



**BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE  
PUEBLA**



**INSTITUTO DE FISIOLÓGÍA**

**Fotosensibilidad y función de la coloración ultravioleta  
en el pez  
*Xenotoca variata***

Tesis presentada para obtener el grado de:  
**Doctorado en Ciencias Fisiológicas**

Presenta:

**M. en C. Natalie Sesteffany Olmos Santiago**

Director de tesis:

**Dr. Alejandro Clemente Moyaho Martínez**

Septiembre, 2025

## Resumen

*Xenotoca variata* es una especie de pez dulceacuícola que posee escamas iridiscentes y es endémico de la Meseta Central de México. Esta especie utiliza dichas escamas durante el comportamiento de cortejo y durante interacciones territoriales. Estudios recientes reportan que las escamas iridiscentes en esta especie reflejan luz ultravioleta (UV) rasgo que se conoce como coloración UV. En la naturaleza la coloración UV es una característica visual que muchas especies de animales utilizan para la comunicación. Por lo que cabe preguntar si *X. variata* presenta algún patrón de coloración UV que pudiera tener una función en la comunicación intraespecífica. Los objetivos del estudio fueron: determinar si los machos y hembras *X. variata* muestran un patrón de coloración UV en su cuerpo, comprobar si pueden percibir la luz UV, y de ser así, establecer para qué y cómo pudieran usarla en un contexto de comunicación intraespecífica. Se tomaron fotografías UV de los peces y no se encontró evidencia de que presenten un patrón de coloración exclusivamente UV. Estos resultados coinciden con un análisis de microespectrofotometría, el cual mostró que *X. variata* es una especie tricromática que no posee conos UV exclusivos, aunque el UV sí está representado marginalmente en los espectros de absorbancia. También se pusieron a prueba algunas de las predicciones que resultan de las funciones comunicativas que se han propuesto para explicar la

presencia de la coloración UV: i) un ornamento sexual masculino que tiene una función en la elección femenina de pareja, ii) un componente de las señales exhibidas durante interacciones territoriales, iii) un medio de reconocimiento de especie/individuo. Para lograrlo se realizaron pruebas de comportamiento en las que se controló el paso de la luz UV en dichos contextos y se midió la preferencia de los peces por peces conespecíficos bajo dos tratamientos (paso de luz UV; bloqueo de luz UV). Los resultados no muestran una preferencia por parte de las hembras *X. variata* por ninguno de los tratamientos. Adicionalmente, se encontró que la frecuencia y la duración de las visitas hacia los machos crecieron con la densidad de escamas iridiscentes. Con base en los resultados se puede concluir que *X. variata* no posee un pigmento visual especializado para detectar el ultravioleta pero los espectros de absorbancia secundarios de los otros pigmentos visuales encontrados incluyen este rango del espectro electromagnético lo que sugiere que esta especie si detecta el UV pero no lo discrimina como un color diferente. Además, todo parece indicar que la coloración UV en *X. variata* es propia de las escamas iridiscentes y que posiblemente no es utilizada como una señal y/o que funciona como un amplificador de ésta.

# Índice

<b>1</b>	<b>CAPÍTULO I: SENSIBILIDAD Y FUNCIÓN DE LOS FOTORECEPTORES DE <i>Xenotoca variata</i></b>	<b>6</b>
1.1	SUSTENTO TEÓRICO .....	7
1.1.1	El sistema visual de los vertebrados .....	7
1.1.2	El sistema visual en los peces teleósteos.....	16
1.1.3	Métodos para la medición de la sensibilidad espectral.....	21
1.1.4	<i>Xenotoca variata</i> .....	24
1.2	PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN.....	26
1.3	HIPÓTESIS Y PREDICCIONES .....	26
1.4	OBJETIVOS.....	27
1.4.1	Objetivo general.....	27
1.4.2	Objetivos particulares.....	27
1.5	MATERIAL Y MÉTODO .....	28
1.5.1	Peces de estudio .....	28
1.5.2	Procedimiento experimental .....	29
1.6	RESULTADOS .....	33
1.7	DISCUSIÓN.....	37
1.8	CONCLUSIÓN .....	44
1.9	BIBLIOGRAFÍA .....	44

<b>2</b>	<b>CAPÍTULO II: FUNCIÓN DE LA COLORACIÓN ULTRAVIOLETA EN LA COMUNICACIÓN DEL PEZ <i>Xenotoca variata</i></b>	<b>51</b>
2.1	SUSTENTO TEÓRICO .....	52
2.1.1	Luz ultravioleta .....	52
2.1.2	Comunicación social en peces con coloración ultravioleta .....	54
2.1.3	Patrones de coloración ultravioleta .....	58
2.1.4	Presencia de coloración ultravioleta en <i>X. variata</i> .....	63
2.2	PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN .....	65
2.3	HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....	66
2.4	OBJETIVOS.....	67
2.4.1	Objetivo general .....	67
2.4.2	Objetivos particulares.....	67
2.5	MATERIAL Y MÉTODO.....	68
2.5.1	Animales de estudio .....	68
2.5.2	Diseño experimental .....	69
2.5.3	Formación de los bloques experimentales.....	72
2.5.4	Procedimiento experimental .....	74
2.5.5	Análisis estadístico .....	83
2.6	RESULTADOS .....	85
2.6.1	Patrón de coloración ultravioleta.....	85

2.6.2	Elección femenina de pareja.....	86
2.6.3	Interacciones territoriales.....	92
2.6.4	Identificación individual.....	96
2.7	DISCUSIÓN.....	99
2.8	CONCLUSIÓN.....	105
2.9	BIBLIOGRAFÍA.....	105

# **1 CAPÍTULO I: SENSIBILIDAD Y FUNCIÓN DE LOS FOTORRECEPTORES DE *Xenotoca variata***

## **Resumen**

El sistema visual de los peces cumple las dos funciones principales que los ojos de cualquier otro vertebrado, reunir la luz y formar una imagen nítida que pueda ser analizada en la retina. Además, posee particularidades que lo hacen funcional debajo del agua, donde el ambiente fótico depende de las modificaciones que la luz experimenta al entrar y transmitirse. Por medio de la visión los peces buscan alimento, reconocen peligros y se comunican con conoespecíficos y heteroespecíficos. Así que conocer los sistemas sensoriales que permiten a un animal interpretar su entorno es necesario para entender su ecología. *Xenotoca variata* es una especie de pez dulceacuícola que posee escamas iridiscentes en sus cuerpos. Se sabe que estos peces utilizan dichas escamas en contextos sociales, como la elección femenina de pareja e interacciones territoriales. Estas escamas alcanzan su reflectancia máxima en el rango del espectro electromagnético de la luz UV. Esta especie podría estar usando este tipo de luz en alguno de los contextos de comunicación ya reportados para las escamas iridiscentes o en algún

otro, lo cual es común en varias especies de peces con coloración UV. Por lo tanto, es oportuno preguntarse si *Xenotoca variata* puede percibir la luz ultravioleta. La hipótesis que puse a prueba fue que posee fotorreceptores (conos) con pigmentos sensibles a la luz ultravioleta. La técnica de microespectrofotometría reveló que *X. variata* posee un pigmento visual en sus bastones cuya  $\lambda_{max}$  está sintonizada en 521 nm. Además, se encontraron dos conos sencillos y uno doble, con sintonizaciones espectrales en 412 y 490 nm para el primer caso, y 620 nm para el segundo caso con otro pico secundario en 410 nm. No se encontraron conos con una sintonización espectral en la luz UV. Sin embargo, los espectros de absorbancia muestran que las bandas secundarias de todos los conos incluyen al UV. Este resultado sugiere que *X. variata* es fotosensible a la luz UV pero no puede discriminar este rango.

## **1.1 SUSTENTO TEÓRICO**

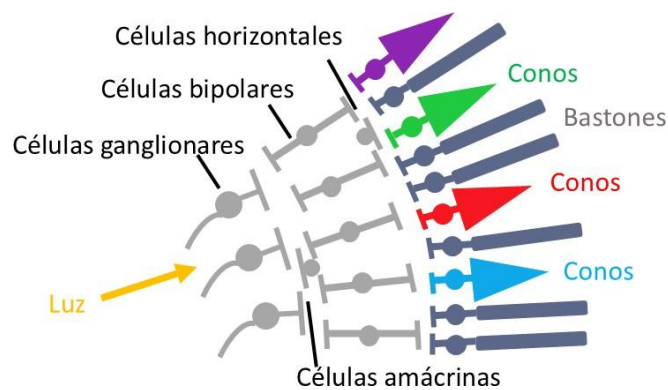
### **1.1.1 El sistema visual de los vertebrados**

El sistema visual de los vertebrados evolucionó en función de las condiciones lumínicas ambientales terrestres, acuáticas o ambas (Land, 1999). De manera general la luz atraviesa las diferentes estructuras del globo ocular de los vertebrados. Primero entra por la córnea, después pasa por el humor acuoso, el cristalino, el humor vitreo, y finalmente alcanza la retina. En este recorrido las diferentes estructuras modifican la trayectoria de la luz (Djamgozi y cols., 1999).

La córnea es una estructura avascular que consta de dos superficies curvas y junto con el cristalino es la responsable de enfocar la imagen en la retina. Posee adaptaciones que permiten disminuir la dispersión de la luz como su estructura celular y su índice de refracción (i.e., propiedad física que describe cómo la luz se dobla o refracta al pasar de un medio a otro). En condiciones terrestres tiene un gran poder de refracción, pero éste prácticamente se pierde bajo el agua debido a las similitudes en sus índices de refracción (1.333 y 1.337 para el agua y la córnea respectivamente; Sivak y cols., 1999). El humor acuoso es importante para mantener la presión intraocular, ya que, circula nutrientes y remueve metabolitos potencialmente dañinos (Gray y cols., 2009). Su índice de refracción también es muy cercano al de agua (1.336; Sivak y cols., 1999) y absorbe una cantidad pequeña de la luz que lo alcanza (McCandless, 1968). El cristalino es una estructura celular ubicada en una cápsula acelular. Suele ser uno de los filtros oculares más importantes en la mayoría de los animales que lo presentan. En los animales acuáticos, es la única estructura refractiva responsable de los cambios de acomodación para enfocar la imagen. Los cristalinos de los peces son redondos y presentan un índice de refracción mayor que los animales terrestres; se han reportado índices entre 1.5 y 1.65 en diferentes especies (Sivak y cols., 1999). El humor vitreo es un gel transparente que tiene como función principal mantener la forma del ojo, además de sostener la retina y

conservar su transparencia (Montefusco-Pereira y Alves, 2016). En peces, tiene un índice de refracción de entre 1.327 y 1.336 (Guzmán Bermúdez y cols., 2019).

La luz llega a la retina luego de atravesar el globo ocular. La retina se encuentra en la capa posterior del globo ocular. Es una capa de tejido nervioso con células que son sensibles a la luz. Dichas células se conocen como fotorreceptores: conos y bastones, los cuales extraen la información de la luz que es enfocada en la retina. Además de los fotorreceptores, en la retina de los vertebrados hay células bipolares, células horizontales y células amácrinas (Figura 1). Estas células forman vías que procesan la información, tanto en serie como en paralelo (Djamgozi y cols., 1999).



**Figura 1.** Esquema de la retina de un vertebrado en el que se indican los diferentes tipos de células que la componen. Imagen tomada y modificada de Musilova y cols., 2021.

Las células bipolares de la retina son interneuronas que forman un enlace

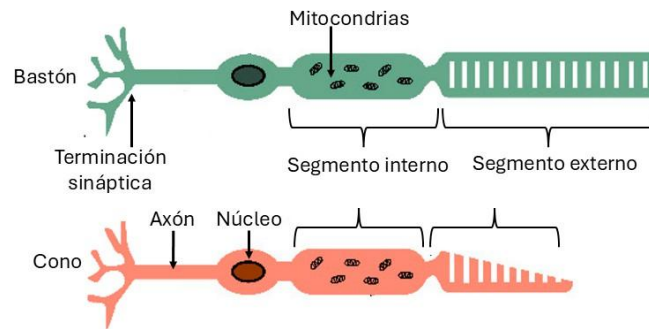
entre la primera y la última capa sináptica, transmiten las señales de los fotorreceptores a las células ganglionares. Las células horizontales de la retina también son interneuronas, sus cuerpos celulares forman la capa plexiforme externa de la retina. Su función es modular las señales sensoriales permitiendo la comunicación entre los fotorreceptores al interactuar con la sinapsis de las células. Las células amácrinas recolectan y decodifican las señales de las células bipolares (Figura 1; Djamgozi y cols., 1999).

Los fotorreceptores son de dos tipos, conos y bastones y son el sitio de las reacciones fotoquímicas. Los fotorreceptores de los vertebrados comparten una arquitectura básica. Tienen un segmento externo donde se encuentran los discos membranosos que contienen el pigmento visual; una región elipsoide con una gran cantidad de mitocondrias; y una terminal sináptica donde sus señales se transmiten a las células horizontales y bipolares (Djamgozi y cols., 1999). La membrana de los discos en el segmento externo contiene el pigmento visual; esto es un complejo de una proteína, una opsina y un cromóforo, en el caso de la rodopsina II-cis retinal (Locket, 1999). Los bastones tienen una forma típicamente cilíndrica, funcionan con niveles bajos de luz (Partridge y Cummings, 1999) y son más sensibles a ésta que los conos, debido a diferencias en la amplificación intrínseca de las cascadas de transducción, principalmente en cuanto a la sensibilidad a la luz y la velocidad de respuesta (Figura 2; Djamgozi

y cols., 1999).

Los conos reciben su nombre por la forma de su segmento externo, que a diferencia de los bastones es cónico. Como en el caso de los bastones el pigmento visual se encuentra en la membrana de los discos en el segmento externo. Los conos funcionan en condiciones fotópicas y en general favorecen la “visión a color”. En la retina de algunos grupos de animales, como los reptiles y teleósteos se pueden encontrar conos múltiples, los más comunes son los conos dobles -también llamados gemelos- que guardan una similitud elevada entre sí (Locket, 1999). Los conos dobles son dos fotorreceptores que se encuentran agrupados y pueden estar óptica y/o eléctricamente acoplados (Pignatelli y cols., 2010). Pueden estar muy cerca uno del otro, pero no en contacto directo (Locket, 1999). A pesar de ser muy comunes en varios grupos de vertebrados, no se les ha podido asignar una función concreta y generalizada. Sin embargo, se sabe que en el pez *Rhinecanthus aculeatus*, los conos dobles sirven para la visión a color como canales separados (Pignatelli y cols., 2010). Savelli y cols. (2018) encontraron que en los conos dobles del pez *Platichthys stellatus*, hay un gradiente de pigmentos de la base a la punta del segmento externo, lo que les sugirió que esta característica podría maximizar la detección simultánea de objetivos contra diferentes condiciones de luz de fondo. Cameron y Pugh (1991) proponen que los conos dobles podrían tener una función en la visión polarizada en el pez *Lepomis*

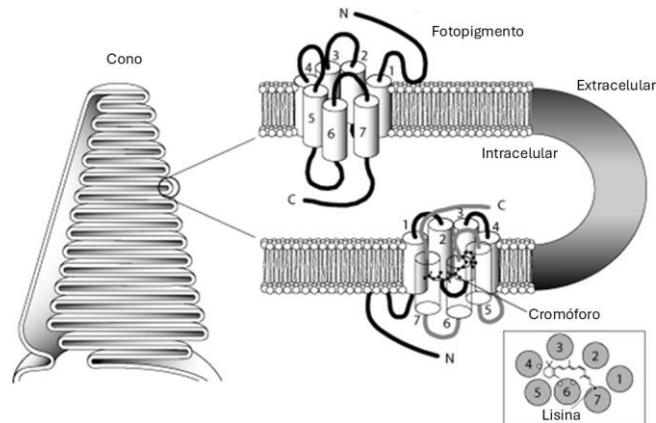
*cyanellus*. Marchiafava en 1985 propuso que los conos dobles en el pez *Tinca tinca* participaban en la detección de luminosidad más que en la detección de longitudes de onda.



**Figura 2.** Esquema de la estructura de los fotorreceptores en el que se indican las partes que los conforman. Bastón en la parte superior y cono en la parte inferior. Imagen tomada y modificada de Jaroszynska y cols., 2021.

La información espectral disponible para el sistema visual de un animal depende, tanto de las longitudes de onda que alcanzan a los segmentos externos de los fotorreceptores como de los pigmentos visuales que contienen (Douglas y Marshall, 1999). Los pigmentos visuales son las moléculas sensibles a la luz. Están formados por una proteína G (opsina) unida por medio de una base de Schiff a un cromóforo derivado de la vitamina A llamado 11-cis retinal. Este cromóforo en su forma inactiva se encuentra en un bolsillo de unión en la séptima  $\alpha$ -hélice transmembrana de la opsina. Tras la absorción de los fotones, el cromóforo isomeriza causando un cambio conformacional en la opsina lo cual provoca una cascada de señalización que deriva en una señal celular (Cronin y

Bok, 2016). Después de que los fotorreceptores transducen la señal, ésta viaja hacia una red neuronal que la procesa y analiza formando una imagen de lo que el animal está viendo (Figura 3; Archer, 1999).



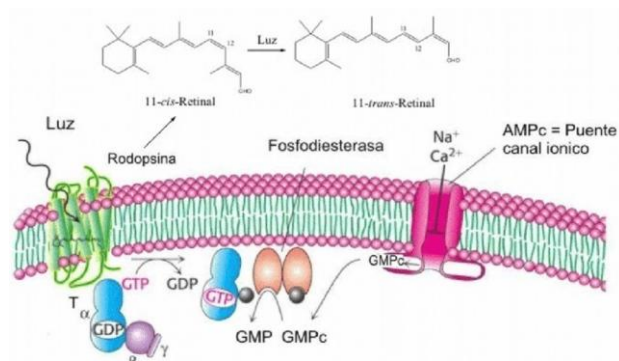
**Figura 3.** Esquema de un cono (izquierda) y el acercamiento a la molécula del fotopigmento en la membrana (derecha). Imagen tomada y modificada de Roychoudhuri y Lakshminarayanan, 2006.

La estructura de los pigmentos visuales de conos y bastones en vertebrados se mantiene casi inalterada entre ellos, y entre las especies. Sus sensibilidades espectrales máximas van de los 310 a los 750 nm aproximadamente. El pico de sensibilidad máxima está determinado por alteraciones en sitios específicos, en la secuencia de los aminoácidos que conforman la opsina que son proteínas de membrana que al unirse a un retinal forman los pigmentos visuales (Archer, 1999). En los conos de los animales se pueden encontrar al menos cuatro tipos: i) conos sensibles a longitudes de onda

larga (LWS, por sus siglas en inglés), con un pico de absorción medianamente amplio de 500-570; ii) conos sensibles a longitudes de onda medianas (MWS), con un pico de absorción que varía de 480-520 nm; iii) conos sensibles a longitudes de onda cortas (SWS), con un pico de absorción en un rango de 415-470 nm y; iv) conos sensibles a longitudes de onda muy cortas: a violeta y ultravioleta (VS/UVS), con un pico de absorción variable de 355-435 nm (Hunt y cols., 2001). En cuanto a los bastones, solo encontramos a la rodopsina RH1 (por sus siglas en inglés), sensible a longitudes de onda entre los 460 y 530 nm (Bowmaker, 2008). Se debe puntualizar que esta clasificación proporciona una aproximación de las sensibilidades espectrales de los pigmentos visuales. La imagen procesada se logra con base en el conjunto de estas sensibilidades, y el arreglo de los fotorreceptores en la retina. Además, estas sensibilidades varían entre especies, y están ligadas en la mayoría de los casos, al espectro de luz disponible en el ambiente que habita el animal. Por lo tanto, existen otras subclasificaciones, como la que han propuesto Losey et al., (2003) la cual categoriza a los pigmentos visuales sensibles a longitudes de onda corta y UV.

En cuanto a la fototransducción, ésta es esencialmente igual en todos los fotorreceptores de los vertebrados. Estas células absorben la radiación electromagnética y amplifican la señal eléctrica así recibida mediante la transducción a un flujo de iones a través de las membranas. Al final ocurre una

respuesta biológicamente relevante con la liberación de un neurotransmisor en la sinapsis (Partridge y Cummings, 1999). En la oscuridad los canales catiónicos en la membrana plasmática se abren por la acción alostérica del guanosin monofosfato cíclico (GMPc), lo cual hace que la membrana se despolarice. Por otro lado, en la presencia de la luz la proteína G se activa, estimulando a la fosfodiesterasa, la cual hidroliza al GMPc y cierra los canales catiónicos, generando así una corriente de salida y llevando a la membrana a una hiperpolarización (Figura 4; Archer, 1999). Básicamente el sistema visual de los peces cumple con todas estas características anatómicas y funcionales. Sin embargo, cuentan con algunas particularidades que les permiten ver de manera clara debajo del agua.



**Figura 4.** Esquema del mecanismo de fototransducción de los vertebrados.

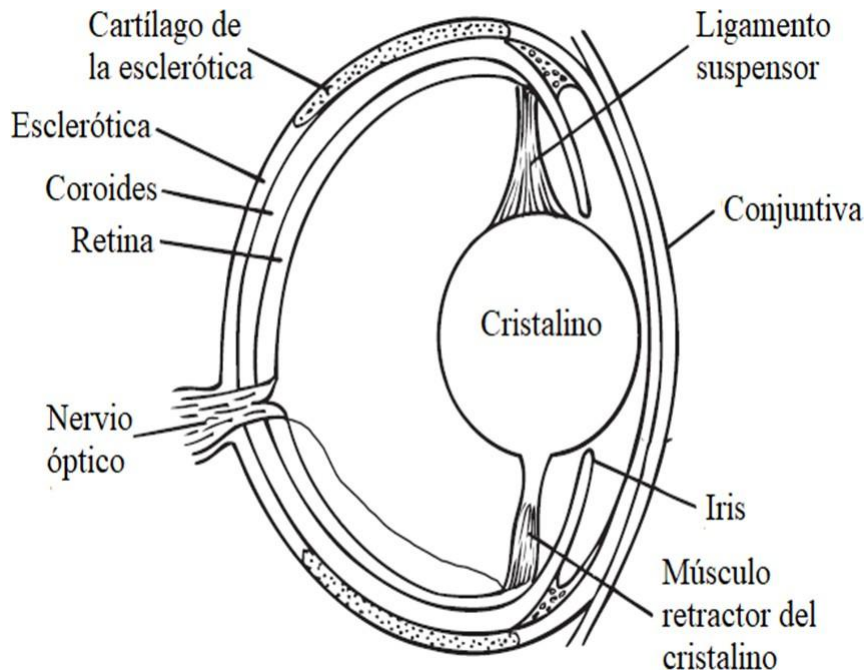
Imagen tomada y modificada de Zepeda y Lira-Rocha, 2007

### **1.1.2 El sistema visual en los peces teleósteos**

Podemos encontrar peces en ambientes acuáticos muy variados y con condiciones en el agua muy extremas de temperatura, salinidad, luminosidad, pH, etc. Se ha encontrado una correlación entre las condiciones lumínicas del entorno y las características de absorción en los pigmentos visuales. Para explicarla se han propuesto diferentes hipótesis, por ejemplo la hipótesis de la sensibilidad y la hipótesis del contraste. La primera predice que los pigmentos visuales deben tener valores de  $\lambda_{max}$  (longitud de onda a la cual se alcanza el mayor porcentaje de absorbancia) que hagan máxima la captura de fotones durante tareas visuales realizadas en el entorno visual en el que vive el animal. La segunda plantea que la mayoría de las tareas visuales implican la detección de cambios en los niveles de luz, ya sea en el tiempo o en el espacio; cuanto mayor sea el cambio, más fácil será la tarea de detección (Partridge y Cummings, 1999). Además, el sistema visual requiere de algunas adaptaciones anatómicas para enfrentar situaciones como la turbidez del agua, la difracción y dispersión de la luz y la fotosensibilidad en la columna de agua (Douglas y Djamgoz, 2012).

