tina anodizada con cera de campeche; b) cono direccional; c) gato de elevación; d) "protoboard y fotodiodo; e) gonioscopio; f) osciloscopio. B) vista oblicua lejana que muestra el sistema completo de la medición del brillo.

6.6. Procedimiento experimental

Para cada bloque experimental tomaba una muestra de machos y hembras disponibles en las peceras del laboratorio. Después medía a los peces de la muestra sus tamaños corporales. Luego de ordenar a machos y hembras por su tamaño corporal formaba tríos con machos de tamaño corporal similar; las hembras en cada trío, en cambio, variaban más en tamaño corporal respecto a los machos porque tienden a alcanzar un tamaño mayor que los machos. Con las tríadas formadas en cada muestra hacía una elección de 5 tríadas y alojaba cada una en peceras divididas en 3 compartimentos con acrílicos opacos, y ponía papel multicapa entre las peceras para evitar que los peces interactuaban. De manera arbitraria asignaba a cada pez a cada compartimento, de forma que los machos y hembra de cada tríada no se conocían antes de la prueba de comportamiento (Figura 5).

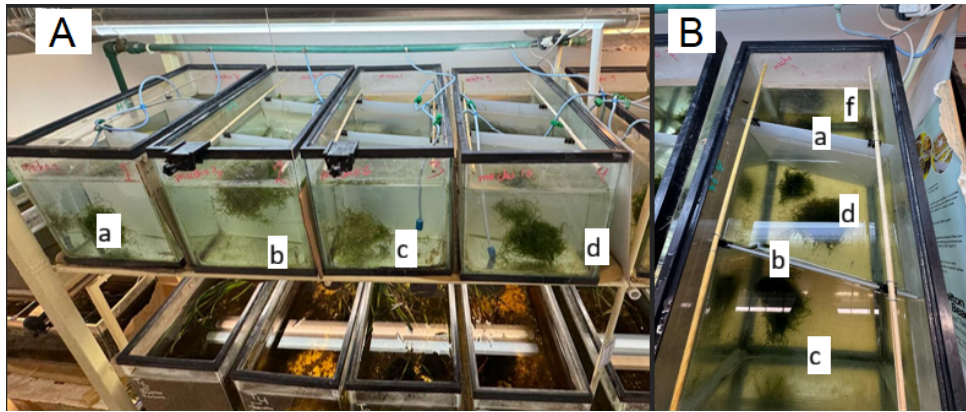


Figura 5. Peceras de alojamiento. A) Vista frontal de las peceras: a, b, c y d corresponden a cada pecera. B) Vista aérea de una pecera: a y b se refieren a las divisiones de acrílico opaco; c, d y f son los 3 compartimentos de cada pecera.

Con las triadas experimentales de cada bloque ya formadas, dejaba los peces 4 días en las peceras de alojamiento para igualar su motivación, de manera que su respuesta fuera similar al inicio de las pruebas de comportamiento. Realicé los experimentos de cada bloque en dos fases, la primera fase consistió en los experimentos de comportamiento y la segunda fase en la medición del brillo y sesión fotográfica de las escamas iridiscentes para un reconocimiento individual.

Las pruebas de comportamiento comenzaban en la mañana instalando el arreglo experimental previamente descrito. Luego tomaba a la triada de peces de acuerdo con una elección aleatoria de las triadas disponibles. Colocaba a los dos machos en dos de los compartimentos elegidos estos aleatoriamente. Inmediatamente después, contaba 5 minutos de aclimatación de los peces. Enseguida metía a la hembra en el compartimento correspondiente y esperaba a que esta visitara los tres compartimentos. 15 minutos en promedio tomaba a la hembra visitar los 3 compartimentos. De este modo aseguraba que la hembra había conocido los compartimentos antes de tomar la frecuencia y duración de sus visitas por 20 minutos. Videogrababa cada prueba de comportamiento para después personas ajenas a los intereses del estudio, pero capacitadas previamente, analizaran los videos para contar el número visitas y la duración de las mismas. Los observadores voluntarios registraban los datos obtenidos de manera analógica, utilizando formatos impresos diseñados específicamente para ese fin (Anexo 3).

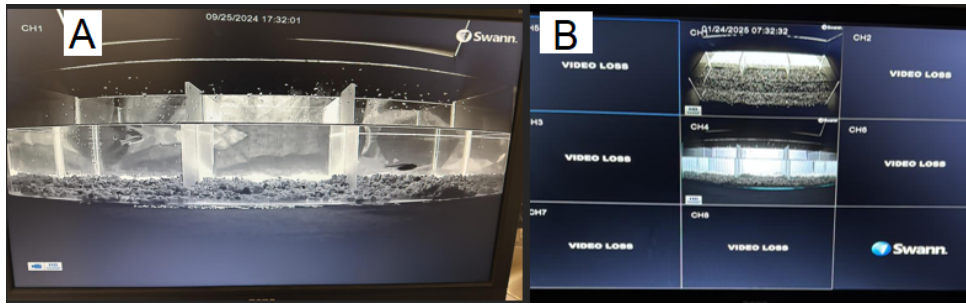


Figura 6. Imagen de la pantalla de las videograbaciones. En A muestro una vista amplificada de una tríada de peces. En B aparece una vista de los videos con los dos ángulos de filmación.

La segunda fase (medición y fotografía del brillo de las escamas iridiscentes) comenzaba al día siguiente de las pruebas de comportamiento. Comenzaba por la mañana, instalando el arreglo de mediciones correspondiente. Preparaba una solución *stock* de anestesia con eugenol, 200 μ l, y etanol, 800 μ l. Con estos volúmenes se ha observado que los peces muestran una recuperación rápida y sin efectos secundarios aparentes. Tomaba 50 μ l de la solución *stock* y la vertía en un vaso de precipitado con 300 ml de agua tridestilada (Xancal, 2021). Aleatorizaba el orden, tanto de las tríadas de cada bloque experimental como de los peces de cada tríada, en el que realizaba las mediciones de brillo. Para cada tríada de peces tomaba en condiciones de obscuridad una referencia del brillo de la tina con la cera. En tanto, colocaba al primer pez en la solución de anestesia, cuyo efecto debía alcanzar el estadio 5; esto es, una pérdida de reflejos iniciados por contacto con los dedos (Cooke y cols., 2004). Ponía al pez de costado sobre la cera y luego iniciaba la medición del brillo activando la luz de LEDs. El fotodiodo capturaba la reflectancia de los rayos luminosos (Figura 7), cuyo trazo veía en el osciloscopio y guardaba en la computadora. Una vez que finalizaba la medición del brillo, transportaba a los peces en la tina a un lugar donde tenía el arreglo fotográfico (Figura 7). Al concluir esta fase, colocaba al pez en otro vaso de precipitado con agua filtrada para que se recuperara del efecto de la anestesia.

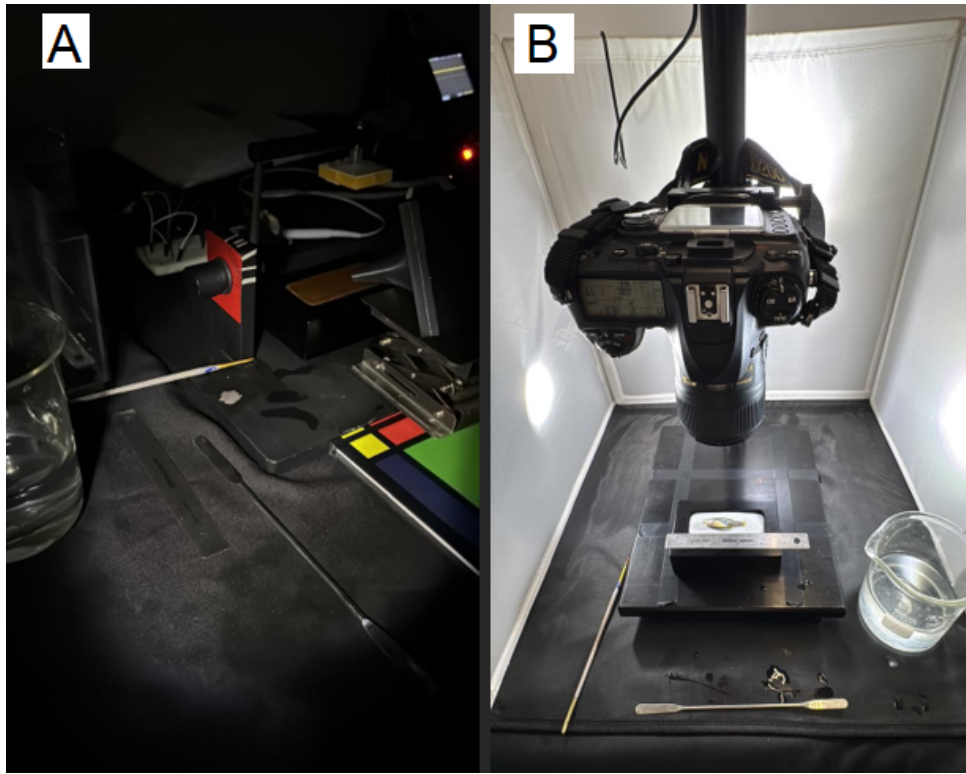


Figura 7. Imagen que muestra el arreglo para medir el brillo y la toma de fotografías. A es una fotografía de una medición típica del brillo de las escamas iridiscentes, observe la condición de oscuridad para obtener mediciones confiables del brillo. B muestra el arreglo que usé para tomar las fotografías.

6.7. Análisis de los datos

Consideré como variables dependientes la frecuencia y el tiempo que las hembras visitaron a cada macho, así como la cantidad de luz reflejada (voltaje) por sus escamas iridiscentes. Las diferencias entre cada par de machos en reflectancia y número de escamas iridiscentes fueron las variables independientes, mientras que los bloques experimentales y el tamaño corporal de los machos los consideré como covariables.

La estadística bayesiana fue usada para hacer el análisis de los datos, ya que los paquetes estadísticos disponibles son mas flexibles de usar cuando se emplean modelos multinivel, como es el caso aquí.

Los valores utilizados para las distribuciones *a priori* (Figuras 8 - 15) de la frecuencia y duración de las visitas obtenidos a partir de las pruebas piloto. Como la frecuencia de visitas es una variable discreta, una distribución Poisson fue asumida para los datos; en tanto que la duración de las visitas, al tratarse de una variable continua con valores positivos, fue modelada como una distribución Gamma. Además, estandarisé

los datos de las variables independientes para hacer más fácil la interpretación de los resultados. En el caso de las diferencias de frecuencia y duración de las visitas, los datos fueron transformados a su logaritmo.

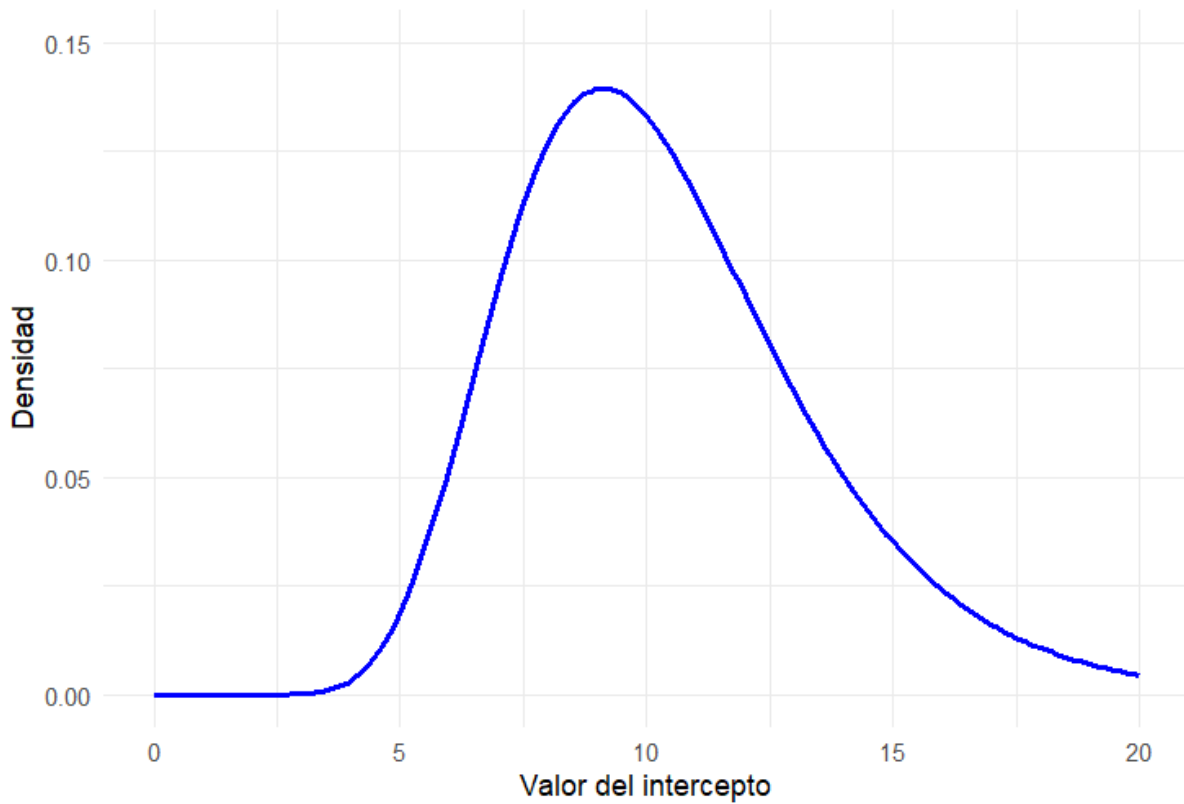


Figura 8. Distribución a priori para el intercepto de la frecuencia de las visitas con el valor promedio obtenido de las pruebas piloto.

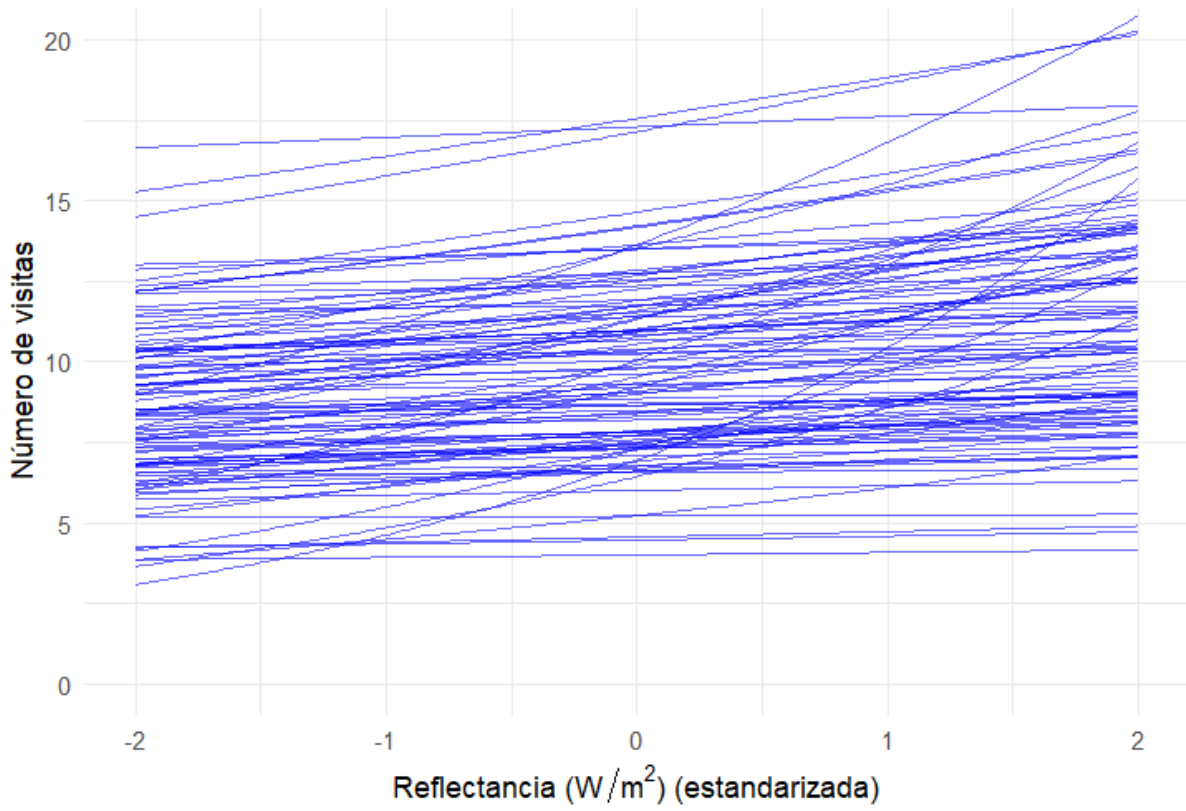


Figura 9. Distribución a priori para la pendiente de la frecuencia de las visitas utilizando como valor promedio el obtenido de las pruebas piloto.

