BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

INSTITUTO DE FISIOLOGÍA

Optimización del comportamiento de cortejo de los machos de *Xenotoca variata* en función de la luz ambiental

Tesis presentada para obtener el título de:

Maestría en Ciencias Fisiológicas

Presenta:

Biol. Paola Fascinetto-Zago

Director de tesis:

Dr. Alejandro Clemente Moyaho Martínez

Puebla, Puebla
Octubre, 2018

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico brindado durante la realización de esta investigación.

A la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP) por ser mi casa de estudios desde mi formación como Bióloga y ahora como Maestra en Ciencias Fisiológicas.

Al Instituto de Fisiología, particularmente al Laboratorio de Ecología de la Conducta, por acogerme estos dos años y por brindarme las herramientas para continuar con mi formación académica y profesional. Al asesor de este trabajo, Dr. Alejandro C. Moyaho Martínez, y al comité revisor, Dr. Gonzalo Flores Álvarez, Dr. José Ramón Eguibar Cuenca y Dr. Julián Torres Jácome, por sus aportaciones y consejos.

A la Vicerrectoría de Investigación y Estudios de Posgrado (VIEP) de la BUAP por el apoyo financiero otorgado para la conclusión de este trabajo.

A la Universidad de Texas A&M y al Dr. Gil Rosenthal, por brindarme la oportunidad de realizar una estancia de investigación durante el posgrado y así, enriquecer mi formación académica, profesional y de vida.

Agradezco al Dr. Alejandro C. Moyaho Martínez por haberme brindado su confianza y por su apoyo y guía a lo largo de este trabajo. Al Biol. José Luis Salazar Bautista, sin su ayuda incansable esta investigación no habría sido posible. A la Dra. Evelyn Beristain Castillo por sus consejos y motivación.

Agradezco también a mis compañeros de laboratorio Gil, Gaby, Oscar, Alejandra y Daniel. Gracias por las charlas, los consejos, las discusiones, las risas y las experiencias. Particularmente agradezco a Natalie, que no sólo fue mi compañera de laboratorio, sino mi gran amiga y compañera de aventuras. Gracias Nat por cada momento, ha sido un placer y un honor caminar a tu lado y compartir mi vida contigo.

A mi amada familia por su apoyo y amor incondicional. A mis padres, Raquel Zago Merlo y José Luis Fascinetto Zago, por nunca dejarme sola, acompañarme en mi camino y apoyarme. A mis hermanas, Karina y Claudia, por ser mi motor y mi ejemplo. A Baruc, que además de ser parte de esta experiencia, ha sido mi amigo y parte de mi familia. A José Antonio, que estuvo a mi lado y lo sigue estando a pesar de todo. He tenido la fortuna de tenerlos en mi vida y lo agradezco con el alma.

Agradezco al Dr. Gil Rosenthal y a su equipo de trabajo, por la maravillosa experiencia de conocerlos y participar con ellos en actividades académicas y personales. A Megan Exnicios y Gastón Jofré-Rodríguez por todo su apoyo y paciencia y por los momentos divertidos. Agradezco especialmente a Dan Powell por haberme hospedado en su casa durante mi estancia en College Station, por las risas, las charlas, los consejos y los momentos compartidos. Nunca olvidaré tu más sabio consejo: Just do it!

Gracias a la vida por cada experiencia, a mí misma por cada vivencia y aprendizaje y a todo aquél que de una u otra manera formó parte de este proyecto…

"No es el más fuerte el que sobrevive ni tampoco el más inteligente; sobrevive aquél que mejor se adapta al cambio"

Charles Darwin

RESUMEN

Los machos de *Xenotoca variata* poseen escamas iridiscentes que utilizan para atraer a las hembras cuando las cortejan, e inadvertidamente también a sus depredadores potenciales. En consecuencia, los machos debieron desarrollar comportamientos óptimos para aprovechar al máximo los beneficios de la iridiscencia y, al mismo tiempo, reducir los costos que ésta implica. Observaciones preliminares han mostrado que los machos cortejan sólo a determinadas horas del día, por lo que la orientación de la luz ambiental podría tener una participación determinante en la optimización del cortejo. El estudio que aquí presento ha tenido como objetivo evaluar cómo los machos de *X. variata* optimizan su comportamiento de cortejo utilizando eficientemente la luz ambiental. Para esto, realicé una serie de experimentos en los que varié el ángulo de proyección de la luz de una lámpara así como su posición. La lámpara se colocaba arriba de una pecera con agua donde presentaba a un macho ante una hembra alojada en un cilindro de vidrio colocado en el centro. Durante 20 minutos medía el tiempo que cada macho pasaba cerca de la hembra y la frecuencia con la que la cortejaba. Los resultados del análisis que apliqué a los datos indican que ni la posición de la lámpara ni el ángulo de proyección de su luz modificaron el tiempo que los machos pasaron junto a las hembras. Estos dos factores, sin embargo, sí tuvieron un impacto significativo en la frecuencia de cortejos de los machos, siendo ésta mayor cuando la luz incidió sobre el agua con un ángulo de 15° y 30° y cuando provino del oeste. Por lo tanto, con base en estos resultados, puedo concluir que los machos de *X. variata* optimizan su comportamiento de cortejo en función de la luz ambiental, exhibiendo posturas, orientaciones y movimientos particulares dependiendo de la dirección de la que proviene la luz y del ángulo de incidencia de la misma sobre sus escamas iridiscentes.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN 1
2. SUSTENTO TEÓRICO 2
2.1. Optimización 2
2.2. Motivación y toma de decisiones 3
2.2.1. El sistema nervioso en la toma de decisiones 5
2.3. Dimorfismos sexuales que originan señales visuales 6
2.3.1. Iridiscencia 7
2.4. La luz en el comportamiento animal 7
2.4.1. Refracción de la luz 8
2.5. Goodeinae 10
2.5.1. *Xenotoca variata* 10
3. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN 12
4. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES 12
5. OBJETIVOS 13
5.1. Objetivo general 13
5.2. Objetivos particulares 13
6. MATERIAL Y MÉTODO 13
6.1. Animales de estudio 14
6.1.1. Comportamiento de cortejo de *Xenotoca variata* 14
6.2. Pecera experimental 17
6.3. Lámpara de iluminación 17
6.4. Diseño experimental 18
6.5. Formación de los bloques aleatorizados 19
6.6. Procedimiento experimental 21
6.7. Análisis de los datos 24
7. RESULTADOS 26
7.1. Tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras 27
7.2. Frecuencia de cortejos exhibidos por los machos de *X. variata* 30

8. DISCUSIÓN 35
8.1. Tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras 36
8.2. Frecuencia de cortejos exhibidos por los machos de *X. variata* 39
9. CONCLUSIÓN 48
REFERENCIAS 49
APÉNDICE 53
I. Distribución de los datos del tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras 53
II. Proceso de simplificación del modelo para explicar la variación en el tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras 55
III. Distribución de los datos del número de cortejos que los machos de *X. variata* exhibieron a las hembras 61
IV. Proceso de simplificación del modelo para explicar la variación en el número de cortejos que los machos de *X. variata* exhibieron a las hembras 63

1. INTRODUCCIÓN

El comportamiento animal puede ser interpretado con base en el análisis de los costos y beneficios implicados (Krebs y Davies, 1993). Por lo tanto, se espera que los animales tomen decisiones—no tiene que ser un proceso consciente—que optimicen su comportamiento con el objetivo de obtener un beneficio neto máximo.

Xenotoca variata (Bean, 1887) es una especie de pez dulceacuícola cuyos machos poseen escamas iridiscentes que exhiben durante el cortejo para atraer a las hembras (Moyaho, 2002; Moyaho *et al.*, 2004b; Juárez, 2015), aunque también atraen a los depredadores potenciales (Moyaho *et al.*, 2004a; Manjarrez *et al.*, 2015). Por esta razón, se espera que los machos de *X. variata* hayan desarrollado estrategias de comportamiento óptimo que les permitan tomar decisiones que compensen los costos de portar las escamas iridiscentes con la obtención de parejas de apareamiento.

Puesto que la iridiscencia se genera cuando las estructuras biológicas que la producen interaccionan con la luz, la coloración que resulta tiene la cualidad de cambiar su matiz en función del ángulo de incidencia de la luz o de la posición del observador (Doucet y Meadows, 2009; Bradbury y Vehrencamp, 2011). Por lo tanto, la luz ambiental puede ser un factor clave que los machos de *X. variata* estén explotando para optimizar su comportamiento de cortejo.

Para determinar la manera en que los machos de *X. variata* podrían optimizar su comportamiento de cortejo en función de la orientación de la luz incidente, llevé a cabo un procedimiento experimental en el que varié el ángulo de incidencia de la luz de una fuente

eléctrica y la posición de la misma para evaluar los cambios generados en el cortejo que exhiben los machos.

2. SUSTENTO TEÓRICO

2.1. Optimización

Cualquier comportamiento animal lleva consigo costos y beneficios. En general, estos están relacionados tanto con el comportamiento mismo del individuo como con su estado interno, pues un animal debe evaluar la información proveniente de los estímulos externos que percibe y de sus condiciones internas cuando toma una decisión, así como los efectos que ésta tendrá en su estado interno y comportamiento futuros (McFarland, 1989). Por lo tanto, en un contexto particular, los animales deben tomar decisiones óptimas que les permitan maximizar los beneficios de su comportamiento y reducir los costos que éste implique.

Optimización se denomina al proceso por el cual los organismos resuelven el compromiso entre los costos y beneficios de su comportamiento con el objetivo de maximizar o minimizar las consecuencias de sus decisiones (Bradbury y Vehrencamp, 2011). Desde esta perspectiva, se espera que los animales encuentren la manera de desarrollar estrategias óptimas para maximizar la eficiencia de su comportamiento.

Por ejemplo, en el contexto del forrajeo (i.e. comportamiento de obtención de alimento mediante la búsqueda, el reconocimiento y la captura de elementos alimenticios) (Campbell y Reece, 2007) los cangrejos de tierra suelen ingerir moluscos bivalvos de un tamaño óptimo, que les permiten incrementar su tasa de ingesta energética en función del tiempo de manipulación de la presa. Los moluscos muy grandes son presas con poco valor energético para los cangrejos, pues éstos tienen que invertir mucho tiempo para abrir las

conchas, por lo que los costos de la manipulación sobrepasan a los beneficios de la ingesta energética. En contraste, las conchas pequeñas son muy fáciles de abrir y representan un costo bajo de manipulación, pero la presa ofrece una ingesta energética muy pobre. Por lo tanto, los cangrejos suelen preferir bivalvos dentro de un rango de tamaño intermedio, que representa presas valiosas en término de rendimiento energético neto (siempre y cuando estén presentes en el parche de forrajeo) (Krebs y Davies, 1993).

Además, tal y como propone Krebs (1980), la decisión de llevar a cabo cierto comportamiento implica siempre el costo de la exclusión de otras actividades. Por ejemplo, cuando un animal busca alimento, se espera que obtenga más beneficios netos respecto de los costos que conlleva no poder defenderse de los depredadores o cortejar a las hembras a la vez. Por otro lado, el cambio de una actividad a otra también representa un costo en términos de energía, tiempo y riesgo de depredación. Sin embargo, si un animal desarrollara siempre el mismo comportamiento los costos generados serían mayores que los beneficios devengados (a mediano y largo plazo) debido a la pérdida de las oportunidades de obtenerlos (McFarland, 1989).

2.2. Motivación y toma de decisiones

Las decisiones que toman los animales pueden ser guiadas por la información extraída de las señales que intercambian con otros organismos en un momento determinado y bajo presiones ambientales particulares (Krebs y Davies, 1993; Manning y Stamp Dawkins, 2012). Sin embargo, para entender el comportamiento animal desde la perspectiva de la optimización y toma de decisiones, también es necesario considerar la participación de los mecanismos inmediatos internos; éstos pueden desencadenar pautas específicas de comportamiento, lo que se conoce como motivación (Camhi, 1984).

La motivación está estrechamente relacionada con las necesidades de un individuo, pues éste responderá a un estímulo para satisfacer una necesidad. Por lo tanto, la motivación puede definirse como los mecanismos internos de un individuo que cambian su receptividad a los estímulos del ambiente dependiendo de sus necesidades. Así, el estado motivacional de un individuo puede explicar cómo y por qué lleva a cabo comportamientos distintos en momentos diferentes (Bradbury y Vehrencamp, 2011)

El estado motivacional de un animal en un momento particular depende de tres aspectos: 1) su estado fisiológico; 2) las señales externas que está percibiendo; y 3) las consecuencias inmediatas de su comportamiento actual. Este último puede: 1) alterar la manera en la que el animal percibe la señal externa; 2) ejercer una retroalimentación en el estado motivacional del individuo; 3) alterar el estado fisiológico del animal; y 4) prevenir que el animal se ocupe con algún otro comportamiento (McFarland, 1989). Por lo tanto, el estado motivacional cambia constantemente como consecuencia del comportamiento mismo del animal.

Puesto que los animales reciben una gran cantidad de estímulos a la vez, sus sistemas motivaciones—grupo de pautas de comportamiento relacionadas funcionalmente—compiten por establecer prioridades motivacionales que resulten en la expresión de algunas pautas y la inhibición de otras, estableciendo así una organización jerárquica del comportamiento (Camhi, 1984; Manning y Stamp Dawkins, 2012). Así, cuando un animal se encuentra ante la posibilidad de realizar alguno de varios comportamientos posibles, sus sistemas motivacionales compiten para conducirlo hacia la decisión más óptima. Esta competencia de prioridades es lo que gobierna el proceso de toma de decisiones (McFarland, 1989).

2.2.1. El sistema nervioso en la toma de decisiones

La estimulación de regiones particulares del cerebro anterior y del sistema límbico es lo que genera el desarrollo de ciertos comportamientos; no existe evidencia de que neuronas únicas puedan desencadenar estados motivacionales específicos (Bradbury y Vehrencamp, 2011). Sin embargo, las estructuras cerebrales que participan en la toma de decisiones y motivación pueden variar dependiendo del comportamiento y la especie que se trate. Por ejemplo, en relación al comportamiento de cortejo de los machos, el área preóptica del hipotálamo parece ser la estructura reguladora principal de las características dimórficas sexuales, como el comportamiento sexual y la liberación de hormonas gonadotropinas (Herrera *et al.*, 2005).

Friedman y Crews (1985) encontraron que individuos de la culebra rayada roja (*Thamnophis sirtalis parietalis*) con lesiones en el área preóptica medial y/o ventromedial del hipotálamo mostraron un declive inmediato y abrupto en su comportamiento de cortejo. De manera similar, las lesiones en el área preóptica anterior produjeron un retraso gradual y sostenido en el comportamiento de cortejo. Por lo tanto, el área preóptica del hipotálamo parece tener una función determinante en la regulación del comportamiento de cortejo; su actividad, en este caso, parece estar estimulada por la temperatura.

Otra parte del hipotálamo relacionada con el comportamiento de cortejo es el núcleo arcuato, pues contiene un área densa de neuronas productoras de hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH). Una vez liberada, la hormona llega a la adenohipófisis y estimula a las células gonadotropas para sintetizar a las hormonas gonadotropinas: hormona luteinizante (LH) y hormona folículo estimulante (FSH). Éstas a su vez son liberadas al torrente sanguíneo para ejercer un efecto sobre las gónadas. Esto provoca la liberación de

hormonas sexuales como la testosterona (sintetizada por las células de Leydig por la acción de la LH), encargada de mantener los caracteres sexuales secundarios y frecuentemente regular el comportamiento sexual de los machos (Casabiell, 2006).