El sistema visual es uno de los primeros en desarrollarse en los peces, y desde las primeras etapas de vida adquiere una función crítica en comportamientos tales como la alimentación, el reconocimiento de conespecíficos, heteroespecíficos, y también en la comunicación (Siebeck, 2014). El sistema

visual está conformado por el ojo, nervio óptico, tectum óptico, complejo pretecal y los núcleos ópticos dorso mediales del tálamo (Tovar y cols., 2013). En cuanto a su anatomía, el ojo de los peces es muy similar al de otros grupos de vertebrados, aunque carecen de párpados. Los llamados osículos o piezas cartilaginosas en la esclerótica mantienen la forma ocular del ojo. Los músculos retractores o protectores del cristalino hacen que el ojo, sujeto a aquellos por un ligamento suspensor, se mueva (Figura 5). En el caso de los peces teleósteos, los músculos retractores mueven al ojo hacia atrás, logrando de esta forma que la imagen se enfoque (Kardong, 2012). Las especies acuáticas existentes, ya sean peces o mamíferos (cetáceos, sirenios), poseen ojos caracterizados por la presencia de un cristalino esférico o casi esférico de consistencia rígida e índice de refracción elevado. El cristalino, como única estructura refractiva de este tipo de ojos, es responsable de los cambios acomodativos en el poder refractivo (Sivak, 1980).

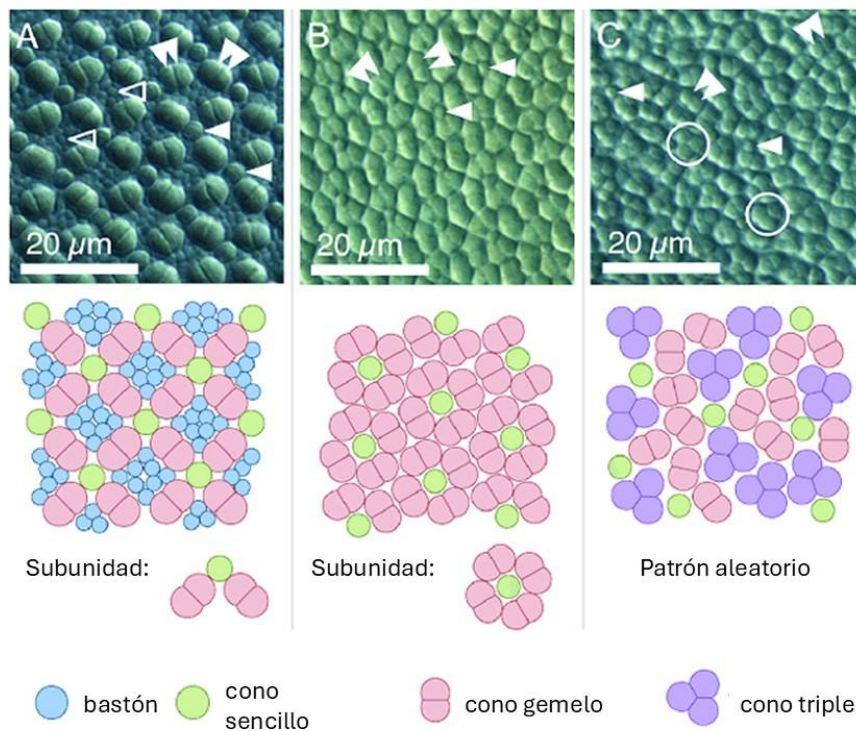


**Figura 5.** Esquema de la anatomía general del ojo de un pez teleosteo. Imagen tomada y modificada de Kardong, 2012.

Los fotorreceptores de los peces son más grandes que los de vertebrados terrestres porque tienen segmentos externos más largos (comunes en peces que viven en aguas poco profundas). Esta característica permite la captura de más fotones al contener una cantidad mayor de discos membranosos, lugar donde se encuentran los pigmentos visuales. Esto explica que el sistema visual posea una mayor sensibilidad en todas las longitudes de onda, incluyendo aquellas alejadas de la  $\lambda_{max}$  (Partridge y Cummings, 1999). Además, es común encontrar varios tipos de conos con sensibilidades espectrales relacionadas con el ancho de banda

espectral de la luz disponible. Tal es el caso de los peces dulceacuícolas que viven cerca de la superficie de la columna de agua, en los cuales es común encontrar al menos tres tipos de conos sensibles a diferentes longitudes de onda cubriendo el espectro visible y UV (Bowmaker, 1988; Partridge y Cummings, 1999).

Otra de las regularidades que se pueden encontrar en los sistemas visuales en los peces (aunque no es exclusivo de estos) es la presencia de conos organizados en mosaicos bien definidos. En estos mosaicos podemos encontrar conos en diferentes arreglos geométricos. Los conos pueden ser múltiples (dobles, triple, cuádruple; Figura 6). En general no se sabe cuál es la función de estos arreglos, pero se ha propuesto que pudieran estar relacionados con las necesidades visuales del animal; por ejemplo, en función del tipo de luz en el ambiente o para optimizar la forma en la que se transmite la información (Locket, 1999).



**Figura 6.** Tipos de cono y patrones de mosaico encontrados en la retina del pez *Tripterygion delais*. A) patrón de mosaico cuadrado con conos dobles e individuales; B) patrón de mosaico en forma de "trébol" con conos dobles e individuales; C) conos triples en disposición aleatoria. Las puntas de flecha abiertas señalan los conos individuales, las puntas de flecha rellenas señalan los conos dobles y los círculos abiertos señalan los conos triples. Tomado y modificado de Locket, 1999.

Así que, aunque se han descubierto ciertos patrones y/o limitaciones del sistema visual (e.g. el rango del espectro electromagnético que se puede captar), realmente la manera en la que cada especie e incluso cada individuo percibe la

luz y la traduce a una imagen es bastante específica. Por lo que, al preguntarnos cómo los animales perciben su entorno solo podemos tener aproximaciones de lo que podría estar sucediendo. Esto, al medir algunos parámetros en los ojos o del comportamiento de los animales.

### **1.1.3 Métodos para la medición de la sensibilidad espectral**

Los métodos utilizados para medir la sensibilidad espectral son: i) la aplicación de estímulos monocromáticos de características conocidas, ante los cuales se registra la respuesta electrofisiológica de los fotorreceptores (Nosaki, 1969; Kelber y cols., 2002), ii) el registro de electroretinogramas, los cuales miden la suma de la actividad eléctrica de todas las células de la retina, iii) el uso de microespectrofotometría, técnica mediante la cual se mide el espectro de absorción de la luz de los fotorreceptores (Kelber y cols., 2002), iv) el uso de espectralradiometría del medio ocular, procedimiento por el cual se mide la transmitancia (i.e. la fracción de luz incidente, a una longitud de onda específica, que pasa a través de un material) del cristalino, la córnea y el ojo (Losey y cols., 2003; Douglas y Jeffery, 2014) y, v) la determinación de la composición de los aminoácidos de la opsina (Kelber y cols., 2002; Shi y Yokoyama, 2003).

La técnica más confiable para la medición de la sensibilidad espectral de un fotorreceptor es la microespectrofotometría (MSP, por sus siglas en inglés) de pigmentos visuales en segmentos externos de fotorreceptores individuales ya que

los resultados obtenidos son certeros en cuanto la fotosensibilidad de los fotorreceptores a ciertas longitudes de onda. Con esta técnica se pueden obtener los espectros de absorbanza de los pigmentos visuales. Estas distribuciones espectrales se presentan como una función de la longitud de onda, por lo que cada pigmento tendrá una absorbanza máxima en una longitud de onda determinada. En la mayoría de los casos la sensibilidad espectral de un fotorreceptor es directamente proporcional a su absorción espectral referencial. Por lo tanto, gran parte del estudio de la percepción visual de los animales no humanos basa sus suposiciones en la medición de esta absorbanza (Partridge y Cummings, 1999). Sin embargo, al realizar estas mediciones siempre hay que tener en cuenta que se hacen ciertas simplificaciones, como ignorar los filtros espectrales, o que la luz viaja en el vacío hasta alcanzar los segmentos externos de los fotorreceptores (Archer, 1999). Por otro lado, la  $\lambda_{max}$  de un pigmento visual siempre estará determinada por la secuencia de aminoácidos de su opsina y naturaleza del cromóforo (i.e., parte del pigmento visual que absorbe ciertas longitudes de onda; Partridge y Cummings, 1999).

En general la MSP consiste en extraer parte de la retina de los animales de interés e identificar individualmente a los fotorreceptores. Éstos son puestos en un microscopio óptico modificado. Luego cierta cantidad de luz monocromática es proyectada en la muestra y un dispositivo fotoeléctrico mide

cuanta luz es absorbida y cuanta luz es transmitida por el fotopigmento en cada longitud de onda, según la relación:

$$OD = \log_{10} \frac{I_i}{I_t}$$

Donde  $OD$  es la densidad óptica (por sus siglas en inglés) y se define como el grado al que un medio refractivo retarda la transmisión de rayos de luz, considerando la absorción y la refracción de la luz.  $I_i$ , es la luz transmitida a través de la célula e;  $I_t$  es la luz transmitida a través del tejido (Govardoski y Fyhrquist, 2000; Hawryshyn y cols., 2001; Nymark y cols, 2012).

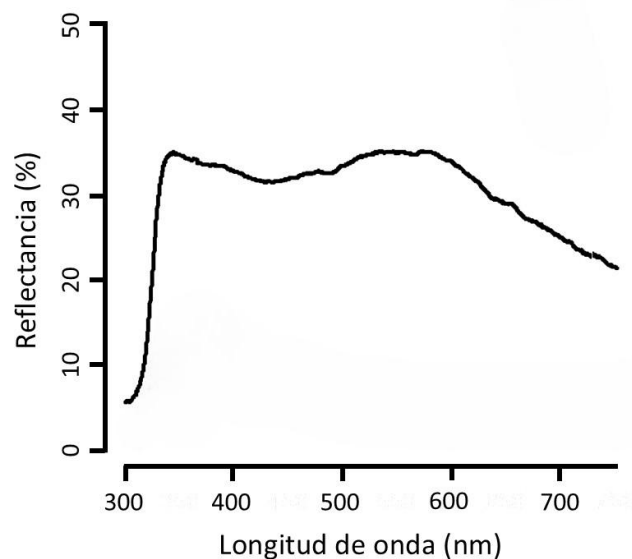
Además, con base en los espectros de absorbancia obtenidos se pueden generar plantillas, las cuales se usan comúnmente para determinar si los animales utilizan vitamina A1 o A2 como cromóforo en sus pigmentos visuales (Govardoski y Fyhrquist, 2000) pero pueden tener varios usos. Por ejemplo, Carvalho y cols. (2011) utilizaron este tipo de plantillas para determinar las  $\lambda_{max}$  en los espectros de absorbancia de los pigmentos visuales de primates. Además de ayudar a determinar la  $\lambda_{max}$  de espectros de absorbancia, estas plantillas se han utilizado para analizar otras características de los pigmentos visuales. Tal es el caso reportado por Hart y cols. (1998) quienes las utilizaron en el ave *Sturnus vulgaris* como base para analizar los pigmentos de conos con valores de  $\lambda_{max}$  en el espectro. Ellos realizaron ajustes a la plantilla porque el espectro de absorbancia que registraron no coincidía perfectamente con las plantillas en el

rango UV. Dong-Gen y cols. (2011) usaron las plantillas para realizar una relación cuantitativa entre la energía de fotoactivación de un pigmento visual y su longitud de onda de máxima absorción. Lo hicieron con la intención de predecir el ruido relativo de diversos pigmentos con la llamada estadística térmica de modos multivibratoriales. En peces se han utilizado en *Salvelinus alpinus* y *Coregonus lavaretus* (Kahilainen y cols., 2016) y en el pez *Acanthopagrus butcheri* (Shand y cols, 2002).

#### **1.1.4 *Xenotoca variata***

*X. variata* es una especie de pez dulceacuícola vivíparo, que pertenece a la familia Goodeidae (Fitzsimmons, 1976; Doadrio y Dominguez-Dominguez, 2004). Los machos de esta familia carecen de un órgano intromitente verdadero, pero poseen un espermatopodio, el cual es un acortamiento de los rayos anteriores de la aleta anal, modificación a través de la cual se podrían eyectar los espermátóforos (Domínguez y Pérez, 2007). Además, esta especie presenta dimorfismo sexual: los machos son de menor tamaño que las hembras (Fitzsimmons, 1976) y poseen una banda amarilla en la aleta caudal, una característica común en especies de la subfamilia Goodeinae (Macias-García y Ramírez, 2005). La presencia de escamas iridiscentes en mayor cantidad en los machos que en las hembras es una de las características más evidentes del dimorfismo sexual que presentan estos peces (Moyaho, 2004).

Se ha descrito que las escamas iridiscentes tienen un rol en diferentes comportamientos como la amedrentación de rivales (Moyaho y cols., 2023) y el cortejo (Moyaho, 2004). Esto sugiere que tales escamas iridiscentes están involucradas en la comunicación intraespecífica en esta especie. Olmos-Santiago (2018) midió las características colorimétricas de estas escamas iridiscentes, y encontró que tanto en los machos como en las hembras su “color” está compuesto por longitudes de onda que varían de 300 a 750 nm, alcanzando una  $\lambda_{max}$  en el rango UV del espectro electromagnético. Este hecho sugiere que *X. variata* podría estar utilizando no solo longitudes de onda cortas, medianas y largas en la comunicación con sus conespecíficos, sino también longitudes en el rango ultravioleta.



**Figura 7.** Distribución espectral de la reflectancia de las escamas iridiscentes de *X. variata* a 90°. Puede observarse que el espectro abarca longitudes de onda UV

y visibles. Tomado de Olmos-Santiago, 2018

## **1.2 PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN**

Conocer los sistemas sensoriales que permiten a un animal interpretar su entorno es necesario para entender la ecología de dicho animal. También la forma en la que él interactúa con su ambiente y con otros animales conespecíficos y heteroespecíficos. El sistema visual es de los más relevantes para estas tareas. Así que analizar y medir de alguna forma lo que este sistema detecta, es fundamental para entender su origen, función y sobre todo para comprender la manera en la que los animales perciben su entorno. Como mencioné más arriba, se sabe que *Xenotoca variata* utiliza las escamas iridiscentes en contextos de comunicación, y que ya se conocen las características colorimétricas de dichas escamas. Así que, valdría la pena investigar si la capacidad del sistema visual de *Xenotoca variata* está en sintonía con estas características colorimétricas.

Específicamente planteo la siguiente pregunta de investigación:

¿Cuál es la fotosensibilidad de los fotorreceptores de *Xenotoca variata*?

## **1.3 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES**

La fotosensibilidad de los fotorreceptores está determinada por los pigmentos visuales que se encuentran en el segmento externo de los conos y bastones.

**Hipótesis:** Los fotorreceptores en la retina de *X. variata* poseen pigmentos visuales sensibles a longitudes de onda UV, cortas, medianas y largas.

De ser cierta esta hipótesis se esperaría:

- i. Encontrar en la retina un tipo de bastón y al menos dos tipos diferentes de conos;
- ii. Hallar diferentes valores de  $\lambda_{max}$  en cada tipo de fotorreceptor;
- iii. Encontrar que la  $\lambda_{max}$  de la absorbancia de al menos uno de los pigmentos se encuentre sintonizada en longitudes de onda UV, y la/las otra esté sintonizada en longitudes de onda más largas.

## **1.4 OBJETIVOS**

### **1.4.1 Objetivo general**

Determinar la sensibilidad espectral de los pigmentos visuales en los fotorreceptores de *X. variata*.

### **1.4.2 Objetivos particulares**

- i. Obtener muestras viables de la retina de *X. variata* para medir la densidad óptica de los pigmentos visuales en sus fotorreceptores;
- ii. Identificar los diferentes tipos de fotorreceptores presentes en la retina;

- iii. Obtener los espectros de absorbancia de los pigmentos visuales en los segmentos externos de conos y bastones en la retina de *X. variata* a lo largo del espectro UV-VIS (300-750 nm);
- iv. Determinar con base en los espectros de absorbancia los tipos de pigmentos presentes en los fotorreceptores de *X. variata*.

## **1.5 MATERIAL Y MÉTODO**

Para determinar la sintonización espectral (i.e., la  $\lambda_{max}$  en el espectro de absorbancia) de los pigmentos en los fotorreceptores de *X. variata* se realizó una microespectrofotometría (MSP) de células individuales. Dicha técnica se realizó en colaboración con el Dr. Ellis Loew en el Departamento de Ciencias Biomédicas en la Universidad de Cornell en Ithaca, Nueva York, Estados Unidos de América.

### **1.5.1 Peces de estudio**

Para realizar la MSP se utilizaron dos peces de *X. variata* adultos, un macho y una hembra. Fueron peces sexualmente maduros identificables por la presencia/ausencia de espermatopodio, de aproximadamente 3 años de edad. Los peces fueron colectados de una de las pozas del Instituto de Fisiología de la BUAP, Puebla, en la que se alojan a los peces que ya han sido utilizados para otros experimentos. Los peces de esa poza son alimentados con alimento

comercial dos veces al día. La poza referida se encuentra a la intemperie.

### **1.5.2 Procedimiento experimental**

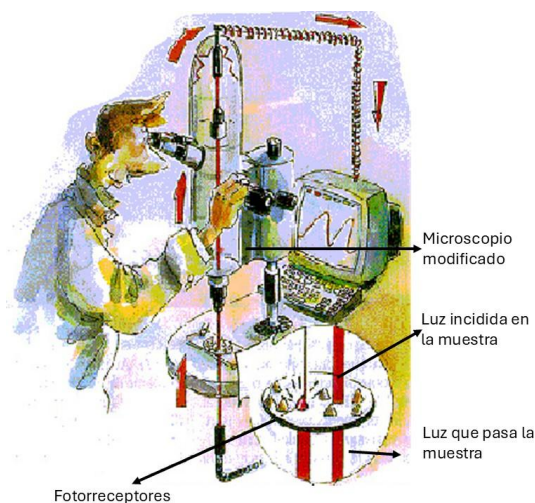
**Traslado de los peces.** Una vez que los peces fueron seleccionados los mantuve durante tres días en el laboratorio de Ecología de la Conducta en una pecera de 51 cm x 26 cm x 30 cm. Alimentados dos veces al día con alimento comercial bajo un fotoperiodo de 12 horas y una temperatura ambiental promedio de 21 °C aproximadamente. Veinticuatro horas antes de trasladar a los peces a los Estados Unidos se les suspendió el alimento para evitar que sus desechos metabólicos contaminaran el agua durante el traslado. Los peces fueron puestos en una bolsa con agua y oxígeno, en una proporción 2:1 respectivamente, a su vez la bolsa fue metida en un contenedor plástico el cual se introdujo en una hielera de unicel con bolsas de gel refrigerante con la intención de disminuir el metabolismo de los peces durante su transportación. Estas medidas de transportación fueron tomadas con la finalidad de aumentar las probabilidades de que los peces llegaran vivos al laboratorio del Dr. Loew.

Los peces fueron transportados en avión como equipaje documentado desde el aeropuerto internacional Benito Juárez de la Ciudad de México al aeropuerto George Bush en Houston, Texas. Pasé por aduana con la documentación correspondiente. Esta documentación constaba del Permiso de Pesca de Fomento para Embarcaciones Menores, folio 016/20, forma 3-177, la

cual es una declaración para la importación o exportación de peces o vida salvaje del Servicio de Peces y Vida Salvaje de los Estados Unidos de América; una carta por parte del Dr. Ellis Loew y otra por parte del Dr. Alejandro Moyaho. Las cartas explicaban la importancia del transporte de peces vivos desde el laboratorio de Ecología de la conducta hacia el laboratorio del Dr. Ellis Loew en la Universidad de Cornell.

Envié los peces de Houston a Ithaca New York por medio del servicio “priority overnight” de la compañía FedEx. Ambos peces llegaron muertos, pero en buenas condiciones para la MSP. Por lo que, se procedió a realizar la disección y el análisis de manera inmediata.

**Microespectrofotometría.** El microespectrofotómetro utilizado tiene las especificaciones descritas en Loew (1982). Está conformado por 5 módulos: un módulo de fuente de luz/monocromador, un módulo de filtro/polarizador/rendija, un módulo de condensador/etapa, un módulo de microscopio estándar con convertidor de infrarrojo y un módulo de fotodetector. Todos los módulos están fijados a soportes en un banco óptico (i.e. riel que permite alinear diferentes instrumentos utilizados para la medición o manejo de la luz), lo que permite una fácil reconfiguración y atenuación de los efectos de la vibración (Figura 8).



**Figura 8.** Ilustración del procedimiento de microespectrofotometría. Se muestran las partes del microespectrofotómetro y el flujo de información desde la muestra hasta el fotodetector y de éste a una computadora (flechas rojas) en la cual la información se traduce a un espectro de absorbancia. Tomado y modificado de fishlarvae.org, 2025.

La microespectrofotometría se realizó con base en la metodología propuesta por Loew (1991). Los ojos fueron extraídos bajo luz roja tenue; fueron seccionados parcialmente y se colocaron en un medio de lavado celular Hank libre de  $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$  a pH 7.4 suplementado con sacarosa al 5% (Sigma-Aldrich, EE.UU). La retina fue retirada y aislada en la oscuridad con ayuda de iluminación y detectores infrarrojos para evitar lo que se conoce como blanqueamiento que hace referencia al proceso por el cual los fotorreceptores pierden sensibilidad a la luz después de un periodo prolongado de exposición a

luz brillante. Un pequeño trozo de retina fue transferido a un cubreobjetos donde fue separado con agujas de tungsteno. Se selló con un cubreobjetos recubierto con grasa de silicona, luego la preparación fue puesta en el microespectrofotómetro y se realizaron los registros.