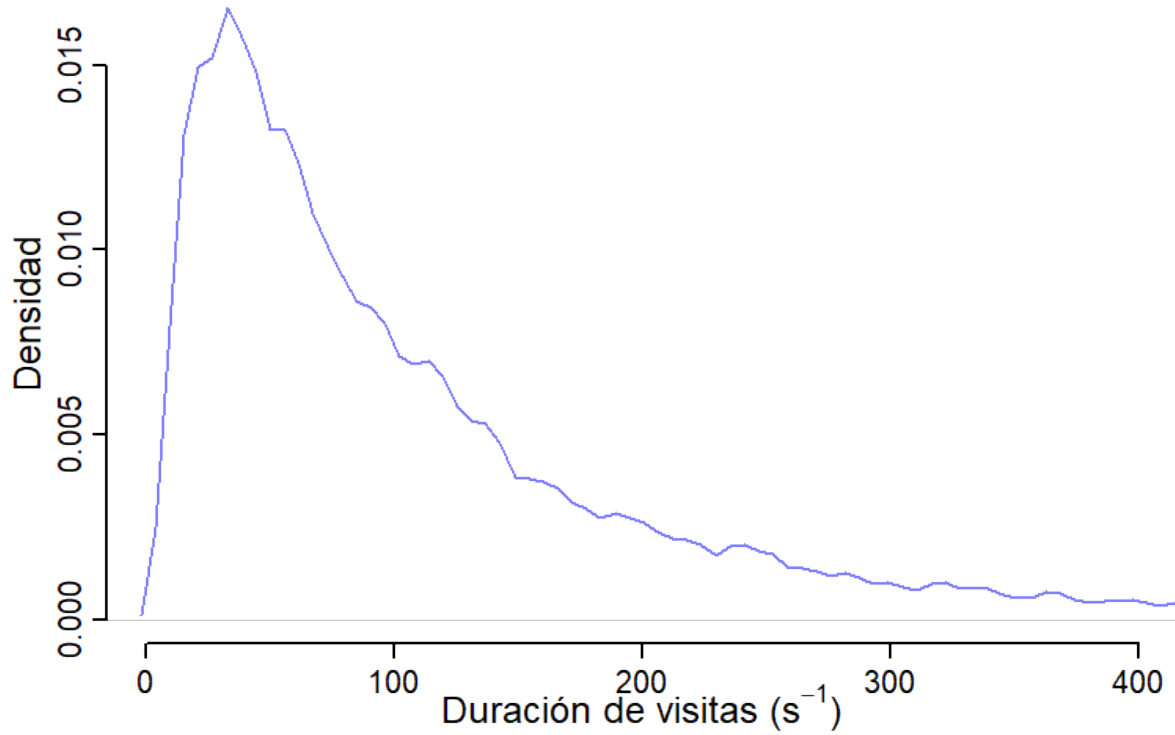


Figura 10. Distribución a priori para el intercepto de la duración de las visitas teniendo como valor promedio al obtenido de las pruebas piloto.

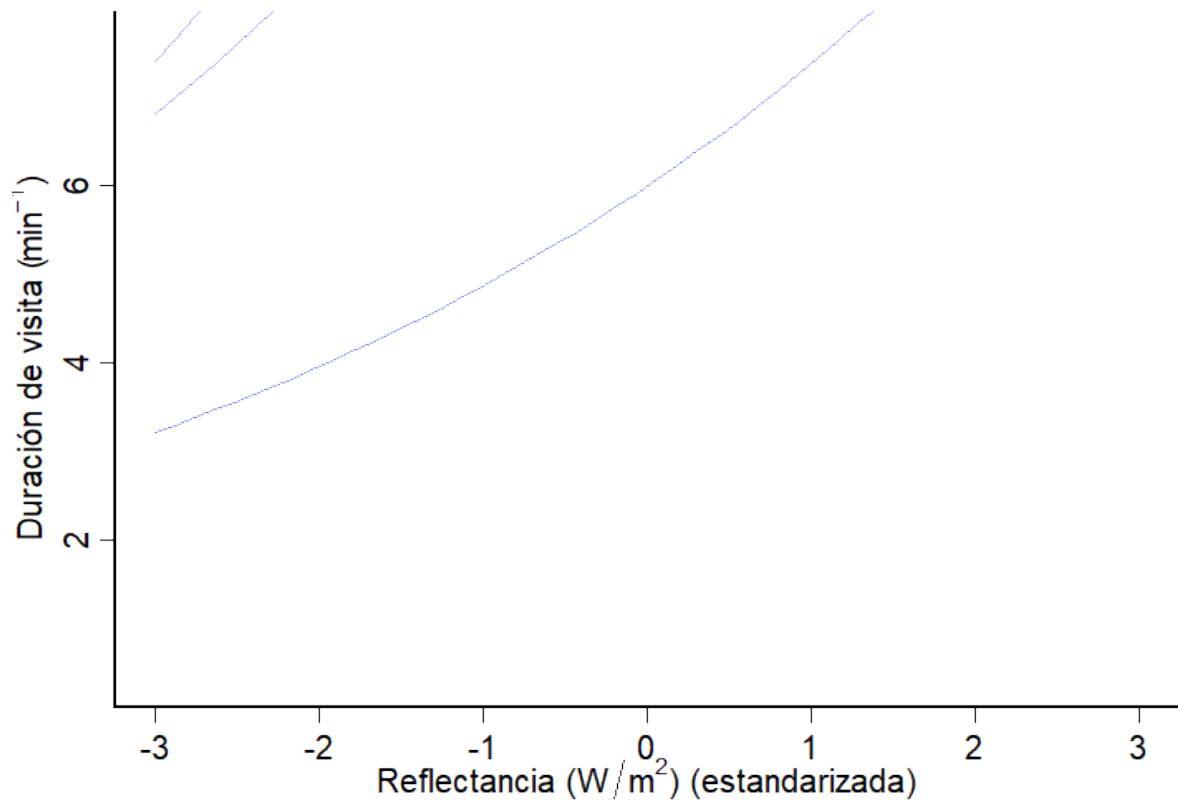


Figura 11. Distribución a priori para las pendientes de la duración de las visitas asumiendo como valor promedio al obtenido de las pruebas piloto.

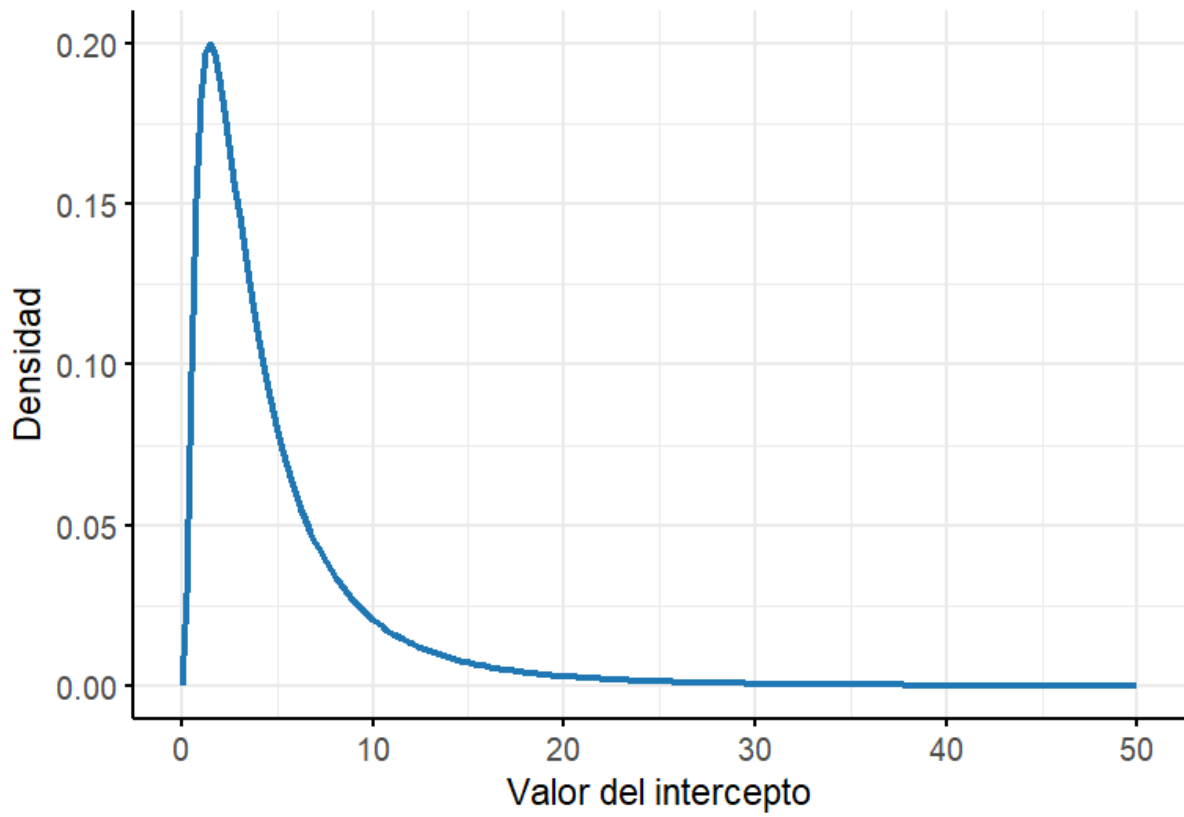


Figura 12. Distribución a priori para el intercepto de la frecuencia de la diferencia de las visitas. El valor promedio obtenido de las pruebas piloto usado para esta distribución.

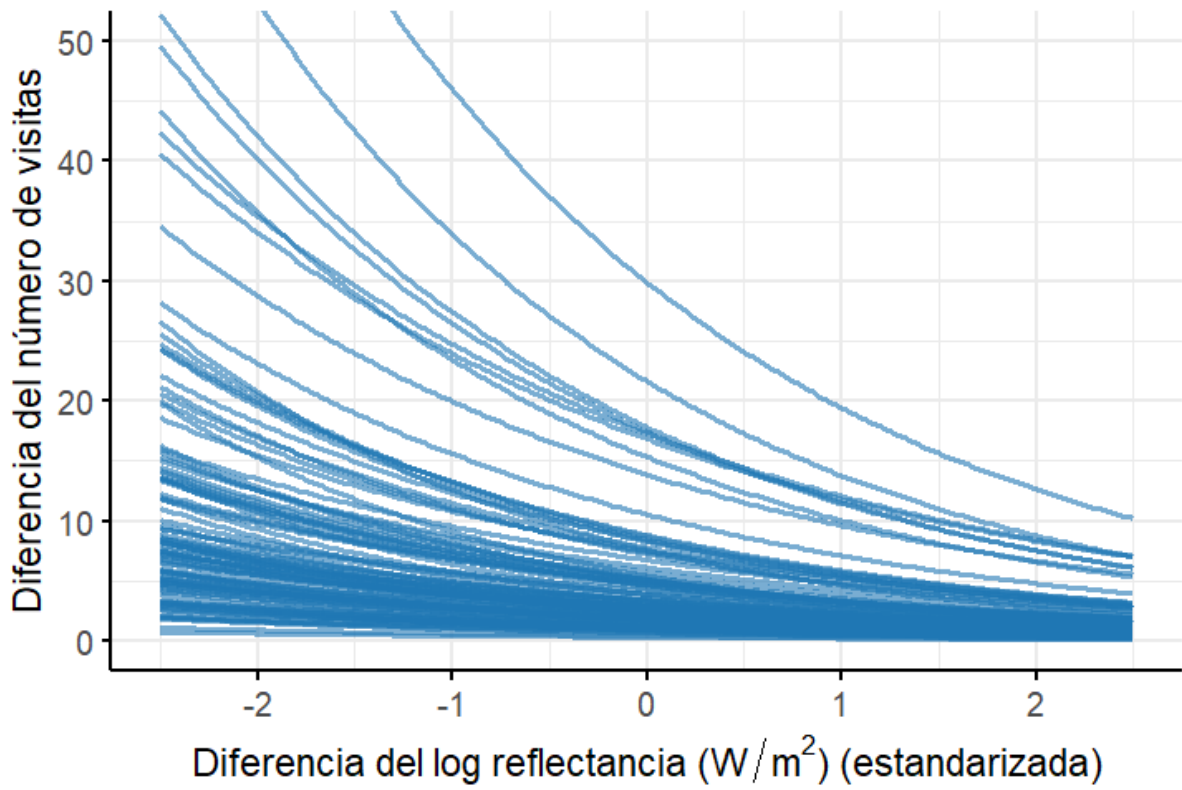


Figura 13. Distribución a priori para las pendientes de la frecuencia de la diferencia de las visitas utilizando como valor promedio al número obtenido de las pruebas piloto.

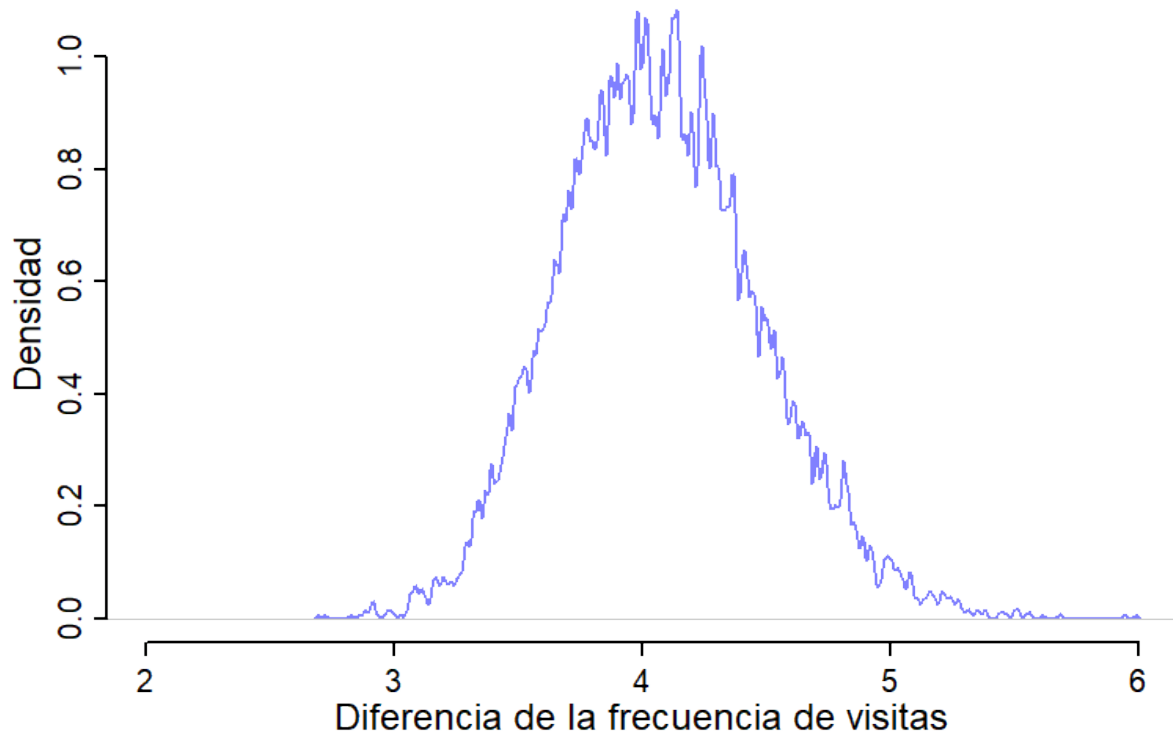


Figura 14. Distribución a priori para el intercepto de la duración de la diferencia de las visitas. El valor promedio obtenido de las pruebas piloto fue usado en este caso.

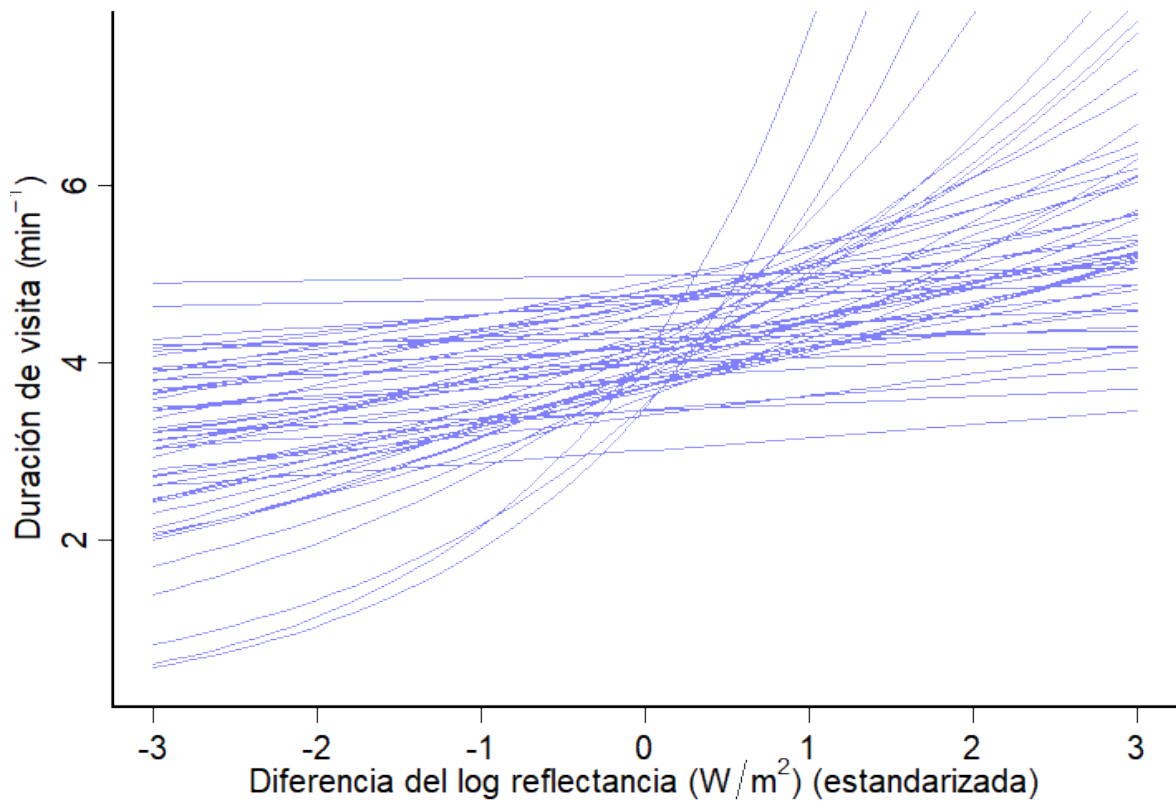


Figura 15. Distribución a priori para las pendientes de la duración de la diferencia de las visitas donde el valor promedio obtenido de las pruebas piloto fue usado.

7. RESULTADOS

Realicé el análisis de los datos teniendo en cuenta tres relaciones entre las variables: 1. Mostrar que los indicadores de las preferencias femeninas (frecuencia y duración de las visitas) se asociaran positivamente con la intensidad de la reflectancia. 2. Mostrar que las diferencias en la frecuencia y duración de las visitas a los machos, se correlacionaran con las diferencias correspondientes en la intensidad de la reflectancia y 3. Demostrar que la densidad de las escamas iridiscentes se correlacionaban positivamente con la intensidad de la reflectancia.