2.3. Dimorfismos sexuales que originan señales visuales

Los animales de muchas especies tienen características particulares que aparecen con frecuencia en un solo sexo, generando lo que se conoce como dimorfismo sexual (e.g. los espolones de los machos de algunas aves). Éste puede ser el resultado de la selección sexual, fuerza que favorece la evolución de medios de combate u ornamentos elaborados. Estos caracteres generalmente están presentes en los machos quienes los usan para enfrentar a rivales y/o atraer y acceder a las hembras (Darwin 1859; Krebs y Davies, 1993). Entre los dimorfismos sexuales más aparentes destacan los visuales, en particular las partes coloridas del cuerpo de los machos de muchas especies. Tales coloraciones se originan por pigmentos—coloración pigmentaria—o estructuras biológicas que al contacto con la luz funcionan como reflectores—coloración estructural—(Lythgoe, 1979; Bradbury y Vehrencamp, 2011).

Los dimorfismos sexuales que funcionan como señales visuales pueden ser afectados por aspectos como el tamaño, la forma, textura, postura y ubicación del emisor de la señal (Bradbury y Vehrencamp, 2011). Así mismo, las condiciones ambientales pueden facilitar o inhibir la propagación de señales y el modo en que éstas son percibidas por los individuos de la especie y al mismo tiempo por sus depredadores o parásitos (Endler, 1992; Gamble *et al.*, 2003). Por ejemplo, la visión de los organismos acuáticos puede cambiar en función del tipo de cuerpo de agua, ya que la luz ambiental es dispersada de manera distinta dependiendo de las características particulares del agua. La distribución de la luz bajo el

agua es importante para determinar la dirección en la que un objeto tiene más probabilidad de ser percibido (Lythgoe, 1979), como por ejemplo los colores iridiscentes de los peces.

2.3.1. Iridiscencia

La iridiscencia es un tipo de color estructural que se caracteriza por presentar direccionalidad (i.e. capacidad de cambiar de acuerdo al ángulo de incidencia de la luz o al de observación) (Prum, 2006; Doucet y Meadows, 2009; Bradbury y Vehrencamp, 2011). Los animales pueden utilizar la direccionalidad de la iridiscencia como una estrategia para optimizar las señales visuales que producen, pues pueden ser más conspicuos y atraer a un número mayor de parejas o disminuir su vistosidad cuando los receptores son depredadores potenciales. Por lo tanto, la evolución de la iridiscencia podría haber sido promovida en ambientes acuáticos con poca luz para favorecer la transmisión de señales visuales, lo que a su vez podría explicar la distribución amplia de la coloración iridiscente en animales que viven en medios acuáticos (Endler, 1992; Doucet y Meadows, 2009). Por ejemplo, los machos de *Xenotoca variata* poseen escamas iridiscentes que podrían estar usando para contrarrestar la disminución de la luz promovida por la eutrofización creciente (i.e. acumulación de compuestos orgánicos) de los cuerpos de agua que habitan.

2.4. La luz en el comportamiento animal

En el contexto del comportamiento animal, la luz es muy importante para emitir y percibir las señales visuales. La luz es la base para la visión a la vez que los organismos pueden, al menos de forma pasiva, usarla para generar señales visuales como reflejos provenientes de su cuerpo que llegan a los ojos de un organismo receptor (Bradbury y Vehrencamp, 2011). Por lo tanto, la luz ambiental es crucial para entender la percepción y evolución de las señales visuales, pues ha determinado la evolución de la conspicuidad usada en señales

intraespecíficas (i.e. entre individuos de la misma especie) y de la coloración críptica para evadir a depredadores potenciales. Sin embargo, además de la evolución de la coloración misma, los animales han desarrollado estrategias para ser más vistosos o crípticos dependiendo del contexto, usando diferentes combinaciones de patrones de coloración, ubicación de los sitios de exhibición de sus desplantes y la luz ambiental (Théry, 2006)

2.4.1. Refracción de la luz

La refracción de la luz se define como la flexión que experimenta un rayo de luz al pasar de un medio a otro. Este cambio de dirección en la trayectoria de la luz se debe al cambio de velocidad que experimenta en los dos medios en cuestión (como el agua y el aire), debido a que éstos presentan diferentes índices de refracción (Malacara, 2015). El índice de refracción (n) se refiere a la velocidad de la luz en un medio particular (c) con respecto a la misma en el vacío (v) (Bradbury y Vehrencamp, 2011):

$$n = \frac{c}{v}$$

La ley de Snell se utiliza para calcular la dirección que la luz seguirá al pasar de un medio a otro con diferentes índices de refracción (siempre y cuando se conozcan los valores de estos índices y la dirección de la luz al chocar con el límite entre los dos medios) (Figura 1) (Bradbury y Vehrencamp, 2011; Malacara, 2015).

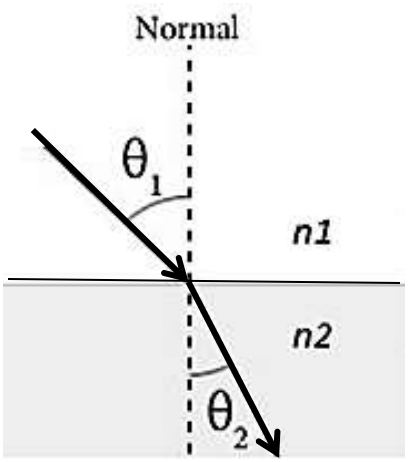

Figura 1. Diagrama que muestra un esquema del cambio en la dirección de un rayo de luz al atravesar la superficie de separación de dos medios con distinto índice de refracción (ley de Snell). $n1$ y $n2$ representan los índices de refracción de dos medios distintos, mientras que θ_1 y θ_2 equivalen al ángulo de la luz en estos medios con respecto a la normal.

La ley de Snell afirma que el producto del índice de refracción del primer medio y el seno del ángulo de la luz incidente con respecto a la normal es equivalente al producto de las mismas variables en el segundo medio:

$$n_1\, Sen\theta_1 = n_2\, Sen\theta_2$$

En condiciones naturales, la luz que incide sobre los animales acuáticos proviene del sol y se propaga a través de dos medios (aire y agua) con distinto índice de refracción. Debido a esto, tiene que considerarse la ley de Snell para calcular el ángulo de incidencia de la luz sobre su integumento, como sucede con las escamas iridiscentes de los machos de *X. variata*. Ésta es una especie de pez endémico de México, perteneciente a la familia Goodeidae (Domínguez y Pérez, 2007; Ritchie *et al.*, 2007).

2.5. Goodeinae

Goodeinae es una subfamilia de peces dulceacuícolas vivíparos pertenecientes a la familia Goodeidae (Fitzsimons, 1976; Ritchie *et al.*, 2007) cuyo desarrollo embrionario es intraovárico (Turner, 1937); el embrión es nutrido por la madre a través de un tejido epitelial especializado llamado trofotenia (Hubbs y Turner, 1939), excepto en *Ataeniobius toweri*. Los machos carecen de gonopodio—órgano intromitente verdadero—(Bisazza, 1997; Ritchie *et al.*, 2007) pero tienen espermatopodio, un acortamiento de los rayos frontales de la aleta anal (Domínguez y Pérez, 2007). Los machos usan el espermatopodio para depositar espermatóforos en el poro vaginal de la hembra durante el apareamiento (Bisazza, 1993). Debido a que los goodeinos carecen de un órgano intromitente verdadero, la cooperación femenina es necesaria para que la cópula con el macho se lleve a cabo (Constanz, 1984; Bisazza, 1997). Esta limitación podría explicar la presencia frecuente de ornamentos o comportamientos llamativos en los machos de esta subfamilia. Ellos podrían estar usando tales caracteres para atraer a las hembras durante el cortejo y conseguir así apareamientos (Fitzsimons, 1976).

2.5.1. *Xenotoca variata*

Los machos de *X. variata* tienen un número de escamas iridiscentes mayor que el de las hembras, y es posible que las exhiban mediante pautas elaboradas de cortejo para atraer a las hembras y lograr aparearse con ellas. De hecho, las hembras de *X. variata* prefieren al macho, de un par, con más escamas iridiscentes (Moyaho, 2002; Moyaho *et al.*, 2004 b) y también más brillantes (Juárez, 2015). Así mismo, se ha observado que los machos de *X. variata* podrían utilizar las escamas iridiscentes para amedrentar a los rivales en peleas por acceso a las hembras (Salazar-Bautista *et al.*, datos no publicados).

No obstante, portar escamas iridiscentes tiene un costo para los machos, pues individuos de *Thamnophis melanogaster*, serpiente acuática que coexiste con las poblaciones de *X. variata* y que puede ser un depredador potencial, también prefieren atacar al macho, de un par, con más escamas iridiscentes (Moyaho *et al.*, 2004 a). Por lo tanto, las características sexuales secundarias que hacen a los machos más llamativos y vistosos con el objetivo de atraer a las hembras, también pueden resultar desventajosas por el riesgo de depredación que generan. En consecuencia, los animales que poseen estructuras iridiscentes como los machos de *X. variata* debieron haber desarrollado comportamientos y estrategias que les permitieran explotar tal propiedad, por ejemplo, reduciendo o variando su conspicuidad dependiendo del contexto en el que las presenten (Doucet y Meadows, 2009).

Puesto que las escamas iridiscentes representan costos y beneficios para los machos de *X. variata*, la evolución debió favorecer el desarrollo de estrategias para optimizar su comportamiento de cortejo en función de la luz ambiental, por ser ésta determinante para exhibir la iridiscencia de las escamas. Se cuenta con observaciones preliminares que sugieren que los machos de *X. variata* cortejan con más frecuencia cuando la luz incide sobre sus escamas iridiscentes a ciertos ángulos respecto del horizonte (A. Moyaho, comunicación personal). De esta forma, los machos podrían ser visibles sólo para las hembras y evitar así los costos de la coloración iridiscente. Además, la inversión de recursos para atraer a las hembras compensaría la pérdida de los beneficios de otras actividades excluidas durante el cortejo.

A este respecto, se ha reportado que la luz ambiental afecta el desarrollo del cortejo de los machos en algunas especies que muestran estructuras iridiscentes. Por ejemplo, los

machos del pavo real (*Pavo cristatus*) exhiben desplantes de cortejo con el abanico formado por las plumas iridiscentes de su cola secundaria. Tales desplantes ocurren cuando los machos se encuentran orientados hacia el sol aproximadamente a 45° en relación al azimut solar—dirección medida a partir del norte magnético hacia la derecha—y con la hembra ubicada frente a ellos. Este hallazgo indica que el comportamiento de cortejo del pavo real es influenciado por la posición del sol y el ángulo de incidencia de la luz. Este efecto podría ser una estrategia que el macho de esa especie utiliza para mejorar su apariencia y la eficiencia de las señales visuales emitidas con su plumaje iridiscente durante el cortejo (Dakin y Montgomerie, 2009). Algo parecido podría estar ocurriendo en otras especies, incluso acuáticas, cuyos machos presentan ornamentos iridiscentes.

3. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

Con base en la información descrita anteriormente, surge la pregunta siguiente:

1. ¿Cómo los peces machos de *X. variata* optimizan su comportamiento de cortejo en función de la luz ambiental?

4. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

La respuesta que propongo a la pregunta anterior es la hipótesis del rendimiento neto máximo, esto es, obtener el provecho máximo de la iridiscencia de las escamas.

Si esto sucede así, cabe esperar que las siguientes predicciones se cumplan:

1. Los machos de *X. variata* exhibirán más pautas de cortejo cuando una fuente de luz incida con un ángulo óptimo sobre sus escamas iridiscentes;

2. Los machos de *X. variata* pasarán más tiempo junto a las hembras cuando sus escamas iridiscentes sean iluminadas con un haz de luz con una dirección óptima.

5. OBJETIVOS

5.1. Objetivo general

Evaluar si los machos de *X. variata* en efecto optimizan su comportamiento de cortejo en función de la luz incidente, exhibiendo desplantes, posturas y orientaciones específicas dependiendo del ángulo de incidencia de la luz sobre sus escamas iridiscentes.

5.2. Objetivos particulares

1. Determinar el ángulo óptimo de incidencia de la luz que los machos de *X. variata* prefieren para cortejar;
2. Registrar la frecuencia de las pautas de cortejo de los machos de *X. variata* bajo diferentes posiciones y ángulos de luz incidente;
3. Registrar el tiempo que los machos de *X. variata* pasarán junto a las hembras bajo diferentes posiciones y ángulos de luz incidente.

6. MATERIAL Y MÉTODO

Los experimentos consistieron en colocar a un macho de *X. variata* junto con una hembra de la misma especie, sexualmente maduros, en una pecera experimental. Utilicé 4 ángulos de incidencia de la luz y 4 posiciones de la fuente luminosa, con lo cual obtuve 16 tratamientos. Una persona voluntaria, ajena al interés del estudio, contó la frecuencia de pautas de cortejo realizadas por los machos y el tiempo que cada macho pasó junto a la hembra en cada tratamiento, así como la orientación de la hembra en relación al macho cada vez que éste exhibió una pauta de cortejo.

6.1. Animales de estudio

Utilicé 64 peces machos de *X. variata* sexualmente maduros que identifiqué por la presencia de un espermatopodio—la aleta anal modificada—y 64 peces hembra de la misma especie, también sexualmente maduras, que identifiqué por su tamaño (igual o mayor al tamaño promedio de los machos). Los peces que utilicé los obtuve de una población, originaria de la laguna de Yuriria en Guanajuato, establecida en un estanque en las instalaciones del Instituto de Fisiología. Los peces experimentales fueron mantenidos en peceras (51 x 26 x 30 cm) en el laboratorio de Ecología de la Conducta y alimentados dos veces al día con alimento comercial para peces. El agua de las peceras se mantuvo a una temperatura ambiental (aproximadamente 21°C) y un fotoperiodo de 12 horas (las luces en el acuario se encienden a las 7:00 am). Cada pareja de peces fue utilizada una sola vez para tener un número suficiente de réplicas independientes del experimento.

6.1.1. Comportamiento de cortejo de *Xenotoca variata*

El cortejo se define como las pautas de comportamiento que preceden y acompañan al acto de apareamiento; comúnmente son los machos quienes despliegan movimientos—llamados exhibiciones—frente a las hembras para atraerlas y lograr aparearse con ellas (Hall y Halliday, 1998).

Los machos de *X. variata* exhiben las siguientes pautas de cortejo (Fitzsimons 1972, 1976; Salazar-Bautista, 2010):

Movimiento de la cabeza: El macho se orienta frente a la hembra, de manera oblicua o a un costado de ella y mueve su cabeza de forma lateral por 3 o 4 ocasiones continuas o

hasta por 6 segundos; este comportamiento ocurre cuando el macho está inmóvil o mientras está nadando en alguna de las posiciones mencionadas (Figura 2a).

Exhibición oblicua: El macho se orienta de "espaldas" a la hembra a menos de un cuerpo de distancia aproximadamente y con una inclinación oblicua; dirige su aleta caudal hacia la cabeza de la hembra y sacude rápidamente su cuerpo, incluyendo movimientos violentos de la aleta dorsal y anal (Figura 2b).

Exhibición lateral – T: El macho se aproxima a la hembra y se coloca a un costado de ella (ya sea a la izquierda o a la derecha), a un cuerpo de distancia aproximadamente; el macho mantiene el cuerpo recto, extiende sus aletas y sacude la aleta caudal. Esta pauta de cortejo suele ocurrir después de un nado en forma de S (Figura 2c).

Exhibición lateral en rueda: El macho nada desde la parte posterior hasta la parte anterior de la hembra frenando repentinamente, lo que provoca la extensión de sus aletas pectorales; posteriormente se orienta al frente de la hembra, arquea visiblemente su cuerpo y lo sacude (particularmente las aletas dorsal y caudal). Esta pauta de cortejo se realiza en respuesta al nado de la hembra, pues el macho bloquea su trayectoria (Figura 2d).