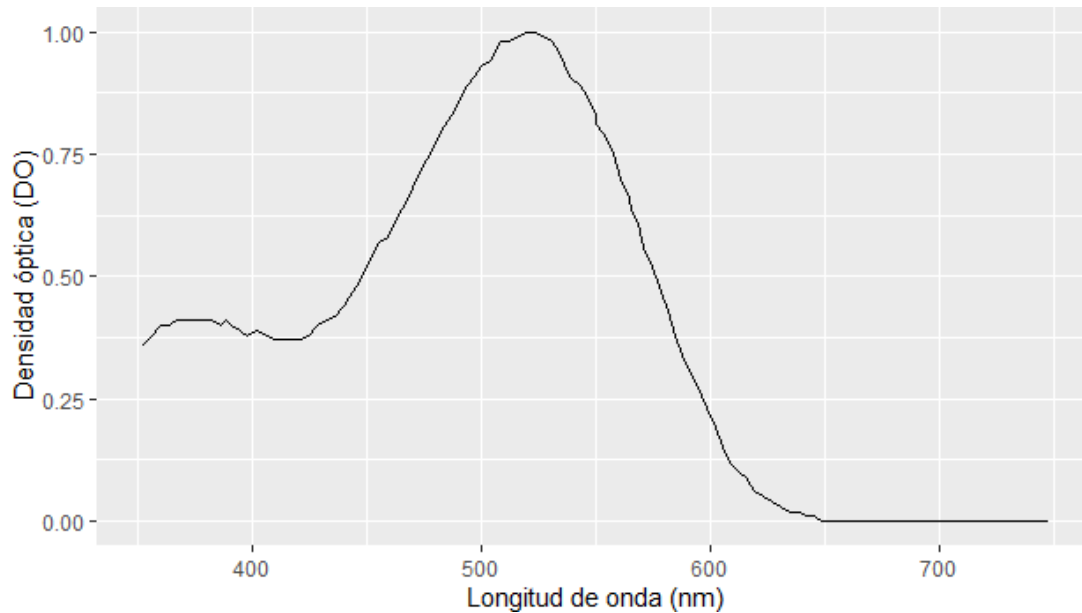
El máximo de absorbancia del pigmento visual se estimó comparándolo con curvas de plantilla (“nomogramas”) de vitamina A1 y vitamina A2 utilizando el método de MacNichol (1986) y Govardovskii y cols. (2000). Los datos brutos de la densidad óptica obtenidos son ajustados con una confianza del 95% y el máximo de absorbancia es estimado. Este valor es utilizado para normalizar (i.e., escalar) el resto de la curva calculada. Se obtienen valores entre 30% y 70% en el extremo de longitudes de onda larga de esta curva, luego que son usados para calcular cinco estimaciones separadas del máximo de absorbancia. Después se construye una tabla para las cinco estimaciones obtenidas mediante métodos de “ajuste de nomogramas”, promediando los cinco valores y calculando la desviación estándar. Se asume que el ajuste que arroja la desviación estándar más baja es la mejor coincidencia con alguna de las plantillas, y de esta forma se determina si el cromóforo es vitamina A1 o A2.

## 1.6 RESULTADOS

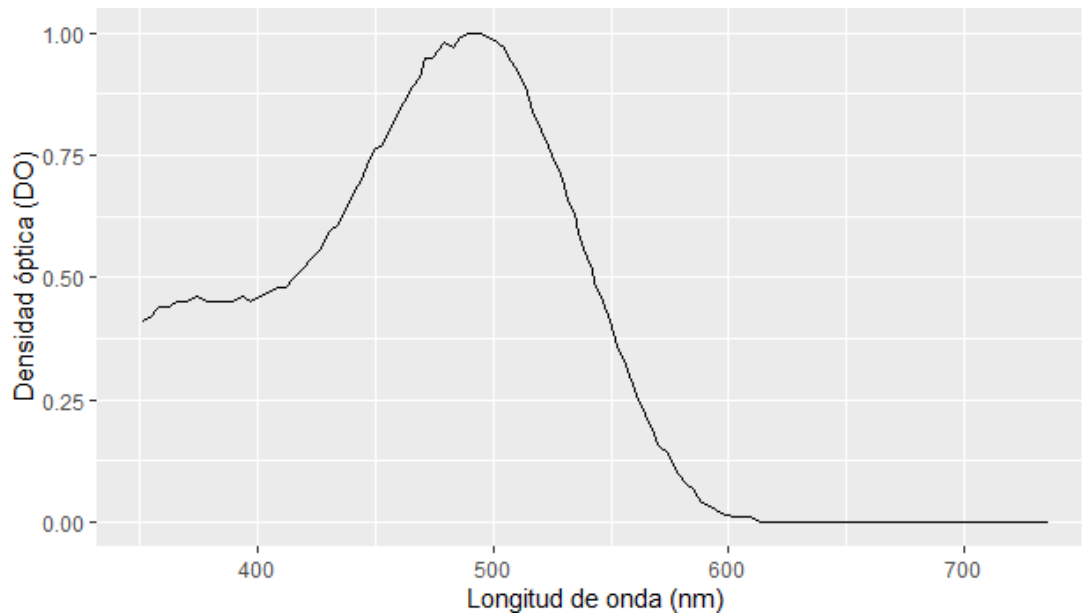
En la preparación de la retina se encontró un tipo de bastón, dos tipos de conos individuales y un tipo de cono doble. Con base en las plantillas propuestas por Govardovskii y cols. (2000) se encontró que los peces de *X. variata* utilizan la vitamina A2 como el cromóforo del pigmento visual en sus fotorreceptores. Además, la plantilla concordó con un espectro obtenido de los pigmentos visuales con una  $\lambda_{max}$  sintonizada en 620 nm.

El pigmento visual del bastón tiene una  $\lambda_{max}$  sintonizada en 512 nm (Figura 9). Uno de los conos de tipo individual tiene una sintonización espectral mayor a la que tienen los demás, la  $\lambda_{max}$  de su espectro de absorbancia es de 490 nm (Figura 10). Es muy probable que sea el miembro único de un mosaico cuadrado. El otro tipo de cono individual es de menor tamaño, su espectro de absorbancia muestra una  $\lambda_{max}$  de 412 nm (Figura 11). Ambos miembros de los conos dobles contienen el mismo pigmento visual. El espectro de absorbancia correspondiente muestra que la  $\lambda_{max}$  se ubica en 620 nm con un pico secundario sintonizado en 410 nm (Figura 12). Es probable que estos conos dobles estén formando los lados del mismo mosaico cuadrado al que pertenece el primer tipo de cono descrito arriba. No se encontró ningún cono cuyo pigmento visual muestre una  $\lambda_{max}$  en el espectro de absorbancia ubicada en el UV. Sin embargo, en los espectros de absorbancia de los demás tipos de conos, estos comprenden

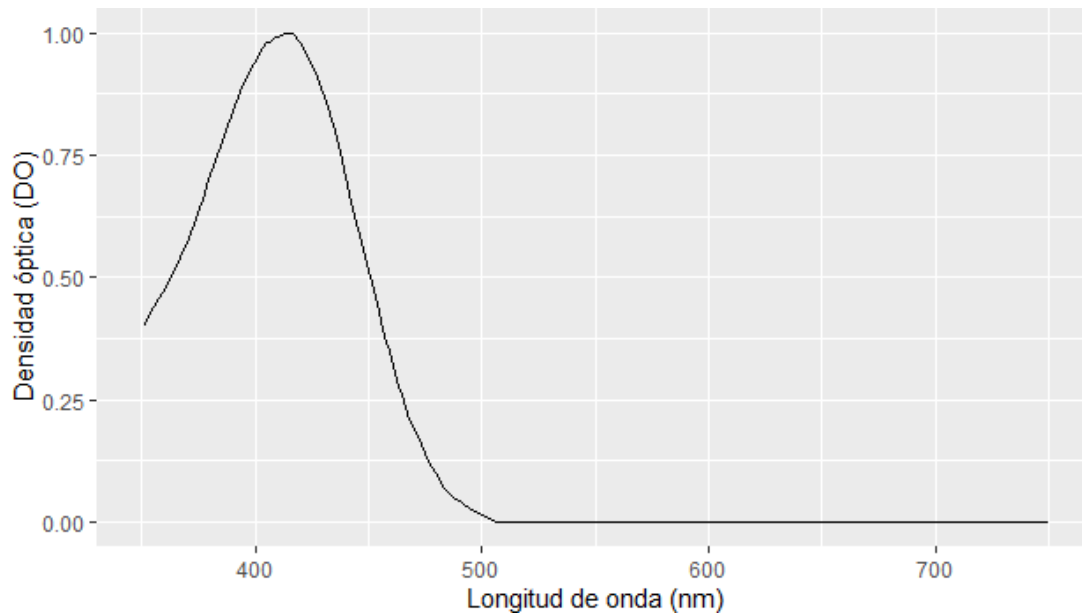
un porcentaje de densidad óptica en el rango de las longitudes de onda menores a 400 nm, es decir que su absorbancia secundaria incluye a la luz UV.



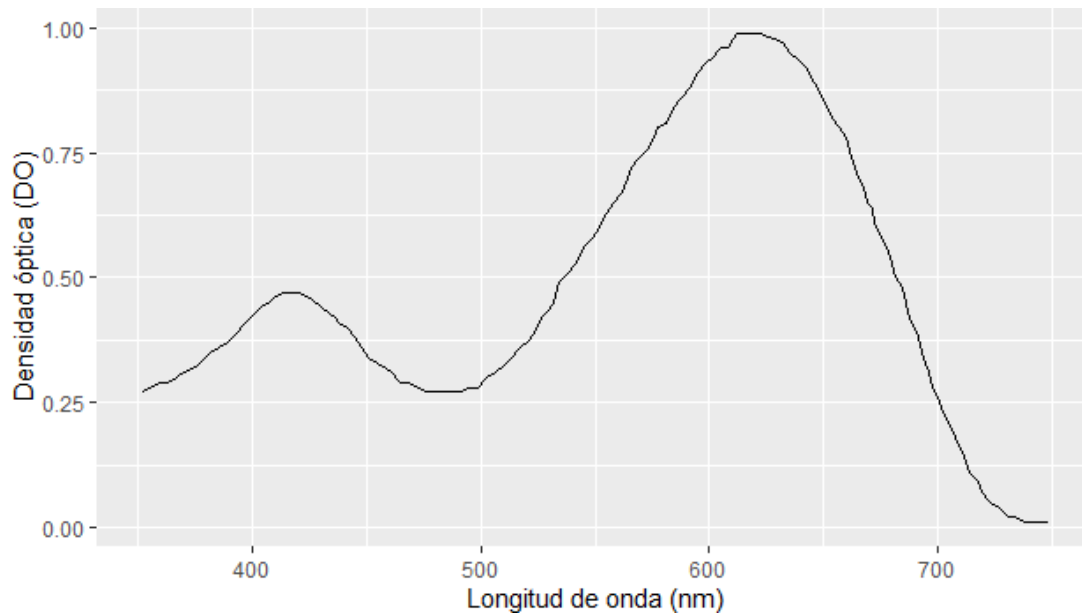
**Figura 9.** Espectro de absorbancia del pigmento visual del fotorreceptor del tipo bastón encontrado en la retina de *X. variata*. Se muestra la densidad óptica (OD) en función de la longitud de onda (nm). Se puede apreciar que la  $\lambda_{max}$  está ubicada en 512 nm. También se puede observar que la distribución espectral alcanza el rango UV.



**Figura 10.** Espectro de absorbancia del pigmento visual del tipo de cono individual, el de mayor tamaño, encontrado en la retina de *X. variata*. La distribución muestra la densidad óptica (OD) en función de la longitud de onda (nm). Se aprecia que la  $\lambda_{max}$  está sintonizada en 490 nm. Además, puede observarse que la distribución espectral se extiende al rango UV.



**Figura 11.** Espectro de absorbanza del pigmento visual del tipo de cono individual, el de menor tamaño encontrado en la retina de *X. variata*. La figura muestra la densidad óptica (OD) en función de la longitud de onda (nm). Se puede apreciar que la  $\lambda_{max}$  está sintonizada en 412 nm, y que la distribución espectral alcanza parte del rango UV.



**Figura 12.** Espectro de absorbancia del pigmento visual del tipo de cono doble encontrado en la retina de *X. variata*. La imagen muestra la densidad óptica (OD) en función de la longitud de onda (nm). Se puede observar que la  $\lambda_{max}$  está ubicada en 620 nm, mientras que el pico secundario está en 410 nm. También es posible observar que la distribución espectral cubre parte del rango UV.

## 1.7 DISCUSIÓN

En la retina de *X. variata* encontramos un tipo de bastón, dos conos sencillos y un cono doble o gemelo. En general, la estructura de la retina evolucionó como resultado de condiciones lumínicas locales, factor que está ligado comúnmente a la profundidad de los cuerpos de agua en los que habitan los peces (Bowmaker y

cols., 1993; Partridge y Cummings, 1999). Así que se ha sugerido que el tipo particular de arreglo de la retina garantiza una función uniforme en todo el campo visual (Keeley, 2020). Se ha reportado que los peces dulceacuícolas que viven en la superficie de los cuerpos de agua poseen receptores como los encontrados en *X. variata* y también que los conos dobles están organizados en mosaico. La organización retiniana en los peces que habitan en la superficie del lago Baikal ejemplifica este aspecto: tienen un tipo de bastón, al menos un cono sencillo y al menos un cono doble (Bowmaker y cols., 1993). Algo similar ocurre con varios peces teleósteos que habitan el río Nilo (El-Mansi y cols., 2018), en ellos el arreglo de los fotorreceptores en la retina parece cambiar en función de si los peces son diurnos o nocturnos.

Respecto a la sintonización espectral de los fotorreceptores encontrados en la retina de *X. variata*, la  $\lambda_{max}$  del bastón está localizada a los 521 nm, el cono simple en 490 nm, el cono sencillo pequeño en 412 nm y el cono doble en 620 nm y en 410 nm aproximadamente. No se encontró ningún cono con una  $\lambda_{max}$  en el rango del espectro UV, aunque la absorbancia de los tipos de conos hallados si incluye a éste en un porcentaje considerable. Los peces teleósteos exhiben variaciones amplias en su sensibilidad escotópica, las cuales parecen coincidir con el ambiente fótico (Bowmaker y cols., 1993). La sintonización espectral de los bastones de *X. variata* coincide con lo que se ha reportado para

peces de agua dulce. La mayoría de estos peces usan vitamina A2 o una mezcla de A1 y A2 como cromóforo del pigmento visual con sintonizaciones espectrales de aproximadamente 565 nm (Jokela-Määttä, y cols., 2007; Corbo, 2021). Se sabe que en el cromóforo A2 la  $\lambda_{max}$  se encuentra a longitudes de onda largas, lo que hace más amplio el espectro de absorbancia, disminuye la fotosensibilidad del pigmento e incrementa el ruido térmico (i.e., activación espontánea de los bastones debido a fluctuaciones de energía térmica, incluso en ausencia de luz) debido a la presencia de un doble enlace adicional dentro del anillo  $\beta$ -ionona de A2.(Corbo, 2021). Esto puede interferir con la capacidad de los bastones para detectar señales luminosas débiles, especialmente en condiciones de poca luz. Un ejemplo de ello son los peces de diferentes lagos finlandeses (Jokela-Määttä y cols., 2007) y peces del lago Baikal (Bowmaker y cols., 1993).

La sintonización espectral en los conos de los peces teleósteos es amplia, ya que el espectro de luz disponible bajo el agua varía por las condiciones y particularidades del ambiente acuático porque el agua actúa como un monocromador (i.e., dispositivo óptico que separa la luz en sus diferentes longitudes de onda) (Carleton y cols., 2020). Los conos están divididos morfológicamente en conos sencillos, dobles (o gemelos si son casi idénticos), triples e incluso cuádruples. Los conos sencillos generalmente se sintonizan a longitudes de onda variables dependiendo de la luz disponible en el ambiente;

mientras que los conos múltiples alcanzan la  $\lambda_{max}$  a longitudes de onda medianas o largas, empatadas en la mayoría de los casos con la longitud de onda predominante del ambiente acuático local (Carleton y cols., 2020). La sintonización espectral encontrada en los conos de *X. variata* coincide con esta información. Los conos sencillos están sintonizados a longitudes de onda cortas y el pico principal del cono doble a longitudes de onda largas y el otro pico a longitudes de onda cortas. Esto indica que *X. variata* puede tener un rango visual en el que están incluidas longitudes de onda cortas, medianas y largas, confirmando los resultados en pruebas previas de comportamiento (De la Rosa, 2020). En este estudio el autor sometió a los peces a pruebas de Ishihara modificadas, en las cuales los peces pudieron identificar la ubicación de su alimento por medio de la discriminación de un color. La amplitud espectral encontrada también podría sugerir que las longitudes de onda cortas son las predominantes en su ambiente acuático o al menos que son importantes para realizar alguna tarea como el forrajeo o para algún tipo de comunicación. Sobre todo, porque se sabe que la disponibilidad de ciertas longitudes de onda de ambientes acuáticos diferentes coincide frecuentemente con las características de sensibilidad espectral de los peces que los habitan (Bowmaker y cols., 1993).

No se encontraron conos con una  $\lambda_{max}$  en el rango UV, lo cual es contrario a lo esperado. Olmos-Santiago (2018) reportó que las escamas

iridiscentes de *X. variata* poseen un importante componente de reflectancia en el rango UV, incluso la  $\lambda_{max}$  se ubica en este rango. Así que se esperaría que *X. variata* lo estuviera utilizando en algún tipo de comunicación. Una degeneración rápida pudo ser una de las razones por las cuales no se encontró este tipo de conos. Según Loew (2023, comunicación personal) este tipo de conos es muy sensible siendo los primero en degradarse a la muerte del pez. Y aunque los peces llegaron en buen estado para hacer la MSP, no se sabe con certeza cuanto tiempo llevaban muertos. Sería interesante volver a realizar el procedimiento intentando que las muestras llegasen más rápido.

El hecho de no haber encontrado conos con una  $\lambda_{max}$  sintonizada en el espectro UV no significa que *X. variata* no lo perciba. Todos los espectros de absorbancia que se registraron incluyen una buena parte de UV (Figuras 4, 5 y 6), lo cual significa que los pigmentos de estos conos son sensibles a esas longitudes de onda. En el año 2003 Losey y cols., propusieron que podría haber tres tipos de conos sensibles al UV: i) “UV sensitive”, los cuales pueden detectar la luz UV porque su pico de absorbancia secundaria o pico beta incluye este rango del espectro. Sin embargo, los animales que lo tienen no poseen células receptoras especializadas para detectar directamente UV y probablemente carecen de discriminación de ese tono; ii) “UV-specialized”, estos conos poseen receptores sensibles específicos para el UV, y presentan un pico de absorbancia

entre los 300 y 400 nm. Los animales que los poseen pueden discriminar el tono UV y por lo tanto presentar visión UV verdadera y; iii) los conos “Violet-specialized” los cuales poseen receptores sensibles a luz violeta, con picos de absorbancia en longitudes de onda mayores a 400 nm. Parece que *X. variata* podría poseer conos tipo “UV-sensitive”, con los cuales podría detectar este tipo de luz sin discriminarla como un color más. Podría, en todo caso, estarlo percibiendo como una característica acromática que tal vez sea utilizada para resaltar las señales intermitentes que los peces emiten con sus escamas iridiscentes. De ser así estaría pasando algo similar a lo que ocurre con la reflectancia UV iridiscente en los machos de la mariposa *Colias eurytheme*, los cuales la usan para mandar señales intermitentes brillantes que destacan del entorno verde oscuro que absorbe la luz UV (Rutowski y cols., 2007).

Además, hay que considerar que el arreglo de los conos en la retina de los vertebrados varía entre especies y proporciona sensibilidades espectrales particulares en cada una; incluso en la misma retina podemos encontrar zonas especializadas para percibir longitudes de onda particulares. Como lo reportado por Marshall y cols. (2006) para los peces de arrecife de coral, los cuales tienen un sistema visual a color con un rango espectral amplio, gracias al acomodo de los fotorreceptores en el mosaico retiniano. Un acomodo como este puede conferir sensibilidades espectrales más amplias que aquellas que pueden inferirse al

interpretar los espectros de absorbancia de manera individual (Carleton, 2020).

En el caso de *X. variata*, las plantillas de espectros de absorbancia fueron utilizadas para determinar si este pez utiliza vitamina A1 o A2 como cromóforo en sus pigmentos visuales. Se determinó que el espectro de absorbancia se ajusta mejor a la plantilla de vitamina A2. Este cromóforo es común en peces de agua dulce, mientras que el otro (A1) lo es para peces de agua salada (Toyama y cols., 2008; Corbo, 2021). Desde hace varias décadas se ha propuesto que la sensibilidad espectral se correlaciona con el ambiente fótico, favoreciendo la detección de blancos específicos contra el fondo ambiental (Lythgoe, 1979; Cummings y Partridge, 2001). Esta relación también aplica para el tipo de cromóforo. Siguiendo esta idea se podría anticipar que los sistemas visuales de los peces de agua dulce habrían evolucionado para ser máximamente sensibles a longitudes de onda más largas, aprovechando los cambios batocrómicos (fenómeno que define el desplazamiento de  $\lambda_{max}$  a longitudes de onda más largas) de las porfiropsinas (i.e., pigmentos visuales presentes en algunos organismos fotosintéticos, que contienen un residuo de porfirina unido a una proteína) (Toyama y cols., 2008).

Lo anterior coincide con el ambiente en el que viven los peces dulceacuícolas, donde las partículas suspendidas en la columna de agua dispersan o absorben la luz principalmente las longitudes de onda corta. Por lo tanto, esta

parte del espectro electromagnético es atenuada quedando disponibles en el ambiente longitudes de onda superiores a los 470 nm aproximadamente (Cummings y Partridge, 2001; Toyama y cols., 2008). Sin embargo, hay que decir que este no siempre es el caso. Existen muchos peces dulceacuícolas que viven en aguas someras con un ambiente fótico más brillante, que también pueden percibir longitudes de onda cortas (Toyama y cols., 2008). *X. variata* puede ser ejemplo de este último caso, ya que vive en aguas someras, pero con un grado de contaminación creciente que llena su hábitat con partículas que enturbian el agua, y que podrían estar disminuyendo la cantidad de luz UV disponible en su hábitat (Fitzsimmons, 1972).

## **1.8 CONCLUSIÓN**

*Xenotoca variata* posee fotorreceptores que le permiten detectar longitudes de onda cortas, medianas y largas. No posee un pigmento visual especializado para detectar el UV pero los espectros de absorbancia secundarios de los otros pigmentos visuales incluyen este rango del espectro electromagnético.

## **1.9 BIBLIOGRAFÍA**

Bowmaker J., Govardovskii V., Shukolyukov S., Zueva L., Hunr D., Sideleva A. y Smirnova O. 1994. Visual Pigments and the Photic Environment: the Cottoid Fish of Lake Baikal. *Vision Res.* 34(5): 591-605.