Presento los resultados con los valores de las estimaciones de los parámetros de los modelos estadísticos con sus desviaciones estándar (error estándar). También acompaño la descripción con intervalos de compatibilidad al 89 % para tener una idea de la forma de la distribución.

7.1. Reflectancia y frecuencia de visitas

La reflectancia estandarizada de las escamas iridiscentes, es decir, datos con promedio 0 y desviación estándar 1, mostró una relación positiva con el número de las visitas por las hembras. El intercepto tuvo un valor medio de 2.25 con un error estándar de 0.12 y un IC 89 % de 2.07 a 2.45. Esto significa que un macho con una reflectancia promedio será visitado 2.25 veces. La pendiente tuvo un valor de 0.06 con un error estándar de 0.04 (IC 89 % : 0.02 – 0.12). Por lo tanto, un incremento de 1 desviación estándar en la reflectancia de un pez generará 0.06 visitas.

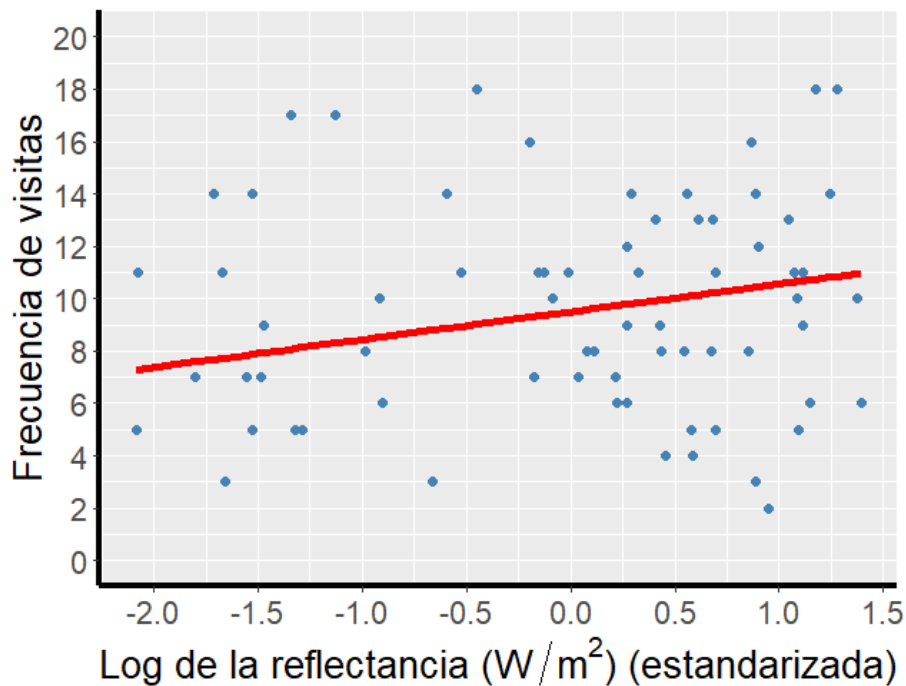


Figura 16. Gráfica que muestra la frecuencia de visitas en función de la estandarización del logaritmo de la reflectancia. La línea roja representa lo que el modelo estadístico predice para la relación. Los puntos azules representan a los datos de cada macho.

7.2. Densidad de escamas iridiscentes y frecuencia de visitas

La densidad, en valores estandarizados, de las escamas iridiscentes presentó una relación positiva con la frecuencia de las visitas. El valor de la pendiente fue de 0.5 con un error estándar de 0.04 ($IC_{89\%} : 0.01 - 0.12$), e indica que un cambio de una desviación estándar en la densidad de escamas iridiscentes hará que un macho generará 0.5 de visitas. El intercepto tuvo un valor medio de 2.25 con un error estándar de 0.12 y un $IC_{89\%}$ de 2.07 a 2.45, es decir, un macho con una densidad de escamas promedio será visitado 2.25 veces.

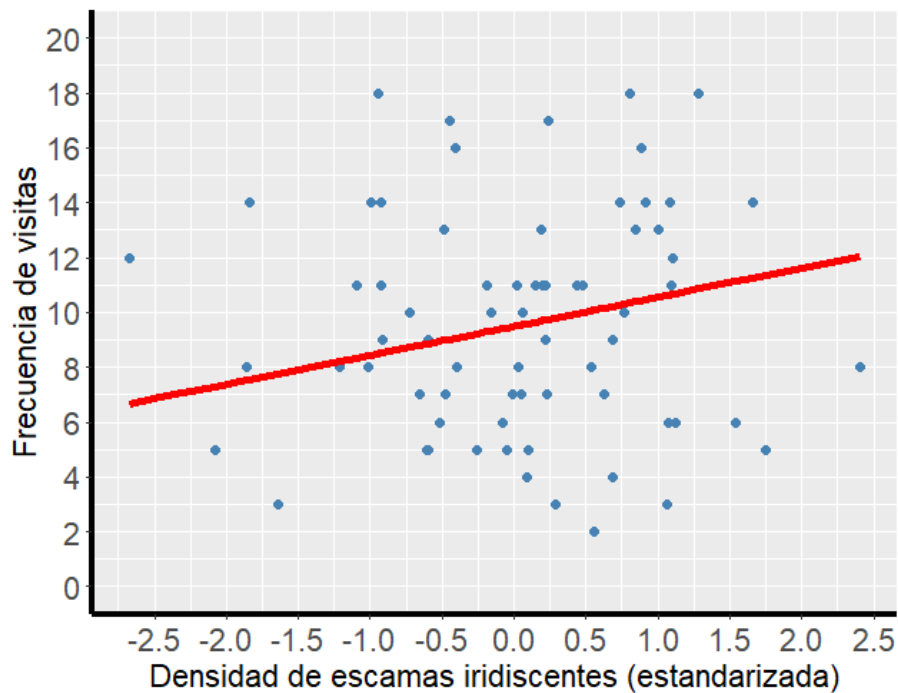


Figura 17. Gráfica que muestra la frecuencia de visitas en función de la densidad estandarizada de las escamas iridiscentes. La línea roja representa la predicción del modelo y puntos azules a los datos.

7.3. Diferencia de la pendiente de densidad de escamas e intensidad de reflectancia

La comparación entre las las pendientes de la relación entre la frecuencia de visitas y la densidad de escamas iridiscentes y la intensidad de la reflectancia de las mismas escamas iridiscentes indica que no hay diferencia entre ellas (Figura 18). Este resultado indica que la reflectancia medida con el fotodiodo es una medición consistente con lo previamente reportado.

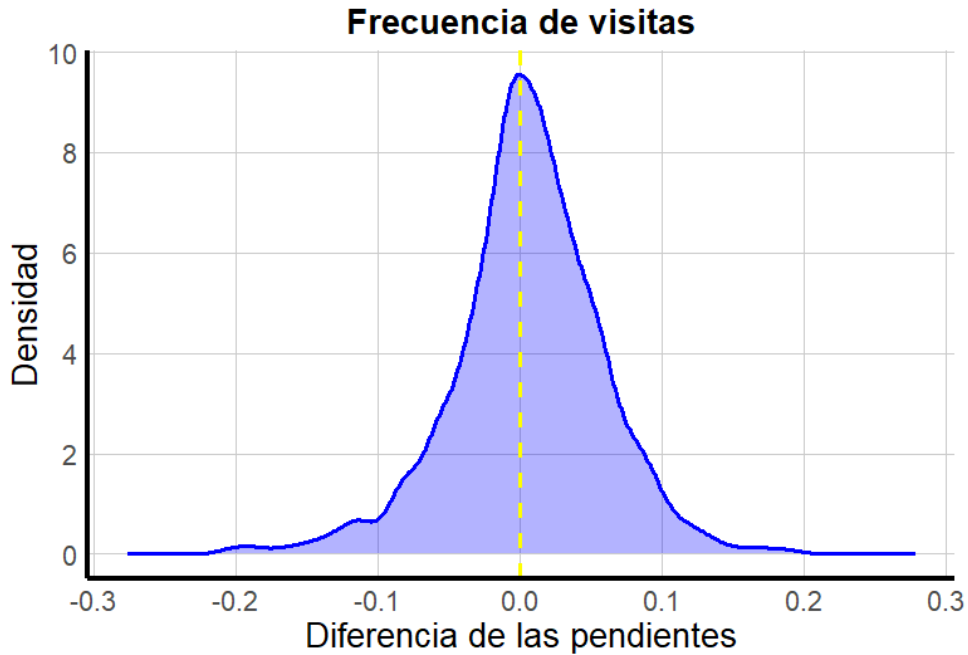


Figura 18. Gráfica que muestra la diferencia entre las distribuciones *a posteriori* de las pendientes de la frecuencia de visitas en función de la densidad de escamas iridiscentes, y la frecuencia de visitas en función del logaritmo estandarizado de la reflectancia. Como se muestra la diferencia es muy probablemente nula.

7.4. Reflectancia y duración de visitas

La reflectancia de las escamas iridiscentes mostró una asociación positiva con la duración de las visitas de las hembras. El intercepto estimado fue de 1.31 con un error estándar de 0.17 ($IC_{89\%} : 1.07 - 1.59$), sugiriendo que un pez con una reflectancia promedio recibió en promedio visitas que duraron 1.31 minutos. La pendiente correspondiente a dicha asociación tuvo un valor de 0.20 con un error estándar de 0.02 ($IC_{89\%} : 0.17 - 0.23$), lo cual indica que el incremento de una desviación estándar en la reflectancia incrementa 0.20 minutos la duración de las visitas.

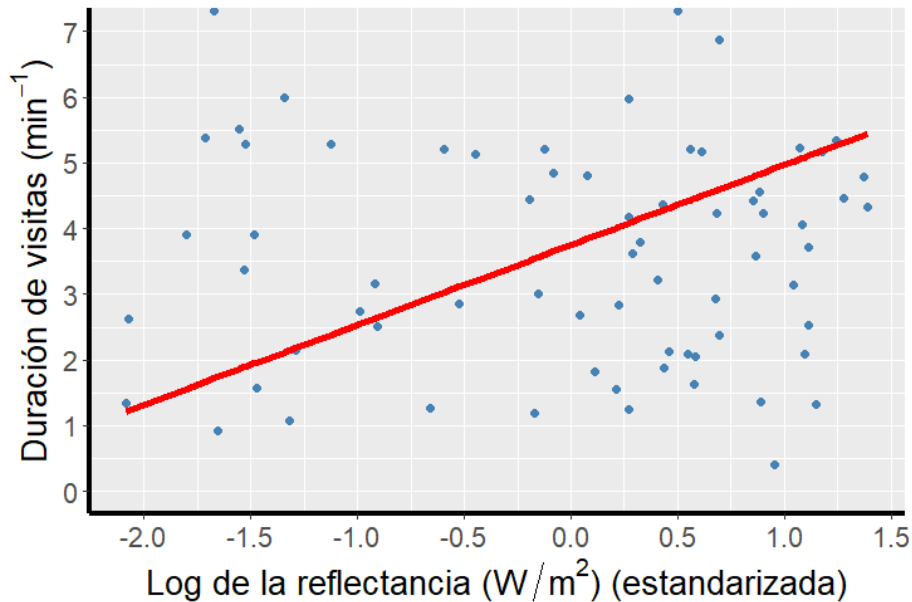


Figura 19. Gráfica que muestra la duración de las visitas (en minutos) en función del logaritmo (valores estandarizados) de la reflectancia. La línea roja representa lo que el modelo predice y debería ser la intensidad de la relación entre las dos variables. Los puntos azules corresponden a los datos.

7.5. Densidad de escamas iridiscentes y duración de visitas

La densidad de escamas iridiscentes mostró una relación positiva con la duración de las visitas. El intercepto estimado fue de 1.31 con un error estándar de 0.17

(*IC*89% : 1.07 – 1.59), sugiriendo que un pez con una densidad de escamas iridiscentes promedio recibió en promedio visitas que duraron 1.31 minutos. La pendiente

correspondiente a dicha asociación tuvo un valor de 0.20 con un error estándar de 0.02 (*IC*89% : 0.17 – 0.23), lo cual indica que el incremento de una desviación estándar en la densidad de escamas iridiscentes incrementa 0.20 minutos la duración de las visitas.

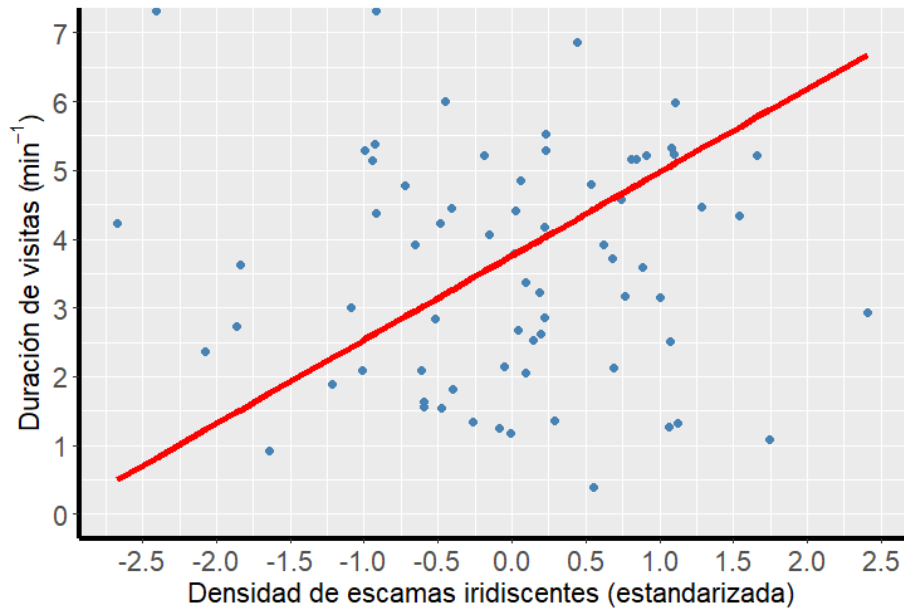


Figura 20. Gráfica que muestra la duración de las visitas (en minutos) en función de la densidad de escamas iridiscentes. La línea roja representa lo que el modelo predice para la relación entre las dos variables. Los puntos azules corresponden a los datos.

7.6. Diferencia de la pendiente de densidad de escamas e intensidad de reflectancia

Nuevamente, la diferencia entre las pendientes de la duración de las visitas y la densidad de escama iridiscentes y la reflectancia resultó nula (Figura 21). Es decir que la medición de la reflectancia es un indicador confiable de la densidad de escamas iridiscentes, y con ello, de su reflectancia.

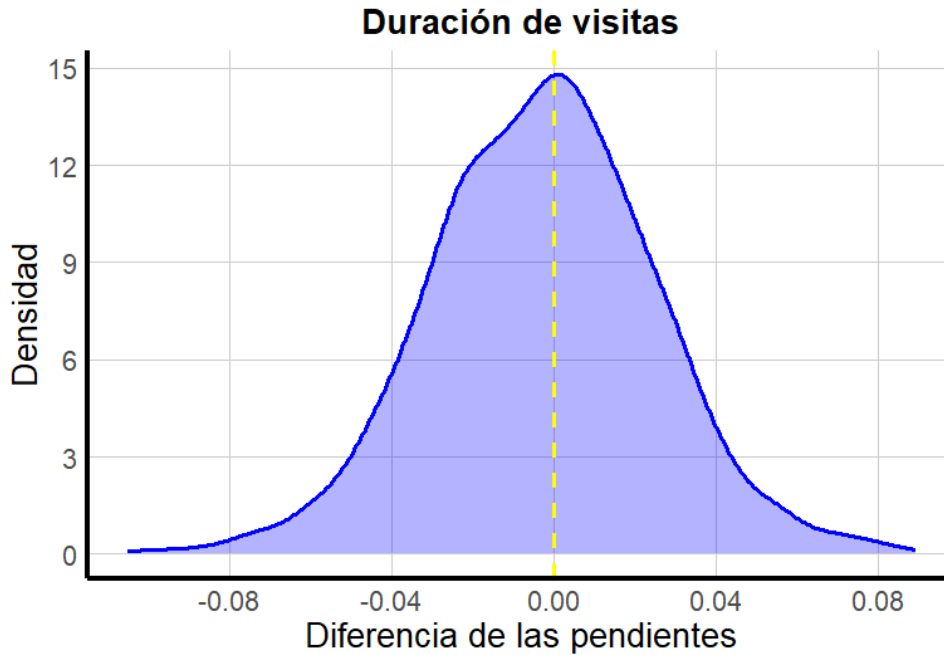


Figura 21. Gráfica que muestra la diferencia entre las distribuciones *a posteriori* de las pendientes de la duración de las visitas en función de la densidad de las escamas iridiscentes y en función del logaritmo de la reflectancia.

7.7. Diferencia de frecuencia de visitas y reflectancia

Los resultados de las diferencias de la frecuencia de visitas y de la reflectancia, entre los machos de cada tríada, indicaron la presencia de una relación negativa con una pendiente, en la escala logartimica, de - 0.40. La transformación a la escala original $\exp(-0.40) = 0.67$ resultó en un valor positivo. El valor del intercepto estimado fue de -1.28 con un error estándar de 0.31 (*IC*89% : -1.79 – -0.83). Ahora la pendiente en la gráfica (Figura 22) aparece positiva, lo que podría interpretarse como algo inconsistente. Sin embargo, la interpretación es que un cambio de una desviación estándar en la diferencia en la reflectancia de los machos de cada tríada se corresponde con una disminución del 33% (1-0.67) en la diferencia esperada en el número de visitas.