Danza alrededor: El macho se orienta frente a la hembra a un cuerpo de distancia y extiende sus aletas (como se observa en la exhibición lateral en rueda); rápidamente nada en forma circular delante de la hembra y reanuda su posición lateral curveando y sacudiendo visiblemente su cuerpo, con la aleta anal dirigida hacia la hembra. La danza circular se presenta comúnmente 3 veces (aunque varía de 2 a 6 giros), pero cada exhibición está definida por un momento breve de inmovilidad del macho frente a la hembra (Figura 2e). Puede observarse a los machos realizar un nado en medio círculo

frente a la hembra y regresar a su posición inicial antes de realizar la danza alrededor; posiblemente lo hacen con el fin de evaluar si la hembra está receptiva (comportamiento conocido como *danza del medio círculo*).

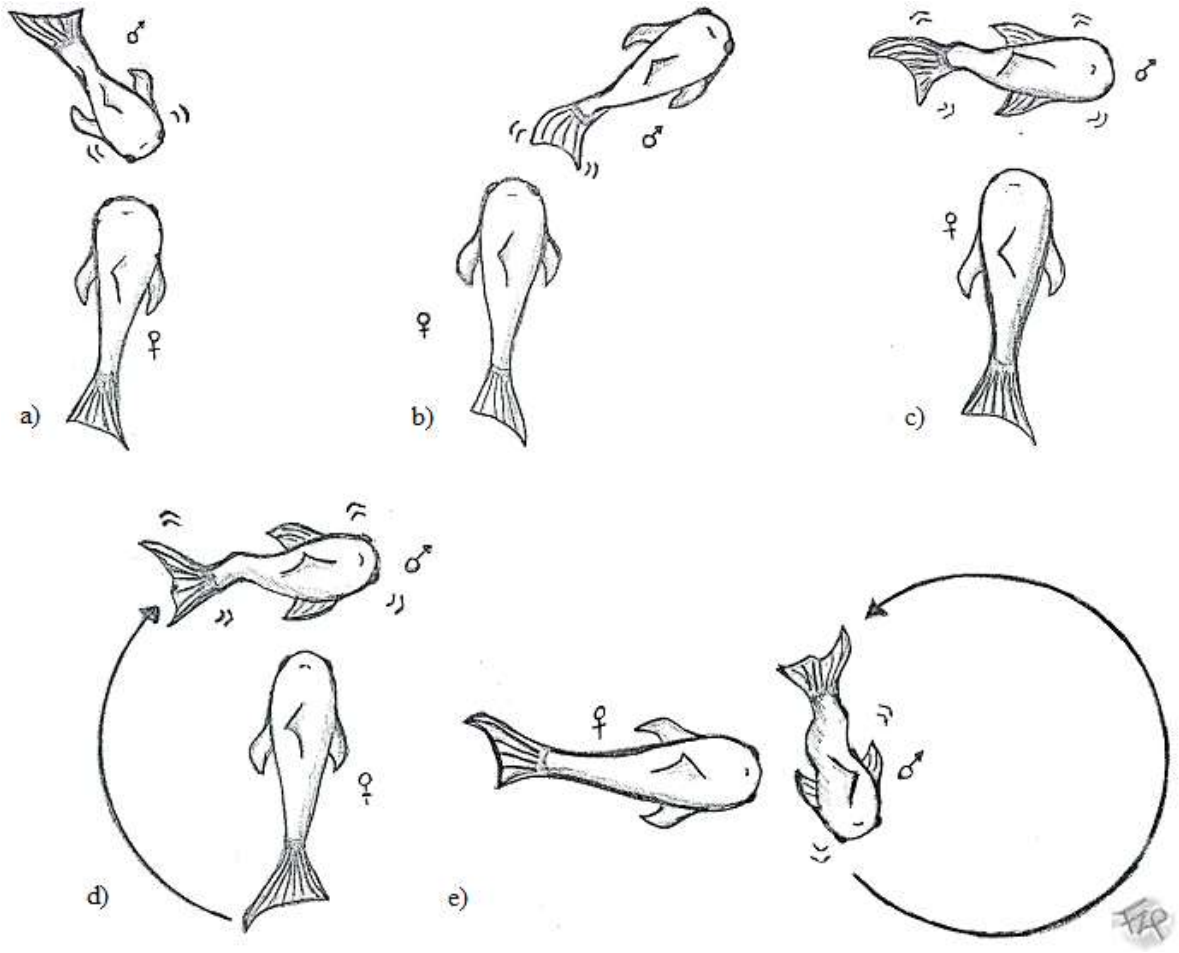

Figura 2. Pautas de cortejo de los machos de *X. variata*. a) Movimiento de cabeza. b) Exhibición oblicua. c) Exhibición lateral-T. d) Exhibición lateral en rueda. e) Danza alrededor. Copyright © Fascinetto-Zago, 2018.

A pesar de que el cortejo de los machos es mucho más elaborado que el de las hembras, ellas también exhiben ciertas pautas de comportamiento que permiten a los machos descifrar si se encuentran receptivas o no para copular. La exhibición más común realizado por las hembras es la *sacudida de la cabeza*, movimientos laterales de la cabeza

mientras se encuentra inmóvil o nadando. Aunque es una pauta muy parecida al movimiento de cabeza exhibido por los machos durante su cortejo, los movimientos de las hembras son más amplios y lentos (Fitzsimons 1972, 1976). Sin embargo, el mismo comportamiento podría indicar una postura de apaciguamiento en las hembras de otras especies de goodeinos como *Girardinichthys multiradiatus* (Martínez *et al.*, 2013).

6.2. Pecera experimental

Para hacer los experimentos utilicé una pecera cuadrada de 70 cm por lado (15 cm de profundidad) hecha de vidrio esmerilado de 6 mm de grosor. Coloqué a la pecera sobre una lámina de hule espuma de 10 cm de grosor para disminuir el efecto de las vibraciones que pudieran distraer a los peces. La pecera (i.e., uno de sus lados, determinado aleatoriamente) fue orientada hacia el norte magnético con el fin de que la disposición espacial de cada uno de sus lados no variara entre ensayos experimentales.

La pecera fue llenada con 74 L de agua de grifo y del estanque donde habitan los peces en una proporción de 3 a 1, respectivamente. Luego coloqué un cilindro de vidrio en la parte central de la pecera que alojó a la hembra durante los experimentos, y tracé una zona crítica alrededor del cilindro no más amplia que la longitud promedio de un pez macho (6 cm) para registrar objetivamente el tiempo que éste pasó cerca de la hembra.

6.3. Lámpara de iluminación

Para simular la iluminación natural utilicé una lámpara ("Ai Prime HD" Aqua Ilumination, E.U.) que cuenta con un arreglo de 13 LEDs cuyas longitudes de onda cubren el espectro de la luz ultravioleta (UV) y visible (Figura 3). La aportación de cada longitud de onda a la luz total que se utilizó en todos los tratamientos fue de 50 %

de luz UV, 90 % de violeta, 110 % de azul oscuro, 100 % de azul y verde, 80 % de rojo y 110 % de luz blanca, ésta última sirvió para aumentar la intensidad de la luz incidente. La lámpara fue sostenida de un soporte de metal que se cambió de posición y de ángulo de inclinación de acuerdo con el tratamiento correspondiente.

Especificaciones de los LEDs

Manufactura	*Color*	*Cantidad*
Cree	Cool White XP-G2	4
Cree	Blue XP-E2	3
OSRAM	Deep Blue SQUARE	2
SemiLED	415 nm Violet	1
Cree	Green XP-E2	1
OSRAM	Deep Red OSLON	1
SemiLED	405 nm UV	1

Figura 3. Características de la lámpara "Ai Prime HD AquaIlumination, E.U." utilizada en los experimentos.

La inclinación de la lámpara para cada tratamiento fue determinada con la aplicación llamada Transportador (Smart Protractor versión 1.4.2) y las posiciones correspondientes a los cuatro puntos cardinales con una brújula digital (Axiomatic Inc versión 4.1.3).

6.4. Diseño experimental

Apliqué los 16 tratamientos durante cuatro días consecutivos—lo que constituyó un bloque—siguiendo un orden aleatorio. Repetí el mismo procedimiento 3 veces más (Tabla 1). En el análisis estadístico "bloque" llevó consigo la variación en la respuesta ocasionada por el tiempo transcurrido a través de las 4 semanas, las cuales no fueron consecutivas.

Tabla 1. Diseño experimental para medir el efecto de la dirección de la luz ambiental incidente en el cortejo de *Xenotoca variata.*

		Ángulo de incidencia de la luz			
Bloque/semana[#]	*Posición*[*]	*15°*	*30°*	*45°*	*60°*
Día 1…	N	[1,2,3,4]	[1,2,3,4]	[1,2,3,4]	[1,2,3,4]
	S	[1,2,3,4]	[1,2,3,4]	[1,2,3,4]	[1,2,3,4]
	E	[1,2,3,4]	[1,2,3,4]	[1,2,3,4]	[1,2,3,4]
Día 4	O	[1,2,3,4]	[1,2,3,4]	[1,2,3,4]	[1,2,3,4][#]

*N, norte; S, sur; E, este; O, oeste.
[#][1,2,3,4], bloques (semanas); cada tratamiento se repitió cuatro veces, uno por semana (bloque).

El orden en que la lámpara ocupó cada una de las 4 posiciones (i.e. los puntos cardinales principales) fue determinado aleatoriamente. De igual manera, el orden del cambio en el ángulo de incidencia de la luz fue determinado de manera aleatoria, y cada ensayo con ángulo/posición particular duró alrededor de una hora: 10 minutos en los que mantuve una hembra de *Goodea atrippinis* (otra especie de goodeino que comparte hábitat con *X. variata*) en el tanque experimental, para neutralizar los efectos que pudiera producir una pareja de peces anterior en el comportamiento de la pareja en turno; 20 minutos de aclimatación de los peces y 20 minutos de videograbación (ver adelante).

6.5. Formación de los bloques aleatorizados

La pareja de peces para cada ensayo experimental era elegida de manera aleatoria de la población experimental. Con este fin, una semana antes de llevar a cabo el procedimiento experimental (ver adelante) formaba el bloque correspondiente con las 16 parejas de peces.

Todos los machos sexualmente maduros (i.e. los disponibles en el acuario) eran colocados dentro de vasos con agua. Luego elegía aleatoriamente a 16 y los colocaba

dentro de las peceras de alojamiento (la posición de las peceras que alojaban a los machos y a las hembras en el estante era determinada de forma aleatoria). Usé 8 peceras para alojar a los machos y 8 para alojar a las hembras, cada una dividida a la mitad con láminas de acrílico. Utilicé el mismo procedimiento para elegir a las hembras sexualmente maduras. Los peces eran colocados dentro de las peceras (de adelante hacia atrás) conforme a la aleatorización (Figura 4). Posteriormente, el orden en el que utilizaba a los peces para los experimentos era aleatorizado; cada día ponía a prueba 4 parejas.

El mismo procedimiento se llevó a cabo para formar a los siguientes tres bloques, de manera que en total se realizaron cuatro bloques, con lo que conseguí obtener 4 réplicas por tratamiento.

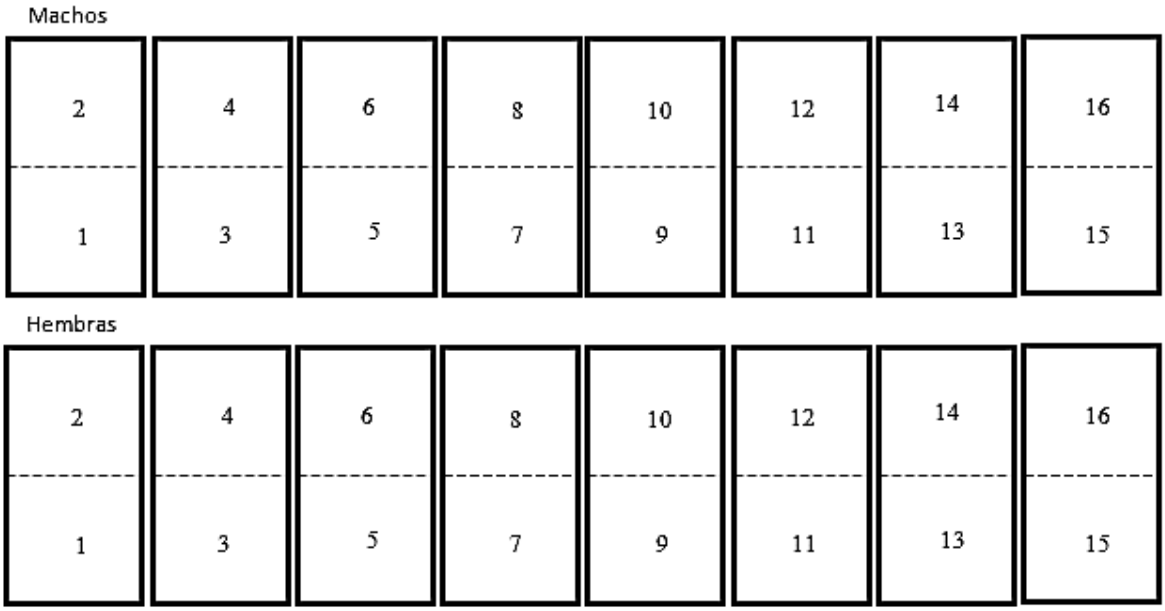

Figura 4. Diagrama que muestra la organización de las peceras que alojaron a los peces experimentales en cada bloque. El orden en que se utilizaron los peces, así como la posición de las peceras de los machos y de las hembras en el estante (i.e. arriba o abajo) se determinaron aleatoriamente.

6.6. Procedimiento experimental

Colocaba a un macho y a una hembra en la pecera de experimentación, la cual era llenada con agua previamente y puesta en un cuarto oscuro para controlar las condiciones de iluminación. Cada uno de los peces era colocado en la pecera, dentro de bolsas de plástico con agua de la pecera habitual para favorecer el proceso de aclimatación. La posición que ocupaban las bolsas con los peces dentro de la pecera era determinada aleatoriamente con respecto a las aristas de la pecera experimental. Cada bolsa que alojaba a los peces era colocada dentro de un cilindro de PVC de 15.24 cm de diámetro y 30 cm de alto, de tal manera que ellos no pudieran tener contacto visual hasta empezar la videograbación del comportamiento de cortejo.

La lámpara era colocada en la dirección y el ángulo que correspondían a cada ensayo experimental. Luego, la lámpara era encendida y la pareja de peces introducida en la pecera; los peces se aclimataban dentro de las bolsas que los alojaban durante 15 minutos, las cuales eran introducidas a su vez en los tubos de PVC. Posteriormente, los peces eran liberados de sus bolsas y pasaban por una segunda etapa de aclimatación (reconocimiento de la pecera) de 5 minutos; el macho podía moverse libremente para explorar la pecera, mientras que la hembra era liberada dentro de un cilindro de vidrio de 11.43 cm de diámetro que a su vez estaba dentro de un cilindro de PVC de 15.24 cm de diámetro para impedir el contacto físico y visual entre los dos. Al concluir los 5 minutos, el tubo de PVC que rodeaba a la hembra era retirado de la pecera para permitir el contacto visual entre los peces. En ese momento, iniciaba la videograbación de su comportamiento durante 20 minutos, tiempo en el que se registraban las pautas de interés. La videograbación era realizada con una videocámara digital HD Sony (“HANDYCAM HDR-CX405/BCE23”),

que era colocada en la parte superior de la pecera (Figura 5). La videocámara era conectada a un monitor para observar el comportamiento de los peces en tiempo real mientras estaba siendo videograbado.

Un difusor era colocado dentro de la pecera experimental durante el proceso de la aclimatación para mantener el agua oxigenada y crear una condición en la que los peces se sintieran más cómodos. Al terminar la aclimatación y antes de empezar la videograbación, el difusor era apagado y extraído de la pecera experimental. Esto se hacía con el objetivo de que no existieran estímulos distractores que pudieran interferir con los tratamientos.