- Bowmaker J. 2008. Evolution of vertebrate visual pigments. *Vision research*. 48: 2022-2041.
- Cameron D. y Pugh E. 1991. Double cones as a basis for a new type of polarization vision in vertebrates. *Nature* 353: 161–164.
- Carleton K., Escobar-Camacho D., Stieb S., Cortesi F. y Marshall N. 2020. Seeing the rainbow: mechanisms underlying spectral sensitivity in teleost fishes. *Journal of Experimental Biology*. 223: doi:10.1242/jeb.19333.
- Carvalho L., Davies Q., Robinson P. y Hunt D. 2012. Spectral tuning and evolution of primate short-wavelength-sensitive visual pigments. *Proc. R. Soc. B*. 279: 387–393.
- Corbo J. 2021. Vitamin A1/A2 chromophore exchange: Its role in spectral tuning and visual plasticity. *Developmental Biology*. 475: 145–155.
- Cummings M. y Partridge J. 2001. Visual pigments and optical habitats of surfperch (Embiotocidae) in the California kelp forest. *J. Comp. Physiol. A*. 187: 875–889.
- De la Rosa D. 2020. Caracterización de la visión a color de *Xenotoca variata* [Tesis para obtener el título de licenciado]. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Dong-Gen L., Yue W., Ala-Laurila P. y Yau K. 2011. Activation of Visual Pigments by Light and Heat. *Science*. 232: 1307-1312.

- Douglas R. y Jeffery G. 2014. The spectral transmission of ocular media suggests ultraviolet sensitivity is widespread among mammals. *Proceedings of the Royal Society B*. 281: 20132995.
- El-Mansi A., Fouda Y. y Sabry D. 2018. Comparative Structural and Functional Study on the Eye of Freshwater Teleosts: *Clarias gariepinus*, *Malapterurus electricus*, *Anguilla anguilla* and *Oreochromis niloticus*. *Folia Biologica (Kraków)*. 66(2): 90-102.
- fishlarvae.org. 2025. *Microspectrophotometry*. En:  
<https://fishlarvae.org/equipment-techniques/microspectrophotometry/>.
- Fitzsimmons J. 1972. A revisión of two genera of goodeid fishes (Cyprinodontiformes, Osteichthyes) from the Mexican Plateau. *Copeia*. 728-756.
- Fitzsimmons J. 1976. Ethological isolation mechanisms in goodeid fishes of the genus *Xenotoca* (Cyprinodontiformes, Osteichthyes). *Bulletin Southern California Academy of Sciences*. 75:84-89.
- Gray M., Smith R., Soules K., John S. y Link. B. 2009. The Aqueous Humor Outflow Pathway of Zebrafish. *IOVS*. 50(4): -1515-1521.
- Govardovskii V., Fyhrquist N., Reuter T., Kuzmin D. y Donner K. 2000. In search of the visual pigment template. *Vis Neuroscience*. 17(4):509-528.
- Guzmán-Bermúdez Y., Lozano-Gallardo A., Gonzales-Rubio R., Méndez J., Correa-La Torre J. y Siche R. 2019. Predicción de la frescura de *Sciaena deliciosa* “lorna”

- utilizando imágenes hiperespectrales. *Agroind. sci.* 9(1): 99-107.
- Hart N., Partridge J. y Cuthill I. 1998. Visual pigments, oil droplets and cone photoreceptor distribution in the european starling (*Sturnus vulgaris*). *The Journal of Experimental Biology.* 201: 1433–1446.
- Hawryshyn C., Haimberger T. y Deutschlander M. 2001. Microspectrophotometric measurements of vertebrate photoreceptors using CCD-based detection technology. *J Exp Biol.* 204 (14): 2431-2438.
- Jaroszyńska N., Harding P. y Moosajee M. 2021. Metabolism in the Zebrafish Retina. *Journal of Developmental Biology.* 9(1). doi.org/10.3390/jdb9010010.
- Jokela-Määttä M., Smura T., Aaltonen A. y Ala-Laurila P. 2007. Visual pigments of Baltic Sea fishes of marine and limnic origin. *Visual Neuroscience.* 24: 389–398.
- Kahilainen K., Smura T., Knudsen R., Amundsen P., Jokela-Määttä M. y Donner K. 2016. Visual pigments of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) and whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) morphs in subarctic lakes *Hydrobiologia.* 783: 223–237.
- Keeley P., Eglen S. y Reese B. 2020. From random to regular: Variation in the patterning of retinal mosaics. *J Comp Neurol.* 2020. 528(13):2135-2160.
- Loew E. 1982. A field-portable microspectrophotometer. En: Packer L (ed) *Methods in enzymology.* Vol. 81H. Academic Press, New York, pp 647–654.

- Loew E. 1994. A Third, Ultraviolet-Sensitive, Visual Pigment in the Tokay Gecko (*Gecko gekko*). *Vision Res.* 34(11): 1427-1431.
- Losey G., McFarland W., Loew E., Zamzow J., Nelson P. y Marshall N. 2003. Visual Biology of Hawaiian Coral Reef Fishes I. Ocular Transmission and Visual Pigments. *Copeia.* 3: 433-454.
- Lythgoe J. 1979. *The Ecology of Vision*. Clarendon Press, Oxford.
- Marchiafava P. 1985. Cell coupling in double cones of the fish retina. *Proc. R. Soc. Lond. B* 226: 211–215.
- Marshall N., Vorobyev M. y Siebeck U. 2006. What does a reef fish see when it sees a reef fish? En: *Fish Communication* (ed. L. F., S. P. Collin, M. P. and B. G. K). Enfield, NH: Science Publishers Inc.
- McCandless R., Hoffert R y Fromm P. 1968. Light transmisión by corneas, aqueous humor and crystalline lenses of fishes. *Vision Res.* 9: 223-232.
- Montefusco-Pereira C. y Alves L. 2016. El humor vítreo como fluido biológico de importancia clínica en ciencias forenses. *Acta bioquím. clín. Latinoam.* 50(1): 27-35.
- Moyaho A., Macias C. y Avila-Luna E. 2004. Mate choice and visibility in the expression of a sexually dimorphic trait in a goodeid fish (*Xenotoca variata*). *Canadian Journal of Zoology.* 82: 1917-1922.

- Moyaho A., Salazar-Bautista J., Beristain-Castillo E. y Flores Urbina A. 2023. Iridescent scales signal male fighting ability to access females in the jewelled splitfin *Xenotoca variata*. *J Fish Biol.* 102(4): 794-802.
- Nosaki H. 1969. Electrophysiological Study of Color Encoding in the Compound Eye of Cryfish, *Procambarus clarkii*. *Zeitschrift fürvergleichende Physiologie.* 64: 318-323.
- Nymark S., Frederiksen R., Woodruff M., Cornwall M. y Fain G. 2012. Bleaching of mouse rods: microspectrophotometry and suction-electrode recording. *J Physiol.* 590(10):2353-2364.
- Olmos-Santiago N. 2018. Descripción morfológica y funcional de las estructuras que producen color iridiscente en los peces *Xenotoca variata* [Tesis para obtener el título de maestría]. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Pignatelli V., Champ C., Marshall J. y Vorobyev M. 2010. Double cones are used for colour discrimination in the reef fish, *Rhinecanthus aculeatus*. *Biol. Lett.* 6: 537-539.
- Roychoudhuri C. y Lakshminarayanan V. 2006. Role of the retinal detector array in perceiving the superposition effects of light. *Proceedings of SPIE.* DOI: 10.1117/12.683112.
- Rutowski R., Macedonia J., Merry J., Morehouse N., Taylor-Taft L., Gaalema D., Kemp D. y Papke R. 2007. Iridescent ultraviolet signal in the orange sulphur

butterfly (*Colias eurytheme*): spatial, temporal and spectral properties.

Biological Journal of the Linnean Society. 90: 349–364.

Savelli I., Novales I., Iwanicki T. y Taylor J. 2018. Parallel opsin switches in multiple cone types of the starry founder retina: tuning visual pigment composition for a demersal life style. Sci Rep. 8(1): 4763. doi: 10.1038/s41598-018-23008-y.

Shand J., Hart N., Thomas N. y Partridge J. 2002. Developmental changes in the cone visual pigments of black bream *Acanthopagrus butcheri*. The Journal of Experimental Biology. 205: 3661–3667.

Shi Y. y Yokoyama S. 2003. Molecular Analysis of the Evolutionary Significance of Ultraviolet Vision in Vertebrates. Proceedings of the National Academy of Science. 100(14): 8308-8313.

Zepeda C. y Lira-Rocha A. 2007. Obtención de derivados 1-NSustituidos de Melatonina. Revista del Centro de Investigación de la Universidad la Salle 7(28):49-68.

## **2 CAPÍTULO II: FUNCIÓN DE LA COLORACIÓN ULTRAVIOLETA EN LA COMUNICACIÓN DEL PEZ *Xenotoca variata***

### **Resumen**

La coloración ultravioleta (UV) es un rasgo de muchas especies de animales que está comúnmente ligada a la comunicación social. La coloración suele seguir una distribución espacial regular en el cuerpo de los animales de la especie que la presenta. *Xenotoca variata* es una especie de pez dulceacuícola endémico de la Meseta Central de México que posee escamas iridiscentes. Recientemente se ha reportado que estas escamas reflejan luz UV, por lo que cabe preguntar si estos peces presentan algún patrón de coloración UV que pudiera tener una función comunicativa. Los objetivos del estudio fueron determinar si estos peces muestran un patrón de coloración UV en su cuerpo, y de ser así, establecer para qué y cómo pudieran usarla. Puse a prueba algunas de las predicciones que resultan de las funciones comunicativas que se han propuesto para explicar la presencia de la coloración ultravioleta: ii) un ornamento sexual masculino que tiene una función en la elección femenina de pareja, i) un componente de las

señales exhibidas durante interacciones territoriales, iii) un medio de reconocimiento de especie/individuo. Para lograrlo realicé experimentos de comportamiento en los que permití o bloqueé el paso de la luz UV y medí la preferencia de los peces por conespecíficos expuestos a estas manipulaciones experimentales. Los resultados no mostraron alguna preferencia de *X. variata* por ninguno de los tratamientos. También tomé fotografías ultravioleta de los peces y no encontré evidencia de que presenten un patrón de coloración exclusivamente UV. Se puede concluir que la coloración UV en *Xenotoca variata* es propia de las escamas iridiscentes y que posiblemente no es utilizada como una señal en los contextos de comunicación en los que se evaluó.

## **2.1 SUSTENTO TEÓRICO**

### **2.1.1 Luz ultravioleta**

La radiación electromagnética es un continuo que varía de ondas largas, como las de radio que son de energía baja, a ondas cortas, como las de los rayos gamma, que son de energía elevada. No obstante, la mayoría de los animales que tienen la capacidad de percibirla visualmente, solo son sensibles a una porción (310-800 nm), la que llamamos luz visible (Hunt y cols., 2001).

Esta porción perceptible, a su vez, se divide en lo que se conoce como espectro infrarrojo (700-800 nm), espectro visible (400-700 nm) y espectro UV (310-400 nm). Este último, de hecho, podría abarcar longitudes de onda de 100 a

400 nm (Vázquez y Hanslmeier, 2006) e incluir UVC (100-280 nm), UVB (280-315 nm) y UVA (315-400 nm) (Glaser, 2001). Muchos animales poseen filtros en su medio ocular que impiden el paso de gran parte de la radiación electromagnética. Los animales que perciben UV solo perciben el UVA. Ninguna estructura ocular transmite radiación significativa por debajo de los 310 nm, debido a que hay componentes proteicos y ácidos nucleicos que la absorben (Douglas y Marshall, 1999).

Aun así, la capacidad de percibir la luz UV está ampliamente distribuida en el reino animal tanto en animales vertebrados como invertebrados (Toveé, 1995). En el caso de los primeros, se sabe que la luz UV es utilizada en diferentes tipos de comunicación. Ésta ocurre cuando un animal, el emisor, exhibe alguna parte de su cuerpo o ejecuta algún comportamiento que altera el comportamiento del animal receptor; generalmente los dos participantes obtienen beneficios en esta interacción (Krebs y Davies, 1993). Se conoce que la comunicación intraespecífica con base en la coloración UV ocurre en vertebrados como las aves (Hunt y cols., 2001; Stevens y Cuthill, 2007) y los peces (Losey, 2002; Cummings y cols., 2003; Cummings y cols., 2006); y en invertebrados como las mariposas (Rutowski y cols., 2007). También se sabe que algunas especies de colibríes (Goldsmith, 1980), peces (Novales, 2012) y una especie de halcón (Viitala y cols., 1995) utilizan la coloración UV durante el forrajeo (i.e. la obtención de alimento

mediante la búsqueda, reconocimiento y captura de elementos alimenticios) ya que pueden verla presente en sus presas o alimento y esto los ayuda a detectarlos (Campbell y Reece, 2007).

### **2.1.2 Comunicación social en peces con coloración ultravioleta**

Existen diversas especies de peces que utilizan la visión UV en un contexto de comunicación. Al tener estas especies la capacidad de producir y percibir coloración UV, crean señales (i.e. un acto o estructura que altera el comportamiento de otro organismo, y que evolucionó por ese efecto, y cuya efectividad obedece a que la respuesta del receptor también evolucionó a la par; Maynard Smith y Harper, 2003). Algunas señales emitidas por otros animales pueden resultar obvias para el humano, pero otras pueden no serlo ya que involucran modalidades sensoriales que operan en un rango de sensibilidad imperceptible para nosotros (Laidre y Johnston, 2013), como la coloración UV. Si cierta especie de pez posee coloración con un componente UV otras especies podrían percibirlo. De acuerdo con Siebeck (2014) los peces que utilizan la coloración UV, lo hacen en los siguientes comportamientos:

**Elección de pareja de apareamiento.** La elección de pareja puede definirse como un proceso que conduce a los miembros de un sexo a aparearse con miembros del sexo opuesto que presenten rasgos particulares que los hacen

atractivos (Dominic, 2015; Rosenthal, 2017). Existen varios ejemplos de la relación de la coloración UV con muchos de esos rasgos. Por ejemplo, las hembras de la especie *Girardinichthys multiradiatus* —un pez vivíparo de la subfamilia Goodeinae— prefieren permanecer cerca de los machos que se encuentran en condiciones lumínicas que incluyen el rango espectral UV (Macías y Burt de Perera, 2002). Lo mismo ocurre en el pez *Gasterosteus aculeatus* (Rick y cols., 2005) En el guppy *Poecilia reticulata* la cantidad de las exhibiciones de cortejo que hacen los machos durante la elección de pareja, se relaciona negativamente con la cantidad de luz UV en condiciones naturales (Archard y cols., 2009).

**Defensa o invasión de un territorio.** Los individuos de una población buscan habitualmente recursos. Cuando los encuentran, dos o más individuos pueden entrar en conflicto (i.e. pelear) al reclamar el derecho exclusivo de explotarlo. Aquel individuo que haya invertido tiempo y energía para conocer y evaluar un territorio lo defenderá con más fuerza (Maynard y cols., 1976; Andersson y Simmons, 2006). Los individuos sociables formarán jerarquías con base en relaciones de dominancia y subordinación relativamente estables basadas, entre otras razones, en el reconocimiento individual. Este tipo de relación implica para cada individuo una evaluación de los costos y beneficios de ceder o no ante un rival (Kaufmann, 1983, Pershyn y col., 2024). Interacciones en las que los individuos se confrontan y evalúan los costos y beneficios de pelear con un rival

por el acceso a un recurso limitado se definen como interacciones territoriales. Por ejemplo, los peces de las especies *Pomacentrus amboinensis* (Siebeck, 2004) y *Gasterosteus aculeatus* (Rick y Bakker, 2008) muestran este tipo de interacciones en las que los rivales exhiben manchas UV que usan como señales visuales durante una disputa o defensa de un territorio. En ambas especies un pez con el dominio sobre un territorio ataca más a un pez intruso en condiciones de luz UV (UV+) que sin ella (UV-).

**Reconocimiento especie-individuo.** El reconocimiento interindividual es un rasgo adaptativo (i.e. la variante de un carácter de comportamiento con la adecuación —eficacia biológica— más alta; Fox y Westneat, 2010). Es esencial para la ejecución de una variedad de comportamientos sociales tales como el establecimiento de una jerarquía de dominancia, la defensa de un territorio, la crianza cooperativa, el emparejamiento monógamo, y el reconocimiento de padres y descendientes (Salva y cols., 2012). Los peces utilizan señales visuales específicas para reconocer e identificar a sus conespecíficos (individuos de su propia especie) en condiciones ambientales particulares. Tal es el caso del pez *Pomacentrus amboinensis*, cuyos individuos muestran ataques frecuentes y prolongados entre sí cuando son expuestos a UV+ (Siebeck, 2004), lo cual sugiere el reconocimiento de esta coloración en conespecíficos. En el pez *Neolompragus pulcher* Sabol y cols., (2017) sugieren que la coloración UV que expresan juega

un papel en la identificación de individuos conocidos, ya que los machos muestran un mayor número de ataques cuando pueden ver la coloración UV de sus conespecíficos y cuando son individuos familiares. En este marco este tipo de coloración puede usarse como un “canal privado” de comunicación entre conespecíficos. Por ejemplo, Cummings y cols. (2003) reportaron que los machos de la especie *Xiphophorus nigrensis* utilizan la coloración UV durante el cortejo, lo que atrae a las hembras, pero no a su depredador principal (*Astyanax mexicanus*), quien no posee la capacidad de percibir luz UV.

**Comportamiento de cardumen.** Radakov (1972) denomina cardumen “a un grupo de individuos, generalmente de la misma especie y etapa de desarrollo, que mantienen temporal y activamente contacto entre sí con beneficios mutuos. Los individuos pueden o no exhibir una coordinación en sus acciones. La apariencia externa del cardumen puede diferir, dependiendo del ambiente y la condición de los peces”. Los peces que componen el cardumen pueden modificarlo de acuerdo con sus necesidades, y variar no solo entre especies sino entre conespecíficos en función de su edad, tamaño corporal, estado motivacional (e.g. hambre, descanso, etc.), condición fisiológica y factores ambientales (Pavlov y Kasumyan, 2000). Modarresie y cols. (2006) reportaron que los peces espinosos (*Gasterosteus aculeatus*), quienes presentan comportamiento de cardumen, prefirieron acercarse a un grupo (cardumen) de conespecíficos cuando se

encontraban en condiciones UV+ y no cuando se encontraban en condiciones UV-. Los autores sugieren que estos peces podrían estar utilizando la coloración UV durante pautas que se realizan para mantener el cardumen.

### **2.1.3 Patrones de coloración ultravioleta**

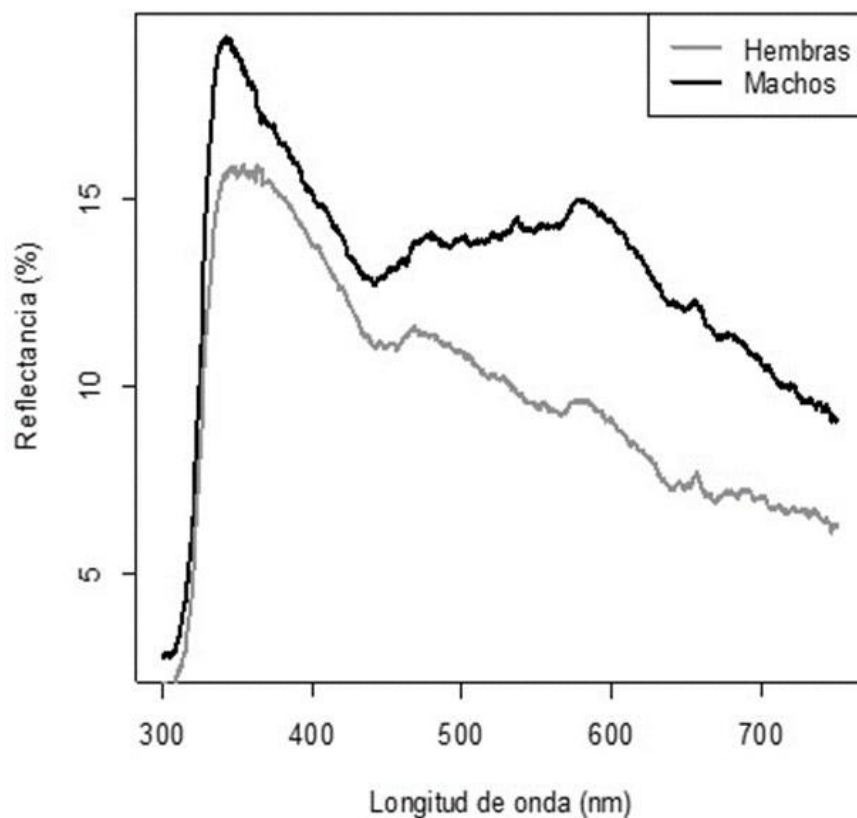
Los animales presentan patrones de coloración cuya función es comunicar un mensaje a sus conespecíficos o a heteroespecíficos (i.e., animales de otra especie). Estos colores pueden ser de tres tipos en función de cómo se producen y sus características: pigmentarios, fluorescentes y estructurales (Bradbury y Vehrencamp, 2011). Este último tipo ocurre por la reflexión selectiva de longitudes de onda, y es producida por nanoestructuras en el integumento de los animales. Estas estructuras están conformadas por materiales de estructura cristalina (e.g. guanina en peces) intercaladas con citoplasma, aire o material extracelular (Osorio y Ham, 2002). Hay cinco tipos de nanoestructuras reportadas que producen este tipo de coloración: i) capas finas, que es una lámina delgada de material transparente con un índice de refracción diferente al del material adyacente lo cual provoca la difracción de la luz y la sintonización de una longitud de onda (Kinoshita y Yoshioka, 2005); ii) reflector multicapa, esta nanoestructura consiste en una serie de laminas de diferente material intercaladas, que forman una pila por la cual la luz viaja difractándose cada vez que pasa por una de estas láminas (Kinoshita y Yoshioka, 2005); iii) rejillas de

difracción, este es un arreglo que cuenta con hendiduras distribuidas periódicamente las cuales refractan la luz; iv) arreglos multidimensionales, son matrices de dos o tres dimensiones que forman estructuras tipo esponja, al travesar estas estructuras una parte de la luz se refracta y otra parte se refleja produciendo un color y; v) dispersión difusa, esta se logra con arreglos desordenados de material coloidal o láminas con diferente índice de refracción. La iridiscencia y la coloración UV son producidas por coloración estructural (Bradbury y Vehrencamp, 2011). La nanoestructura responsable de generarlas es propia de la especie que la presente.

Para poder percibir estos colores los peces teleósteos muestran una gran diversidad de pigmentos visuales relacionada con el ambiente y estilo de vida locales. Por ejemplo, especies diurnas de aguas poco profundas y con un espectro amplio de transmitancia de luz, suelen tener al menos 4 tipos de conos, incluyendo los sensibles a violeta y UV. Como consecuencia de tal conformación tetracromática, el espectro de la sensibilidad visual de estas especies varía de 320 a 700 nm (Bowmaker, 1988).