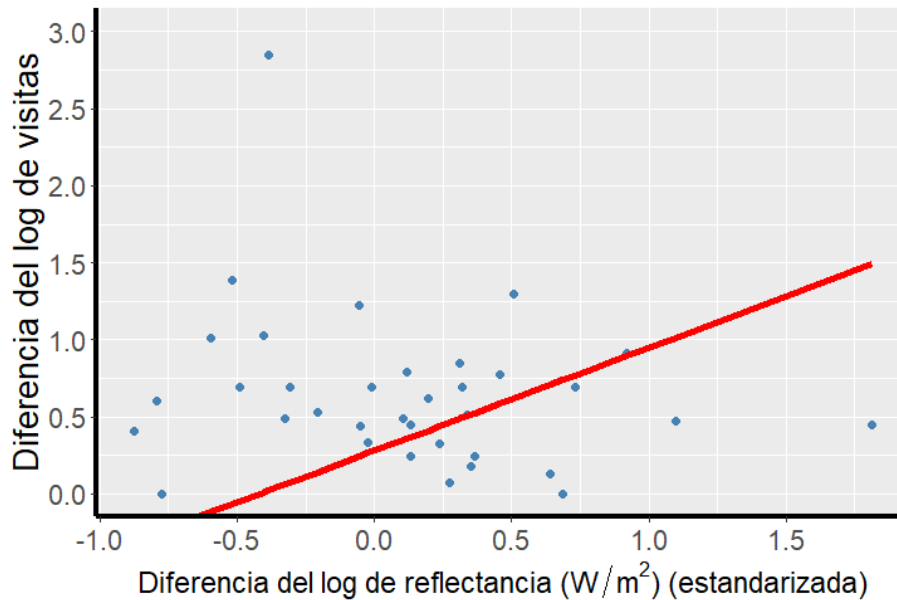


Figura 22. Gráfica que muestra la diferencia de la frecuencia de visitas, en logaritmo, en función de las diferencias del logaritmo (estandarizado) de las reflectancias. La línea roja representa la predicción. Los puntos azules representan los datos.

7.8. Diferencia de duración de visitas y reflectancia

La relación entre las diferencias en la duración de las visitas y las diferencias en la de reflectancia de las escamas iridiscentes resulto positiva cuyo valor de la pendiente fue de 0.08 con un error estándar de 0.07 ($IC_{89\%} : 0.01 - 0.21$)(Figura 23). Es decir, un cambio de una desviación estándar de diferencia en la reflectancia de las escamas iridiscentes de los pares de machos se corresponde con una diferencia esperada en la duración de las visitas de 0.08 minutos. El valor del intercepto estimado fue de 1.19 con un error estándar de 0.09 ($IC_{89\%} : 1.05 - 1.34$), en otras palabras, representa la diferencia esperada en la duración de las visitas cuando la diferencia estandarizada en reflectancia entre los dos machos es cero, es decir, cuando ambos machos presentan una reflectancia promedio.

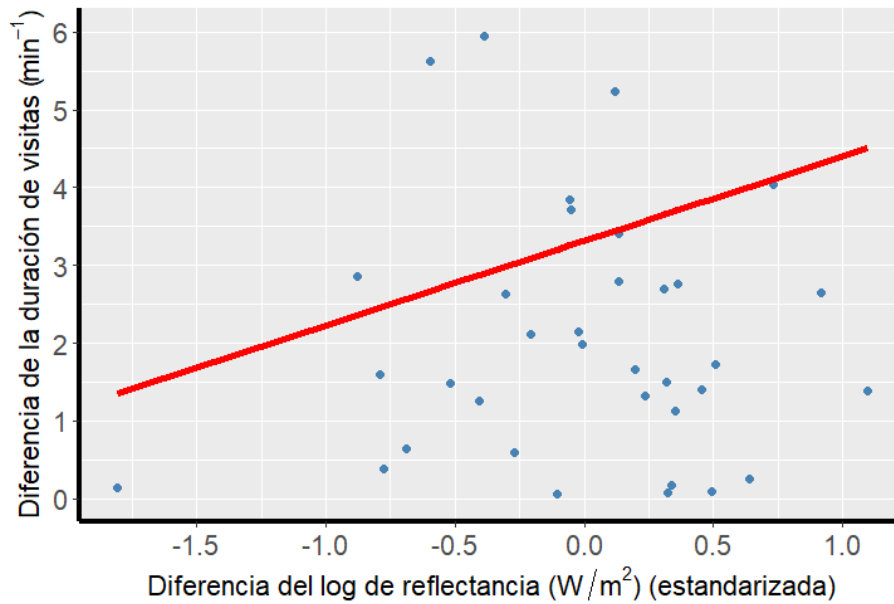


Figura 23. Gráfica que muestra las diferencias de la duración de las visitas, en logaritmo, en función de las diferencias del logaritmo (estandarizado) de las reflectancias. La línea roja es la relación que predice el modelo estadístico.

8. DISCUSIÓN

Poner a prueba un procedimiento efectivo para medir la reflectancia de las escamas iridiscentes de los machos de *Xenotoca variata* fue el objetivo principal de este estudio. Los resultados indican que en efecto, el uso de un aparato que tiene a un fotodiodo como pieza esencial es confiable para medir la reflectancia que emana de las escamas iridiscentes cuando se proyecta luz sobre ellas. El hecho de que la frecuencia y duración de las visitas hayan mostrado una asociación positiva tanto con la densidad de las escamas iridiscentes como con su reflectancia, sugiere que el uso de una fotocelda es confiable para medir reflectancia.

La preferencia que muestran las hembras de *Xenotoca variata* por las escamas iridiscentes de los machos puede explicarse con base en la teoría de la selección sexual, en particular la intersexual. La calidad masculina (fenotípica o fisiológica) es lo que las hembras podrían estar eligiendo de los machos que presentan ornamentos (Andersson, 1994; Zahavi y Zahavi, 1997). Algo similar podría estar pasando en *Xenotoca variata* y que, por ejemplo, la intensidad de la reflectancia de las escamas iridiscentes esté correlacionada con las características fisiológicas de las escamas iridiscentes, tales como su integridad o composición estructural a base de cristales de guanina. Se ha sugerido que la calidad estructural de las escamas iridiscentes depende del estado fisiológico general del individuo. Por lo tanto, los machos con mejor condición corporal—es decir, con mayores reservas energéticas y mejor estado nutricional—tienden a presentar escamas más ordenadas y reflectantes (Doucet y Meadows, 2009; Maia y cols., 2019). Quizá, entonces las hembras de *X. variata* estén utilizando la reflectancia de las escamas iridiscentes de los machos como una señal honesta de calidad. Esta relación parece ocurrir en los machos de los peces *Poecilia reticulata*, en los cuales la coloración reflectante e intensidad luminosa parecen estar correlacionadas con la condición fisiológica y el éxito reproductivo (Houde, 1997; Kodric-Brown y Nicoletto, 2001; Kodric-Brown y Johnson, 2002). Esto explicaría que los machos de *Poecilia reticulata* con mayor reflectancia son dominantes y preferidos; es decir, que la reflectancia podría actuar como una señal honesta de calidad individual (Endler, 1980; Grether y cols., 2001).

La respuesta de las hembras a las diferencias de reflectancia, que no a las de

color, entre los machos sugiere una función importante en el contexto de la selección sexual. Se sabe, de hecho, que los mecanismos de detección acromática tienen una participación relevante en la evaluación de señales sexuales (Ronald y cols., 2017). Por ejemplo, se ha observado que en peces como los *guppies* la reflectancia que muestran los machos actúa como una señal de calidad que influye en la preferencia femenina (Sakai, Kawamura y Kawata, 2018). También el brillo de las señales aposemáticas (un rasgo de advertencia contra depredación), de los machos de la rana venenosa *Dendrobates pumilio* no solo advierte a depredadores, sino que también es un rasgo sexualmente seleccionado: los machos más brillantes son preferidos por las hembras. Esta preferencia refleja un balance entre beneficios reproductivos y riesgo de depredación (Crothers y Cummings, 2013; Maan y Cummings, 2009; Santos y cols., 2014).

Por otra parte, las señales acromáticas como el brillo pueden ser más confiables que las cromáticas, ya que se distorsionan menos por condiciones como la turbidez o profundidad del agua (Endler, 1992; Cronin y cols., 2014). Por lo tanto, la reflectancia de las escamas iridiscentes podría ser una señal estable en condiciones ambientales desfavorables, lo que promovería su uso en la comunicación visual. Parece que esta condición favorable está mediada por conos de sensibilidad media; es decir, células que son sensibles a condiciones de luz relativamente brillante y por bastones, los cuales son importantes para la percepción de la reflectancia y contraste (Kelber y Osorio, 2010; Land y Nilson, 2012). Es posible que algo similar esté ocurriendo en los peces de *Xenotoca variata*, pues se sabe que las hembras podrían tener una preferencia por machos brillantes, dado que prefieren la brillantez de señuelos machos (Juárez, 2015).

La preferencia de las hembras *Xenotoca variata* por pasar más tiempo junto a los machos más brillantes, es algo que se había observado presentando señuelos con estructuras iridiscentes a las hembras (Juárez, 2015). El autor encontró que las hembras prolongaban sus visitas a los señuelos con mayor reflectancia y que les tomaba más tiempo responder a un estímulo distractor mientras permanecía junto a dichos señuelos (Juarez, 2015). Este segundo resultado podría reflejar la existencia de una estrategia de evaluación prolongada para observar a machos que emiten señales intensas (Jennions y Petrie, 1997). Esta tendencia (*sampling strategy*) ha sido interpretada como una discriminación ejercida por las hembras para elegir entre machos potencialmente

reproductivos (Janetos, 1980). El autor también menciona (1980) que las hembras buscan equilibrar los efectos de dos factores clave para conseguir éxito reproductivo: el primero está relacionado con la obtención de machos de calidad, y el segundo, con la minimización de los costos asociados con la búsqueda y evaluación de los machos, inversión que conlleva un riesgo de depreadación, gasto de energía, e incluso de un tiempo perdido. La evaluación femenina prolongada de un macho, con el costo que implica hacer un muestreo temporalmente mayor, es compensada por la posibilidad de acceso a individuos potencialmente de mejor calidad. La optimización así conseguida de obtener mayores beneficios genéticos y éxito reproductivo para la descendencia es algo que también podría ocurrir con las hembras de *Xenotoca variata*. Este comportamiento también podría reflejar un componente fisiológico asociado a la percepción visual, dado que señales más intensas pueden activar de manera más eficiente los sensores responsables de detectar contrastes de luminancia, facilitando así la discriminación del estímulo (Cummings, 2007; Fuller, 2012). En ambos casos, la correlación positiva entre la duración de la visita y la reflectancia de las escamas iridiscentes sugiere que el brillo cumple un papel dual: actúa como un estímulo visualmente sobresaliente y como una posible señal de calidad biológica.

La medición de voltaje mediante el fotodiodo es un indicador de la reflectancia de las escamas iridiscentes me permitió medir objetivamente la reflectancia de las escamas iridiscentes. Este procedimiento puede ser útil en estudios de las señales producidas por coloración estructural, porque la intensidad de la reflectancia no depende de una coloración pigmentaria, sino de nanoestructuras y el ángulo de observación (Shawkey y Hill; Prum, 2006). En la mayoría de los estudios sobre las características cromáticas y acromáticas que poseen los patrones de coloración se miden mediante espectrofotometría o por medio de imágenes multiespectrales calibradas (Endler, 1990; Stevens y cols., 2007; White y cols., 2015). Estos métodos ofrecen un registro espectral completo y permite modelar cómo los estímulos visuales podrían ser percibidos, condicionados a la sensibilidad espectral y el contexto de iluminancia ambiental (Vorobyev y Osorio, 1998; Endler y Mielke, 2005).

Sin embargo, la utilización de este tipo de análisis puede resultar impráctico en especies o contextos experimentales donde la morfología (Badiane y cols., 2017),

comportamiento o medio, dificulta la medición espectral (Shawkey y Hill, 2006; Meadows y cols., 2011). Las escamas iridiscentes de *Xenotoca variata* varían de tamaño y coloración aparente, lo que hace difícil hacer generalizaciones. Sin embargo no podría medirse la reflectancia de todas y cada una de ellas utilizando un espectoradiómetro porque una anestesia prolongada no es factible, y tampoco el uso de peces muertos, pues la morfología de las escamas cambia. Por suerte, la reflectancia de las escamas iridiscentes es difusa; es decir, la luz se dispersa en diferentes direcciones, lo que hizo utilizar un fotodiodo para hacer mediciones totales de la reflectancia que exhiben los peces. El uso de un fotodiodo es una alternativa práctica y efectiva para estimar la intensidad de la reflectancia de las escamas iridiscentes bajo condiciones experimentales reproducibles, capturando el componente difuso de la reflectancia que probablemente sea un aspecto relevante para la percepción que las hembras podrían tener de iridiscencia. (Johnsen, 2012; Franlin y Ospina-Rozo, 2024; Shawkey y cols., 2009).

Así mismo, la atenuación espectral y la dispersión de la luz en los ambientes acuáticos pueden reducir la utilidad de los métodos convencionales de la medición de características colorimétricas, en especial si se trata de evaluar señales acromáticas (Lythgoe, 1979; Marshall y cols., 2003). En dichas condiciones las mediciones de la intensidad luminosa pueden proporcionar mayor información para inferir la visibilidad de las señales acromáticas. De hecho, en estudios en peces poecílicos ha destacado la combinación de mediciones de reflectancia con modelos visuales específicos, en los cuales la reflectancia tiene una participación clave; lo que sugiere la importancia que se le ha atribuido en la comunicación en especies (Sakai y cols., 2018).

Los resultados obtenidos en este estudio nos ofrecen predicciones interesantes respecto a la acción de la selección sexual. Por ejemplo, se puede anticipar que la variación de la reflectancia de las escamas iridiscentes de los machos podría estar correlacionada con atributos fisiológicos, como la condición corporal o el éxito reproductivo. Es el caso en *Poecilia latipinna*, poecílico cuyas hembras muestran una preferencia por machos con estructuras que reflejan luz ultravioleta, sugiriendo que la reflectancia podría ser una señal de calidad masculina (Hankison y Palmer, 2016). En otras especies de poecílicos como *Poecilia reticulata*, las hembras también prefieren a machos con patrones de reflectancia ultravioleta, lo que ha sido interpretado como una

señal honesta de calidad (Kodric-Brown y Johnson, 2002; White y cols., 2003). Así mismo se podría anticipar que la frecuencia y duración de las visitas de las hembras podrían estar moduladas por aspectos ambientales, como la visibilidad de las señales en el ambiente acuático, el riesgo de depredación por exposición en interacciones sociales, o la densidad de machos sexualmente activos. En *Poecilia mexicana*, otro poecílido, se ha observado un cambio en la elección femenina por la presencia de depredadores, como consecuencia, una atenuación de su selectividad visual (Bierbach y cols., 2011). En un Poecílido más, *Poecilia reticulata* las hembras disminuyen la intensidad de su preferencia por machos vistosos cuando perciben un riesgo de ataque (Godin, 1996). Este patrón se ha observado en otras especies de peces en las cuales los riesgos de depredación cambian la relación entre la intensidad con la que se expresan rasgos sexuales y la elección femenina (Glavaschi y cols., 2022). Por lo tanto, los factores ambientales como la turbidez del agua (Engström-Öst y Candolin, 2007) pueden modular la frecuencia y duración de las visitas que hacen las hembras a los machos, manteniendo un equilibrio entre la inversión hecha para evaluar la calidad de un macho y la disminución del riesgo de ser depredado.

La reflectancia acromática en *Xenotoca variata* podría ser una señal honesta de la calidad de un macho, lo cual explicaría la preferencia femenina por las escamas iridiscentes. Sin embargo, el comportamiento femenino no se limitaría a una respuesta directa al brillo masculino, sino que reflejaría la búsqueda de un equilibrio dinámico entre la evaluación de la calidad del macho y la gestión del riesgo de depredación. El hecho de que las hembras parecen ajustar tanto la frecuencia como la duración de sus visitas a los machos, sugiere definitivamente la implementación de una estrategia de evaluación cuidadosa, que integra la información visual en condiciones ambientales especiales. La aplicación de métodos de medición precisos de la reflectancia acromática, como el propuesto en este estudio, permiten profundizar en la comprensión de las señales visuales que las hembras usan; en particular, su capacidad de discriminar diferencias mínimas en el brillo emanado de las escamas iridiscentes. En conjunto, estos resultados pueden ampliar el conocimiento sobre la selección sexual basada en señales no cromáticas destacando la importancia de integrar el contexto ecológico y los mecanismos perceptuales para comprender el comportamiento reproductivo de los animales. En

investigaciones futuras podría hacerse un esfuerzo por integrar los resultados de las mediciones directas de luminancia y espectrales para entender mejor cómo las hembras de *Xenotoca variata* logran percibir las diferencias de brillo entre los machos. Esta integración de los aspectos perceptuales (sensibilidad espectral de los fotorreceptores), y de los parámetros ópticos del medio acuático parece ser lo más apropiado para profundizar en el conocimiento de la comunicación en los animales (Endler, 1993; Dalton y cols., 2010).

9. CONCLUSIÓN

El diseño y uso del equipo para medir la reflectancia de las escamas iridiscentes de los peces *Xenotoca variata* resultaron ser efectivos, pues los resultados de las pruebas de comportamiento confirmaron que la intensidad de brillo se correlaciona con la intensidad de la preferencia por machos escamosos.