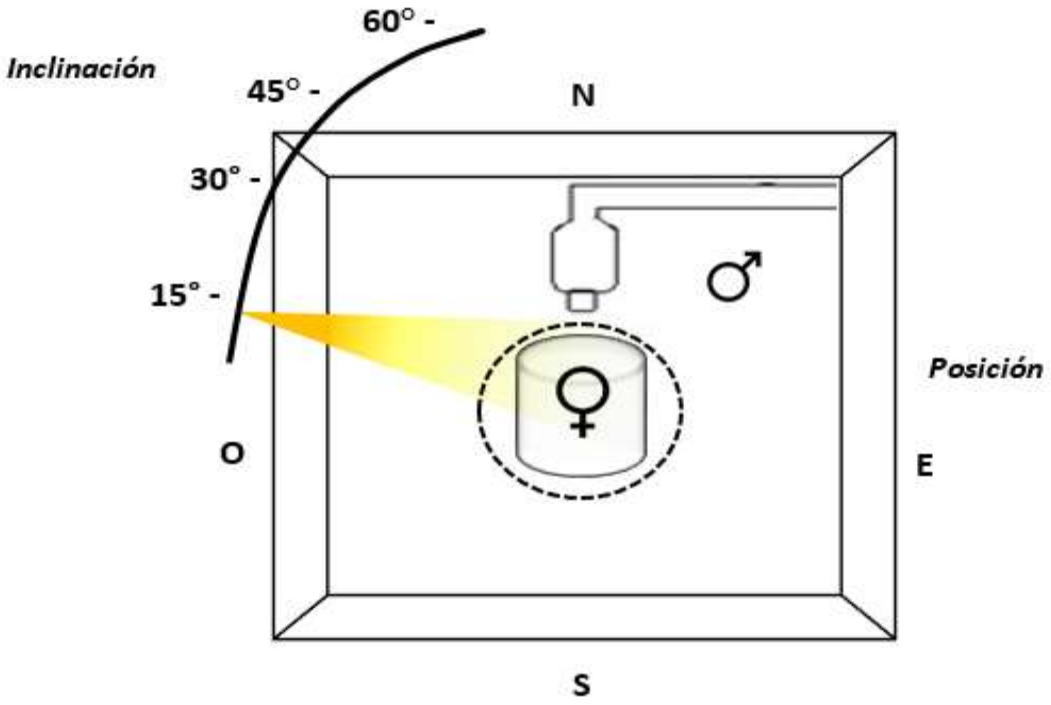

Figura 5. Diagrama que muestra un esquema simplificado del arreglo de la pareja de peces, la posición e inclinación de la fuente luminosa en la pecera experimental y la posición de la cámara de video (en la parte superior de la pecera). Aquí se ejemplifica el tratamiento "oeste-15°".

Al concluir el ensayo experimental la grabación era detenida y los peces regresados a su pecera habitual. Se introducía a un pez *Goodea atrippinis* (goodeino) en la pecera experimental 10 minutos antes y entre ensayos para neutralizar los rastros que cada pareja de peces experimentales pudiera estar dejando en el agua. Luego, una pareja distinta de peces era introducida en la pecera experimental y el procedimiento experimental descrito arriba se repetía hasta completar 4 ensayos en un día.

Al finalizar los experimentos correspondientes a cada día, la pecera experimental era limpiada para llenarse con agua nueva (con las mismas condiciones antes descritas) para preparar los experimentos del día siguiente. Cabe mencionar que en uno de los bloques se colocaba una resistencia ("ViaAqua QUARTZ HEATER de 300 W") conectada a un temporizador dentro del agua de la pecera con el objetivo de aumentar la temperatura del agua y estimular a los peces a cortejar. Cada día de experimento de ese bloque, la resistencia era encendida a la 1:30 a.m., se apagaba a las 9:30 a.m. y se retiraba de la pecera experimental antes de empezar con los ensayos para evitar que existiera un estímulo distractor que pudiera interferir con el efecto de los tratamientos. La temperatura del agua se registraba al iniciar y al terminar cada tratamiento en todos los experimentos.

Finalmente, al término de cada bloque, todos los peces eran anestesiados con aceite esencial de clavo mediante inmersión (los machos con una concentración de 50 µL/L y las hembras de 30 µL/L). Una vez que los peces alcanzaban un grado de sedación profundo, eran fotografiados con una cámara Reflex Nikon modelo D200 con un lente adaptado ("AF Micro-Nikkor 105 mm f/2.8 D"). Este procedimiento se llevaba a cabo con el objetivo de contar el número de escamas iridiscentes de los machos y medir la longitud corporal de

machos y hembras; esto se hacía con los softwares Image Tool (versión 1.28) y Adobe Photoshop CS6 Extended (versión 13.0 x64), respectivamente.

6.7. Análisis de los datos

Una persona voluntaria y ajena al estudio contó la ocurrencia de las pautas de comportamiento de cortejo, así como el tiempo que el macho permaneció dentro de la zona crítica alrededor de la hembra en cada tratamiento y la orientación de la hembra con respecto al macho cada vez que éste exhibió una pauta de cortejo; se instruyó a la persona para que aprendiera a reconocer las pautas de cortejo que habría de registrar. Las mediciones del comportamiento de los peces se hicieron mediante un muestreo focal de registro continuo reproduciendo los videos, lo que significa que la persona voluntaria observó continuamente al macho para registrar todas las ocurrencias de las pautas de comportamiento de interés.

Consideré al tiempo que los machos de *X. variata* pasaron en la zona cercana a la hembra (zona crítica) y a la frecuencia de las pautas de cortejo que éstos exhibieron como variables respuesta (i.e. variables dependientes). La posición de la fuente de luz e inclinación de la misma representaron a las variables predictivas (i.e. variables independientes). Además, la temperatura media del agua en cada ensayo experimental, así como el número de escamas iridiscentes de los machos y la relación entre la longitud estándar (LE) del macho y la hembra en cada tratamiento (LE del macho / (LE del macho + LE de la hembra) fueron consideradas como covariables.

En cuanto a las propiedades de las variables respuesta, los datos del tiempo que los machos pasaron cerca de las hembras son continuos (i.e. puede ocurrir cualquier valor

dentro de un intervalo de valores asumidos por la variable). Así mismo, esos datos son medidos en una escala de razón. Esto quiere decir que los datos son numéricos, representan una magnitud y cuentan con un cero absoluto con significado real, que simboliza la ausencia de la magnitud medida (en este caso, tiempo) (Daniel y Cross, 2013). Por otro lado, el número de pautas de cortejo que los machos de *X. variata* exhibieron frente a las hembras son datos discretos; resultaron de un conteo que representó la frecuencia a la cual sucedió el evento de interés. Y con respecto a las escalas de medida, también se trató de una de razón (en este caso el cero absoluto simbolizó la ausencia de cortejos).

Para analizar estadísticamente a los datos utilicé dos modelos estadísticos: 1) Modelos lineales generales mixtos (GLM) cuando los datos siguieron una distribución normal y las variables independientes fueron de efectos fijos y de efectos aleatorios; 2) Modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) cuando los datos siguieron otras distribuciones de la familia exponencial. Utilicé lo que se conoce como simplificación del modelo estadístico para obtener el modelo mínimo adecuado. Este procedimiento consiste en remover sucesivamente los términos del modelo cuya contribución a la variación total de la variable dependiente no es significativa, hasta obtener un modelo que contiene únicamente términos significativos. Para determinar que la reducción del modelo no afectaba la variación explicada utilicé una prueba de máxima verosimilitud (Crawley, 2013).

Finalmente, para determinar la propiedad del análisis estadístico, evalué el ajuste de bondad de los modelos a los datos (i.e. cuán bien el modelo utilizado explicó el comportamiento de los datos) con procedimientos gráficos, tal como lo recomiendan Zuur

et al. (2009) (ver Apéndice). El análisis se realizó en el software estadístico R versión 3.4.3 (R Core Team, 2017).

7. RESULTADOS

Primero determiné los ángulos aproximados a los que la luz proyectada desde ángulos diferentes debería incidir sobre los peces de acuerdo con la ley de Snell, puesto que el aire y el agua tienen distinto índice de refracción (1.00 y 1.33, respectivamente) (Tabla 2).

Tabla 2. Ángulo aproximado de incidencia de la luz en medios con distinto índice de refracción (aire y agua). La luz viaja en el aire cuando incide sobre el agua y en ésta cuando incide sobre los peces.

Ángulo de incidencia de la luz	
Sobre el agua	***Sobre el pez***
15°	46.57°
30°	40.63°
45°	32.12°
60°	22.08°

Posteriormente hice un primer análisis exploratorio de los datos. Calculé el promedio ± la desviación estándar del promedio (i.e. el error estándar) del número de pautas de cortejo exhibidas por los machos. De igual manera lo hice para el tiempo que los machos pasaron cerca de las hembras con respecto a la posición de la fuente luminosa y al ángulo de la luz incidente (Tablas 3 y 4, respectivamente).

Tabla 3. Promedio ± desviación estándar del promedio del número de pautas de cortejo de los machos de *X. variata* y del tiempo (segundos) que éstos pasaron cerca de las hembras con respecto a la posición de la fuente luminosa (puntos cardinales).

	Posición de la fuente de luz			
	Norte	***Sur***	***Este***	***Oeste***
Frecuencia de pautas de cortejo	1.31 ± 0.42	1.06 ± 0.43	1.88 ± 0.49	2.88 ± 0.79
Tiempo cerca de las hembras	535.44 ± 53.61	592.44 ± 76.34	562.06 ± 65.52	626.86 ± 54.92

Tabla 4. Promedio ± desviación estándar del promedio del número de pautas de cortejo de los machos de *X. variata* y del tiempo (segundos) que éstos pasaron cerca de las hembras con respecto al ángulo de incidencia de la luz.

	Ángulo de incidencia de la luz			
	15°	***30°***	***45°***	***60°***
Frecuencia de pautas de cortejo	2.56 ± 0.64	2.18 ± 0.56	0.86 ± 0.24	1.50 ± 0.69
Tiempo cerca de las hembras	588.13 ± 54.99	610.75 ± 60.42	540.88 ± 70.73	577.06 ± 66.89

Después realicé el análisis estadístico de los datos. A continuación, presento los resultados que obtuve con respecto a cada una de las variables respuesta consideradas en este trabajo.

7.1. Tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras

Como los datos del tiempo que los machos pasaron cerca de las hembras se ajustaron a una distribución normal (Apéndice I; Figuras A1 y A2), utilicé modelos lineales generales mixtos (GLM) para analizarlos. El análisis no detectó algún efecto de interacción significativo entre la posición de la fuente luminosa y el ángulo de incidencia de la luz ($\mathcal{L}$ = 4.58, g.l. = 9, p = 0.87). El ángulo de incidencia de la luz tampoco tuvo un efecto que fuera significativo ($\mathcal{L}$ = 1.51, g.l. = 3, p = 0.68), aunque los machos pasaron en promedio 9 % menos tiempo cerca de las hembras cuando la luz incidió en el agua a 45° que cuando

provino de los demás ángulos. La posición de la fuente luminosa tampoco contribuyó significativamente a la variación observada en el tiempo que los machos pasaron cerca de las hembras ($\mathcal{L}$ = 3.65, g.l. = 3, p = 0.30); lo más destacable fue que los machos pasaron en promedio 11 % más tiempo cerca de la hembra cuando la luz provino del oeste que cuando lo hizo de los demás puntos cardinales. De igual manera, la temperatura del agua de la pecera experimental no tuvo un efecto significativo en el tiempo que los machos pasaron cerca de las hembras ($\mathcal{L}$ = 0.43, g.l. = 1, p = 0.51). Sin embargo, el tamaño corporal relativo de los machos, así como el número de sus escamas de los machos, sí afectaron al tiempo que pasaron cerca de las hembras ($\mathcal{L}$ = 9.73, g.l. = 1, p = 0.002, Figura 6, y $\mathcal{L}$ = 4.06, g.l. = 1, p = 0.04, Figura 7, respectivamente). Así que el modelo mínimo adecuado obtenido es el que se presenta en la Tabla 5. El procedimiento completo de la simplificación que hice al modelo puede corroborarse en el Apéndice II, Tablas A1-A7. La bondad del ajuste del modelo estadístico puede consultarse en el mismo Apéndice, Figuras A3 y A4.

Tabla 5. Modelo lineal general mixto mínimo ajustado a la variación en el tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras. El modelo toma en cuenta al criterio de bloquización como efecto aleatorio y a la LE del macho con respecto a la de la hembra y al número de escamas iridiscentes como efectos fijos.

Efectos aleatorios	**Desviación Estándar**				
Bloque	139.15				
Residual	188.00				
Efectos fijos	**Coeficiente**	**Error estándar**	**g.l.**	**Valor t**	**Valor *p***
Intercepto[1]	1415.91	248.40	58	5.70	0.0000
LE	-2022.03	543.34	58	-3.72	0.0004
Escamas	3.02	1.51	58	2.00	0.0497

[1] El intercepto representa al tiempo que los machos hubieran pasado cerca de las hembras si LE como "Escamas" fueran 0, lo que está fuera del rango de muestreo de la LE pero no del número de escamas.

Como lo indica la Figura 6, la relación entre el tiempo que los machos pasaron cerca de la hembra y el tamaño corporal relativo de los machos mostró una relación significativa negativa (i.e. pendiente negativa), lo que sugiere que cuanto más grandes eran los machos en relación a las hembras con las que eran presentados, menos tiempo pasaban junto a ellas. Los intervalos de confianza sugieren que esta relación negativa entre tiempo y LE de los machos, aunque atenuada por la variación de los datos, es la que se esperaría encontrar en 95 de 100 experimentos futuros.

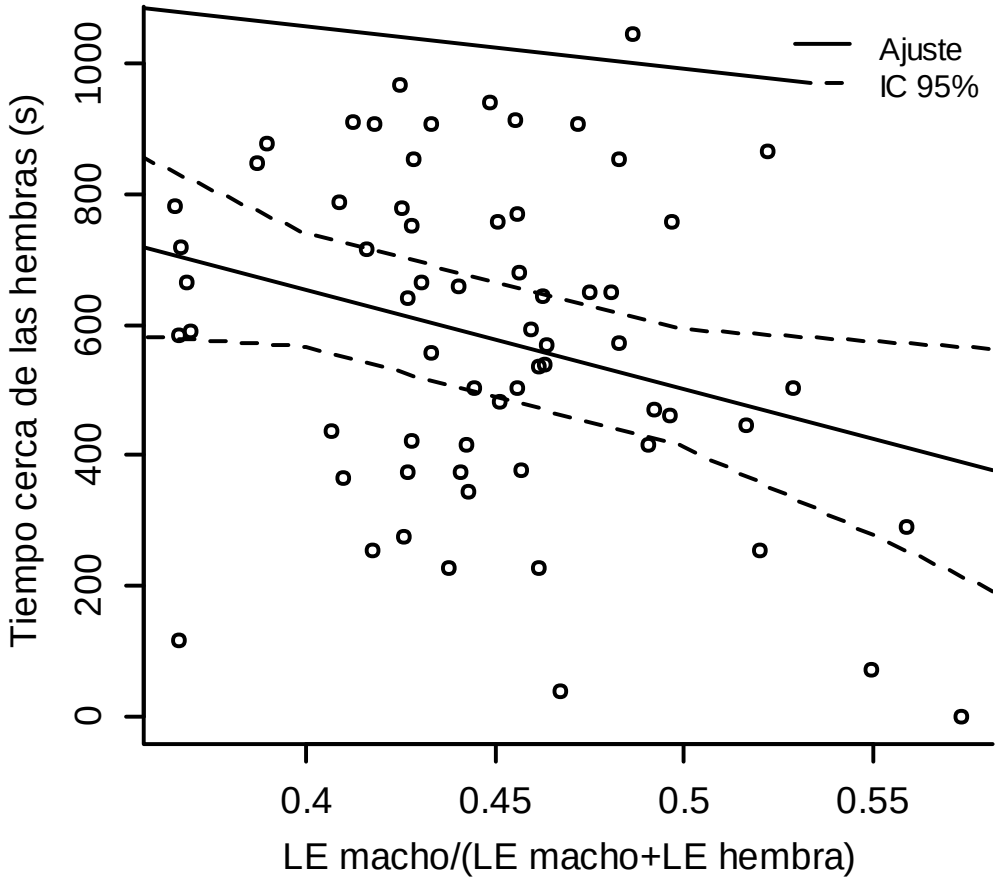

Figura 6. Tiempo que los machos de *X. variata* pasan cerca de las hembras en función de la proporción de la longitud estándar del macho (LE) con respecto a la LE total (LE del macho + LE de la hembra). La línea sólida representa los valores ajustados del modelo y las punteadas los límites de confianza al 95 %.