Para algunas especies de peces se desconoce el tipo de conos que poseen, pero algunas características morfológicas o de comportamiento pueden sugerir cuáles son. Por ejemplo, los resultados obtenidos por Olmos-Santiago (2018) en *X. variata* sugieren que al menos los tipos de cono son cuatro. Las escamas

iridiscentes de machos y hembras de esta especie también reflejan luz UV (Figura 1). Esta capacidad sugiere que estos peces podrían estar exhibiendo longitudes de onda muy cortas (320-400 nm), para emitir mensajes a sus conespecíficos. La capacidad de percibir y reflejar la luz UV es una característica compartida por varias especies de peces (Losey, 2001; Rick y Backer, 2008; Sabol y cols., 2017). Posiblemente los peces *X. variata* también la perciban por los espectros de reflectancia que así los sugieren (Olmos-Santiago, 2018).



**Figura 1.** Distribuciones espectrales promedio de la reflectancia de las escamas iridiscentes de machos (trazos de color negro) y hembras (trazos de color gris) de

*X. variata*. En ambas distribuciones puede observarse la presencia de picos de reflectancia en el rango UV (300-400 nm). En contraste, las distribuciones son diferentes en el rango visible (400-700 nm), siendo la reflectancia mucho mayor en los machos que en las hembras. Tomado de Olmos-Santiago, 2018

Se han desarrollado múltiples métodos para investigar cuáles son las longitudes de onda que los animales podrían percibir. Estos métodos pueden clasificarse en aquellos que miden directamente la sensibilidad espectral (i.e. la probabilidad de absorción de un fotón incidente en la córnea en función de su longitud de onda) y los que miden la respuesta de los animales a señales cromáticas (Kelber y cols., 2002). Los métodos que miden la respuesta a señales cromáticas se basan en la igualación del color (i.e. el registro de la reacción de los animales ante la suma de diferentes estímulos de color). En éstos, se presentan a un individuo estímulos de una longitud de onda particular o un rango específico y se mide su respuesta o falta de ella a dichos estímulos (Sangwine y Horne, 1998). Este tipo de pruebas resultan ser una manera de investigar la importancia y el tamaño del efecto de la variación del sistema visual, ya que implican respuestas a nivel de todo el organismo (Carleton y cols., 2020).

Un ejemplo de este tipo de pruebas es el experimento de la tarjeta gris que consiste en lograr que un animal asocie un color con una recompensa y que luego escoja este color de entre muchos tonos de gris. En este caso se asume que

al menos un tono (i.e. el atributo del color por el cual es discernible como rojo, verde, azul, etc., y que depende de su longitud de onda dominante) de gris coincidirá con la señal acromática del color aprendido. Así que si el animal puede discriminar todas las tarjetas, se concluye que percibe las señales acromáticas. de la Rosa (2020) utilizó los métodos de la tarjeta gris de Ishihara (Cheney y cols., 2018) para determinar las longitudes de onda que *X. variata* puede percibir a partir de la respuesta a estímulos de diferente color. Encontró que esta especie posiblemente posee una visión tricromática que probablemente difiere de la fotosensibilidad de los humanos en cuanto a las longitudes de onda a las que sus fotorreceptores (conos) son sensibles.

Otro método que opera con base en estímulos monocromáticos se basa en la idea de que, si los cambios en la intensidad relativa de dos luces monocromáticas no influyen en la preferencia de un animal hacia una de las luces de diferente longitud de onda, entonces éste utiliza la visión a color. Por otro lado, también se utilizan estímulos de banda ancha, los cuales consisten en presentar al animal diferentes colores y medir su preferencia por uno de ellos (Kelber y cols., 2002). En *X. variata* Juárez (2015) encontró una relación entre los cambios graduales en el brillo de estructuras iridiscentes (puestas en un señuelo) y la respuesta de las hembras a éstas; las hembras se acercaron menos veces a dichas estructuras cuanto más brillaban éstas.

#### **2.1.4 Presencia de coloración ultravioleta en *X. variata***

*Xenotoca variata* (Bean, 1987) es un ejemplo de un pez que posiblemente posea patrones de color UV, mismos que podría usar en un contexto de comunicación. Es un pez dulceacuícola que pertenece a la subfamilia Goodeinae (Ritchie y cols., 2007), nativa de México y endémica de la meseta central (Fitzsimmons, 1972). Las hembras son de color marrón grisáceo, ligeramente más oscuro en la parte posterior del cuerpo con manchas oscuras distribuidas en una banda medio lateral a los lados; las manchas difieren en forma, tamaño y número en cada pez (Fitzsimmons, 1972). Los machos presentan en la aleta caudal una línea amarilla denominada banda terminal amarilla (Fitzsimmons, 1972; Macías y Ramírez, 2005) también presente en otras especies de la subfamilia Goodeinae. Así mismo se ha sugerido que esta banda es un ornamento honesto (i.e. un ornamento utilizado como una señal visual que da información válida a conespecíficos de la condición propia), el cual *X. variata* usa principalmente en la elección femenina de pareja (Macías y Ramírez, 2005). Las hembras y los machos presentan escamas iridiscentes las cuales se disponen a lo largo de los flancos del cuerpo sin seguir un patrón de distribución uniforme, extendiéndose desde el opérculo hasta el pedúnculo caudal. En algunos peces, éstas alcanzan los radios de la aleta caudal y también se pueden encontrar escamas de menor tamaño en la región anal (Fitzsimmons, 1972). Estas escamas iridiscentes reflejan colores como el

plata, el verde, el azul y el violeta (Fitzsimmons, 1972), y recientemente se ha hallado que también reflejan UV (Olmos-Santiago, 2018; Figura 1). El número de estas escamas iridiscentes se considera un carácter dimórfico porque en las hembras es notoriamente menor que en los machos (Fitzsimmons, 1972). Los hallazgos de Olmos-Santiago (2018) sugieren que las características colorimétricas de dichas escamas también difieran entre los sexos. La varianza de las mediciones del brillo es mayor en los machos que en las hembras, y también la longitud de onda a la cual se alcanza la reflectancia máxima.

En cuanto a la función de las escamas iridiscentes se sabe que los machos las utilizan durante el comportamiento de cortejo que hacen a las hembras para atraerlas (Moyaho, 2002; Moyaho y cols., 2004). También las utilizan durante actos de amedrentación a machos rivales en grupos mixtos (i.e. hembras y machos). Sin embargo, en grupos de machos hay no hay una relación entre la densidad de las escamas iridiscentes y el número de agresiones entre ellos (Moyaho y cols., 2023). Esta evidencia sugiere que las escamas iridiscentes sirven como una señal visual en ambos casos de comunicación intraespecífica. También se ha observado que los machos se tornan oscuros cuando pelean (observación personal), lo cual podría servir para resaltar el brillo de las escamas iridiscentes. Endler (1992) destaca que un mayor contraste y brillo puede hacer que los colores y patrones de los peces se vean más vibrantes y atractivos, tanto para otros peces

como para observadores humanos. Si es así, coincide con el hecho de que el fenómeno de la iridiscencia puede servir para resaltar ornamentos, o amplificar la apariencia de algunas pautas de comportamiento al producir brillo intermitente, lo que puede crear una coloración temporal (Meadows y cols., 2009). Incluso hay algunos organismos que pueden producir una especie de sintonización espectral (i.e. un cambio en la longitud de onda a la cual se alcanza la reflectancia máxima de una superficie; De Martini, 2013) en partes específicas del cuerpo al emitir algún tipo de señal visual (Olof y Ghiradella, 2008). Los peces de la especie *X. variata* podrían estar usando este y otros mecanismos (e.g. coloración ultravioleta) para aumentar la conspicuidad de sus escamas iridiscentes.

## **2.2 PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN**

El hecho de que las escamas iridiscentes de *X. variata* reflejan luz UV conduce a preguntar:

- i. ¿Presentan los machos y las hembras de *X. variata* algún patrón de coloración UV en sus cuerpos?
- ii. ¿Para qué los machos y las hembras de *X. variata* utilizarían la coloración UV de sus cuerpos en un contexto de comunicación?

Las respuestas a estas preguntas de investigación pueden ayudar a comprender cómo los peces *X. variata* usan la coloración UV que poseen.

## 2.3 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Los patrones de coloración UV que muchas especies poseen podrían tener a la comunicación como una de sus funciones principales.

**Hipótesis 1:** La coloración UV de los peces *X. variata* tiene una distribución espacial regular.

De ser cierta esta hipótesis se esperaría que:

Los peces expuestos a luz UV muestren en su cuerpo un arreglo ordenado de manchas.

**Hipótesis 2:** La coloración UV facilita la elección femenina de pareja reproductiva.

De ser cierta esta hipótesis se esperaría que:

- i. Los machos posean más coloración UV que las hembras;
- ii. Las hembras muestren más interés por los machos en condiciones de iluminación UV que en condiciones de luz carente de UV.

**Hipótesis 3:** La coloración UV provee identidad a los machos.

De ser cierta esta hipótesis se esperaría que:

Los machos realicen más desplantes de amedrentación y agresión a machos conespecíficos en condiciones de iluminación UV que en condiciones de iluminación carente de UV.

**Hipótesis 4:** La coloración UV promueve la identificación familiar.

Si esta hipótesis es cierta se esperaría que:

Los machos y las hembras prefieran asociarse más con individuos conocidos en condiciones de iluminación UV que en condiciones de iluminación carente de UV.

## **2.4 OBJETIVOS**

### **2.4.1 Objetivo general**

Determinar si el pez *X. variata* posee patrones de coloración UV en su cuerpo, y si así fuera, establecer para qué y cómo los utiliza.

### **2.4.2 Objetivos particulares**

- i. Determinar si los peces *X. variata* poseen manchas de color UV en sus cuerpos;
- ii. Conocer si existe un arreglo regular de manchas UV en los cuerpos de los peces *X. variata*;
- iii. Si hubiese manchas UV establecer si existen diferencias entre machos y hembras;
- iv. Determinar si los peces *X. variata* utilizan la coloración UV para algún tipo de comunicación.

## **2.5 MATERIAL Y MÉTODO**

Separé en dos partes el procedimiento para responder a las preguntas de investigación. Para abordar la primera pregunta tomé fotografías de los peces bajo diferentes tipos de iluminación: luz UV, sin luz UV y ambas, luz visible y UV. Tomé estos tres tipos de fotografías a cada pez que usé en los experimentos de comportamiento descritos más adelante (330 peces). De este modo pude comparar la imagen de cada pez bajo las tres condiciones para definir si existía un arreglo regular de manchas UV.

Para contestar a la segunda pregunta realicé experimentos de comportamiento en los cuales exponía un pez (observador) ante dos peces (estímulo), uno de ellos en una pecera que dejaba pasar la luz ultravioleta (UV+) y otro en una pecera que no dejaba pasar la luz ultravioleta (UV-). Además, como control había una pecera vacía que podía tener cualquiera de estas dos condiciones. Utilicé el mismo arreglo experimental para evaluar la elección femenina de pareja, las interacciones territoriales y la identificación familiar. Utilicé en total 330 peces, 105 hembras y 225 machos.

### **2.5.1 Animales de estudio**

Seleccioné aleatoriamente a los peces experimentales. Los tomé de una población establecida en el Instituto de Fisiología. La población fue lograda a partir de una

muestra capturada en la Laguna de Yuriria. Los peces experimentales fueron mantenidos en el laboratorio de Ecología de la Conducta en peceras de 51 cm x 26 cm x 30 cm, y proporcionando alimento comercial en hojuelas (Tetra Min, EE.UU.) dos veces al día. Los peces fueron mantenidas bajo un fotoperiodo de 12 horas con lámparas Phillips de luz fluorescentes (las luces del acuario se encienden a las 7 hrs) y una temperatura ambiental promedio de  $21 \pm 1^\circ \text{C}$ .

### **2.5.2 Diseño experimental**

Para las pruebas de elección femenina de pareja e interacciones territoriales utilicé un diseño de muestras empatadas, siendo los tratamientos UV+ (pecera que deja pasar la luz UV) y UV- (pecera que impide el paso de la luz UV). El arreglo permitía que el pez experimental pudiera elegir entre tres peceras, dos de ellas con los peces estímulo (UV+ y UV-) y la tercera vacía. Tanto el tipo de material (UV+ o UV-) de la pecera vacía como la asignación de los peces estímulo a los tratamientos fueron hechos de manera aleatoria (Tabla 1 y 2).

**Tabla 1.** Diseño de muestras empatadas para los experimentos de elección femenina de pareja.

Experimento	Tratamientos		
	UV+	UV-	Vacío (UV+/UV-)
1	Macho 1	Macho 2	UV+
2	Macho 1	Macho 2	UV-

**Tabla 2.** Diseño de muestras empatadas para los experimentos de interacciones territoriales.

Experimento	Tratamientos		
	UV+	UV-	Vacío (UV+/UV-)
1	Macho 1	Macho 2	UV+
2	Macho 1	Macho 2	UV-

En el caso de los experimentos de identificación familiar utilicé un diseño factorial. Los tratamientos (UV+ y UV-) y la familiaridad (peces que estuvieron o no conviviendo en el mismo grupo previo a los experimentos) fueron los factores de interés (Tabla 3).

**Tabla 3.** Diseño factorial para las pruebas de identificación familiar.

<b>Pez experimental</b>	<b>Pez estímulo</b>	
	<b>Tratamiento UV+</b>	<b>Tratamiento UV-</b>
♂P1-1	♀P1-1 (conocido)	♀P2-1 (desconocido)
♀P1-2	♂P1-2 (conocido)	♂P2-1 (desconocido)
♀P1-3	♀P1-4 (conocido)	♀P2-2 (desconocido)
♂P2-3	♂P2-4 (conocido)	♂P1-2 (conocido)
♂P2-3	♀P1-5 (desconocido)	♀P2-3 (conocido)
♀P2-4	♂P1-5 (desconocido)	♂P2-4 (conocido)
♀P2-5	♀P1-6 (desconocido)	♀P2-6 (conocido)
♀P2-5	♀P1-6 (desconocido)	♀P2-6 (conocido)

♂: macho; ♀: hembra; P1: pecera 1; P2: pecera 2; -1,-2,-3, etc.: número de identificación de cada pez; conocido: si convivió con el pez experimental; desconocido: si no convivió con el pez experimental.

Cada triada de peces para los tres tipos de experimento constó de un pez experimental y dos peces estímulo usando un criterio de empate por longitud estándar (longitud en centímetros de la mandíbula inferior al pedúnculo caudal). De este modo disminuí la posibilidad de que el posible efecto del tratamiento se confundiera con otros factores asociado con el tamaño corporal de los peces estímulo. Elegí aleatoriamente el orden y día en el que cada triada de peces fue sometida al procedimiento experimental, así como también asigné aleatoriamente

a cada pez a cada condición en la triada.

Para mejorar la precisión de la estimación de los efectos de los tratamientos utilicé lo que se conoce como bloquización (Grafen y Hails, 2002). Cada bloque consistió de 3 días de experimento para la elección femenina de pareja; también para las interacciones territoriales, y de 4 días para la identificación familiar. En el caso de los experimentos de la elección femenina de pareja realicé siete bloques de cinco experimentos cada uno. Para los experimentos de interacciones territoriales realicé seis bloques de cinco experimentos cada uno, y para los experimentos de identificación familiar realicé seis bloques de 8 experimentos cada uno. La asignación de los peces a los tratamientos en cada experimento y el orden de los experimentos dentro de cada bloque fue elegido de manera aleatoria.

### **2.5.3 Formación de los bloques experimentales**

Una semana antes de comenzar cada ronda de experimentos, y con la ayuda del técnico José Luis Salazar Bautista, colectaba a los peces disponibles en el acuario del laboratorio. El criterio de disponibilidad se refiere a peces sexualmente maduros que no habían participado en ninguna prueba de comportamiento. Conforme íbamos sacando a los peces de las peceras de alojamiento los colocábamos, uno a la vez, en peceras pequeñas (12 cm x 5.5 cm x 10 cm) para medirles su longitud estándar. Luego eran puestos, cada uno, en un vaso de 200

ml con  $\frac{3}{4}$  de agua y una gota de acondicionador de agua Vidalife (EE.UU.) y cada vaso era numerado consecutivamente. Una vez separados todos los peces, elegía de manera aleatoria a los que iban a formar parte del bloque correspondiente. Solo seleccionaba a aquellos peces que tuvieran una longitud estándar similar (i.e. promedio de la longitud estándar  $\pm 2$  mm), los peces que no cumplían ese requisito y los que no resultaban seleccionados eran regresados a su pecera de alojamiento. Así, elegía 15 peces por bloque para los experimentos de elección femenina de pareja, 5 hembras y 10 machos, ocupando en total 33 hembras y 66 machos; 15 peces machos por bloque para las interacciones territoriales utilizando un total de 90 peces y; 24 peces para los experimentos de identificación familiar ocupando un total de 72 machos y 72 hembras. Cada pez solo era utilizado para los experimentos una sola vez.

Los peces seleccionados para cada bloque eran puestos en pares en peceras (51 cm x 26 cm x 30 cm) divididas a la mitad con un acrílico opaco; cada pez de cada par era puesto en cada compartimento. Quedaban en esta condición, durante la semana previa a la ejecución del experimento. La finalidad fue homogenizar su condición motivacional (i.e. impulsos internos que llevan a los animales a realizar ciertas conductas como pautas de agresiones o cortejo) para hacer más comparable el efecto de los tratamientos. Los peces así alojados fueron mantenidos en un fotoperiodo de 12 horas y alimentados dos veces al día. Repetí

este procedimiento para los bloques de los experimentos de elección femenina de pareja e interacciones territoriales. En el caso de los experimentos de identificación familiar la selección de los peces participantes siguió el mismo procedimiento, excepto que estos no eran aislados, sino puestos en dos peceras de 80 cm x 30 cm x 30 cm para formar dos grupos. En cada pecera (grupo) había seis machos y seis hembras. Y permanecieron así una semana, condición que les permitió interactuar y familiarizarse entre sí antes de los experimentos.

#### **2.5.4 Procedimiento experimental**

**Toma de fotografías.** Una semana antes de ejecutar los experimentos de comportamiento, y luego de la formación del bloque correspondiente, tomaba fotografías a los peces participantes. Tomé éstas con una cámara fotográfica Nikon D-200 modificada (Life Pixel, CA, EE.UU.) para capturar UV. La modificación consiste en un remplazo del filtro de espejo interno de la cámara por un filtro de paso de banda UV. Usé una lente AF-S Micro NIKKOR 60mm f/2.8 G ED (Nikon, Japan) para tomar las fotos en el espectro UV y visible. Para las fotos UV utilicé un filtro astronómico (UVenus modelo opt venus-u 1.25) que solo permite el paso de UV. La cámara fotográfica era colocada en un soporte anodizado a 40 cm de la muestra, distancia que no varió entre las sesiones fotográficas (Figura 2).



**Figura 2.** Fotografía del arreglo para tomar las fotografías de los peces. a) una cámara fotográfica modificada NIKON D-200; b) una lámpara de cono con foco ultravioleta (365-700 nm); c) una tina anodizada; d) una regla; e) una referencia de color blanco difuso labsphere USRS-99-010 AS-01158-060; f) un soporte para la cámara fotográfica; g) un filtro UV-Venus (300-400 nm); h) una etiqueta de identificación del pez; i) un pez *X. variata* anestesiado.

Utilicé como fuente de iluminación para tomar las fotografías una lámpara “AI Prime HD” (Aqua Illumination), la cual cuenta con un arreglo de 13 LEDs cuyas longitudes de onda incluyen el espectro visible y UV, aunque éste en

una cantidad mínima. La lámpara se puede programar de tal forma que los LEDs de cada longitud de onda proporcionen distintas intensidades igualando de esta forma las condiciones lumínicas de cualquier parte del mundo. Estas condiciones se pueden indicar manualmente o solicitar a la lámpara que las iguale. Con esta posibilidad busqué que la iluminación lograda se pareciera a la del atardecer en Yuriria, Guanajuato (Fascinetto-Zago, 2018). Los porcentajes que usé fueron los siguientes: 50 % de luz UV, 90 % de violeta, 110 % de azul oscuro, 100 % de azul y verde, 80 % de rojo y 10 % de luz blanca. Sujeté con una pinza la lámpara en un soporte metálico situado a una altura de 1.2 m por arriba del arreglo fotográfico para lograr una iluminación del pez a 45°. Además, usé un foco LED UV (modelo HZT-1101B-1130B) para incrementar la iluminación UV. Este foco era colocado en una lámpara de cono, sujeta ésta con una pinza junto a la cámara fotográfica a 20 cm sobre el pez a fotografiar.

Los peces fueron anestesiados por inmersión con eugenol (Sigma-Aldrich, EE.UU) para tomarles las fotografías. Primero preparaba una solución stock con 800  $\mu$ L de etanol (Sigma-Aldrich, EE.UU) al 99 % y 200  $\mu$ L de eugenol al 99 %. Luego, tomaba 100  $\mu$ L de esta solución y lo diluía en 300 ml de agua destilada. Enseguida ponía cada pez en esta mezcla y esperaba a que alcanzara un estado de anestesia 5 (la pérdida de reflejos, ritmo opercular lento y ausencia de nado; Cooke y cols., 2004). Una vez que ésto sucedía, el pez era pasado a una tina

anodizada y puesto sobre una pila de rectángulos de fomi, que alcanzaban el ras del borde de la tina, y con ello se evitaba que aparecieran sombras en las fotos. Vertía un poco de anestesia en la tina con la finalidad de que el pez permaneciera anestesiado e inmóvil durante la sesión fotográfica. Finalmente, pasaba a los peces a una pecera de recuperación (pecera con agua de grifo filtrada) y luego que recuperaban completamente sus respuestas reflejas los regresaba a su pecera de alojamiento.