10. REFERENCIAS

1. Andersson, M. (1994). *Sexual Selection*. Princeton University Press.
2. Andersson, M., & Simmons, L. W. (2006). Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(6), 296-302. doi: 10.1016/j.tree.2006.03.015.
3. Amber M. Makowicz, Mitchel J. Daniel, Blake C. Jones, Pearl R. Rivers, Mysia Dye, Meredith R. Kuzel, Alexa G. Guerrero, Sarah Kettelkamp, Courtney Whitcher, Emily H. DuVal, *Foundations and Frontiers in Mate Choice* Review of: Rosenthal, G. 2017. *Mate Choice: The Evolution of Sexual Decision Making from Microbes to Humans*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ, 648 pp. ISBN: 978-0-691-15067-3; \$US55.00 HB, *Evolution*, Volume 74, Issue 7, 1 July 2020, Pages 1575–1583, <https://doi.org/10.1111/evo.14018>
4. Baden T, Osorio D. The Retinal Basis of Vertebrate Color Vision. *Annu Rev Vis Sci*. 2019 Sep 15;5:177-200. doi: 10.1146/annurev-vision-091718-014926. Epub 2019 Jun 21. PMID: 31226010.
5. Beauchamp, R.D. (1978). "Color vision in gold fish: a comparison of psychophysical and neurophysiological findings, "in *Visual Psycho physics and Physiology*, eds J.C. Armington and J. Krauskopf(New York, NY: Academic Press),63–71.
6. Bear, M. F., Connors, B. W., & Paradiso, M. A. (2016). *Neurociencia: La exploración del cerebro* (4th ed.). Barcelona: Wolters Kluwer.
7. Berson, D. M. (2007). Phototransduction in ganglion-cell photoreceptors. *Pflügers Archiv - European Journal of Physiology*, 454(5), 849–855. doi:10.1007/s00424-007-0242-2
8. Berne, R. M., & Levy, M. N. (2018). *Physiology* (7th ed.). Philadelphia, PA: Elsevier.
9. Bierbach, D., Schulte, M., Herrmann, N., Tobler, M., Stadler, S., Jung, C. T., Kunkel, B., Riesch, R., Arias-Rodriguez, L., Streit, B., & Plath, M. (2011).

- Predator-induced changes of female mating preferences: innate and experiential effects. *BMC Evolutionary Biology*, 11(190).
10. Bradbury, J. W., & Vehrencamp, S. L. (2011). *Principles of animal communication* (2nd ed.). Sinauer Associates.
 11. Brooks, R. C., & Griffith, S. C. (2013). Mate choice. En D. F. Westneat & C. W. Fox (Eds.), *Evolutionary behavioral ecology* (pp. 416-433). Oxford University Press.
 12. Brooks, R.C., & Griffith, S.C. (2010). *Evolutionary Behavioral Ecology*. Cambridge University Press.
 13. Corona-Santiago DK, Galván-Tirado C, García-De León FJ, Doadrio I, Domínguez-Domínguez O. The complete mitogenome of the live-bearing fish *Xenotoca variata* (Bean, 1887) (Actinopterygii: Goodeidae). *Mitochondrial DNA B Resour.* 2017 Feb 23;2(1):119-121. doi: 10.1080/23802359.2017.1289350. PMID: 33473737; PMCID: PMC7799597.
 14. Cheney KL, Newport C, McClure EC, Marshall NJ. Colour vision and response bias in a coral reef fish. *J Exp Biol.* 2013 Aug 1;216(Pt 15):2967-73. doi: 10.1242/jeb.087932. Epub 2013 Apr 11. PMID: 23580729.
 15. Clutton-Brock, T. (2009). Sexual selection in females. *Animal Behaviour*, 77(1), 3–11. doi:10.1016/j.anbehav.2008.08.026 10.1016/j.anbehav.2008.08.026
 16. Cronin, T. W., Johnsen, S., Marshall, N. J., & Warrant, E. J. (2014). *Visual Ecology*. Princeton University Press.
 17. Crothers, L. R., & Cummings, M. E. (2013). Warning signal brightness variation: Sexual selection may work under the radar of natural selection in populations of a polytypic poison frog. *The American Naturalist*, 181(5), E116–E124.
 18. Cummings, M. E. (2007). Sensory trade-offs predict signal divergence in surfperch. *Evolution*, 61(3), 530–545.
 19. Darwin, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. Murray.

20. Dalton, B. E., Loew, E. R., Cronin, T. W., & Carleton, K. L. (2010). Spectral tuning by opsin coexpression in retinal regions that view different parts of the visual field. *Proceedings of the Royal Society B*, 277(1684), 1685–1692.
21. Detwiler PB. Phototransduction in Retinal Ganglion Cells. *Yale J Biol Med*. 2018 Mar 28;91(1):49-52. PMID: 29599657; PMCID: PMC5872641.
22. Doucet SM, Meadows MG. Iridescence: a functional perspective. *J R Soc Interface*. 2009 Apr 6;6 Suppl 2(Suppl 2): S115-32. doi: 10.1098/rsif.2008.0395.focus. PMID: 19336344; PMCID: PMC2706478.
23. Domínguez-Domínguez O. 2008. Filogeografía de *Zoogoneticus quitzeoensis*, *Xenotoca variata* y *Alloophorus robustus*(Cyprinodontiformes: Goodeidae) en el centro de México: Implicaciones taxonómicas y de conservación [Dissertation]. Mexico: Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México.
24. Dreher CE, Rodríguez A, Cummings ME, Pröhl H. Mating status correlates with dorsal brightness in some but not all poison frog populations. *Ecol Evol*. 2017; 7: 10503–10512. <https://doi.org/10.1002/ece3.3531>
25. Eberhard, W. , Rodriguez, R. L. , Huber, B. A. , & Speck, B. (2018). Sexual selection and static allometry: The importance of function. *The Quarterly Review of Biology*, 93, 207–250. 10.1086/699410
26. Enquist, M., Hurd, P. L., & Ghirlanda, S. (2010). Signaling. En D. F. Westneat y C. W. Fox (Eds.), *“Evolutionary Behavioral Ecology”* (pp. 359-375). Oxford University Press.
27. Endler, J. A. (1990). On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society*, 41(4), 315–352.
28. Endler, J. A. (1992). Signals, Signal Conditions, and the Direction of Evolution. *The American Naturalist*, 139, S125–S153. doi:10.1086/285308.
29. Endler, J. A. (1980). Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution*, 34(1), 76–91.

30. Endler, J. A., & Mielke, P. W. (2005). Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(4), 405–431.
31. Engström-Öst, J., & Candolin, U. (2007). Human-induced water turbidity alters selection on sexual displays in sticklebacks. *Behavioral Ecology*, 18(2), 393–398.
32. Eric Kandel, John D. Koester, Sarah H. Mack, Steven Siegelbaum. (2021). *Principles of Neural Science*. McGraw Hill / Medical.
33. Escobar-Camacho, D., Marshall, J., & Carleton, K. L. (2017). Behavioral color vision in a cichlid fish: *Metriacroma benetos*. *The Journal of Experimental Biology*, 220(16), 2887–2899. doi:10.1242/jeb.160473.
34. Franklin, A. M., & Ospina-Rozo, L. (2024). Diffuse versus specular reflectance in biological surfaces: understanding signal visibility in natural contexts. *Biological Journal of the Linnean Society*, 137(3), 534–550.
35. FRINGS, H. (1962). ANIMAL COMMUNICATION. *American Journal of Psychiatry*, 118(10), 872–880. doi:10.1176/ajp.118.10.872.
36. Fuller, R. C. (2012). Patterns in male breeding coloration predict female mate choice in the rainbow darter. *Evolution*, 66(2), 373–384.
37. Glavaschi, A., Bierbach, D., Riesch, R., & Plath, M. (2022). Predation risk affects female mate choice and sexual selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 76, 123.
38. Gierszewski S, Bleckmann H, Schluessel V. Cognitive abilities in Malawi cichlids (*Pseudotropheus* sp.): matching-to-sample and image/mirror-image discriminations. *PLoS One*. 2013;8(2):e57363. doi: 10.1371/journal.pone.0057363. Epub 2013 Feb 20. PMID: 23437376; PMCID: PMC3577734.
39. Godin, J. G. J. (1996). Predation risk and alternative mating tactics in male guppies (*Poecilia reticulata*). *Oecologia*, 108(2), 240–246.
40. Grossniklaus HE, Geisert EE, Nickerson JM. Introduction to the Retina. *Prog Mol Biol Transl Sci*. 2015;134:383-96. doi: 10.1016/bs.pmbts.2015.06.001. Epub 2015 Jul 17. PMID: 26310166.

41. Grether, G. F., Hudon, J., & Endler, J. A. (2001). Carotenoid scarcity, synthetic pteridine pigments and the evolution of sexual coloration in guppies (*Poecilia reticulata*). *Proceedings of the Royal Society B*, 268(1463), 1245–1253
42. Hankison, S. J., & Palmer, M. S. (2016). Female mate preferences for ultraviolet ornamentation in the sailfin molly (*Poecilia latipinna*). *Behavioral Ecology*, 27(5), 1500–1508.
43. Heermann S. Neuroanatomie der Sehbahn [Neuroanatomy of the Visual Pathway]. *Klin Monbl Augenheilkd.* 2017 Nov;234(11):1327-1333. German. doi: 10.1055/s-0043-118101. Epub 2017 Nov 7. PMID: 29155433.
44. Houde, A. E. (1997). *Sex, Color, and Mate Choice in Guppies*. Princeton University Press.
45. Janetos, A. C. (1980). Strategies of female mate choice: a theoretical analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7, 107–112.
46. Jadzinsky, P. D., & Baccus, S. A. (2013). Transformation of Visual Signals by Inhibitory Interneurons in Retinal Circuits. *Annual Review of Neuroscience*, 36(1), 403–428. doi:10.1146/annurev-neuro-062012-170315
47. Jennions, M. D., & Kokko, H. (2014). Sexual selection. In D. F. Westneat & C. W. Fox (Eds.), *Evolutionary Behavioral Ecology* (pp. 151-173). Oxford University Press.
48. Jennions MD & Petrie M (1997) Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. *Biol Rev* 72: 283–327.
49. John Hunt, & D. H. (2010). What Is Fitness, and How Do We Measure It? En C. W. F. David F. Westneat (Ed.), *EVOLUTIONARY BEHAVIORAL ECOLOGY* (pp. 46–70). Oxford University Press, Inc.
50. Johnsen, S. (2012). *The Optics of Life: A Biologist's Guide to Light in Nature*. Princeton University Press.
51. Juárez, O. 2015. Efecto de la variación de color de las escamas iridiscentes de los machos de *Xenotoca variata* en la elección de pareja de apareamiento. Tesis de

- Maestría, Instituto de Fisiología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México.
52. Kaufman, P.L., y A. Alm. Adler Fisiología Del Ojo: Aplicación Clínica. Elsevier - Health Sciences Division, 2003.
 53. Kelber, A., & Osorio, D. (2010). From spectral information to animal colour vision: experiments and concepts. *Proceedings of the Royal Society B*, 277(1688), 1617–1625.
 54. Kodric-Brown, A., & Johnson, S. C. (2002). Ultraviolet reflectance patterns of male guppies enhance their attractiveness to females. *Animal Behaviour*, 63, 391–396.
 55. Kodric-Brown, A., & Johnson, S. C. (2002). Ultraviolet reflectance patterns of male guppies enhance their attractiveness to females. *Animal Behaviour*, 63(3), 391–396.
 56. Kodric-Brown, A., & Nicoletto, P. F. (2001). Female choice in the guppy (*Poecilia reticulata*): The interaction between male color and display. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(5), 346–351.
 57. Kokko, H., Jennions, M. D., & Brooks, R. (2006). Unifying and testing models of sexual selection. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 43–66. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110259.
 58. Kirkpatrick, M. (1982). SEXUAL SELECTION AND THE EVOLUTION OF FEMALE CHOICE. *Evolution*, 36(1), 1–12. doi:10.1111/j.1558-5646.1982.tb05003.x.
 59. Krebs, J.R., & Davies, N.B. (1993). *An Introduction to Behavioral Ecology* (3rd edition). Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications.
 60. Krishnan A, Singh A, Tamma K. Visual signal evolution along complementary color axes in four bird lineages. *Biol Open*. 2020 Sep 18;9(9):bio052316. doi: 10.1242/bio.052316. PMID: 32878876; PMCID: PMC7520455.

61. Majerus, M. E. N. (1986). The genetics and evolution of female choice. *Trends in Ecology & Evolution*, 1(1), 1–7. doi:10.1016/0169-5347(86)90056-x
62. Kemp DJ. Female butterflies prefer males bearing bright iridescent ornamentation. *Proc Biol Sci*. 2007 Apr 22;274(1613):1043-7. doi: 10.1098/rspb.2006.0043. PMID: 17284412; PMCID: PMC2124467.
63. Kemp, D. J. 2008 Female mating biases for bright ultraviolet iridescence in the butterfly *Eurema hecabe* (Pieridae). *Behav. Ecol.* 19, 1–8. (doi:10.1093/beheco/arm094).
64. Lande R. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 1981 Jun;78(6):3721-5. doi: 10.1073/pnas.78.6.3721. PMID: 16593036; PMCID: PMC319643.
65. Land, M. F., & Nilsson, D.-E. (2012). *Animal Eyes* (2nd ed.). Oxford University Press.
66. Lythgoe, J. N. (1979). *The Ecology of Vision*. Clarendon Press.
67. Masland, R. (2001). Neuronal diversity in the retina. *Current Opinion in Neurobiology*, 11(4), 431–436. doi:10.1016/s0959-4388(00)00230-0
68. Marion Hall, Tim Halliday, Heather McLannahan, Frederick Toates, Terry Whatson. (1998). Actions and reactions. En T. H. Marion Hall (Ed.), *Behaviour and Evolution* (pp. 41–42). Springer.
69. Marshall, N. J., Jennings, K., McFarland, W. N., Loew, E. R., & Losey, G. S. (2003). Visual biology of Hawaiian coral reef fishes. *Journal of Fish Biology*, 63(6), 1415–1434.
70. Maia, R., Rubenstein, D. R., & Shawkey, M. D. (2019). Key ornamental innovations facilitate diversification in an avian radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(21), 10507–10512.
71. Maan, M. E., & Cummings, M. E. (2009). Sexual dimorphism and directional sexual selection on aposematic signals in a poison frog. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(45), 19072–19077.

72. Moyaho, A., & Beristain-Castillo, E. (2018). Experimental Design: Basic Concepts. Reference Module in Life Sciences. doi:10.1016/b978-0-12-809633-8.90088-8
73. Moyaho, A., Macías García, C., & Manjarrez, J. (2004). Predation risk is associated with the geographic variation of a sexually selected trait in a viviparous fish (*Xenotoca variata*). *Journal of Zoology*, 262(3), 265-270. doi:10.1017/S095283690300459X.
74. Moyaho, A., Garcia, C. M., & Ávila-Luna, E. (2004). Mate choice and visibility in the expression of a sexually dimorphic trait in a goodeid fish (*Xenotoca variatus*). *Canadian Journal of Zoology*, 82(12), 1917–1922. doi:10.1139/z05-004.
75. Moyaho A, Salazar-Bautista JL, Beristain-Castillo E, Amira FU. Iridescent scales signal male fighting ability to access females in the jewelled splitfin *Xenotoca variata*. *J Fish Biol.* 2023 Apr;102(4):794-802. doi: 10.1111/jfb.15316. Epub 2023 Feb 1. PMID: 36648014.
76. Osorio, D., & Vorobyev, M. (2008). A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. *Vision Research*, 48(20), 2042–2051. doi: 10.1016/j.visres.2008.06.018.
77. Parker, G. A. (2013). Chapter 8. Sexual conflict and sexual selection. In J. R. Krebs & N. B. Davies (Eds.), *An Introduction to Behavioral Ecology* (4th ed., pp. 187-216). Wiley-Blackwell.
78. Peretti, A.V., Aisenberg, A. Comunicación bajo hipótesis de selección sexual: perspectivas desafiantes para futuros estudios bajo conflicto sexual extremo. *Acta Ethol* 14, 109–116 (2011). <https://doi.org/10.1007/s10211-011-0099-4>
79. Pirih P, Wilts BD, Stavenga DG. Spatial reflection patterns of iridescent wings of male pierid butterflies: curved scales reflect at a wider angle than flat scales. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol.* 2011 Oct;197(10):987-97. doi: 10.1007/s00359-011-0661-6. Epub 2011 Jul 9. PMID: 21744009; PMCID: PMC3176396.
80. Price TD, Khan R. Evolution of Visual Processing in the Human Retina. *Trends Ecol Evol.* 2017 Nov;32(11):810-813. doi: 10.1016/j.tree.2017.09.001. Epub 2017

Sep 19. PMID: 28939256.

81. Prum, R. O. (2006). Anatomy, physics, and evolution of structural colors. In *Bird Coloration* (Vol. 1). Harvard University Press.
82. RUSHTON, W., CAMPBELL, F. Measurement of Rhodopsin in the Living Human Eye. *Nature* 174, 1096–1097 (1954). <https://doi.org/10.1038/1741096a0>.
83. Ruxton, G. D., & Colegrave, N. (2006). *Experimental Design for the Life Sciences*. Oxford University Press, USA.
84. Rosa Salva, O., Sovrano, V. A., & Vallortigara, G. (2014). What can fish brains tell us about visual perception? *Frontiers in Neural Circuits*, 8. doi:10.3389/fncir.2014.00119.
85. Sandkam BA, Joy JB, Watson CT, Breden F. Genomic Environment Impacts Color Vision Evolution in a Family with Visually Based Sexual Selection. *Genome Biol Evol.* 2017 Nov 1;9(11):3100-3107. doi: 10.1093/gbe/evx228. PMID: 29121209; PMCID: PMC5714168.
86. Santiago, N. S. O. (2018). Descripción morfológica y funcional de las estructuras que producen color iridiscente en los peces *Xenotoca variata*. BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA
87. Santos, J. C., Baquero, M., Barrio-Amorós, C. L., Coloma, L. A., Erdtmann, L. K., Lima, A. P., ... Cannatella, D. C. (2014). Aposematism increases acoustic diversification and speciation in poison frogs. *Proceedings of the Royal Society B*, 281(1792), 20141761.
88. Salesse C. Physiologie du signal visuel rétinien : de la phototransduction jusqu'au cycle visuel [Physiology of the visual retinal signal: From phototransduction to the visual cycle]. *J Fr Ophtalmol.* 2017 Mar;40(3):239-250. French. doi: 10.1016/j.jfo.2016.12.006. Epub 2017 Mar 17. PMID: 28318721.
89. Shawkey, M. D., & Hill, G. E. (2006). Significance of a nanostructural component to iridescent coloration in male eastern bluebirds. *Journal of Experimental Biology*, 209(7), 1245–1250.