Aun cuando el tiempo que los machos pasaron junto a las hembras creció (la pendiente es positiva) en la medida en que los machos mostraron más escamas iridiscentes (Figura 7), la amplitud en el intervalo de confianza del ajuste sugiere que tal relación es incierta.

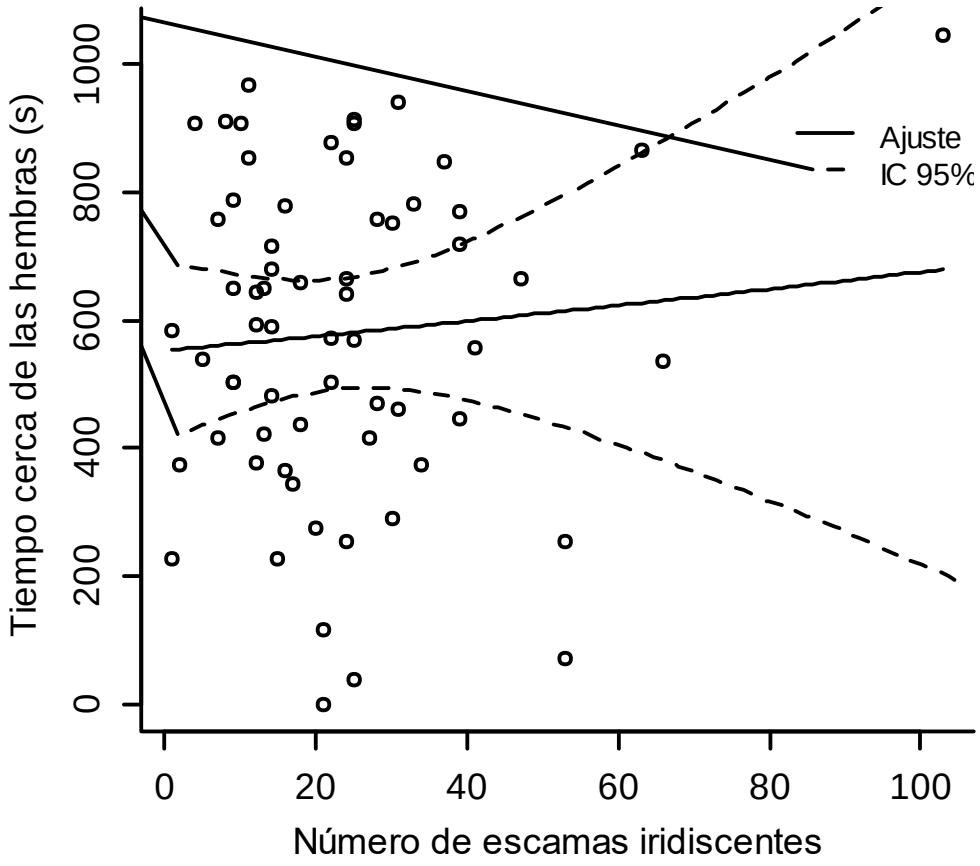

Figura 7. Tiempo que los machos de *X. variata* pasan cerca de las hembras en función del número de escamas iridiscentes que aquellos poseen.

7.2. <u>Frecuencia de cortejos exhibidos por los machos de *X. variata*</u>

La observadora contó 114 pautas de cortejo exhibidas por los machos de *X. variata.* De éstas, 111 fueron exhibidas frente a la hembra. Esto quiere decir que aproximadamente el 97 % del cortejo ocurrió cuando la hembra estuvo frente al macho.

Puesto que estos datos se ajustaron a una distribución Poisson (Apéndice III; Figuras A5 y A6), utilicé modelos lineales generalizados mixtos para analizarlos. La interacción entre la posición de la fuente luminosa y el ángulo de incidencia de la luz no tuvo una contribución significativa en la variación de la frecuencia de cortejos exhibidos por los machos (χ^2 = 14.51, g.l. = 9, p = 0.10). No obstante, tanto la posición de la fuente luminosa (χ^2 = 9.314, g.l. = 3, p = 0.025) como el ángulo de la luz incidente (χ^2 = 14.349, g.l. = 3, p = 0.002) tuvieron un efecto significativo en el número de cortejos que los machos exhibieron a las hembras. El procedimiento completo de la simplificación del modelo se presenta en el Apéndice IV, Tablas A8-A12. La Tabla 6 muestra los resultados del modelo mixto mínimo adecuado que se ajustó mejor a la frecuencia de cortejos de los machos. En el Apéndice IV (Figuras A7 y A8) se presenta el ajuste de bondad del modelo a los datos.

Tabla 6. Modelo lineal generalizado mixto mínimo adecuado ajustado a la variación en el número de pautas de cortejo que exhibieron los machos de *X. variata*. La bloquización y temperatura del agua son los efectos aleatorios, y el ángulo incidente de la luz y la posición de la fuente luminosa los efectos fijos.

Efectos aleatorios	**Desviación Estándar**			
Temperatura	0.92			
Bloque	0.19			
Residual	3.94			
Efectos fijos	**Coeficiente**	**Error estándar**	**Valor z**	**Valor *p***
Intercepto[1]	0.18	0.43	0.42	0.672
Este	-0.20	0.28	-0.74	0.462
Norte	-0.80	0.35	-2.30	0.022
Sur	-0.75	0.31	-2.40	0.017
15°	0.96	0.37	2.62	0.009
30°	0.96	0.34	2.80	0.005
60°	0.12	0.43	0.30	0.772

[1] Los efectos fijos se presentan como "contraste de tratamientos". De este modo, el intercepto representa al promedio de la respuesta cuando la fuente luminosa tenía la posición oeste y estaba inclinada 45°. El coeficiente del Este representa la diferencia con el Oeste, y lo mismo para los coeficientes del Norte y Sur. De manera similar, el coeficiente de 15° representa a la diferencia de este ángulo con el de 45°, y así para los ángulos de 30°y 60°.

Los machos cortejaron a las hembras en promedio 116 % más veces cuando la luz incidió en el agua a 15° y 30° (valores positivos de los coeficientes) que cuando incidió a 45° y 60° (Tabla 6; Figura 8). Los machos cortejaron con la menor frecuencia cuando el ángulo de luz incidente fue de 45° (14 pautas de cortejo); 10 pautas menos que lo que ocurrió con el ángulo de 60° (24 pautas de cortejo). Los machos exhibieron 198 % y 153 % más cortejos cuando la luz incidió sobre el agua a 15° y 30° comparado con el ángulo de 45°. Además, mostraron 71 % y 43 % más exhibiciones de cortejo cuando la luz incidió sobre el agua a 15° y 30° que cuando incidió a 60°. Sin embargo, aunque los machos cortejaron 74 % más cuando la luz incidió en el agua a 60° que cuando lo hizo a 45°, no fue suficiente para obtener una diferencia estadísticamente significativa (Tabla 6; Figura 8).

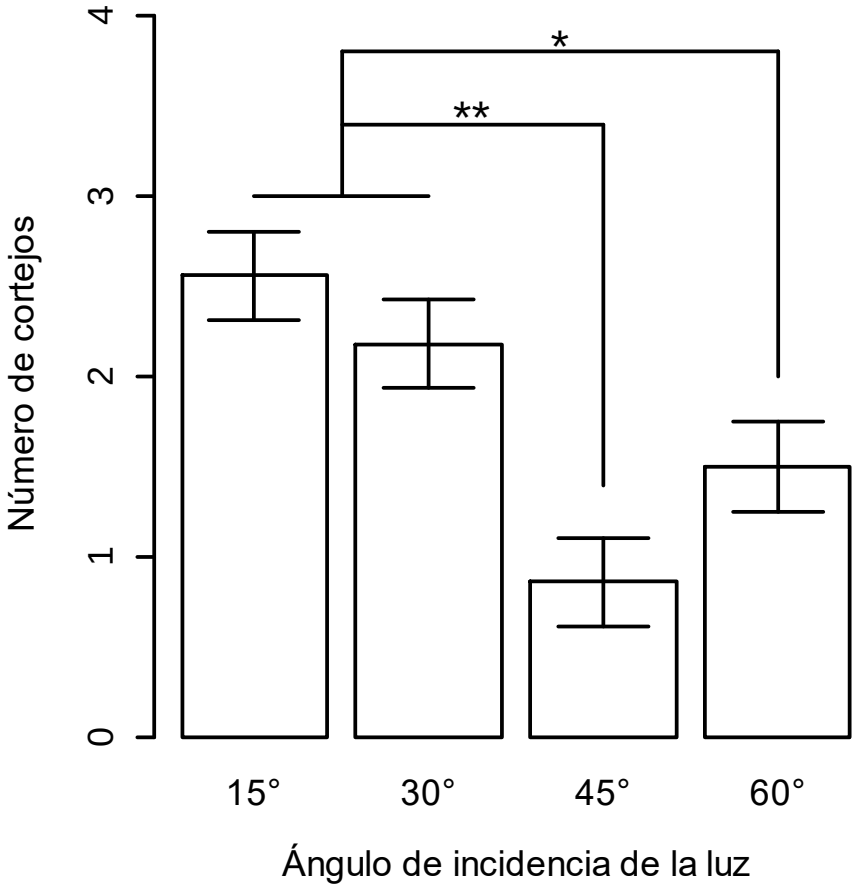

Figura 8. Número promedio de cortejos (± desviación estándar del promedio) que los machos de *X. variata* exhibieron a las hembras en función del ángulo de incidencia de la luz. Los asteriscos (*) representan las diferencias significativas entre los tratamientos correspondientes (* = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$).

Los machos exhibieron 120 % y 172 % más pautas de cortejo a las hembras cuando la luz provino del oeste que cuando provino del norte y sur (Tabla 6; Figura 9). Los machos cortejaron también 53 % más cuando la luz provino del oeste que cuando lo hizo del este, aunque la diferencia no fue estadísticamente significativa. De manera similar, los machos cortejaron a las hembras 44 % y 77 % más cuando la luz provino del este que cuando provino del norte o sur (respectivamente). No obstante, estas diferencias no fueron significativas estadísticamente.

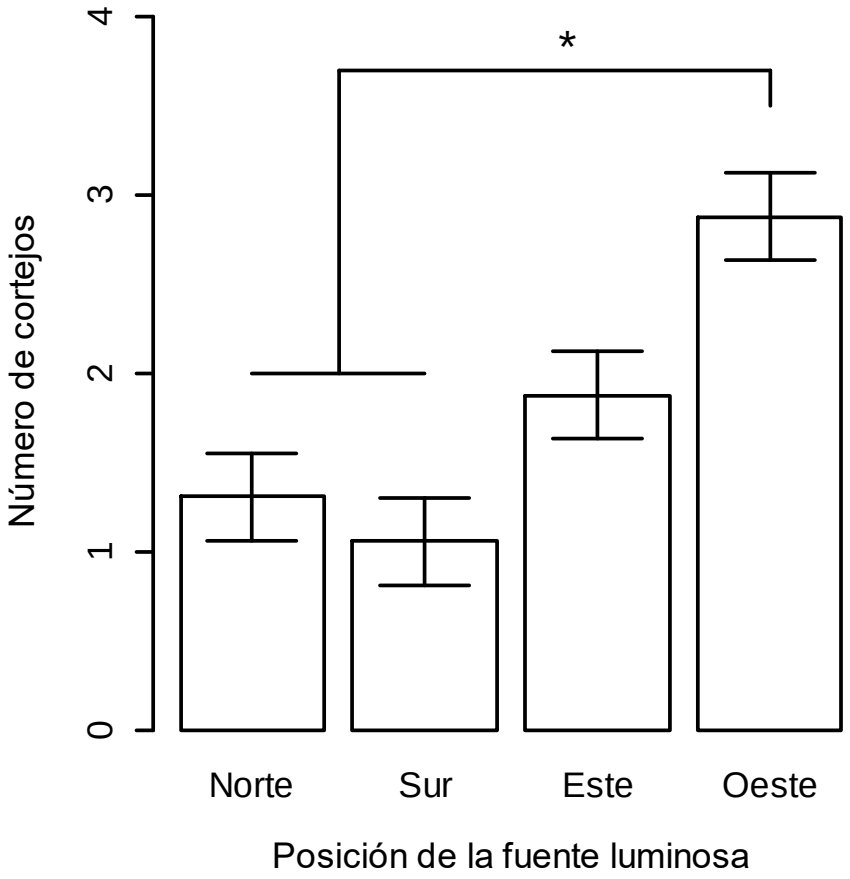

Figura 9. Número promedio de pautas de cortejo (± la desviación estándar del promedio) que los machos de *X. variata* exhibieron frente a las hembras en función de la posición de la fuente luminosa.

Por otra parte, realicé una gráfica de interacción entre la posición de la fuente luminosa y el ángulo de incidencia de la luz para explorar su efecto en el número de cortejos que los machos exhibieron a las hembras (Figura 10). Dicha figura sugiere que el efecto del ángulo de incidencia de la luz en la frecuencia de cortejos que los machos exhibieron a las hembras dependió de la posición de la fuente luminosa. Por ejemplo, cuando la luz provino del norte, el número de pautas de cortejo disminuyó conforme aumentó el ángulo al cual incidió la luz sobre el agua; un patrón similar se observó en la orientación sur. En cambio, cuando la luz provino del este y oeste, los machos exhibieron un número mayor de cortejos cuando la luz incidió en el agua a 15° y 30°, luego disminuyó cuando lo hizo a 45° y aumentó nuevamente cuando la luz incidió sobre el agua a 60°.