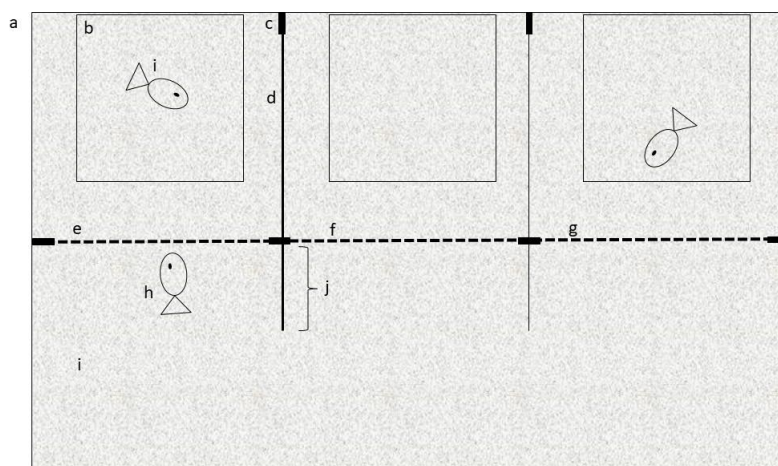
Respecto a la toma de fotografías, transportaba a cada pez en un vaso con agua a la mesa de trabajo donde lo cambiaba a un vaso de precipitado que contenía la anestesia. Pasaba al pez a la tina anodizada cuando alcanzaba el estado de anestesia 5. Ponía un papel con el número de identificación del pez en la orilla de la tina anodizada, así como una regla de 15 cm como una referencia del tamaño de los peces. También ponía un estándar blanco difuso (labsphere USRS-99-010 AS-01158-060), que refleja el espectro UV y el espectro visible, para después ajustar el balance de blancos en las fotografías. Posteriormente llevaba al pez a un cuarto donde tenía montado el arreglo fotográfico (Figura 2). Ponía la tina en la base del soporte anodizado para la cámara fotográfica, apagaba las luces del cuarto y dejaba pasar sólo la iluminación descrita arriba. Orientaba al pez con su cabeza hacia mi lado izquierdo y tomaba la primera fotografía únicamente bajo luz visible, la segunda bajo luz visible y luz UV y la

tercera bajo luz UV y el filtro UVenus. Enseguida volteaba al pez con su cabeza orientada hacia mi lado derecho y repetía la toma de fotografías siguiendo las mismas condiciones. Después llevaba al pez en la tina de regreso a la mesa de trabajo y lo pasaba a una pecera con agua filtrada para que se recuperara del efecto de la anestesia. Finalmente, regresaba al pez a su compartimento de alojamiento. Repetí este proceso para cada pez que utilicé en todos los experimentos (330 peces).

Cabe notar que para lograr un enfoque adecuado tomaba las fotografías UV varias veces. Esto se debió a que al poner el filtro ya no podía ver a través de él; así que tenía que tomar la fotografía "a ciegas". Como los peces empezaban a despertar del efecto de la anestesia, varias veces tuve que admitir tomas fotográficas como definitivas cuando no tenían un buen contraste. Modificaba algunos parámetros (e.g. ISO y velocidad de obturación) según la iluminación. Para las fotografías bajo luz visible y bajo luz visible/UV establecí el ISO en un valor de 100; fijé la velocidad de obturación en 1 s. Usé el máximo H1.0 del ISO para las fotografías UV para que la cámara fotográfica fuera más sensible a la luz. Así mismo varié la velocidad de obturación de 4 a 6 s cuando la fotografía tomada a velocidad de 4 s no era suficientemente clara.

**Experimentos de comportamiento.** Utilicé una pecera experimental de 50 cm x 40 cm x 26 cm (Figura 3) para los experimentos de comportamiento. Hay

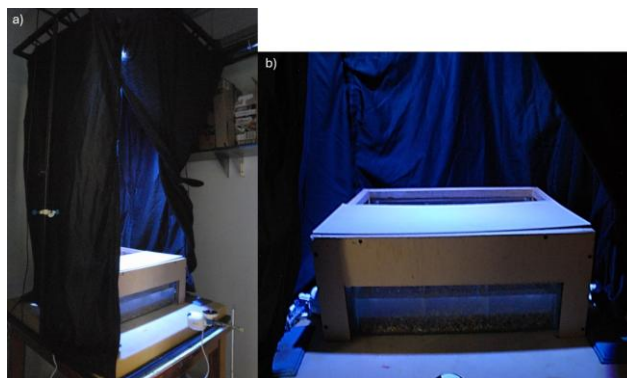
en el lado posterior de la pecera dos rieles cada 17 cm que sirven para fijar dos láminas de acrílico opaco (cada una de 31 cm x 26 cm). Con ello conseguí tener tres compartimentos porque, además, coloqué transversalmente tres láminas de acrílico transparente (17 cm x 26 cm) colocadas en rieles puestos a 24 cm a cada lado angosto de la pecera. Los extremos internos del frente de cada lámina de acrílico opaco (pestaña de 7 cm) sirvieron para determinar, en las videograbaciones, el ingreso del pez experimental al compartimento correspondiente. Ponía a los peces estímulo en peceras de acrílico transparente (13 cm x 13 cm x 20 cm), en una que dejaba pasar el UV (UV+; Optix Modelo 162765) y en otra que lo impedían (UV-; UV Filter Plexiglass Acrylic Sheet OP3/UF-5). Colocaba aleatoriamente cada una de estas dos peceras en dos de los tres compartimentos disponibles. De ahí que las láminas de acrílico opaco eran removibles, de tal forma que podían ser sustituidas dependiendo del tratamiento aplicado a los peces estímulo. El arreglo de las peceras individuales dentro de la pecera experimental impedía cualquier tipo de comunicación, química o visual entre los peces estímulo y entre ellos y el pez experimental.



**Figura 3.** Vista aérea del arreglo experimental para las pruebas de comportamiento. a) la pecera experimental; b) las peceras de alojamiento (UV+ o UV-) de los peces estímulo; c) los rieles para sostener las láminas de acrílico opaco; d) las láminas de acrílico opaco; e), f), g) las láminas de acrílico transparente del mismo material que el del compartimento de atrás; h) el pez experimental; i) la grava que cubre el fondo de la pecera para evitar reflejos de luz; j) la pestaña de acrílico opaco que delimita la zona de visita a un compartimento.

Alrededor de la pecera experimental (63 cm x 55 cm x 27 cm) colocaba una caja de madera sin tapa (64 cm x 56 cm x 27 cm) con orificios que permitía la colocación de videocámaras en los extremos izquierdo y derecho y enfrente para videgrabar los experimentos. Los orificios de los extremos miden 42 cm x 25.5 cm y el de enfrente 50 cm x 25.5 cm. Antes de iniciar cada experimento ponía una tapa de madera (27 cm x 64 cm) arriba de la pecera experimental,

cubriendo solo la mitad donde se encontraba el pez experimental, y por supuesto que este si viera a los peces estímulo (Figura 4). Cubría el arreglo experimental alrededor con una cortina negra (150 cm x 88 cm x 88 cm) para evitar que la luz externa influyera en el resultado del experimento. Esta cortina estaba puesta sobre un soporte metálico armado alrededor de la mesa en la que se encontraba la pecera experimental. La cortina tiene en la parte superior dos hoyos por los que pasan las fuentes de iluminación.



**Figura 4.** Arreglo experimental usado para las pruebas de comportamiento: a) vista lateral; b) vista frontal.

Las fuentes de iluminación que utilicé para las pruebas de comportamiento son las mismas que describí anteriormente, tanto para luz visible como para luz UV. Las lámparas eran colocadas sobre el soporte metálico de manera que la luz pasaba por unos agujeros de la cortina colocados a una altura de 146 cm sobre la pecera experimental. La disposición de las lámparas no varió con las pruebas: la lámpara UV estaba del lado izquierdo y la de luz visible del

lado derecho, respecto a la pecera experimental. La programación de la lámpara “AI HD” fue la misma que describí para tomar las fotografías a los peces.

Cada prueba experimental era videograbada con cámaras de videovigilancia (Swann Smart Security System 2K Series-1080). Eran sostenidas con soportes universales y unas pinzas, una en frente de la pecera experimental y otras dos a los lados. De este modo todo lo que sucediera dentro de cada compartimento podía ser videograbado desde diferentes ángulos. Cada una de las cámaras de videograbación estaba conectada a una grabadora de video digital (DVR por sus siglas en inglés), el cual a su vez estaba conectado a un monitor (BENQ DL2020-B) para poder ver la videofilmación y hacer ajustes cuando eran necesarios para el análisis posterior.

Antes de comenzar cada bloque experimental los peces eran asignados a los tratamientos: pez estímulo UV+, pez estímulo UV- y pez experimental. Así mismo asignaba la ubicación de las peceras de los peces estímulo, y también determinaba si la pecera vacía sería de acrílico UV+ o UV-. Una vez preparado el arreglo experimental, y que todo estuviera en su lugar, llenaba la pecera experimental y las peceras de los peces estímulo con agua filtrada a una altura de 11 cm. Acomodaba las peceras de los peces estímulo según la ubicación asignada previamente, y cubría con grava el piso de las peceras para evitar que el vidrio reflejara la luz e interfiriera con el efecto de los tratamientos y con la

videograbación. Luego ponía al pez experimental en su compartimento y esperaba 15 minutos antes de empezar la prueba. El tiempo de espera fue para que el pez se acostumbrara al agua y al espacio. Después colocaba a los peces estímulo en las peceras, y éstas en los compartimentos previamente asignado. Enseguida cerraba el cuarto de observación e iniciaba la videograbación, la cual duraba 30 minutos. Después sacaba a los peces para regresarlos a sus peceras de alojamiento. Finalmente vaciaba el agua de las peceras, las enjuagaba con agua limpia y volvía a llenarlas para la siguiente prueba experimental y así para las pruebas de cada día. Sustituía el agua con la finalidad de evitar que alguna sustancia química residual pudiera afectar el comportamiento de los peces de la siguiente prueba experimental. Todos los arreglos experimentales, tiempos y materiales fueron definidos, modificados y mejorados durante pruebas piloto hasta conseguir que funcionaran adecuadamente.

### **2.5.5 Análisis estadístico**

Los datos fueron analizados aplicando estadística bayesiana en el programa RStudio 2024.04.1 utilizando el paquete estadístico rethinking (McElreath, 2020). Se decidió el uso de este tipo de estadística porque los paquetes de la estadística tradicional son inestables (Zuur y cols., 2017). Además, la estadística bayesiana puede aplicarse a muestras pequeñas de datos, lo que no puede hacerse, en general, aplicando la estadística tradicional (McElreath, 2020).

La aplicación de modelos estadísticos bayesianos provee una distribución *a posteriori* de las probabilidades relativas de los distintos valores que puede tomar cada parámetro (o una combinación de éstos). Para lograrlo, el modelo estadístico (el software) requiere que se le informe lo que se sabe acerca del parámetro o relación entre parámetros. Esa información previa es una distribución *a priori*, con la cual el modelo hace una actualización de las probabilidades relativas de todas las combinaciones posibles de los valores que pueden tomar los parámetros. A diferencia de la estadística convencional, cuya aplicación resulta en un solo valor estimado para cada parámetro del modelo estadístico, la estadística bayesiana arroja una distribución de probabilidades relativas de los valores que podría tomar el/los parámetros.

Distribuciones *a priori* reguladoras fueron utilizadas para el análisis; es decir, que sus rangos de valores se establecieron de manera que no hubiera un sobreajuste o un subajuste del modelo estadístico aplicado. Obteniendo así, distribuciones *a priori* que se determinan de acuerdo con suposiciones razonables acerca de los datos, antes de conocerlos. Los valores utilizados para las distribuciones *a priori* de la frecuencia y duración de las visitas fueron obtenidos a partir de las pruebas piloto. En el análisis la frecuencia y duración de visitas representaron variables dependientes. Los tratamientos (UV+, UV-, pecera vacía UV+/UV-) y el número de escamas iridiscentes representaron variables

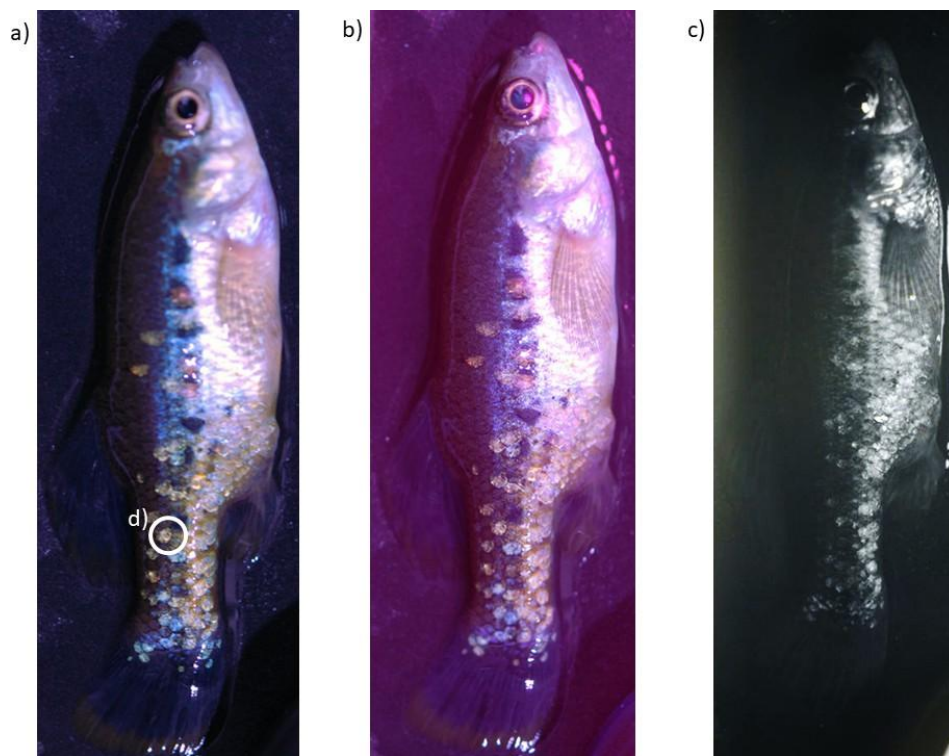
independientes (efectos fijos en el modelo estadístico).

La frecuencia de visitas se contabilizó como el número de veces que el pez experimental nadaba hacía el área delimitada por la pestaña del compartimento correspondiente y quedaba dentro de ella al menos 3 segundos (Figura 3). La duración de las visitas se refiere al tiempo acumulado que duraron las visitas por un pez experimental a cada pecera estímulo. La observación de los videos (registro de las respuestas del pez experimental) la hicieron personas voluntarias ajenas al estudio, sin ningún conocimiento de los tratamientos ni el fin de la investigación. Fueron 7 las personas que participaron y me aseguré de que cada una de ellas observara siempre todos los videos de un bloque. De esta forma conseguí que las diferencias que pudieran existir entre el análisis realizado por los observadores quedaran identificadas con los bloques experimentales.

## **2.6 RESULTADOS**

### **2.6.1 Patrón de coloración ultravioleta**

No encontré evidencia de que existan manchas que fueran visibles bajo luz ultravioleta. A diferencia de las otras condiciones (visible y UV-visible), en las fotografías que fueron tomadas bajo luz UV resaltan sólo las escamas iridiscentes, mientras que el color general del cuerpo del pez se atenúa un poco (Figura 5).

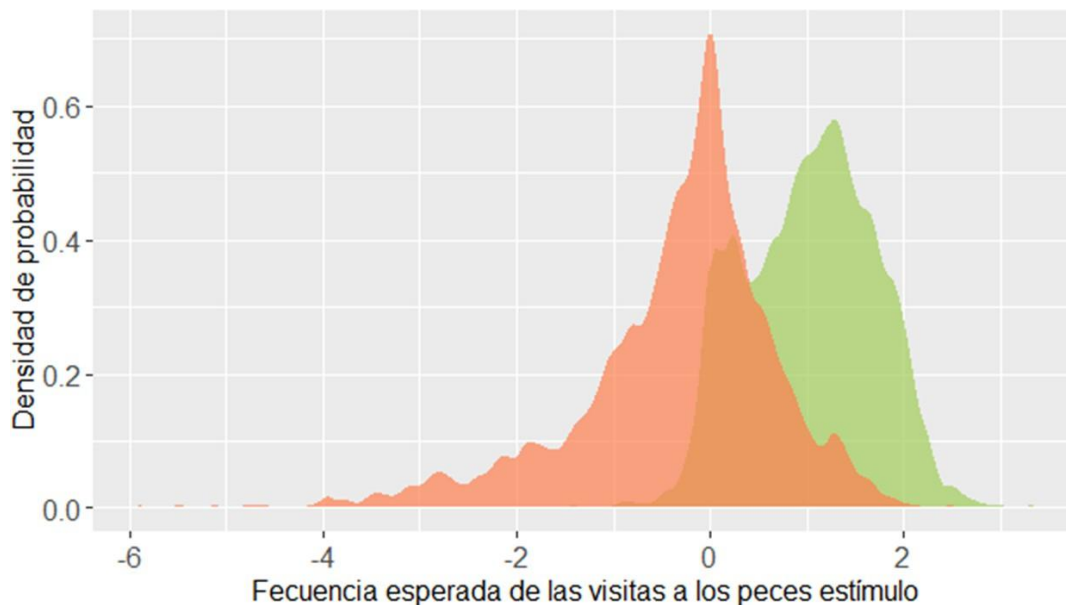


**Figura 5.** Fotografías comparativas de un pez macho bajo diferentes condiciones de luz: a) bajo luz visible para humanos (400-700 nm); b) bajo luz visible para humanos y UV (365-700 nm); c) bajo luz UV y con el filtro UV-Venus (365-400 nm); d) escama iridiscente.

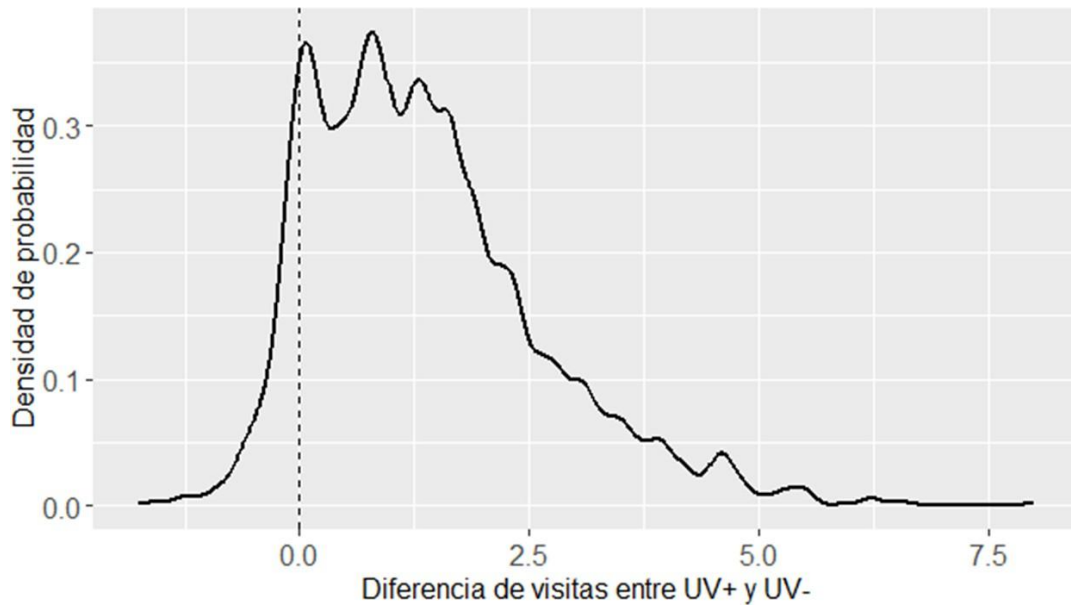
### **2.6.2 Elección femenina de pareja**

El resultado del análisis estadístico indica que la frecuencia de visitas de las hembras a los machos con los tratamientos UV+ y UV- fue similar (Figura 6): las distribuciones correspondientes se superponen. El promedio de la diferencia entre los dos tratamientos (1.36) y el intervalo de compatibilidad (IC89%)

correspondiente (-0.17 a 3.71) sugieren que existe una probabilidad elevada de una diferencia de 0 entre ellos (Figura 7). Puede decirse entonces que las hembras no mostraron una preferencia por visitar más o menos a los peces en función de los tratamientos.



**Figura 6.** Distribuciones *a posteriori* de los promedios del número esperado de las visitas a los peces machos estímulo. Se aprecia que aun cuando las hembras experimentales visitaron más a los peces machos en el tratamiento UV+ (verde) que a los peces machos en el tratamiento UV- (rosa), las distribuciones correspondientes se superponen ampliamente.

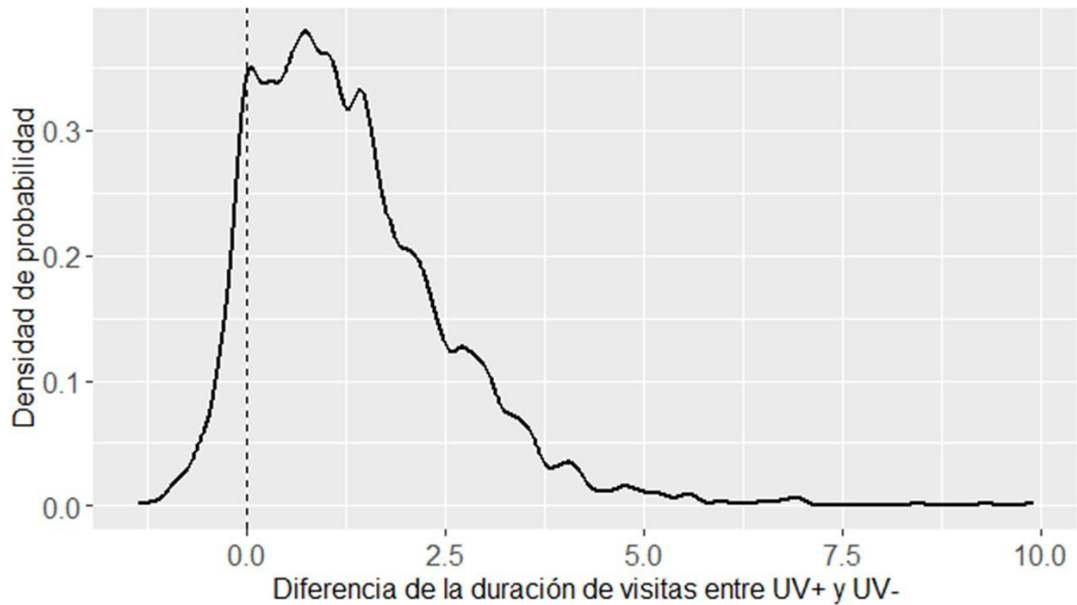


**Figura 7.** Distribución *a posteriori* de la diferencia de la frecuencia de visitas entre los tratamientos UV+ y UV-. Se aprecia que la probabilidad de una diferencia nula (0) es alta.

En cuanto a la duración de las visitas de las hembras experimentales a los machos en los diferentes tratamientos tampoco hubo diferencias apreciables (Figura 8). El promedio de la diferencia (1.3) y el intervalo de compatibilidad (IC 89%) correspondiente (-0.18 a 3.42) indican que es poco probable que la diferencia entre los tratamientos sea considerable (Figura 9). Por lo tanto, puede decirse que las hembras no discriminaron a los machos estímulo; permanecieron igual tiempo con uno que con otro.