90. Shawkey, M. D., Morehouse, N. I., & Vukusic, P. (2009). A protean palette: colour materials and mixing in birds and butterflies. *Journal of the Royal Society Interface*, 6(Suppl 2), S221–S231.
91. Schaller, A. Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchungen an Wasserkäfern und Fischen. *Z. f. vergl. Physiologie* 4, 370–464 (1926).
<https://doi.org/10.1007/BF00340839>.
92. Schlupp, Ingo, Male Choice, Female Competition, and Female Ornaments in Sexual Selection (Oxford, 2021; online edn, Oxford Academic, 22 July 2021),
<https://doi.org/10.1093/oso/9780198818946.001.0001>, accessed 20 Nov. 2023.
93. Schluessel, V., Fricke, G. & Bleckmann, H. Visual discrimination and object categorization in the cichlid *Pseudotropheus* sp.. *Anim Cogn* 15, 525–537 (2012).
<https://doi.org/10.1007/s10071-012-0480-3>
94. Shuster, S. M., & Wade, M. J. (2003). *Mating Systems and Strategies*. Princeton University Press.
95. Stevens, M., Parraga, C. A., Cuthill, I. C., Partridge, J. C., & Troscianko, T. S. (2007). Using digital photography to study animal coloration. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90(2), 211–237.
96. Marc Théry, Sandra L. Vehrencamp, Light Patterns as Cues for Mate Choice in the Lekking White-Throated Manakin (*Corapipo gutturalis*), *The Auk*, Volume 112, Issue 1, 1 January 1995, Pages 133–145, <https://doi.org/10.2307/4088773>
97. Tokarz, R. R. (1995). Mate Choice in Lizards: A Review. *Herpetological Monographs*, 9, 17–40. <https://doi.org/10.2307/1466994>
98. Vorobyev, M., & Osorio, D. (1998). Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proceedings of the Royal Society B*, 265(1394), 351–358.
99. Urtubia, C. (1999). *Neurobiología de la visión*. Madrid: Editorial Síntesis.
100. Wallace, A. R. (1868). A Theory of Birds' Nests: Showing the Relation of Certain Sexual Differences of Color in Birds to Their Mode of Nidification. *The Journal of Travel and Natural History*, 1(2), 73–77.

101. White, T. E., Dalrymple, R. L., Noble, D. W. A., O'Hanlon, J. C., Zurek, D. B., & Umbers, K. D. L. (2015). Reproducible research in the study of biological coloration. *Animal Behaviour*, 106, 51–57.
102. Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
103. Young, C. (2019). Agonistic Behavior. In: Vonk, J., Shackelford, T. (eds) *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. Springer, Cham.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6320-1>.
104. Zahavi, A., & Zahavi, A. (1997). *The Handicap Principle: A Missing Piece of Darwin's Puzzle*. Oxford University Press.
105. Zuk, M. (1991). Sexual ornaments as animal signals. *Trends in Ecology & Evolution*, 6(7), 228–231. doi:10.1016/0169-5347(91)90028-v

11. APENDICE A

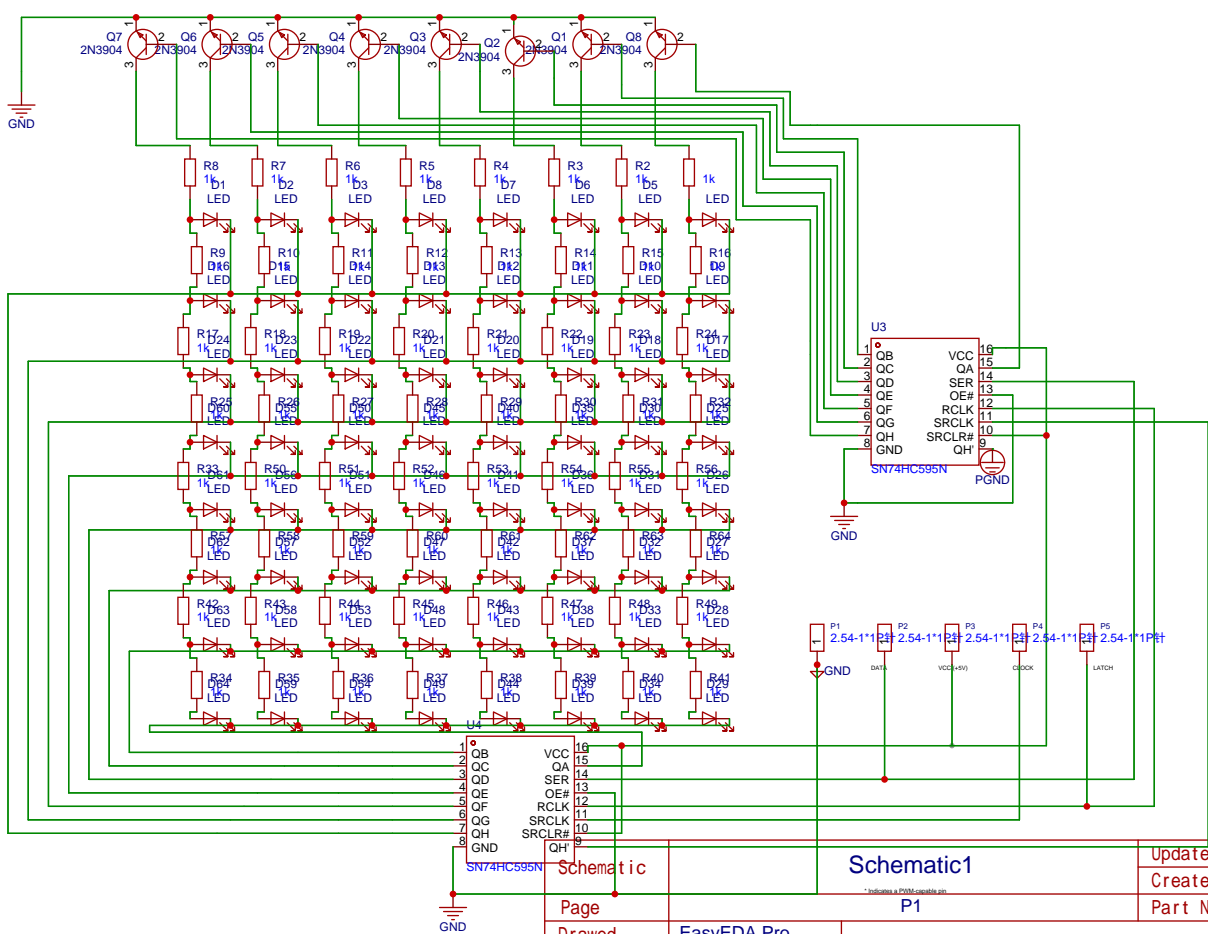
Diseño y programación de la matriz de LEDs

La fabricación de la matriz de LEDs se realizó en el Laboratorio de Ecología de la Conducta, con apoyo de manuales técnicos y el asesoramiento del Ing. Manuel Eduardo Martínez Melchor. Su elaboración constó de cuatro fases, las cuales se describen a continuación por separado.

11.1. Diagrama de la matriz

Se utilizaron 64 LEDs TH de 5 mm, 16 resistencias de $1\text{ k}\Omega$, 8 transistores 2N3904 y 2 registros de desplazamiento (*shift registers*) 74HC595. En primera instancia se emplearon LEDs difusos como prueba; más adelante se describe el tipo de LED utilizado en la matriz final destinada a los experimentos.

Las resistencias se emplean para limitar la corriente ante posibles variaciones y proteger el circuito; los transistores funcionan como amplificadores de señales eléctricas y también como interruptores; y los registros de desplazamiento son circuitos integrados que permiten almacenar y transferir datos en serie, dispuestos en pines (cinco pines macho) para su conexión con el Arduino UNO mediante su programación. En el siguiente diagrama se muestran las conexiones del circuito.



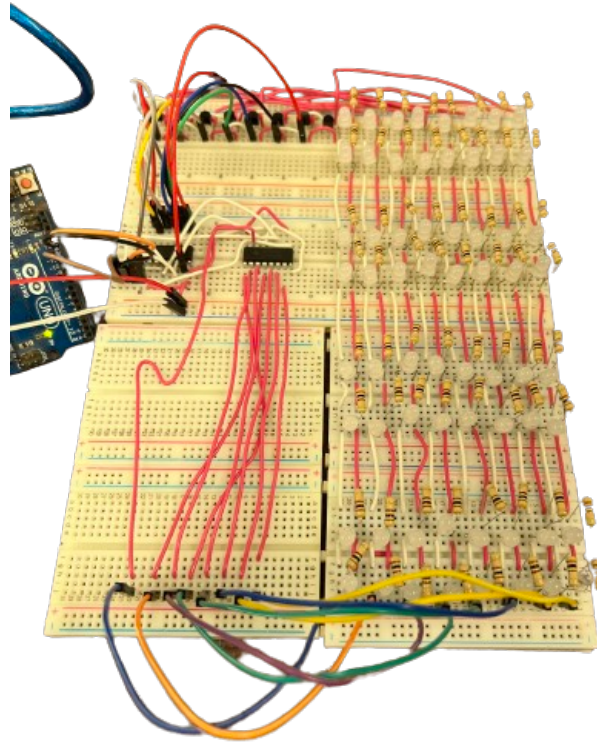
Schematic		Schematic1		Update Date	2024-03-05
Page		P1		Create Date	2024-01-02
Drawn		EasyEDA Pro		Part Number	JLCPCB-002
Reviewed		EasyEDA Pro		matrizleds1	
		VER	SIZE	PAGE	1 OF 1
EasyEDA		V0.1	A4	EasyEDA.com	

11.2. Conexión en *proto*board

Una vez realizado el diseño del diagrama en el programa EasyEDA, se efectuaron las primeras pruebas en un *proto*board utilizando conexiones en serie y en paralelo para verificar el encendido de todos los LEDs. Como se mencionó anteriormente, se emplearon LEDs blanco-difusos como prueba, así como resistencias TH de 1 , $k\Omega$, transistores y registros de desplazamiento (*shift registers*). Además, se utilizaron cables telefónicos para facilitar el manejo del flujo de corriente y jumpers macho-macho para el paso de corriente entre LEDs en zonas de mayor separación. Las resistencias se conectaron a los cátodos de los LEDs y también a una de las salidas del transistor (pin 2). Los transistores, tal como se muestra en el diagrama previo, presentan un flujo de corriente en la dirección indicada por la flecha: la corriente ingresa por el pin 3, fluye hacia el pin 2 y finalmente se dirige al pin 1, el cual se conecta a la tierra común.

Cada salida de las resistencias se conectó a las entradas de los shift registers, enumeradas de la siguiente manera: 15, 1, 2, 3, 4, 5, 6 y 7. Los pines restantes se conectaron entre ambos registros de desplazamiento (14-14, 16-10, 13-8, 12-12 y 11-9). Únicamente el pin 9 de uno de los shift registers se dejó sin conectar.

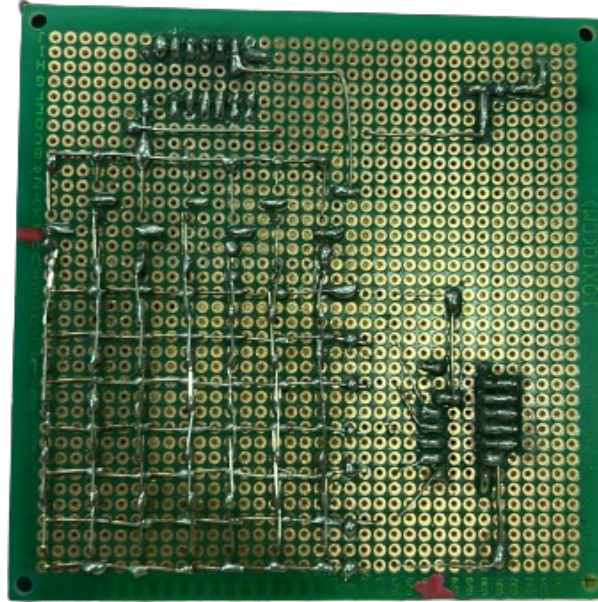
El resultado de estas conexiones genera cinco salidas principales (GND, VCC, DATA, CLOCK y LATCH), las cuales se conectaron al microcontrolador Arduino UNO para su programación.



11.3. Procesamiento de soldar los circuitos

Una vez confirmado el funcionamiento del circuito mediante las conexiones al microcontrolador y verificando que cumplía con el propósito establecido, se procedió a la fabricación del circuito final utilizando una placa PCB (*Printed Circuit Board*). El uso de una PCB permite reducir significativamente el tamaño del montaje y, además, minimizar variaciones o falsos contactos que pudieran interferir con la medición de la reflectancia de las escamas iridiscentes.

Para el proceso de ensamblaje se soldó manualmente cada uno de los componentes, siguiendo el diseño previamente generado. La soldadura en PCB requiere el uso de *flux* (pasta para soldar), soldadura compuesta de aleación plomo-estaño y un cautín tipo lápiz que permita aplicar calor de manera precisa sobre las pistas y terminales. A continuación, se muestran las placas resultantes después del proceso de soldadura.