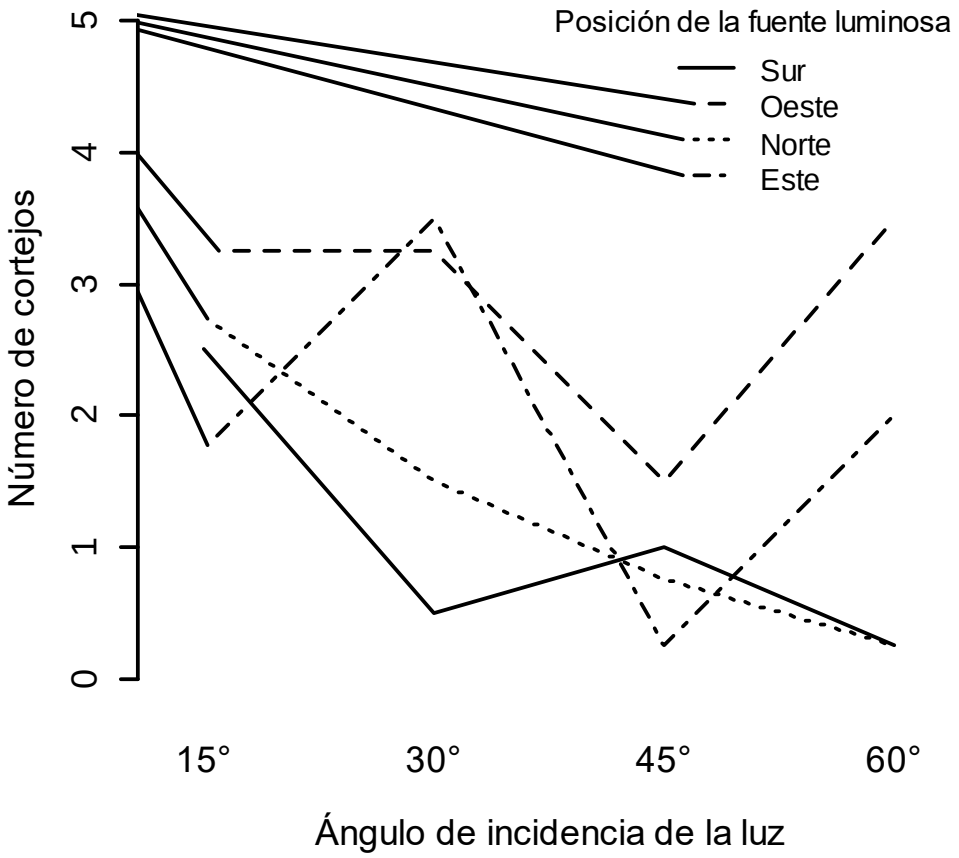

Figura 10. El efecto de la interacción del ángulo de incidencia de la luz y de la posición de la fuente luminosa en el número de pautas de cortejo que los machos de *X. variata* exhibieron a las hembras.

Para corroborar la relación de dependencia de estas dos variables, sin tomar en cuenta las otras variables el modelo descrito arriba, llevé a cabo una prueba χ^2 de independencia. Específicamente, puse a prueba las hipótesis estadísticas siguientes:

H_o: El ángulo de incidencia de la luz y la posición de la fuente luminosa son independientes.

H_A: Estas variables no son independientes.

De acuerdo con los resultados de esta prueba estadística ($\chi^2 = 21.67$, g.l. = 9, $p = 0.009$), la probabilidad de encontrar un valor igual a 21.67 o más grande es de apenas 0.009 si H_o fuera cierta. Este resultado implica el rechazo de la H_o, e indica que posiblemente el ángulo de incidencia de la luz y la posición de la fuente luminosa tienen algún tipo de dependencia.

8. DISCUSIÓN

El trabajo que aquí presento tuvo como objetivo evaluar cómo los peces macho de la especie *X. variata* optimizan su comportamiento de cortejo en función de la luz ambiental. Para ello, puse a prueba dos predicciones derivadas de la hipótesis del rendimiento neto máximo (i.e. obtener un balance favorable entre costos y beneficios): 1) que los machos pasarían más tiempo junto a una hembra y 2) la cortejarían más cuando la luz incidiera sobre sus escamas con un ángulo óptimo. Con este propósito realicé una serie de experimentos en los que varíe la inclinación y la posición de una lámpara que era colocada sobre una pecera, en la que introducía a una pareja de peces separados físicamente por un cilindro de vidrio transparente para videograbar su comportamiento durante 20 minutos. Una persona ajena a los intereses del estudio registró el tiempo que el macho estuvo cerca de la hembra y cuántas veces la cortejó en cada tratamiento. La luz ambiental no tuvo un

efecto en el tiempo que los machos pasaron cerca de las hembras, aunque sí en la frecuencia de cortejos exhibidos por los machos. A pesar de que la primera predicción de la hipótesis no se cumplió, los resultados en conjunto sugieren que, en efecto, los machos de *X. variata* optimizan su comportamiento de cortejo en función de la luz ambiental.

8.1. Tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras

El resultado de que la luz ambiental, su posición y ángulo de inclinación no tuvo un efecto significativo en el tiempo que los machos pasaron junto a las hembras es una indicación de que ningún factor externo (e.g. inclinación de la pecera, vibración, corrientes de aire, etc.) afectó la ubicación y permanencia de los machos alrededor de la hembra. El hecho es importante porque la pecera de experimentación era orientada con respecto al norte magnético y por lo tanto, es posible que algún factor extraño pudiera variar en el mismo sentido que la pecera, confundiendo el efecto buscado.

La presencia de la hembra, como cabe esperar, sí tuvo un efecto en el comportamiento de los machos. El tiempo que los éstos pasaron cerca de las hembras fue significativamente mayor cuanto más grande fue la hembra con respecto al macho. Esto pudo deberse a que en muchas especies el tamaño corporal de las hembras puede ser una característica relacionada con su fecundidad (Darwin, 1874). Por ejemplo, Bisazza (1993) estudió el éxito reproductivo de las hembras del pez mosquito *Gambusia holbrooki* en función de su tamaño corporal y encontró que cuanto más grandes fueran las hembras crías más grandes producían. Además, el número de embriones producidos creció exponencialmente con el tamaño corporal de las hembras. Estos resultados indicaron que el

tamaño corporal de las hembras de ese pez dulceacuícola estaba relacionado con su potencial reproductivo.

Entonces, el tamaño corporal de las hembras de *X. variata* también podría estar funcionando como una pista de su fecundidad; las hembras más grandes podrían tener más crías y de mayor tamaño corporal, lo que aumentaría su potencial reproductivo. Esta relación explicaría por qué los machos prefieren pasar más tiempo junto a las hembras más grandes, pues al copular con ellas podrían tener más probabilidades de incrementar su adecuación—número de hijos que sobrevive y se reproduce (Hall y Halliday, 1998)—.

Esta preferencia ha sido observada también en otras especies de peces, como en los machos del pez espinoso *Gasterosteus aculeatus*, quienes cortejaron el 67 % de las veces a la hembra más grande de un par (Sargent *et al.*, 1986). En otro estudio, Herdman *et al.* (2004) evaluaron la preferencia de los machos de *Poecilia reticulata* por hembras con una longitud estándar distinta entre ellas. Ellos observaron que cuando el macho estaba físicamente separado de las hembras, éste mostraba una tendencia a pasar más tiempo cerca de aquélla, de un par, más grande, aunque tal tendencia no fue significativa. Sin embargo, cuando los investigadores permitieron el contacto físico y visual entre los peces, los machos hicieron 61 % más aproximaciones y contactos con su gonopodio a las hembras de tamaño corporal mayor.

En los experimentos que reporto aquí, no hubo contacto físico directo entre el macho y la hembra utilizados en cada tratamiento porque estuvieron separados por un cilindro de vidrio. Sin embargo, el arreglo experimental que usé no impidió el flujo de agua entre el compartimento del macho y el de la hembra. Por lo tanto, cada individuo pudo

percibir las pistas mecánicas, químicas y visuales del otro. Así que el tamaño de las hembras de *X. variata* podría estar funcionando como una pista o un indicador de fecundidad. Sin embargo, el macho probablemente evalúe otras señales químicas, visuales y/o mecánicas para elegir a una pareja potencial. Si fuera así, podría explicar por qué la longitud estándar afectó el tiempo que los machos pasaron cerca de las hembras pero no la frecuencia de pautas de cortejo, pues las hembras más grandes pudieron haber estimulado un acercamiento de los machos.

No obstante, para confirmar que el tamaño corporal de las hembras afecta la elección de pareja por parte de los machos, otros experimentos con un diseño experimental distinto serían necesarios. Por ejemplo, se podría presentar a más de una hembra a los machos para que pudieran elegir, como se ha realizado en otros estudios donde se ha abordado la elección masculina de pareja (Sargent *et al.*, 1986; Amundsen y Forsgren, 2001; Herdman *et al.*, 2004). Así mismo, sería recomendable controlar el flujo de las sustancias químicas en el agua y la transmisión de señales mecánicas para evaluar su efecto en la elección masculina de pareja y de esta manera, poder separarlo del efecto ejercido por el tamaño corporal de la hembra.

Por otro lado, observé que los machos con más escamas iridiscentes tendieron a pasar más tiempo cerca de las hembras, lo que podría estar relacionado con su jerarquía social dentro de la población. A este respecto, Salazar-Bautista (2010) alojó tríos de machos y hembras de *X. variata* durante una semana, y encontró que los machos con más escamas iridiscentes ocupaban la posición dominante en la jerarquía establecida. Específicamente, los machos con más escamas iridiscentes tendieron a cortejar con más frecuencia a las hembras y exhibieron un número de desplantes agresivos mayor que los

otros machos. Es posible esperar entonces que los machos con más escamas iridiscentes pasen más tiempo junto a las hembras, como ocurrió en el estudio que hice.

No obstante, el efecto de la cantidad de escamas iridiscentes de los machos en el tiempo que éstos pasaron cerca de las hembras debe ser interpretado con precaución, pues en el análisis consideré al número total de escamas iridiscentes de cada macho sin tomar en cuenta su área corporal. Esto es relevante porque aunque el número de escamas iridiscentes que los machos poseen no está directamente relacionado con su tamaño, pudo ocurrir que la proximidad que observé de los machos a las hembras esté relacionada con el tamaño corporal de los machos y no precisamente con el número de sus escamas iridiscentes. Probablemente esto (no haber removido el efecto del tamaño corporal de los machos) sea la razón por la que el efecto del número de escamas iridiscentes fue casi nulo y apenas significativo.

8.2. Frecuencia de cortejos exhibidos por los machos de *X. variata*

Existen pautas de comportamiento que resultan de una interacción entre la coloración del animal que las exhibe y su entorno; un organismo puede exhibir movimientos, posturas u orientaciones en función del ambiente (e.g. luz solar). Este es el caso del comportamiento de cortejo que presentaron los machos de *X. variata*, pues la variación en el número de cortejos que exhibieron a las hembras fue explicada por el ángulo incidente de la luz y por la posición de la fuente luminosa. Esta relación entre la luz ambiental y el cortejo de los machos que poseen coloración iridiscente ha sido observada en otras especies de vertebrados (Hamilton, 1965; Dakin y Montgomerie, 2009; Sicsú *et al.*, 2013; Simpson y McGraw, 2018) e invertebrados (Taylor y McGraw, 2013; White *et al.*, 2015).

Por ejemplo, los machos del ave *Volatinia jacarina* presentan un plumaje nupcial negro iridiscente durante la época reproductiva. En esta época, los machos pueden exhibir más de 100 desplantes de cortejo al día, lo que representa un costo energético grande y aumento del riesgo de depredación. Carvalho *et al.* (2007) encontraron un incremento en la exhibición de cortejos al amanecer y al atardecer, lo que podría ser un indicio de que los machos de esta especie podrían ajustar la frecuencia de sus cortejos en función de la luz ambiental (i.e. bajo ángulos de luz incidente particulares), aunque otras variables ambientales (e.g. intensidad de la luz, ausencia de depredadores, presencia de las hembras, etc.) podrían estar contribuyendo a tal periodicidad. De hecho, Sicsú *et al.* (2013) reportaron que los machos de *V. jacarina* modulan la conspicuidad de sus exhibiciones visuales en función de la intensidad de la luz. Los machos exhibieron casi el doble de cortejos cuando la intensidad de la luz solar era elevada respecto de cuando era baja. Sin embargo, estos resultados deben considerarse con precaución, pues la determinación de los niveles de luz incidente para establecer los tratamientos fue imprecisa: el nivel alto de luz fue asumido como tal cuando la luz solar incidió directamente sobre el ave al inicio y al final de cada periodo de observación; el nivel intermedio cuando incidía al inicio o al final de cada periodo; y el bajo cuando la luz no incidía directamente sobre el macho. Por consiguiente, usar un diseño experimental similar al que utilicé en este estudio sería una opción pertinente para poner a prueba esas predicciones y corroborar si, en efecto, los machos de esta especie también están optimizando su cortejo en función de la luz ambiental.

Por otra parte, Taylor y McGraw (2013) estudiaron la relación que podría existir entre los ornamentos coloridos de los machos de la araña saltadora *Habronattus pyrrithrix*

y su comportamiento de cortejo. Ellos manipularon la coloración de los machos pero no encontraron alguna relación con la duración del cortejo a las hembras. Sin embargo, sí observaron que los machos que mantuvieron su coloración intacta tuvieron más éxito al aproximarse a las hembras, ya que lograron colocarse cerca de ellas y cortejarlas; este efecto fue significativo únicamente en ambientes luminosos. Por lo tanto, y como sucede en los machos de *X. variata*, la luz ambiental favorece la transmisión de las señales coloridas de los machos a las hembras para obtener parejas de apareamiento.

Los autores de los trabajos descritos arriba han abordado la relación entre la coloración de los animales y la luz ambiental, dejando claro que ésta es necesaria para transmitir las señales visuales de los machos a las hembras. Sin embargo, cuando de coloración iridiscente se trata, los animales pueden exhibir colores que cambian sus propiedades dependiendo del ángulo de incidencia de la luz o del observador. Por lo tanto, es necesario considerar que mediante este tipo de coloración los animales pueden generar patrones de coloración temporales que pueden atraer la atención de conespecíficos (Doucet y Meadows, 2009; White *et al.*, 2015; Simpson y McGraw, 2018). Y a la vez reconocer la importancia de las condiciones de luz locales para producir y percibir dichos patrones (Endler, 1991; Gamble *et al.*, 2003). Por ejemplo, Dakin y Montgomerie (2009) estudiaron el efecto de la luz ambiental y de la posición de las hembras con respecto a los machos en el comportamiento de cortejo del pavo real *Pavo cristatus.* Estos autores encontraron que los machos exhibieron a las hembras las plumas iridiscentes de su cola, orientados de frente al sol a 45° a la derecha del azimut solar y casi exclusivamente con la hembra colocada frente a ellos. Probablemente los machos aumenten bajo estas condiciones ambientales la conspicuidad de sus ornamentos para parecer más atractivos a las hembras. Los resultados

de estos autores coinciden con lo que observé en el cortejo de *X. variata.* Por una parte, el 97 % de cortejos que los machos exhibieron fueron frente a la hembra. Esto puede ser así porque el comportamiento de cortejo representa costos para los machos en cuanto a gasto energético, exclusión de otras actividades y aumento en el riesgo de depredación. Por lo tanto, no tendría sentido que los machos exhibieran cortejos no dirigidos a las hembras; los machos que así lo hicieran podrían ser penalizados por la selección natural, pues tendrían menos probabilidades de dejar descendencia (Darwin, 1859).

Los machos de *X. variata* cortejaron a las hembras con más frecuencia cuando la luz incidió sobre el agua a 15° y 30°, lo que equivale a una incidencia de la luz bajo el agua a 46.57° y 40.63°, respectivamente. Por lo tanto, su cortejo ocurrió cuando la luz incidió sobre sus escamas iridiscentes en un rango aproximado de 40° a 46°, como en los machos de *P. cristatus*. Lo estrecho y específico de este rango podría deberse a que si bien los machos requieren llamar la atención de la hembra, buscarían hacerlo usando un canal de comunicación privada para evadir a los depredadores potenciales (Cummings *et al.,* 2003), quienes también podrían ser atraídos por los mismos patrones de coloración que las hembras. Por ejemplo, Rosenthal *et al.* (2001) encontraron que las preferencias visuales del pez cíclido *Astyanax mexicanus* (principal depredador de los pecílidos cola de espada *Xiphophorus* sp.) por los machos del género *Xiphophorus* son similares a las preferencias de las hembras. Así mismo, Godin y McDonough (2002) observaron que el pez cíclido *Aequidens pulcher,* depredador potencial de los peces guppies *P. reticulata,* se aproxima y exhibe más ataques a los machos más brillantes que a los más crípticos. Este patrón de respuesta también ha sido observado en *X. variata;* los machos con un número mayor de escamas iridiscentes son preferidos por las hembras (Moyaho, 2002; Moyaho *et al.,* 2004

b), pero también por la culebra acuática *Thamnophis melanogaster* (Moyaho *et al.*, 2004 a), depredador potencial de esta especie.