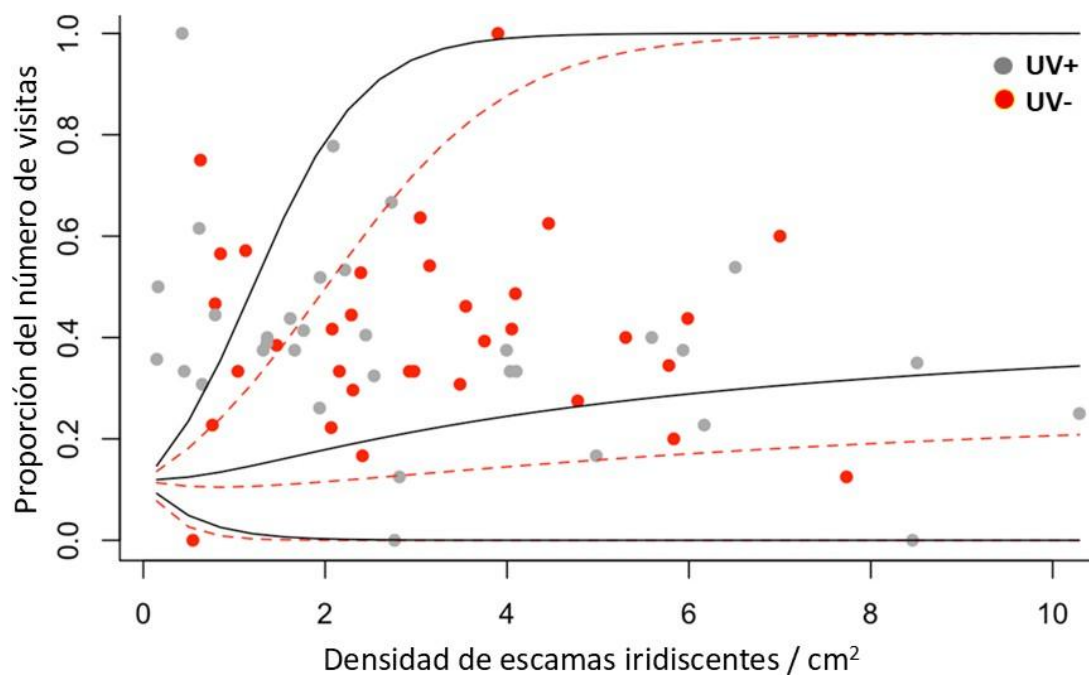


**Figura 8.** Distribuciones *a posteriori* de los promedios del número esperado de la duración de las visitas a los machos estímulo con los tratamientos UV+ (morado) y UV- (azul).



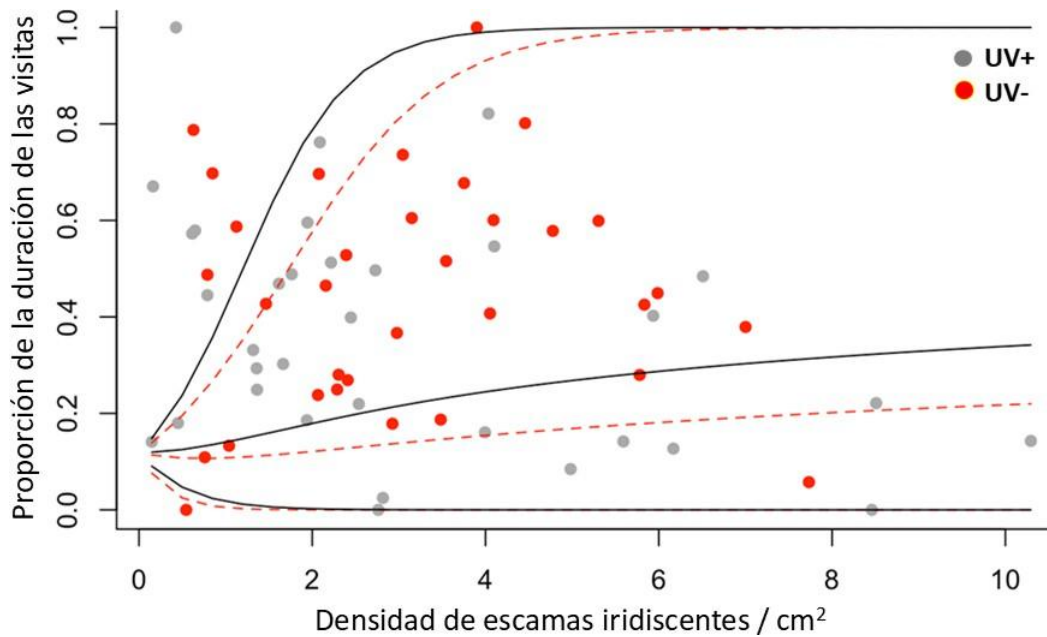
**Figura 9.** Distribución *a posteriori* de la diferencia de la duración de las visitas entre los tratamientos UV+ y UV-. Se aprecia que la probabilidad de una diferencia nula (0) entre los tratamientos es alta.

Por otro lado, se encontró que las hembras experimentales prefieren visitar y pasar más tiempo junto a los machos tanto cuanto más alta es la densidad de escamas que poseen (Figura 10). El modelo estadístico predice que la proporción de las visitas crece con la densidad de escamas iridiscentes (líneas centrales gris y roja), aunque los intervalos de compatibilidad (89%) son amplios (líneas externas). Así mismo no hay ninguna diferencia entre los tratamientos UV+ (líneas y puntos grises) y UV- (líneas y puntos rojos).



**Figura 10.** Proporción de la frecuencia de las visitas en función de la densidad de las escamas iridiscentes.

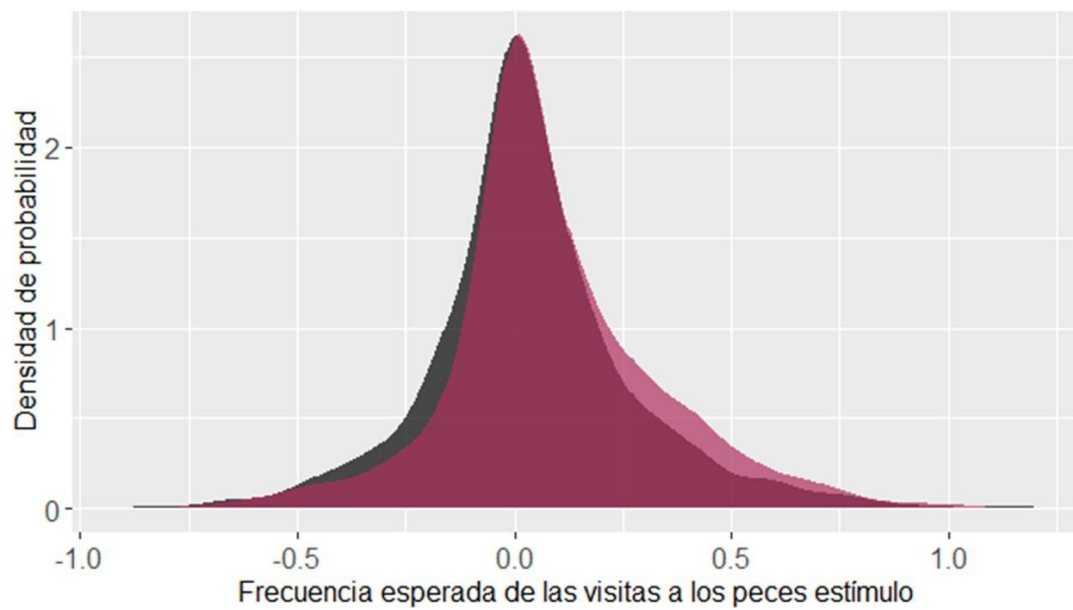
Así mismo las hembras experimentales pasan más tiempo con los machos estímulo con una densidad más alta de escamas iridiscentes (Figura 11) (líneas continua y punteada centrales), aunque los intervalos de compatibilidad (87%) son amplios (líneas continuas y punteadas externas) en los dos casos (UV+ y UV-). Tampoco en este caso hubo alguna diferencia entre los tratamientos UV+ y UV-.



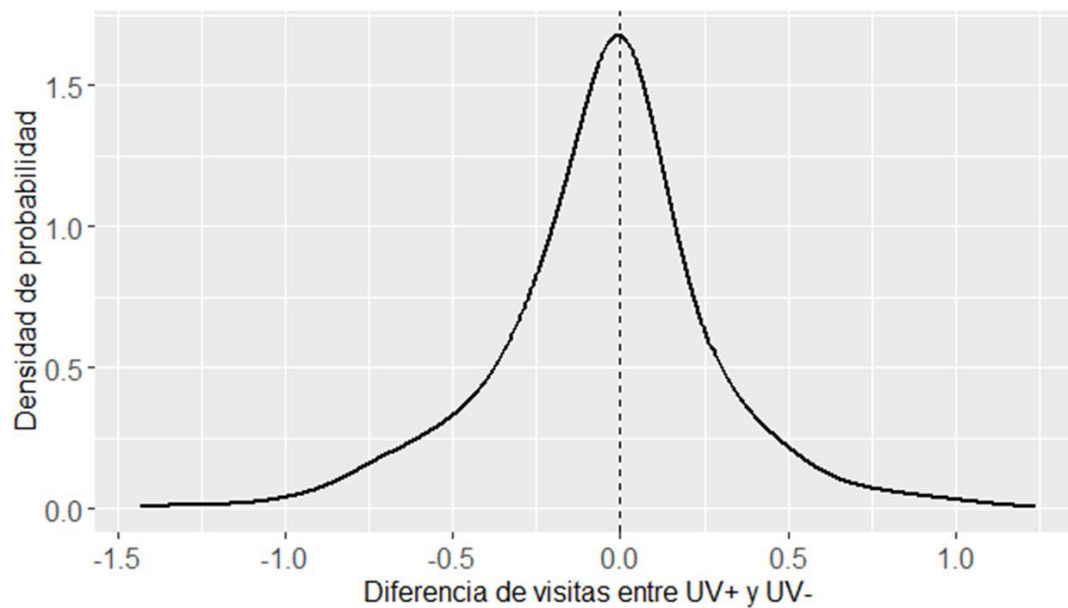
**Figura 11.** Proporción de la duración de las visitas en función de la densidad de las escamas iridiscentes.

### 2.6.3 Interacciones territoriales

El resultado del análisis estadístico muestra que la frecuencia de las visitas de los machos experimentales a los machos estímulo (UV+ y UV-) fue parecida (Figura 12). El promedio de la diferencia (-0.04) entre ambos tratamientos y el intervalo de compatibilidad (IC 89%) correspondiente (-0.6 a 0.4) indican que los machos experimentales no prefirieron a ningún macho estímulo (Figura 13).

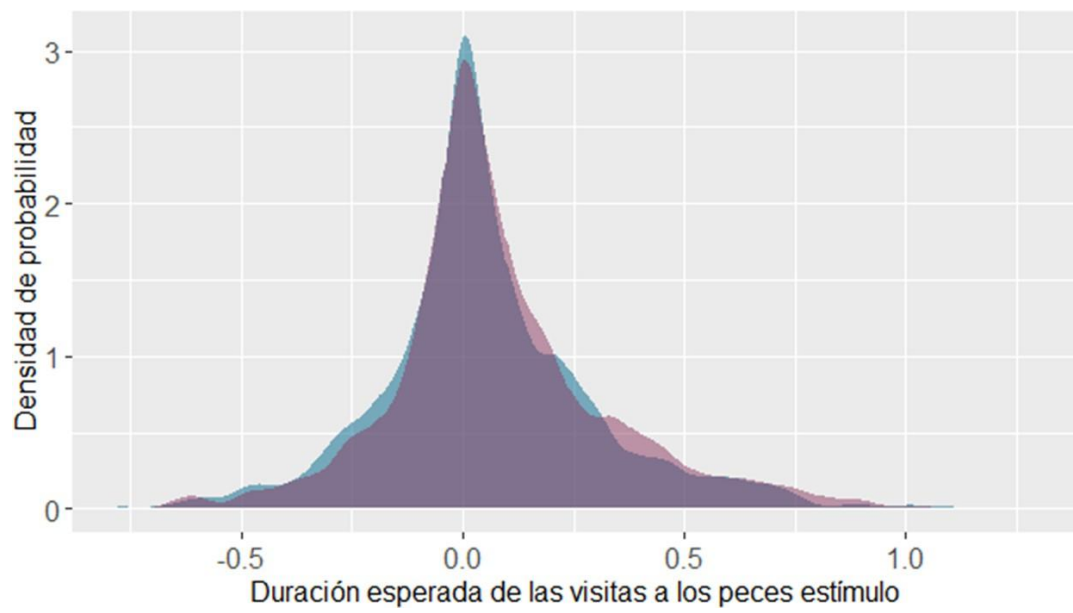


**Figura 12.** Distribuciones *a posteriori* de los promedios del número esperado de la frecuencia de las visitas a los machos estímulo con los tratamientos UV+ y UV- (color lila y color negro respectivamente). Se puede ver que las dos distribuciones de la densidad de la probabilidad se traslapan totalmente.

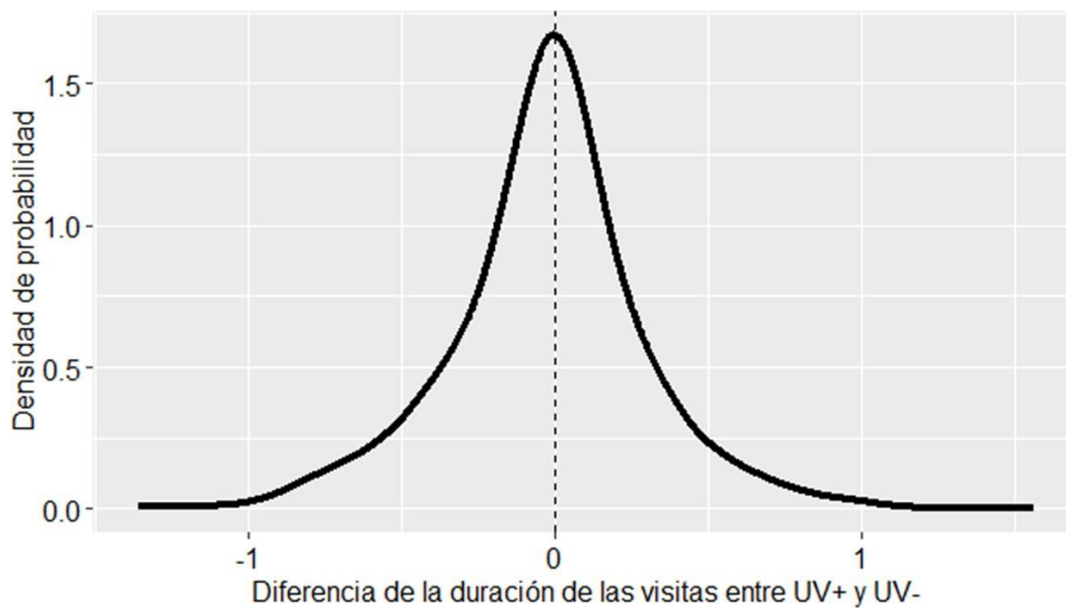


**Figura 13.** Distribución *a posteriori* de la diferencia de la frecuencia de las visitas entre los dos tratamientos (UV+ y UV-). Se aprecia que una diferencia nula (0) es la más probable.

La duración de las visitas de los machos experimentales a los machos fue similar (Figura 14). El promedio de la diferencia (-0.02) y el intervalo de compatibilidad (IC 89%) correspondiente (-0.56 a 0.47) señalan que hay una probabilidad grande de que la diferencia sea nula (Figura 15). Por lo que se puede decir que los machos experimentales no muestran una preferencia franca por alguno de los tratamientos.



**Figura 14.** Distribuciones *a posteriori* de los promedios de la duración esperada de las visitas a los machos con los tratamientos UV+ (azul) y UV- (morado). Se puede ver que las distribuciones correspondientes se superponen completamente.



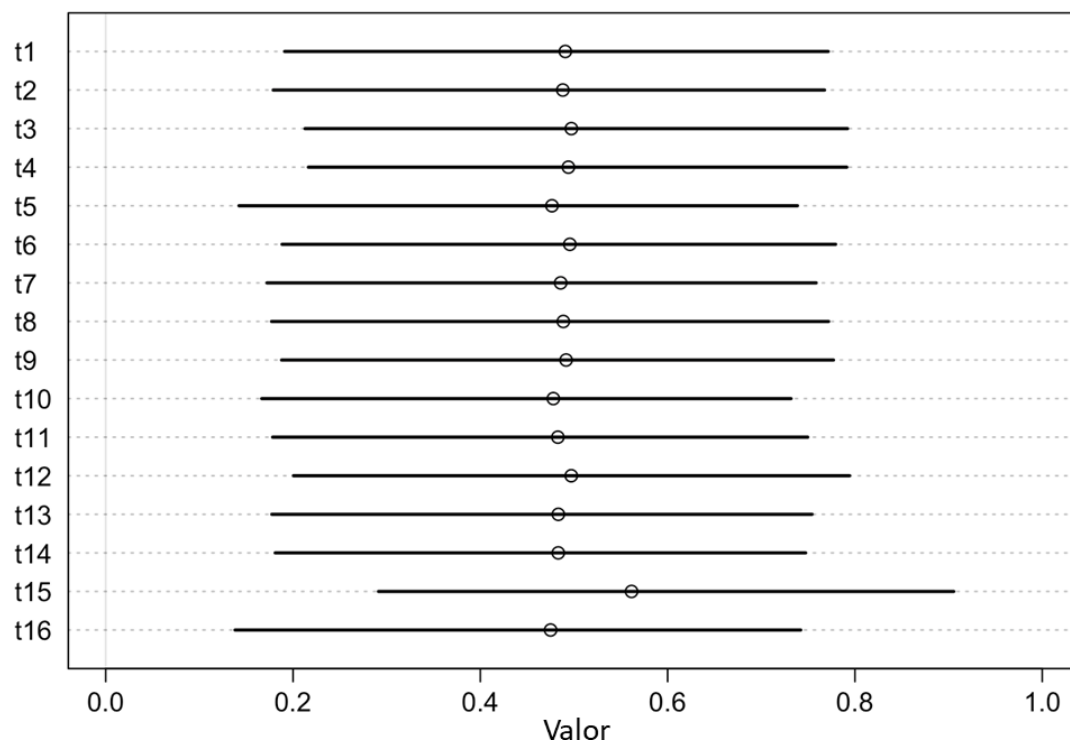
**Figura 15.** Distribución *a posteriori* de la diferencia de la duración de las visitas entre los dos tratamientos (UV+ y UV-). Se puede notar que la probabilidad de una diferencia nula (0) entre los dos tratamientos es la más alta.

#### **2.6.4 Identificación individual**

En este caso los tratamientos fueron 16 ya que se consideraron las condiciones UV+, UV-, el sexo del pez experimental, el sexo de los peces estímulo, y el estatus de la familiaridad (conocidos/desconocidos) entre el pez experimental y los peces estímulo (2 x 2 x 2 x 2). El análisis estadístico mostró que la frecuencia de las visitas de los peces experimentales a los peces estímulo fue similar entre todos los tratamientos (Tabla 4). Tampoco se encontró evidencia de alguna diferencia importante entre los tratamientos en cuanto a la duración de las visitas

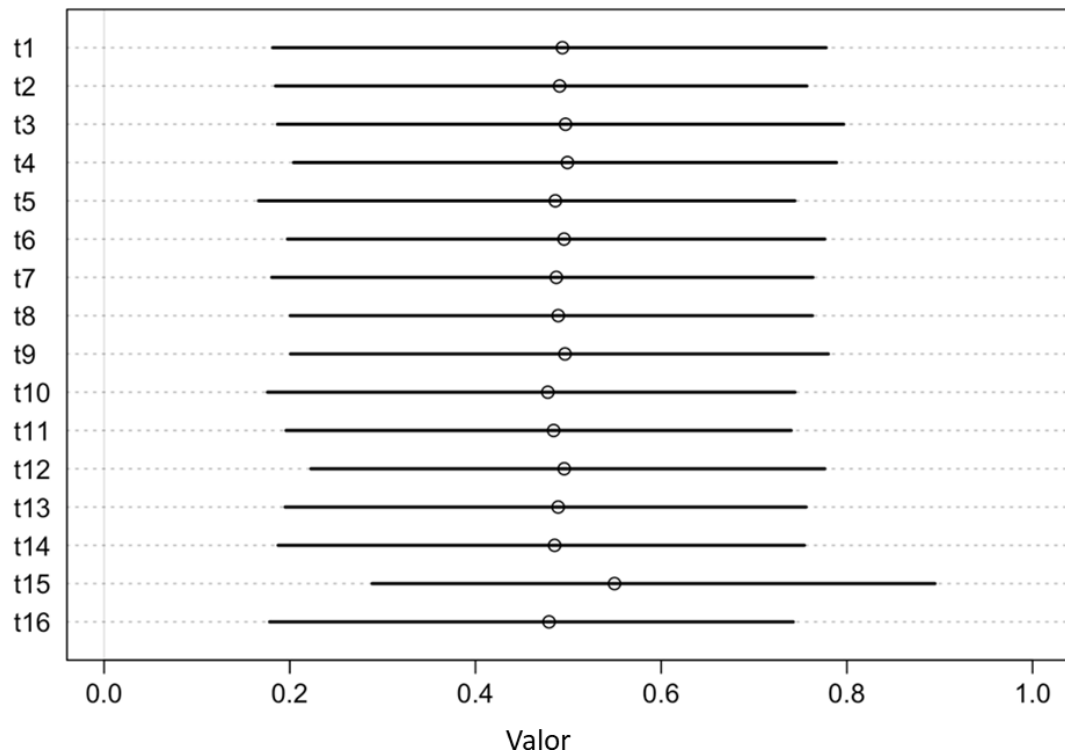
(Tabla 5).

**Tabla 4.** Los valores promedio (círculos) y los correspondientes límites de compatibilidad (líneas) al 89% de los parámetros del modelo estadístico de la frecuencia de las visitas.



t1 a t16 se refiere a los 16 tratamientos aplicados: UV+; UV-; familiar; no familiar; macho experimental frente a machos estímulo; macho experimental frente a hembras estímulo; hembra experimental frente a machos estímulo y; hembra experimental frente a hembras estímulo.

**Tabla 5.** Los valores promedio (círculos) y los correspondientes límites de compatibilidad (líneas) al 89% de los parámetros del modelo estadístico de la duración de las visitas.



t1 a t16 se refiere a los 16 tratamientos aplicados: UV+; UV-; familiar; no familiar; macho experimental frente a machos estímulo; macho experimental frente a hembras estímulo; hembra experimental frente a machos estímulo y; hembra experimental frente a hembras estímulo.

## 2.7 DISCUSIÓN

Además del componente UV que ya se había reportado para las escamas iridiscentes de los peces *X. variata*, no encontré en este estudio alguna indicación de la existencia de manchas UV en los cuerpos de estos peces. Tampoco encontré evidencia alguna de que los peces de esta especie estén utilizando la coloración UV de sus escamas iridiscentes en un contexto de elección femenina de pareja. De igual forma, no hallé indicios de la utilización del UV de las escamas iridiscentes en comportamientos relacionados con las interacciones territoriales o con el reconocimiento interindividual. En las distribuciones *a posteriori* de la elección femenina de pareja puede notarse un ligero incremento de la respuesta por la condición experimental UV+ (Figura 8; Figura 9), tendencia que quizá podría definirse con un tamaño de muestra más grande. Lo que si encontré fue que la frecuencia y la duración de las visitas de las hembras experimentales a los machos crecieron con la densidad de las escamas iridiscentes de éstos, independientemente del tratamiento al que fueron expuestos (UV+ y UV-; Figura 10; Figura 11).