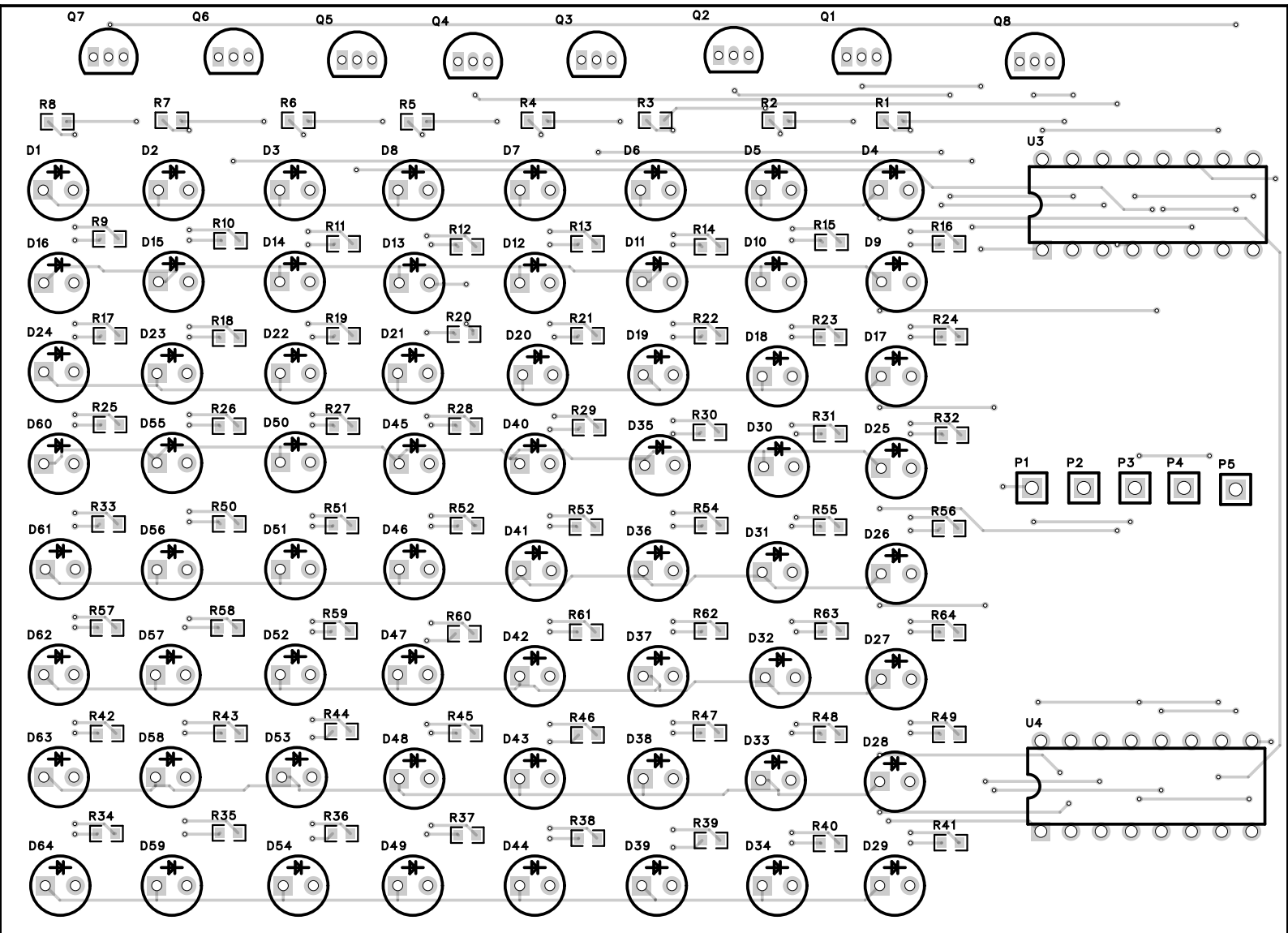
11.4. Impresión del circuito

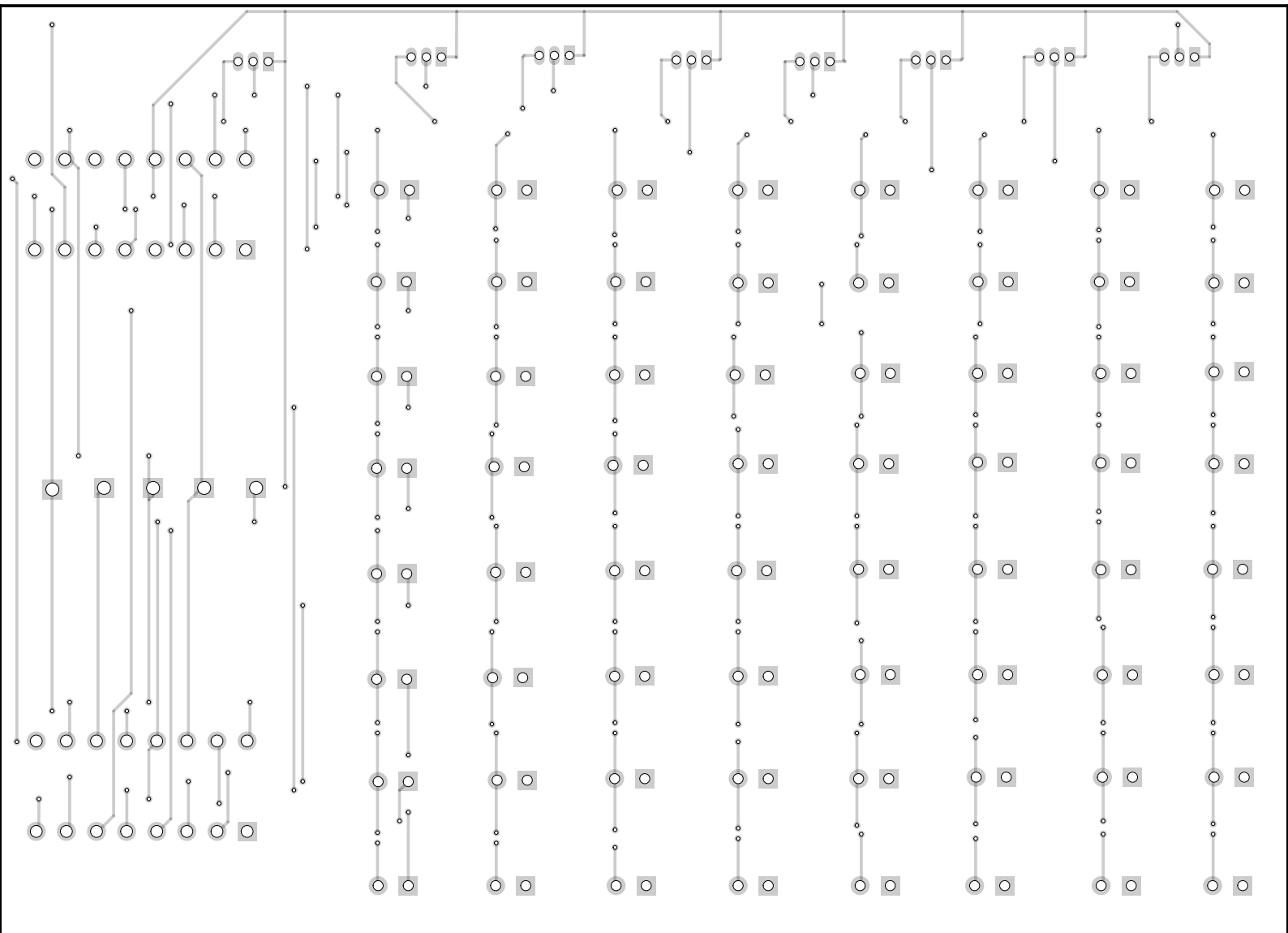
Por medio del programa EasyEDA, el diagrama del circuito fue transferido al entorno de diseño de PCB con el fin de realizar el enrutamiento de las conexiones, ajustar las distancias entre pistas y modificar las dimensiones del circuito antes de su impresión. En esta etapa se seleccionaron los LEDs definitivos, capaces de emitir dentro de un espectro electromagnético amplio (350–700 nm). Estos LEDs se organizaron en filas desde el centro hacia la periferia: en el centro se colocaron los LEDs de longitud de onda corta, y hacia la periferia aquellos de longitud de onda más larga, siguiendo la distribución requerida para los experimentos.

Para optimizar el tamaño de la placa y mejorar su acabado, se utilizaron resistencias SMD (*Surface Mount Devices*) de 1 , $k\Omega$. Los transistores y los *shift registers*

empleados fueron los mismos descritos previamente.

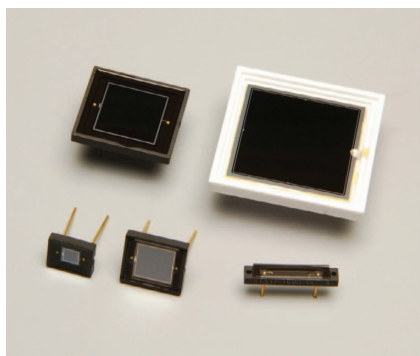
A continuación, se presentan las imágenes de las dos capas generadas por el *software* (cara anterior y posterior). Posteriormente, se muestra el resultado tras la impresión de la PCB junto con los componentes ya montados.





12. ANEXO 1

Hoja de datos del fotodiodo HAMAMATSU S1337-1010BQ



S1337 series

For UV to IR, precision photometry

These Si photodiodes have sensitivity in the UV to near IR range. They are suitable for low-light-level detection in analysis and the like.

Features

- ➔ High UV sensitivity: QE 75% ($\lambda=200$ nm)
- ➔ Low capacitance

Applications

- ➔ Analytical equipment
- ➔ Optical measurement equipment

Structure / Absolute maximum ratings

Type no.	Window material	Package (mm)	Photosensitive area size (mm)	Effective photosensitive area (mm ²)	Absolute maximum ratings		
					Reverse voltage VR max (V)	Operating temperature Topr (°C)	Storage temperature Tstg (°C)
S1337-16BQ*	Quartz	2.7 × 15	1.1 × 5.9	5.9	5	-20 to +60	-20 to +80
S1337-16BR	Resin potting						
S1337-33BQ*	Quartz	6 × 7.6	2.4 × 2.4	5.7			
S1337-33BR	Resin potting						
S1337-66BQ*	Quartz	8.9 × 10.1	5.8 × 5.8	33			
S1337-66BR	Resin potting						
S1337-1010BQ*	Quartz	15 × 16.5	10 × 10	100			
S1337-1010BR	Resin potting						
S1337-21*	Unsealed	25.5 × 25.5	18 × 18	324	0 to +60	0 to +80	

* Refer to "Precautions against UV light exposure."

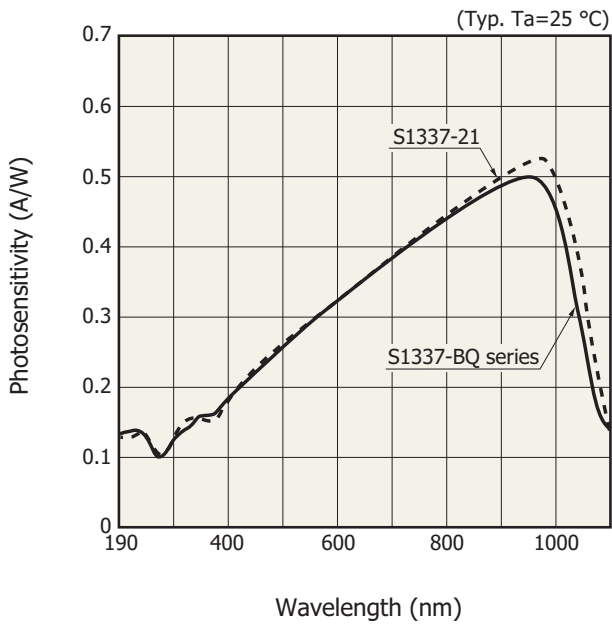
Note: Exceeding the absolute maximum ratings even momentarily may cause a drop in product quality. Always be sure to use the product within the absolute maximum ratings.

Electrical and optical characteristics (Typ. Ta=25 °C, unless otherwise noted)

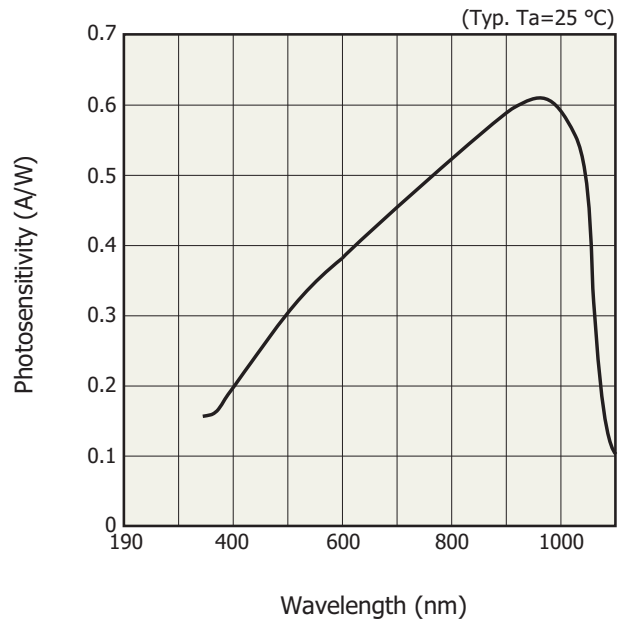
Type no.	Spectral response range λ (nm)	Peak sensitivity wavelength λ_p (nm)	Photosensitivity S (A/W)					Short circuit current Isc 100 lx		Dark current ID VR=10 mV Max. (pA)	Temp. coefficient of ID TCID (times/°C)	Rise time tr VR=0 V RL=1 kΩ (μs)	Terminal capacitance Ct VR=0 V f=10 kHz (pF)	Shunt resistance Rsh VR=10 mV		Noise equivalent power NEP (W/Hz ^{1/2})
			λ_p	200 nm		He-Ne laser 633 nm	GaAs LED 930 nm	Min. (μA)	Typ. (μA)					Min. (GΩ)	Typ. (GΩ)	
				Min.	Typ.											
S1337-16BQ	190 to 1100	960	0.5	0.10	0.12	0.33	0.5	4.0	5.3	50	0.2	65	0.2	0.6	1.0 × 10 ⁻¹⁴	
S1337-16BR	340 to 1100		0.62	-	-	0.4	0.6	4.4	6.2						8.4 × 10 ⁻¹⁵	
S1337-33BQ	190 to 1100		0.5	0.10	0.12	0.33	0.5	4.0	5.0	30	0.2	65	0.3	1	8.1 × 10 ⁻¹⁵	
S1337-33BR	340 to 1100		0.62	-	-	0.4	0.6	4.4	6.2						6.5 × 10 ⁻¹⁵	
S1337-66BQ	190 to 1100		0.5	0.10	0.12	0.33	0.5	20	27	100	1	380	0.1	0.4	1.3 × 10 ⁻¹⁴	
S1337-66BR	340 to 1100		0.62	-	-	0.4	0.6	22	33						1.0 × 10 ⁻¹⁴	
S1337-1010BQ	190 to 1100		0.5	0.10	0.12	0.33	0.5	65	78	200	3	1100	0.05	0.2	1.8 × 10 ⁻¹⁴	
S1337-1010BR	340 to 1100		0.62	-	-	0.4	0.6	70	95						1.5 × 10 ⁻¹⁴	
S1337-21	190 to 1100		0.52	0.10	0.13	0.34	0.51	200	250	500	8	4000	0.02	0.1	2.5 × 10 ⁻¹⁴	

Spectral response

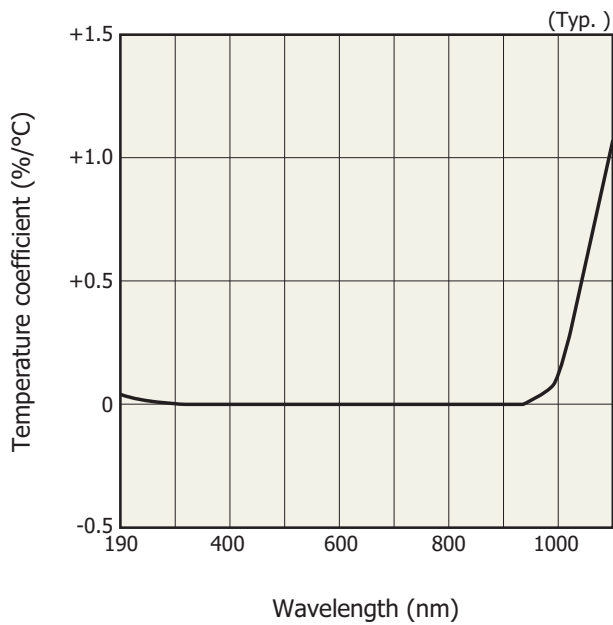
S1337BQ series, S1337-21



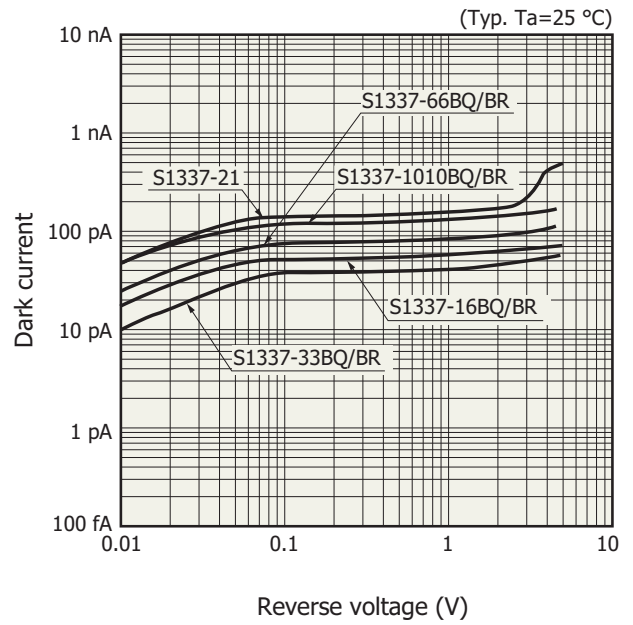
S1337-BR series



Photosensitivity temperature characteristics

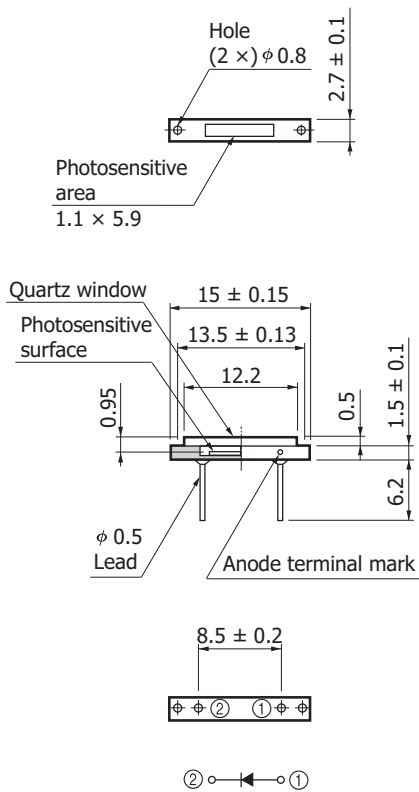


Dark current vs. reverse voltage



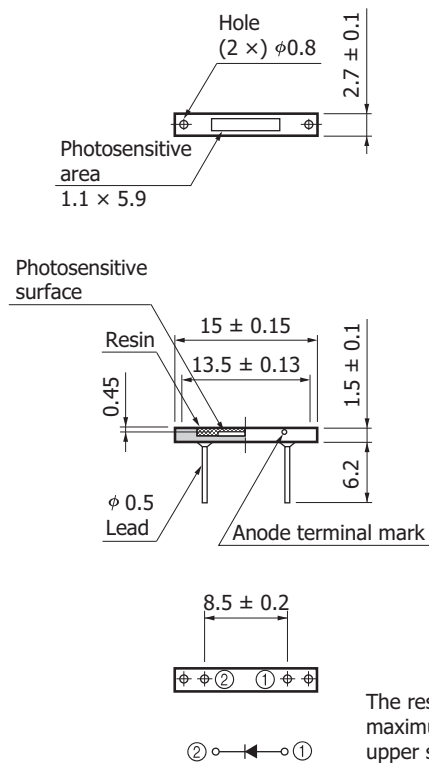
Dimensional outlines (unit: mm)

S1337-16BQ



KSPDA0105EB

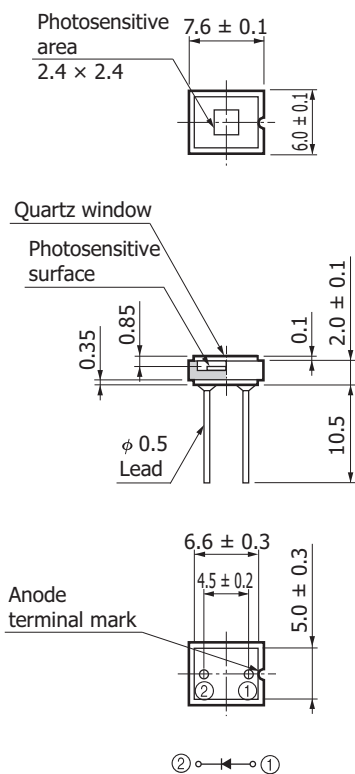
S1337-16BR



KSPDA0106EB

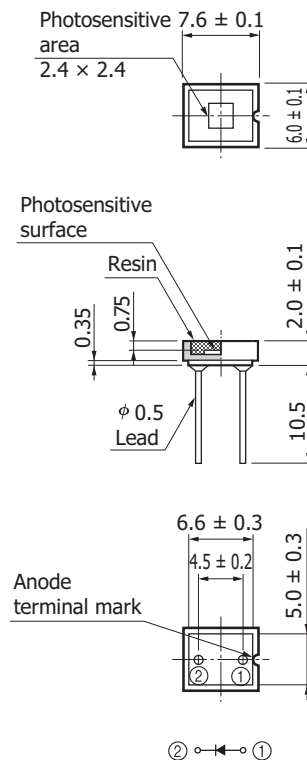
The resin potting may extend a maximum of 0.1 mm above the upper surface of the package.