Se ha reportado que individuos del género *Thamnophis,* incluidos miembros de *T. melanogaster,* utilizan pistas visuales para dirigir ataques a sus presas incluso en la ausencia de pistas químicas y/o mecánicas (Drummond, 1985). Consistente con este reporte, Teather (1991) encontró que la culebra acuática *T. sirtalis similis* es 10 veces más exitosa para capturar a sus presas si éstas contrastan con el ambiente. No sorprendería entonces que las culebras acuáticas mostraran una preferencia por los machos de *X. variata* con las escamas más brillantes.

Olmos-Santiago (2018) encontró que el brillo máximo de las escamas de los machos de *X. variata* se presentan bajo un ángulo de luz incidente de 90° (ángulo que se presenta cuando la luz incide sobre el agua a 0° con respecto a la normal—vertical—) seguido de 35°, 45°, 65° y 55°. Excepto por el ángulo de 55°, que redujo el brillo significativamente, estos 4 ángulos de inclinación de la luz produjeron el mismo grado máximo de reflectancia. Esta irregularidad sugiere que los machos tiene la capacidad de variar la irradiancia de sus escamas iridiscentes dependiendo de las condiciones de iluminación locales y la presencia potencial de depredadores. La misma autora encontró una relación lineal positiva entre la longitud de onda de la reflectancia máxima y el ángulo de incidencia de la luz, y los 45° ocupan una posición intermedia dentro del rango correspondiente. Por lo tanto, las pautas de cortejo podrían comúnmente ser exhibidas por los machos cuando la luz incide a 45° para ser lo suficientemente brillantes para atraer a las hembras pero no a los depredadores. Otros ángulos de incidencia de la luz podrían ser usados para ejecutar pautas de cortejo particulares o para otro tipo de señales. Esto podría representar una estrategia utilizada por

los machos para optimizar su comportamiento de cortejo en función de luz ambiental cambiante.

En cuanto al sistema visual de los depredadores, se ha reportado que la culebra acuática *T. sirlais sirlais*, especie cercana a *T. melanogaster*, posee cuatro tipos diferentes de conos. La mayor parte de éstos (alrededor del 85 %) tiene un pigmento visual con un pico de absorbancia a 554 ± 3.7 nm, mientras que también existen algunos con un pico a 481.2 ± 1.9 nm y muy pocos con una absorbancia máxima en el espectro ultravioleta (a 358.4 ± 3.2 nm). Este resultado sugiere, en primer lugar, que culebras como éstas tienen visión a color y, en segundo lugar, que posiblemente los fotorreceptores sensibles al espectro UV no sean suficientes para formar imágenes precisas y detalladas debido a que son muy escasos (sólo 0.5 %) y además muy espaciados unos de otros (Sillman *et al.*, 1997).

Olmos-Santiago (2018) también encontró que, en promedio, el porcentaje mínimo de reflectancia de las escamas iridiscentes de los machos de *X. variata* se alcanza cuando la luz incide sobre ellas a 45°. Así mismo, el espectro de la reflectancia de las escamas iridiscentes bajo este ángulo de luz tiene un pico que se ubica entre los 300 y 400 nm. Por lo tanto, las señales visuales que los machos transmitirían a las hembras durante el cortejo, cuando la luz incide a 15° y 30° en el agua, probablemente se basen en el espectro ultravioleta (UV). De esta forma, los machos podrían disminuir su conspicuidad frente a los depredadores a la vez que aumentarla ante sus conespecíficos. Así, los machos de *X. variata* podrían preferir cortejar cuando la luz incide a 15° y 30° sobre el agua porque bajo estas condiciones lumínicas sus escamas reflejarían la cantidad de brillo mínima necesaria

para atraer a las hembras. Por su reducida sensibilidad al UV, las culebras acuáticas podrían percibir la localización espacial de los machos pero no una imagen detallada y precisa.

Alternativamente, los machos podrían ajustar la reflectancia de sus escamas— cambiando el ángulo de proyección de la luz— dependiendo del contexto social en el que se encuentren. A este respecto, obtuve evidencia de que cuando los machos cortejan, ondulan y vibran sus cuerpos rápidamente "atrapando la luz", en efecto generan destellos luminosos que aparecen y desaparecen frente a las hembras. Este hallazgo apoya la posibilidad de que en circunstancias especiales los machos de *X. variata* ajusten su orientación y postura frente a una fuente luminosa para maximizar la reflectancia de sus escamas. Esto coincide con lo observado en el comportamiento de cortejo de los machos de la mariposa luna azul *Hypolimnas bolina*. White *et al.* (2015) documentaron que los machos de esta especie presentan manchas de color iridiscente violeta /UV en la región dorsal de las alas, visibles sólo en un rango de 20°. Ellos reportaron que los machos baten sus alas 11 veces más y en un rango angular más estrecho durante su cortejo que en el vuelo regular. De esta forma, estos machos podrían estar aumentando su conspicuidad para atraer a las hembras durante el cortejo, emitiendo señales que aparecen y desaparecen ("on-off") cada vez que baten sus alas.

Los machos de *X. variata* podrían, entonces, producir destellos que aparecen y desaparecen, generando patrones de coloración temporales. Esto, aunado al pico de reflectancia en UV de sus escamas iridiscentes cuando la luz incide en el agua a 15° y 30°, podría simultáneamente disminuir su vistosidad ante los depredadores y aumentarla ante las hembras durante el cortejo.

Por otra parte, los machos de *X. variata* exhibieron casi el doble de pautas de cortejo cuando la luz provino del oeste que cuando lo hizo del norte o sur, y no hubo diferencias significativas entre este y oeste. Este resultado sugiere que los peces *X. variata* podrían tener la capacidad de detectar el campo magnético terrestre y orientarse en función de él. De confirmarse, el hallazgo sería inusual, pues no existen estudios que hayan relacionado al comportamiento de cortejo con el campo magnético terrestre; los trabajos que se han hecho en peces se han enfocado en su capacidad de orientación geomagnética en la navegación durante la migración, sobre todo en especies como el salmón (Quinn, 1980; Quinn y Brannon, 1982), anguilas (Durif *et al.*, 2013) y tiburones (Klimley *et al.*, 2002).

En el contexto del cortejo, este es el primer estudio experimental en el que se evalúa el efecto de la posición de una fuente luminosa en el comportamiento de cortejo de machos de una especie cuyos individuos posean estructuras iridiscentes sexualmente dimórficas. Los trabajos que se han llevado a cabo bajo esta perspectiva lo han sido en condiciones naturales, en las cuales la fuente luminosa es el sol (Dakin y Montgomerie, 2009); por lo mismo, sólo se ha tomado en cuenta la orientación de los machos respecto de las posiciones este y oeste. Con esta clase de diseños experimentales no se puede concluir que los individuos tengan la capacidad de orientarse con respecto al campo magnético terrestre, sino sólo con respecto a la posición del sol.

El diseño experimental del estudio que llevé a cabo permitió colocar a la fuente luminosa en los cuatro puntos cardinales de manera aleatoria. En tal circunstancia, los machos de *X. variata* mostraron una preferencia por cortejar cuando la luz provino del oeste. Esto podría ser un primer indicio de que los individuos de esta especie posiblemente posean partículas de magnetita en sus cuerpos, y con ello ser capaces de detectar el campo

magnético terrestre y orientarse en función de éste y de la posición del sol para cortejar a las hembras. Sin embargo, serán estudios posteriores en los que se modifique el campo magnético (Quinn, 1980; Quinn y Brannon, 1982) y se mantengan constantes las condiciones lumínicas, los que corroboren tal hipótesis.

Por otro lado, los resultados del modelo estadístico que se ajustó a los datos de la frecuencia de cortejos que los machos exhibieron a las hembras mostraron que la interacción entre el ángulo de incidencia de la luz y la posición de la fuente luminosa no fue significativa. No obstante, cuando evalué la interacción entre estos dos factores sin tomar en cuenta a las otras variables del modelo ésta fue significativa. Entonces, si se aumentara el número de unidades experimentales de la muestra probablemente se encontrase un efecto significativo de la interacción entre la inclinación y posición de la fuente luminosa en el número de exhibiciones de cortejo.

Finalmente, también se observó que los machos mostraron un movimiento particular frente a las hembras que podría ser una nueva pauta del cortejo de esta especie, la cual no ha sido descrita hasta el momento. Los machos se colocaban de frente a la hembra, aproximadamente a un cuerpo de distancia, y arqueaban notablemente su cuerpo en forma de “S”; fue un movimiento recurrente entre los machos que formaron parte de los experimentos de este estudio. Experimentos posteriores en los que se permita el contacto físico y visual entre machos y hembras servirán para confirmar si los machos en efecto exhiben este movimiento a las hembras como parte de su repertorio de cortejo.

9. CONCLUSIÓN

Los resultados que obtuve en este trabajo coindicen con lo que se ha observado en condiciones de cautiverio en *X. variata*: el cortejo ha sido visto al atardecer, cuando la luz natural incide sobre el agua alrededor de 15° y 30° y desde el oeste. Por lo tanto, los machos de *X. variata*, en efecto, optimizan su comportamiento de cortejo en función de la luz incidente, exhibiendo desplantes, posturas y orientaciones específicas que aumentan los beneficios de su comportamiento y disminuyen sus costos.

REFERENCIAS

Amundsen, T. y Forsgren, E. 2001. Male mate choice selects for female coloration in a fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98 (23), 13155-13160.

Bisazza, A. 1993. Male competition, female mate choice and sexual size dimorphism in poeciliid fishes. *Marine Behaviour and Physiology* 23 (1-4), 257-286).

Bisazza, A. 1997. Sexual selection constrained by internal fertilization in the livebearing fish *Xenotoca eiseni*. *Animal Behaviour* 54, 1347–1355.

Bradbury, J. W. y Vehrencamp, S.L. 2011. Principles of animal communication. 2nd Edition. Sinauer Associates Inc.

Camhi, J. M. 1984. Neuroethology: nerve cells and the natural behavior of animals. Sinauer Associates Inc.

Campbell, N. A. y Reece, J. B. 2007. Biología. 7th Edición. Editorial Médica Panamericana.

Carvalho, C. V. B., Macedo, R. H. F. y Graves, J. A. 2007. Reproduction of blue-black grassquits in central Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 67 (2), 275-281.

Casabiell, X. 2006. Eje hipotálamo-hipófiso-testicular (89-94). En: Endocrinología. Eds. Arce, M. V., Catalina, F. P. y Mallo F. Universidade de Santiago de Compostela, Universidade de Vigo.

Constantz, G. D. 1984. Sperm competition in poeciliid fishes (465-481). En: Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Eds: Smith, D. L. y Orlando, F. L. Academic Press.

Crawley, M. J. 2013. The R book. 2nd Edition. Wiley.

Cummings, M. E., Rosenthal, G. G. y Ryan, M. J. 2003. A private ultraviolet channel in visual communication. *Proceedings of the Zoological Society of London B* 270, 897-904.

Dakin, R. y Montgomerie, R. 2009. Peacocks orient their courtship displays towards the sun. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63 (6), 825–834.

Daniel, W. W. y Cross, C. L. 2013. Biostatistics. A foundation for analysis in the health sciences. 10th Edition. Wiley.

Darwin, C. 1859. El origen de las especies por medio de la selección natural. México: UNAM: Academia Mexicana de Ciencias: Editorial Catarata: Consejo Superior de Investigaciones Científicas, 2009.

Darwin, C. 1874. The descent of man, and selection in relation to sex. 2nd Edition. John Murray.

Drummond, H. 1985. The role of vision in the predatory behaviour of natrieine snakes. *Animal Behaviour* 33, 206-215.

Domínguez, O. y Pérez, G. 2007. Los goodeidos, peces endémicos del centro de México. *CONABIO Biodiversitas* 75, 12-15.

Doucet, S. M. y Meadows, S. G. 2009. Iridescence: a functional perspective. *Journal of the Royal Society Interface* 6, S115-S132.

Durif, C. M. F., Browman, H. I., Phillips, J. B., Skiftesvik, A. B., Vøllestad, L. A., Stockhausen, H. H. 2013. Magnetic compass orientation in the european eel. *PLoS ONE* 8 (3), e59212.

Endler, J. A. 1991. Variation in the appearance of guppy color patterns to guppies and their predators under different visual conditions. *Vision Research* 31 (3), 587-608.

Endler, J. A. 1992. Signals, signal conditions and the direction of evolution. *The American Naturalist* 139, S125-S153.

Fitzsimons, J. A. 1972. A revision of two genera of goodeid fishes (Cyprinodontiformes, Osteichthyes) from the Mexican Plateau. *Copeia* 728-756.

Fitzsimons, J. A. 1976. Ethological isolating mechanisms in goodeid fishes of the genus *Xenotoca* (Cyprinodontiformes, Osteichthyes). *Bulletin Southern California Academy of Sciences* 75, 84-99.

Friedman, D. y Crews, D. 1985.Role of the anterior hypothalamus-preoptic area in the regulation of courtship behavior in the male canadian red-sided garter snake (*Thamnophis sirtalis parietalis*): lesion experiments. *Behavioral Neuroscience* 99 (5), 942-949.

Gamble, S., Lindholm, A. K., Endler, J. A. y Brooks, R. 2003. Environmental variation and the maintenance of polymorphism: the effect of ambient light spectrum on mating behaviour and sexual selection in guppies. *Ecology Letters* 6, 463-472.

Godin, J. J. y McDonough, H. E. 2002. Predator preference for brightly colored males in the guppy: a viability cost for a sexually selected trait. *Behavioral Ecology* 14 (2), 194-200.

Hamilton W. III. 1965. Sun-oriented display of the Anna's hummingbird. *Wilson Bulletin* 77, 38–44.

Hall, M. y Halliday, T., eds. 1998. Behaviour and Evolution. Springer.

Halliday, D., Resnick, R. y Walker, J. 2009. Fundamentos de Física, Vol. 2. 8° Edición. Grupo Editorial Patria.

Herdman, E. J. E., Kelly, C. D. y Godin, J.-G. J. 2004. Male mate choice in the guppy (*Poecilia reticulata):* Do males prefer larger females as mates? *Ethology* 110, 97-111.

Herrera, G. H., Vergara, O. M., Rosado-García, A. y Rosales, T. A. 2005. Sexual differentiation in the central nervous system. *Veterinaria México* 36 (3), 339-360.

Hubbs, C. L. y Turner, C. L. 1939. Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. XVI. A revision of the Goodeidae. *Miscellaneous publications (University of Michigan. Museum of Zoology)* 42, 1-80.

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.

Klimley, A. A., Beavers, S. C., Curtis, T. H. y Jorgensen, S. J. 2002. Movements and swimming behavior of three species of sharks in La Jolla Canyon, California. *Environmental Biology of Fishes* 63 (2), 117–135.

Krebs, J. R. 1980. Optimal foraging, predation risk and territory defence (*sic*). *Ardea* 68, 83-90.

Krebs, J. R. y Davies N. B. 1993. An introduction to behavioural ecology. 3th Edition. Blackwell Publishing.

Lythgoe, J. N. 1979. The ecology of vision. Oxford University Press.

Malacara, D. 2015. Óptica básica. 3a Edición. Fondo de Cultura Económica.

Manjarrez, J., Rivas-González, E., Venegas-Barrera, C. S. y Moyaho, A. 2015. Visual detection of speckles in the fish *Xenotoca variata* by the predatory snake *Thamnophis melanogaster* in water of different turbidity. *PLOS ONE* 10(6), e0129429.

Manning A. y Dawkins, M. S. 2012. An introduction to animal behavior. 6th Edition. Cambridge University Press.