La coloración UV en peces tiene diversas funciones de señalización asociadas éstas con el contexto ecológico o la estructura social de las especies que la exhiben. En general la función está relacionada con el tamaño, la localización, intensidad o el dimorfismo sexual de la coloración (Sabol, y cols., 2017). En el

caso de los peces *X. variata* no encontré que bajo luz UV apareciera algún trazo de manchas UV. Pero, en las fotografías destacan las escamas iridiscentes de los peces, que es precisamente donde hallé que la reflectancia UV está presente (Olmos-Santiago, 2018). La iridiscencia de estas escamas es producida por coloración estructural, posiblemente por el mecanismo de nanoestructura conocido como reflector multicapa (Olmos-Santiago 2018). Además de producir iridiscencia, dicho arreglo es uno de los principales mecanismos en la naturaleza que produce reflectancia UV. En la mayoría de las ocasiones en el que el reflector multicapa se presenta genera un color con componente UV (e.g. rojo-UV, amarillo-UV, azul-UV; Sun y cols., 2013). En el caso de *X.variata* la reflectancia UV encontrada en las escamas iridiscentes podría ser solo un subproducto del color generado por el reflector multicapa. Alternativamente, podría tener alguna otra función comunicativa diferente de las que se evaluaron aquí, o estar presente para resaltar alguna característica colorimétrica como el brillo.

En este último caso, se sabe que la coloración UV puede funcionar como amplificador de la señal haciendo más fácil su detección para un receptor potencial y que este mismo evalúe la calidad del emisor (Names y cols., 2019). Además, la iridiscencia por sí misma contribuye a que los conoespecíficos que la perciben, evalúen mejor la ejecución de un desplante por un emisor (Doucet y Meadows, 2009). Así mismo, se sabe que la reflectancia UV puede contribuir al

brillo total del color (Mullen y Pohland, 2008). En el caso de *X. variata* la reflectancia UV de las escamas iridiscentes podría estar funcionando como un amplificador del brillo de las escamas incrementando la reflectancia total. Juárez (2015) sugirió que el brillo es la característica colorimétrica de las escamas iridiscentes que llama la atención de las hembras. Esta sugerencia coincide con la información de que durante el cortejo, los machos producen destellos luminosos con estas escamas (Fascinetto-Zago, 2018).

Se ha reportado que la cantidad de las escamas iridiscentes en *X. variata* está relacionada con el cortejo (Moyaho y cols., 2004) e interacciones territoriales (Moyaho y cols., 2023). Por lo tanto, podría sugerirse que la reflectancia UV de las escamas iridiscentes de los machos está asociada con alguna de estas funciones. Sin embargo, el análisis estadístico de los resultados indica que la coloración UV no tiene una función en la elección femenina de pareja o en las interacciones territoriales, y tampoco en la identificación de individuos conocidos. Pero si se encontró que las hembras prefieren visitar y permanecer cerca de los machos, tanto como crece la densidad de sus escamas iridiscentes independientemente del tratamiento aplicado (UV+ o UV-; Figuras 10 y 11) lo cual podría sugerir que las hembras se ven atraídas por machos que reflejan una mayor cantidad de luz total. Pegram y Rutowski (2016) han considerado que las señales emitidas como destellos luminosos intermitentes pueden ser más

memorables y detectables que las señales similares estáticas. Por ejemplo, con coloración estructural se pueden alcanzar porcentajes más altos de reflectancia. Así que, más allá del color de las escamas iridiscentes, las hembras pueden estar prefiriendo a machos brillantes o a aquellos que hagan más luminosa la señal durante los desplantes. Por ejemplo, la orientación de los machos durante el cortejo en la mariposa *Hypolimnys bolina* asegura que la señal de brillo UV que emana de sus alas sea intensa, y que en consecuencia las hembras reciban destellos luminosos fuertes (White y cols., 2015).

Sin embargo, la coloración UV no siempre influye en alguna preferencia ejercida por conespecíficos. Por ejemplo, se ha encontrado que las hembras del pez *Poecilia reticulata* prefieren a los machos de los cuales pueden percibir su coloración UV (Smith y cols., 2002). No obstante, White y cols. (2003) no encontraron tal preferencia cuando variaron en los machos a elegir la intensidad del UV y, manteniendo igual la intensidad y el área de la coloración en el resto del espectro. Estos autores proponen a las presiones a las que está sometida una población como una causa posible. Algo similar podría explicar lo hallado en este estudio; es decir, la población estudiada ha sido criada en condiciones seminaturales de cautiverio (población original traída de la Laguna Yuriria en Yuriria, Guanajuato). Por lo mismo se trata de una población que no ha estado sometida a presiones propias de un ambiente natural, tales como la depredación,

el forrajeo, la turbidez del agua, la contaminación del agua, etc. Por lo tanto, estas circunstancias podrían haber tenido un impacto en las características colorimétricas de las escamas iridiscentes.

Por otro lado, la reflectancia UV tampoco parece tener una función comunicativa en las interacciones territoriales ni en la identificación interindividual en los peces *X. variata*. Estos resultados son contrastantes con lo publicado al respecto. Por ejemplo, se sabe que la reflectancia UV en la especie *Megaloprepus caerulatus* cumple una función comunicativa, pues los machos a los cuales se redujo tal coloración de sus alas tendían a perder más disputas que los machos con coloración normal (Xu y Fincke, 2015). Se ha propuesto que la coloración UV que las lagartijas macho *Platysaurus broadleyin* tienen en su cuello sirve como una señal de su habilidad para pelear (Stapley y Whiting, 2006). En contraste los machos del cangrejo *Uca mjoebergi* no parecen basar en su coloración UV su elección para atacar a otros machos (Detto y Backwell, 2009). Respecto a la identificación interindividual no hay muchos estudios al respecto. De ellos, uno hecho en el pez *Pomacentrus amboinensis* sugiere que la coloración UV que presentan es utilizada como identificación interespecífica (i.e., pertenencia a la especie) (Siebeck y cols., 2010). De igual modo los peces de la especie *Neolamprologus pulcher* iniciaron más ataques hacia sus conespecíficos cuando podían verles su coloración UV y cuando eran peces conocidos. Los

autores del estudio sugieren que la coloración UV, cumple una función de identificación intraespecífica (Sabol, 2017).

En otros casos se ha reportado que la coloración UV aporta información complementaria a una señal visual y que no necesariamente está asociada con una preferencia específica por ella. Por ejemplo, el amarillo UV parece ser un indicador de estrategias específicas de cuidado parental en el ave *Cyanistes caeruleus* (García-Campa y cols., 2021). De modo similar se encontró un dimorfismo sexual en el brillo UV de la coronilla en el ave *Parus caeruleus*, pero no en cuanto al brillo total de su cuerpo (Andersson y cols., 1998). Thomas y cols. (2024) encontraron que la ausencia de luz UV en el ambiente de la mariposa *Vanessa cardui* no afecta su actividad (tiempo de vuelo, tiempo de posado y latencia al movimiento), aunque si se les presenta la opción, prefieren ambientes con luz ultravioleta. También se encontró algo similar en la araña *Thomisus spectabilis*: las arañas más grandes atraen a sus presas usando su coloración UV (Llandres y Rodríguez-Gironés, 2011). Como en los ejemplos anteriores, la coloración UV en las escamas iridiscentes de *Xenotoca variata* podría estar cumpliendo una función alternativa y no la de una señal directa, al menos no en los contextos sociales que se evaluaron en este estudio.

## 2.8 CONCLUSIÓN

Todo parece indicar que la coloración ultravioleta en *Xenotoca variata* está restringida a la reflectancia de las escamas iridiscentes, y que posiblemente no es utilizada como una señal independiente, sino como un amplificador de la señal generada a través de la coloración conjunta de las escamas iridiscentes.

## 2.9 BIBLIOGRAFÍA

- Andersson S., Örnborg J. y Andersson M. 1998. Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 265: 445-450.
- Archard G., Cuthill I. y Partridge J. 2009. Light Environment and Mating Behaviour in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Behavioural Ecology and Sociobiology.* 64: 169-182.
- Björn L. y Ghiradella H. 2008. Spectral Tuning in Biology. En Björn L. (Ed), *Photobiology, the Science of Life and Light* pp(155-188). Lund, Suecia: Springer.
- Bradbury J. y Vehrencamp S. 2011. *Principles of animal communication.* 2 ed. Sinauer Associates Inc.
- Bowmaker J. 1988. Evolution of colour vision in vertebrates. *Eye.* 12:541-547.
- Campbell N. y Reece J. 2007 *Biología.* 7a edición. Editorial Médica Panamericana.

- Carleton K., Escobar-Camacho D., Stieb S., Cortesi F. y Marshall J. 2020. Seeing the rainbow: mechanisms underlying spectral sensitivity in teleost fish. *Journal of experimental biology*. 223:doi:10.1242/jeb.193334.
- Cheney K. Green N., Vibert A., Vorobyev M., Marshall N., Osorio D. y Endler J. 2019. An Ishira-style test of animal colour vision. *Journal of Experimental Biology*. 222: jeb189787doi: 10.1242/jeb.189787.
- Cooke S., Susky S., Kenneth G., Bruce L. y David H. 2004. Behavioral and physiological assesment of low concentration of clove oil anesthetic for handling and transporting largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Aquaculture*. 2039: 509-529.
- Cummings M., Rosenthal G. y Ryan M. 2003. A Private Ultraviolet Channel in Visual Communication. *Proceedings of the Royal Society B*. 270: 897-904.
- Cummings M., García F., Mollaghan D. Ryan M. 2006. Is UV ornamentation an Amplifier in Swordtails? *Zebrafish*. 3(1): 91-100.
- DeMartini D., Krogstad D. y Morse D. 2013. Membrane invaginations facilitate reversible water flux driving tunable iridescence in a dynamic biophotonic system. *Proceedings of the National Academy of Science*. 110(7): 2552-2556.
- Detto T. y Backwell P. 2009. The fiddler crab *Uca mjoebergi* uses ultraviolet cues in mate choice but not aggressive interactions. *Animal Behaviour*. 78:407-411.

- Dobzhansky T. 1956. What is an adaptive trait. *American society of Naturalist*. 855 (90): 337-347.
- Dominic A. 2015. The description of mate choice. *Behavioral Ecology*. 26(2): 301–310.
- Douglas R. y Djamgoz M. 2012. *The visual system of fish*. Londres, Inglaterra. Chapman and Hall.
- Douglas R. y Marshall N. 1999. A review about vertebrate and invertebrate ocular filters. En S. N. Arthur, M. B. A. Djamgoz, E. R. Loew, J. C. Partridge y S. Vallerga (Ed.), *Adaptive Mechanisms in the Ecology of Vision* (pp. 95-162). Springer-Science + Business Media, B.V.
- Endler J. 1978. A Predator's View of Animal Color Patterns. En: Hecht M.K., Steere W.C., Wallace B. (eds) *Evolutionary Biology*. *Evolutionary Biology*, vol 11. Springer, Boston, MA
- Goldsmith T. H. 1980 Hummingbirds see near ultraviolet light. *Science*. 207: 786–788.
- Fitzsimmons J. A. 1972. A revision of two genera of goodeid fishes (Cyprinodontiformes, Osteichthyes) from the Mexican plateau. *Copeia*. 728-756.
- Fox, C. W. y Westneat, D. F. 2010. *Adaptation*. En: *Evolutionary Behavioral Ecology*. Editado por Westneat D. F. y Fox, C. W. New York. Oxford University Press.
- Gagliano M., Depczynski M. y Siebeck U. 2015. Facing the Environment: onset and development of UV markings in young fish. *Scientific Reports*. 5:13193. DOI:

10.1038/srep13193.

García-Campa J., Müller W., Hernández-Correas E. y Morales J. 2021. The early maternal environment shapes the parental response to offspring UV ornamentation. *Sci Rep.* 21;11(1):20808. doi: 10.1038/s41598-021-00251-4.

Glaser R. 2001. *Biophysics*. Alemania: Springer.

Hunt S., Cuthill I., Bennett A., Church S. y Partridge J. 2001. Is the Ultraviolet Waveband a Special Communication Channel in Avian Mate Choice? *The Journal of Experimental Biology.* 204: 2499-2507.

Grafen, A., Hails, R., 2002. *Modern Statistics for the Life Sciences*. Oxford: Oxford University Press.

Hunziker R. 2005. *Marine Aquariums. Basic Aquarium Setup and Maintenance*. California. Browtie Press.

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.

Kardong K. 2012. *Vertebrates. Comparative Anatomy, Function and Evolution*. New York, USA, Mc Graw Hill.

- Kaufmann J. 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biological Reviews*. 58(1): 1-20.
- Kemp D. 2007. Female mating biases for bright ultraviolet iridescence in the butterfly *Eurema hecabe* (Pieridae). *Behavioral Ecology*. doi:10.1093/beheco/arm094.
- Kinoshita S., Yoshioka S. 2005. Structural colors in nature: the role of regularity and irregularity in the structure. *Chemphyschem*. 6(8):1442-59.
- Kreb J. y Davies N. 1997. *An Introduction to Behavioural Ecology*. Reino Unido. Blackwell Publishing.
- Kuwalekar M., Deshmukh R., Baral S., Padvi A. y Kunte K. 2022. Duplication and sub-functionalisation characterise diversification of opsin genes in the Lepidoptera. *bioRxiv*. doi.org/10.1101/2022.10.31.514481.
- Laidre M. y Johnstone F. 2013. Animal Signals. *Current Biology*. 23(18): R829-R833.
- Llandres A. y Rodríguez-Gironés M. 2011. Spider movement, UV reflectance and size, but not spider crypsis, affect the response of honeybees to Australian crab spiders. *Plos One*. DOI: 10.1371/journal.pone.0017136.
- Losey G. 2003. Crypsis and Communication functions of UV-visible Coloration in Two Coral Reef Fish Damselfish, *Dascyllus aranus* and *D. reticulatus*. *Animal Behaviour*. 66: 299-307.

- Macías C. y Burt T. 2002. Ultraviolet-based female preferences in viviparous fish. *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 52:1-6.
- Macías C. y Ramírez E. 2005. Evidence that sensory traps can evolve into honest signals. *Nature*. 434: 501-505.
- Maynard Smith J. y Harper D. 2003. *Animal Signals*. Reino Unido. Oxford University Press.
- McElreath R. 2020. *Statistical Rethinking: A Bayesian Course with Examples in R and STAN (2a ed.)*. Chapman and Hall/CRC.  
<https://doi.org/10.1201/9780429029608>
- Meadows M., Butler M., Morehouse N., Taylor L., Toomey M., McGraw K. y Rutowski R. 2009. Iridescence: views from many angles. *J. R. Soc. Interface*. 6: S107–S113.
- Modarressie R., Rick I. y Bakker T. 2006. UV Matters in Schooling Decisions. *Proceedings of the Royal Society B*. 273: 849-854.
- Moyaho A. 2002. The role of sexual and natural selection in phenotypic variation within and amongst goodeid species. Ph. D. thesis, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Moyaho A., Macias 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: 265–270.

- Moyaho A., Salazar J., Beristain-Castillo E. y Flores A. 2023. Iridescent scales signal male fighting ability to access females in the jewelled splitfin *Xenotoca variata*. *Journal of Fish Biology*. 102(4): 794-802.
- Mullen P. y Pohland G. 2008. Studies on UV reflection in feathers of some 1000 bird species: are UV peaks in feathers correlated with violet-sensitive and ultraviolet-sensitive cones? *Ibis*. 150: 59-68.
- National Research Council. 2011. Guide for the Care and Use of Laboratory Animals. National Academy Press, Washington DC. 77-104 pp.
- Names G., Martin M., Badian A. y Le Galliard J. 2019. The relative importance of body size and UV coloration in influencing male-male competition in a lacertid lizard. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 73: 98.  
[doi.org/10.1007/s00265-019-2710-z](https://doi.org/10.1007/s00265-019-2710-z).
- Novales I. 2012. Opsin Switch Reveals Function of the Ultraviolet Cone in Fish Foraging. *Proceedings of the Royal Society B*. 280(1752):20122490.
- Olmos-Santiago N. S. 2018. Descripción morfológica y funcional de las estructuras que producen color iridiscente en los peces *Xenotoca variata*. Tesis de Maestría, Instituto de Fisiología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, México.
- Osorio D. y Ham A. 2002. Spectral reflectance and directional properties of structural coloration in bird plumage. *J Exp Biol*. 205(14):2017-27.

- Parenti, L. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinidontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 168, 335–557.
- Parker A. 1998. The diversity and implications of animal structural colours. *J Exp Biol.* 16:2343-2347.
- Pavlov D. y Kasumyan A. 2000. Patterns and Mecahnism of Schooling Behaviour in fish: A Review. *Journal of Ichthyology.* 40(2): S163-S231.
- Pegram K. y Rutowski R. 2016. Effects of directionality, signal intensity, and short-wavelength components on iridescent warning signal efficacy. *Behavioral Ecology and Sociobiology.* 70(8): 1331-1343.
- Pershyn N., Gese E., Stuber E. y Kluever B. Kit foxes demonstrate adaptive compromise characteristics under intraguild predation pressure by coyotes in the Great Basin desert. *Scientific Reports.* 14(14446).  
[doi.org/10.1038/s41598-024-61692-1](https://doi.org/10.1038/s41598-024-61692-1).
- Radakov D. 1972. *Schooling in the Ecology of Fishes.* Moscow: Nauka.
- Rick I., Modarressie R. y Bakker T. 2004. Male three-spined sticklebacks reflect in ultraviolet light. *Behaviour.* 141:1531-1541.
- Rick I., Modarressie R. y Bakker T. 2006. UV Wavelengths Affect Female Mate Choice in Three-spined sticklebacks. *Animal Behaviour.* 71: 307-313.

- Rick I. y Bakker T. 2008. Males do not see only red: UV wavelengths and male territorial aggression in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Naturwissenschaften*. 95:631–638.
- Rick I. y Bakker T. 2008. Color signaling in conspicuous red sticklebacks: do ultraviolet signals surpass others? *BMC Evolutionary Biology*. 8: 189.
- Rutowski R., Macedonia J., Merry J., Morehouse N. y Yturralde K. 2007. Iridescent ultraviolet signal in the orange sulphur butterfly (*Colias eurytheme*): spatial, temporal and spectral properties. *Biol. J. Linn. Soc.* 90:349-364
- Sabol A., Hellmann J., Gray S. y Hamilton I. 2017. The role of Ultraviolet Coloration in Intrasexual Interactions in a Colonial Fish. *Animal Behaviour*. 131: 99-106.
- Sangwine S. y Horne H. 1998. *The Colour Image Processing Handbook*. Inglaterra: Chapman.
- Siebeck U. 2014. Capítulo 17: Communication in the Ultraviolet: Unravelling the Secret Language of Fish. En: G. Witzany (ed.), *Biocommunication of Animals*. Londres. 299-320 pp.
- Salva O., Regolin L., Mascalzoni E. y Vallortigara G. 2012. Cerebral and Behavioural Asymmetries in Animal Social Recognition. *Comparative Cognition*.
- Siebeck U. 2004. Communication in Coral Reef Fish: The Role of Ultraviolet Colour Patterns in Damselfish Territorial Behaviour. *Animal Behaviour* 68:273–282.

- Siebeck U., Parker A., Sprenger D., Mäthger L. y Wallis G. 2010. A Species of Reef Fish that Uses Ultraviolet Patterns for Covert Face Recognition. *Current Biology*. 20(5): 407-410.
- Smith E., Partridge J., Parsons K., White E., Cuthill I., Bennett A. y Church S. 2002. Ultraviolet vision and mate choice in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology*. 13(1):11-19.
- Stamps J. 1999. Dominance and Territoriality.
- Stapley J. y Whiting M. 2006. Ultraviolet signals fighting ability in a lizard. *Biol. Lett.* 2(2): 169–172.
- Stevens M. y Cuthill I. 2007. Hidden Messages: Are Ultraviolet Signals a Special Channel in Avian Communication? *Bioscience*. 57(6): 501-507.
- Sun J., Bushan B. y Tong J. 2013. Structural coloration in nature. *RSC Advances*. 3: 14862–14889.
- Takahasi A., Mizusawa K. y Amano M. 2014. Multifunctional Roles of Melanocyte-Stimulating-Hormone and Melanin-Concentrating Hormone in Fish: Evolution from Classical Body Color Change. *Aqua-BioScience Monographs*. 7(1): 1-46.
- Thomas R., Gay P., Gwynn-Jones D., de Vere N. y Santer R. 2024. Lighting and behaviour in captivity: butterflies prefer light environments containing UV wavelengths. *Animal Behaviour*. 214: 165-172.

- Tovar M., Corchuelo S., Ramírez E., Obando M. y Hurtado H. 2013. Histology and Morphometry of the eye of *Ariopsis seemani* fish: Visual Ecology Implications. *Hidrobiológica*. 23 (3): 420-430.
- Vázquez M. y Hanslmeier A. 2006. Ultraviolet radiation in the solar system. Países Bajos: Springer Science.
- Viitala J., Korplmä ki E., Palokangas P. y Koivula M. 1995. Attraction of Kestrels to Vole Scent Mark Visible in Ultraviolet Light. *Nature*. 373: 425-427.
- White E., Partridge J. y Church S. 2003. Ultraviolet dermal reflexion and mate choice in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*. 65: 693-700.
- White T., Vogel-Ghibely N. y Butterworth N. 2020. Flies Exploit Predictable Perspectives and Backgrounds to Enhance Iridescent Signal Saliency and Mating Success. *The american naturalist*. 190(4): DOI: 10.1086/707584.
- White T., Zeil J., Kemp D., Rodriguez R. y Lenormand T. 2015. Signal design and courtship presentation coincide for highly biased delivery of an iridescent butterfly mating signal. *Evolution*. 69(1): 14-25.
- Wojan E., Carreiro N., Clendenen D., Neldner H., Castillo C., Bertram S. y Kolluru G. 2019. The effects of commonly use an aesthetics on colour measurments across body regions in poecilid fish, *Girardinus metallicus*. *Journal of fish biology*. 95:1320-1330.7

Xu M. y Fincke O. 2015. Ultraviolet wing signal affects territorial contest outcome in a sexually dimorphic damselfly. *Animal Behaviour*. 101:67-74.

Zuur A., Ieno E. y Saveliev A. 2017. *Beginner's Guide to Spatial, Temporal and Spatial-Temporal Ecological Data Analysis with R-INLA*. Newburgh, UK: Highland Statistics Ltd.