S1337-33BQ



KSPDA0107EB

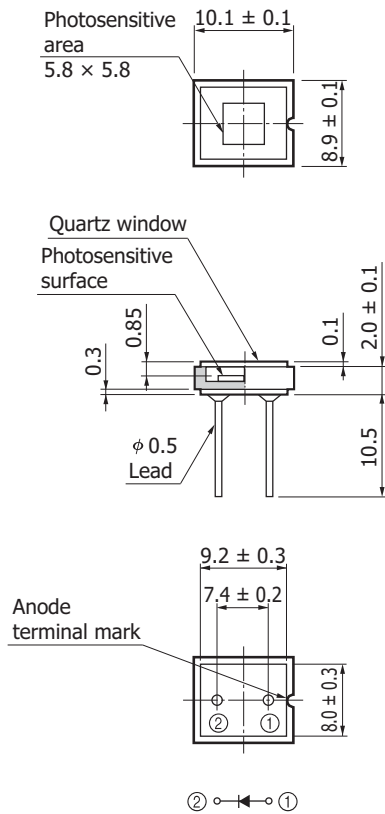
S1337-33BR



KSPDA0108EB

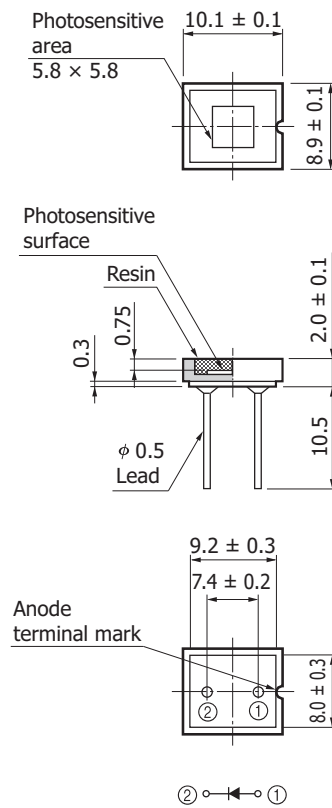
The resin potting may extend a maximum of 0.1 mm above the upper surface of the package.

S1337-66BQ



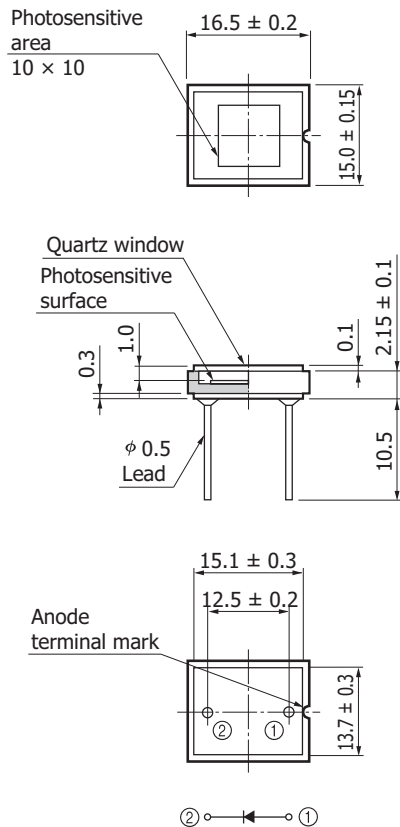
KSPDA0109EB

S1337-66BR



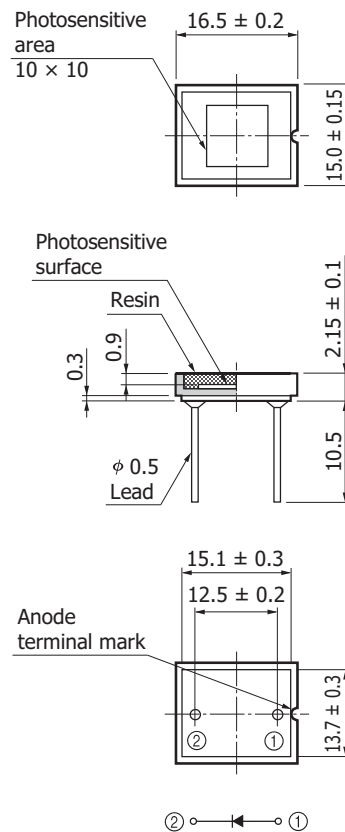
KSPDA0110EB

S1337-1010BQ



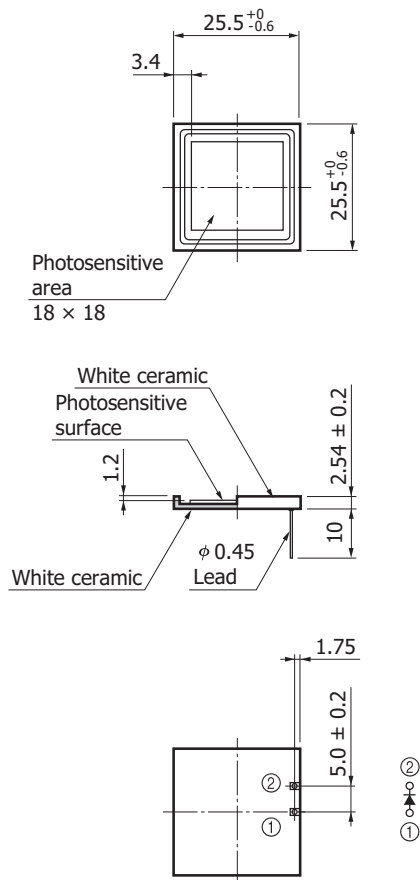
KSPDA0111EB

S1337-1010BR



KSPDA0112EB

S1337-21



KSPDA0190EA

Precautions against UV light exposure

- When UV light irradiation is applied, the product characteristics may degrade. Such examples include degradation of the product's UV sensitivity and increase in dark current. This phenomenon varies depending on the irradiation level, irradiation intensity, usage time, and ambient environment and also varies depending on the product model. Before employing the product, we recommend that you check the tolerance under the ultraviolet light environment that the product will be used in.
- Exposure to UV light may cause the characteristics to degrade due to gas released from the resin bonding the product's component materials. As such, we recommend that you avoid applying UV light directly on the resin and apply it on only the inside of the photosensitive area by using an aperture or the like.

Related information

www.hamamatsu.com/sp/ssd/doc_en.html

■ Precautions

- Disclaimer
- Metal, ceramic, plastic package products

■ Technical information

- Si photodiode/Application circuit examples

Information described in this material is current as of October, 2015.

Product specifications are subject to change without prior notice due to improvements or other reasons. This document has been carefully prepared and the information contained is believed to be accurate. In rare cases, however, there may be inaccuracies such as text errors. Before using these products, always contact us for the delivery specification sheet to check the latest specifications.

The product warranty is valid for one year after delivery and is limited to product repair or replacement for defects discovered and reported to us within that one year period. However, even if within the warranty period we accept absolutely no liability for any loss caused by natural disasters or improper product use. Copying or reprinting the contents described in this material in whole or in part is prohibited without our prior permission.

HAMAMATSU

www.hamamatsu.com

HAMAMATSU PHOTONICS K.K., Solid State Division

1126-1 Ichino-cho, Higashi-ku, Hamamatsu City, 435-8558 Japan, Telephone: (81) 53-434-3311, Fax: (81) 53-434-5184

U.S.A.: Hamamatsu Corporation: 360 Foothill Road, Bridgewater, N.J. 08807, U.S.A., Telephone: (1) 908-231-0960, Fax: (1) 908-231-1218

Germany: Hamamatsu Photonics Deutschland GmbH: Arzbergerstr. 10, D-82211 Herrsching am Ammersee, Germany, Telephone: (49) 8152-375-0, Fax: (49) 8152-265-8

France: Hamamatsu Photonics France S.A.R.L.: 19, Rue du Saule Trapu, Parc du Moulin de Massy, 91882 Massy Cedex, France, Telephone: 33-(1) 69 53 71 00, Fax: 33-(1) 69 53 71 10

United Kingdom: Hamamatsu Photonics UK Limited: 2 Howard Court, 10 Tewin Road, Welwyn Garden City, Hertfordshire AL7 1BW, United Kingdom, Telephone: (44) 1707-294888, Fax: (44) 1707-325777

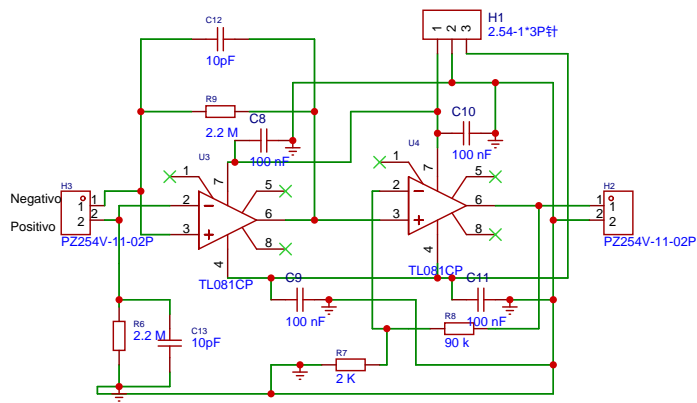
North Europe: Hamamatsu Photonics Norden AB: Torshamnsgatan 35 16440 Kista, Sweden, Telephone: (46) 8-509-031-00, Fax: (46) 8-509-031-01

Italy: Hamamatsu Photonics Italia S.r.l.: Strada della Moia, 1 int. 6, 20020 Arese (Milano), Italy, Telephone: (39) 02-93581733, Fax: (39) 02-93581741

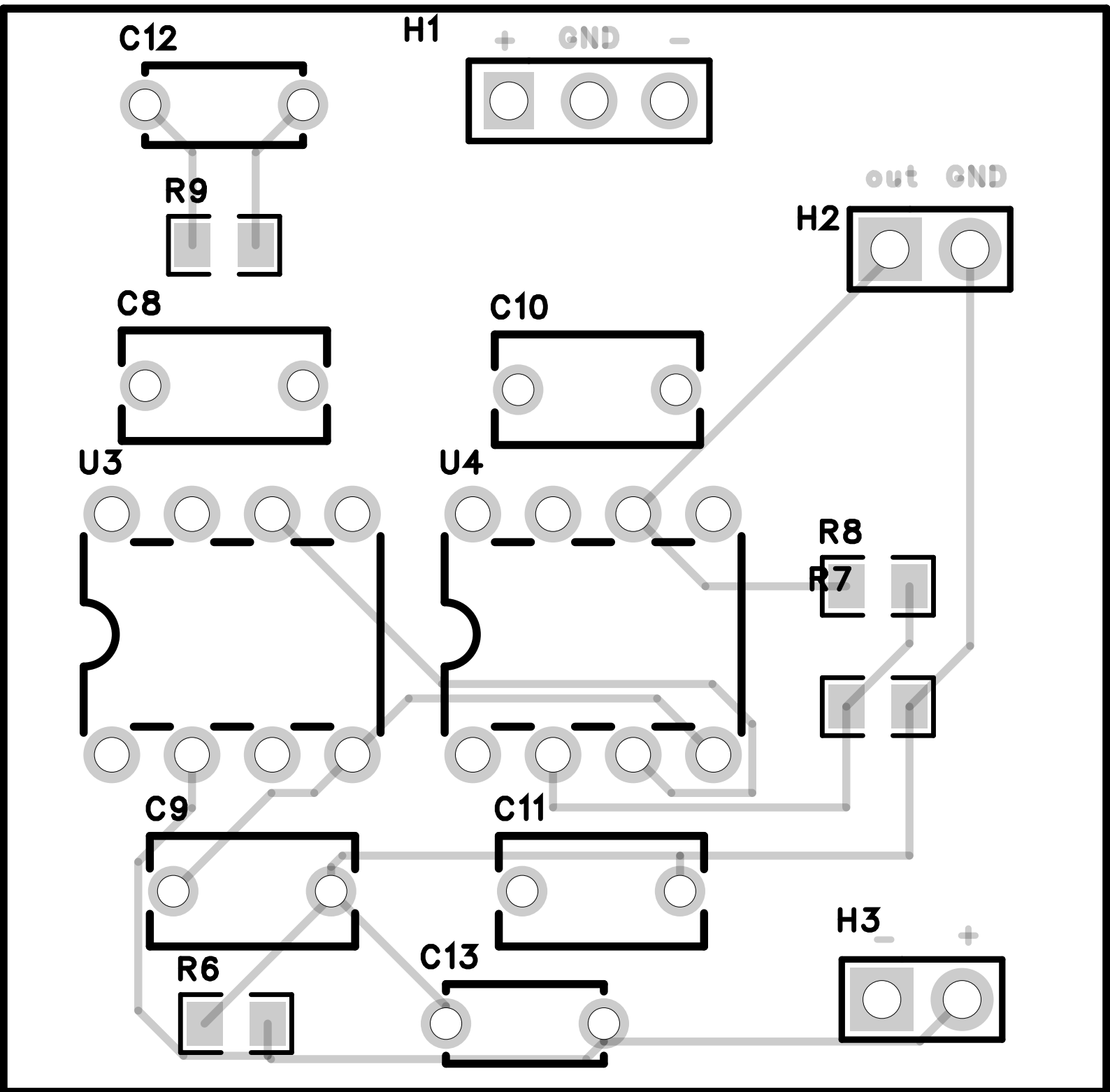
China: Hamamatsu Photonics (China) Co., Ltd.: B1201, Jiaming Center, No.27 Dongsanhuan Beilu, Chaoyang District, Beijing 100020, China, Telephone: (86) 10-6586-6006, Fax: (86) 10-6586-2866

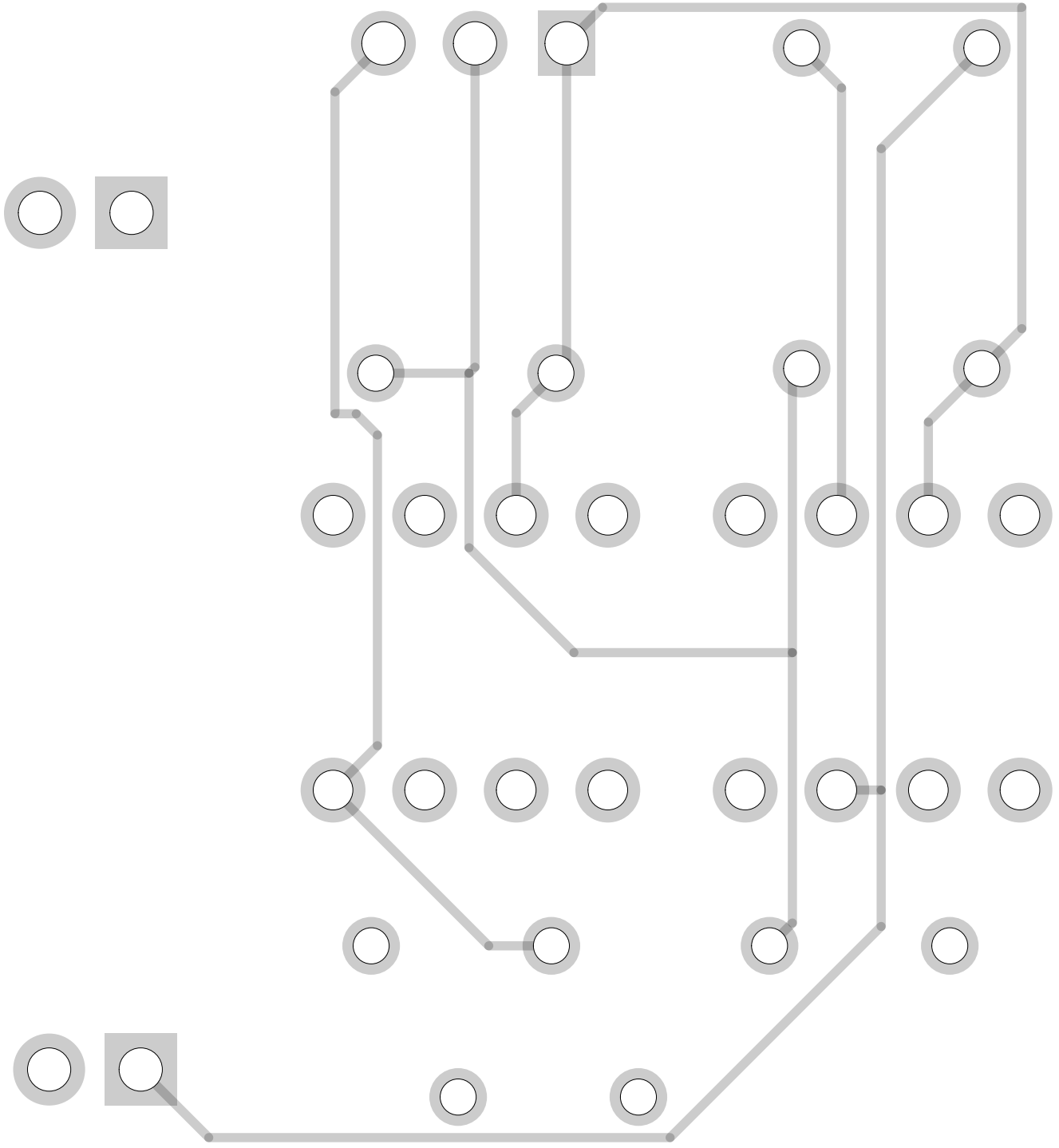
13. ANEXO 2

Diseño del amplificador de señal de transimpedancia



Sheet : /		
File : amplificador-filtro		
Title :		
Size : "A4"	Date :	Rev :
Id : /		





14. ANEXO 3

Formatos de observación

Fecha: _____

Hora de inicio: _____

Nombre del observador: _____

Bloque: _____

Triada observada: _____

Pez	Longitud	Área derecha	Área izquierda	Numero de escamas derecha	Numero de escamas izquierda	Total de escamas iridiscentes

Fecha: _____

Hora de inicio: _____

Nombre del observador: _____

Bloque: _____

Triada observada: _____

Pez	Longitud	Área derecha	Área izquierda	Numero de escamas derecha	Numero de escamas izquierda	Total de escamas iridiscentes