Martínez, L., Macías, C., Flores, A., Manjarrez, J. y Moyaho, A. 2013. Female vibration discourages male courtship behaviour in the Amarillo fish (*Girardinichthys multiradiatus*). *Behavioural Processes* 100, 163-168.

McFarland, D. 1989. Problems of animal behaviour. Longman Scientific & Technical.

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., Macías, C. y Manjarrez, J. 2004 a. Predation risk is associated with the geographic variation of a sexually selected trait in a viviparous fish (*Xenotoca variata*). *Proceedings of the Zoological Society of London* 262, 265-270.

Moyaho, A., Macías, C. y Ávila-Luna, E. 2004 b. 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.

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, México.

Prum, R. 2006. Anatomy, physics and evolution of structural colors (295-353). En: Bird coloration.,Volume I: mechanism and measurements. Eds: Hill, G. E. y McGraw K. J. Harvard University Press.

Quinn, T. P. 1980. Evidence for celestial and magnetic compass orientation in lake migrating sockeye salmon fry. *Journal of Comparative Physiology A* 137, 243-248.

Quinn, T. P. y Brannon, E. L. 1982. The use of celestial and magnetic cues by orienting sockeye salmon smolts. *Journal of Comparative Physiology A* 147, 547-552.

R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL http://www.R-project.org/.

Ritchie, M. G., Hamill, R. M., Graves, J. A., Magurran, A. E., Webb, S. A. y Macías García C. 2007. Sex and differentiation: population genetic divergence and sexual dimorphism in Mexican goodeid fish. *Journal Compilation European Society for Evolutionary Biology* 20, 2048-2055.

Rosenthal, G. G., Flores Martínez, T. Y., García de León, F. J. y Ryan, M. J. 2001. Shared preferences by predators and females for male ornaments in swordtails. *The American Naturalist* 158 (2), 146-154.

Salazar-Bautista, J. L. 2010. La función intrasexual de las escamas iridiscentes de los machos de *Xenotoca variata.* Tesis de Licenciatura, Instituto de Fisiología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México.

Salazar-Bautista, J. L., Beristain-Castillo, E., Macías, C. y Moyaho, A. Male iridescent colours indicate fighting ability over access to females in viviparous fish (*Xenotoca variata*). *En preparación para ser sometido a revisión y posible publicación.*

Sargent, R. C., Gross, M. R. y Van Den Berghe, E. P. 1986. Male mate choice in fishes. *Animal Behaviour* 34, 545-550.

Sicsú, P., Manica, L. T., Maia, R., y Macedo, R. H. 2013. Here comes the sun: multimodal displays are associated with sunlight incidence. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67, 1633-1642.

Sillman, A. J., Govardovskii, V. I., Röhlich, P., Southard, J., A. y Loew, E. R. The photorreceptors and visual pigments of the garter snake (*Thamnophis sirtalis*): a microspectrophotometric, scanning electron microscopic and immunocytochemical study. *Journal of Comparative Physiology A* 181, 889-101.

Simpson, R. K. y McGraw, K. J. 2018. Two ways to display: male hummingbirds show different color-display tactics based on sun orientation. *Behavioral Ecology* 29 (3): 637-648.

Teather, K. L. 1991. The relative importance of visual and chemical cues for foraging in newborn blue-striped garter snake (*Thamnophis sirtalis similis*). *Behaviour* 117 (3/4), 255-261.

Taylor, L. A. y McGraw, K. J. 2013. Male ornamental coloration improves courtship success in a jumping spider, but only in the sun. *Behavioral Ecology* 24 (4), 955 967.

Théry, M. 2006. Effects of light environment on color communication (148-177). En: Bird coloration, Volume I: mechanism and measurements. Eds: Hill, G. E. y McGraw K. J. Harvard University Press.

Turner, C. L. 1937. The trophotaeniae of the Goodeidae, a family of viviparous Cyprinodont fishes. *Journal of Morphology* 61 (3), 495-523.

White, E. T., Zell, J. y Kemp, D. J. 2015. Signal design and courtship presentation coincide for highly biased delivery of an iridescent butterfly mating signal. *Evolution* 69, 14-25.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. y Smith, G. M. 2009. Mixed effects models an extensions in ecology with R. Springer.

APÉNDICE

I. Distribución de los datos del tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras

Para evaluar la normalidad de los datos del tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras, realicé una gráfica de probabilidad normal donde comparé los cuantiles esperados de una distribución normal contra los datos empíricos del tiempo que los machos pasaron cerca de las hembras (figura A1). Se puede observar que los datos se distribuyen alrededor de los valores ajustados (línea recta) y dentro de la banda de confianza (líneas punteadas).

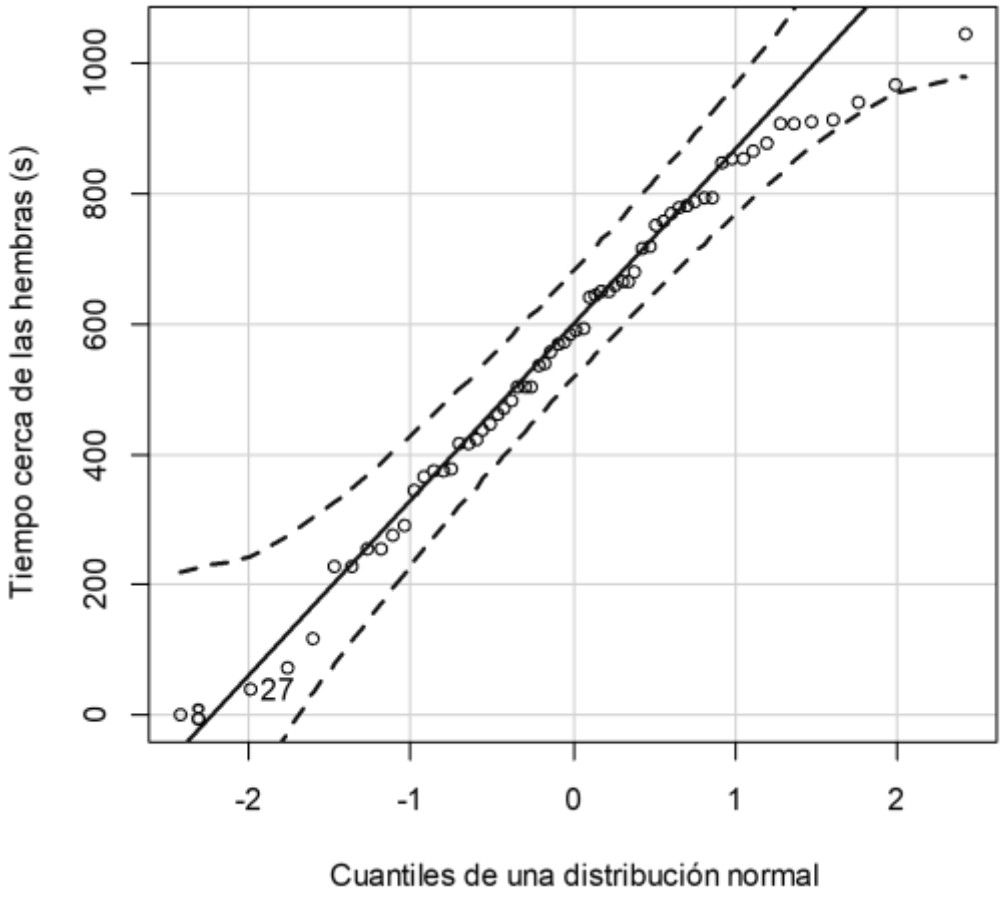

Figura A1. Gráfica de probabilidad normal del tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras contra los valores esperados de una distribución normal. Los datos se ajustan a esta distribución.

También llevé a cabo una prueba Shapiro-Wilk, en la que puse a prueba las hipótesis estadísticas siguientes:

H_o: Los datos se distribuyen de manera normal.

H_A: Los datos no se ajustan a una distribución normal.

De acuerdo con los resultados de la prueba Shapiro-Wilk (W = 0.97759, p = 0.295), la probabilidad de encontrar un valor igual o menor que -0.977 o igual o más grande de 0.977 es de 0.295 si H_o fuera cierta. Este resultado implica la aceptación de la H_o e indica la distribución normal de los datos referentes al tiempo que los machos pasaron cerca de las hembras (figura A2).

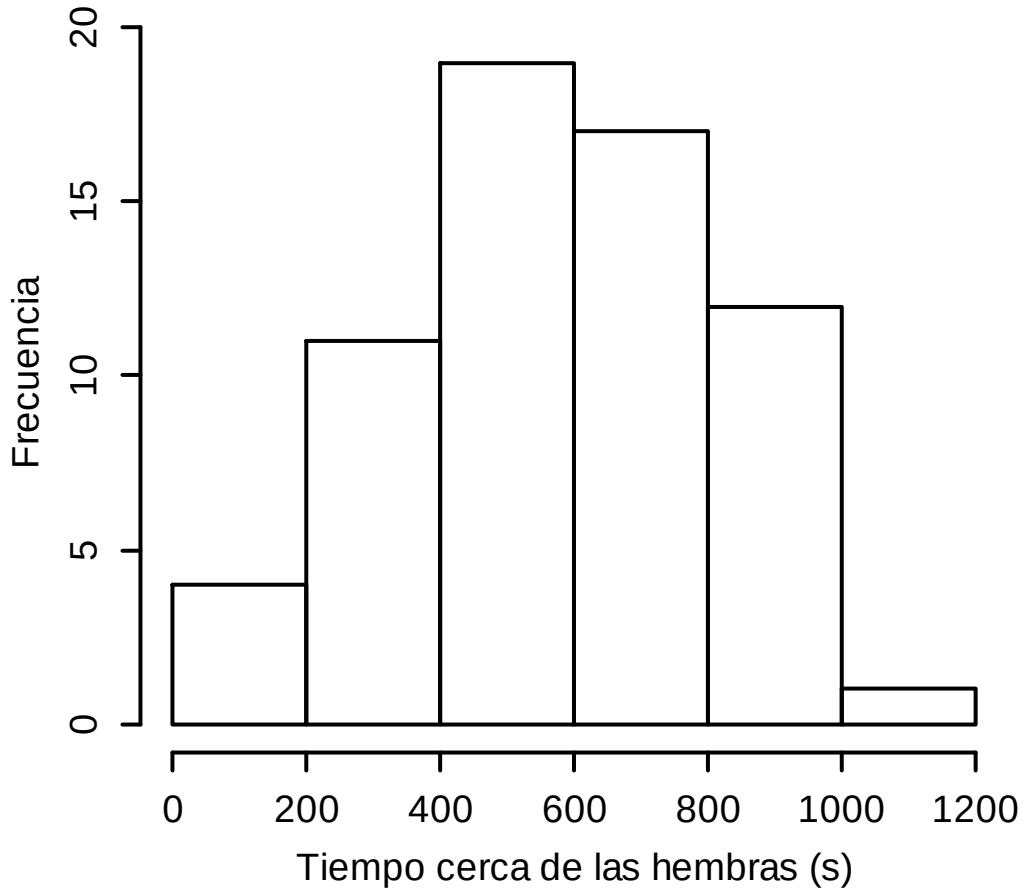

Figura A2. Histograma de los datos referentes al tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras. Se observa que los datos se distribuyen de manera normal.

II. Proceso de simplificación del modelo para explicar la variación en el tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras

Evalué 6 modelos mixtos diferentes para explicar la variación en el tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras (Tablas A1-A6). Posteriormente, utilicé pruebas de máxima verosimilitud para comparar la cantidad de variación en el tiempo que los machos pasaron cerca de las hembras que explicó cada modelo. El modelo mínimo adecuado fue aquél compuesto por la menor cantidad de términos que no difiriera significativamente del modelo anterior en la cantidad de variación explicada (Tabla A7).

Tabla A1. Modelo lineal general mixto que explica la variación en el tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras. El ángulo de incidencia de la luz, la posición de la fuente luminosa, su interacción, la temperatura del agua, la LE del macho con respecto a la de la hembra y el número de escamas iridiscentes de los machos son los efectos fijos y el criterio de bloquización el efecto aleatorio.

Efectos aleatorios	**Desviación estándar**				
Bloque	141.14				
Residual	172.65				
Efectos fijos	**Coeficiente**	**Error estándar**	**g.l.**	**Valor t**	**Valor *p***
Intercepto[1]	1512.48	348.89	42	4.34	0.001
Norte	25.12	166.27	42	0.15	0.881
Oeste	-7.31	159.83	42	-0.05	0.964
Sur	93.80	159.40	42	0.59	0.560
30°	82.02	157.79	42	0.52	0.606
45°	-115.29	162.87	42	-071	0.483
60°	-85.36	158.51	42	-0.54	0.593
Temperatura	-0.72	1.41	42	-0.51	0.613
LE	-2253.60	731.20	42	-3.08	0.004
Escamas	3.32	1.96	42	1.70	0.097
Norte*30°	-152.31	214.54	42	-0.71	0.482
Oeste*30°	47.37	214.54	42	0.22	0.828
Sur*30°	-124.43	218.33	42	-0.57	0.572
Norte*45°	101.65	218.59	42	0.47	0.644
Oeste*45°	113.88	218.64	42	0.52	0.605
Sur*45°	180.57	215.71	42	0.84	0.407
Norte*60°	33.15	223.95	42	0.15	0.883
Oeste*60°	78.77	218.05	42	0.36	0.720
Sur*60°	33.99	215.78	42	0.16	0.876

[1] Los efectos fijos se presentan como "contraste de tratamientos". De este modo, el intercepto representa al promedio de la respuesta cuando la fuente luminosa tenía la posición este y estaba inclinada 15°. El coeficiente del Norte representa la diferencia con el Este, y lo mismo para los coeficientes del Oeste y Sur. De manera similar, el coeficiente de 30° representa a la diferencia de este ángulo con el de 15°, y así para los ángulos de 45°y 60°. Mientras que el coeficiente de Norte*30° representa la diferencia de esta interacción con la de Este*15°, y así para las demás interacciones entre la posición de la fuente luminosa y el ángulo de incidencia de la luz. El asterisco (*) representa la interacción entre estos dos factores.

Tabla A2. Modelo lineal general mixto que explica la variación en el tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras. El criterio de bloquización es el efecto aleatorio y el ángulo de incidencia de la luz, la posición de la fuente luminosa, la temperatura del agua, la LE del macho con respecto a la de la hembra y el número de escamas iridiscentes de los machos son los efectos fijos.

Efectos aleatorios	**Desviación estándar**				
Bloque	141.95				
Residual	179.27				
Efectos fijos	**Coeficiente**	**Error estándar**	**g.l.**	**Valor t**	**Valor *p***
Intercepto[1]	1577.66	305.02	51	5.17	0.000
Norte	29.18	75.17	51	0.39	0.700
Oeste	54.20	72.98	51	0.74	0.461
Sur	127.60	74.40	51	1.72	0.092
30°	26.73	70.80	51	0.38	0.707
45°	-10.73	71.68	51	-0.15	0.882
60°	-51.52	71.36	51	-0.72	0.474
Temperatura	-0.70	1.23	51	-0.56	0.575
LE	-2484.20	634.30	51	-3.92	0.000
Escamas	3.82	1.70	51	2.24	0.030

[1] El intercepto representa al promedio de la respuesta cuando la fuente luminosa tenía la posición este y estaba inclinada 15°.

Tabla A3. Modelo lineal general mixto que explica la variación en el tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras. El criterio de bloquización es el efecto aleatorio y la posición de la fuente luminosa, la temperatura del agua, la LE del macho con respecto a la de la hembra y el número de escamas iridiscentes de los machos son los efectos fijos.

Efectos aleatorios	**Desviación estándar**				
Bloque	95.13				
Residual	179.77				
Efectos fijos	**Coeficiente**	**Error estándar**	**g.l.**	**Valor t**	**Valor *p***
Intercepto[1]	1523.44	285.17	54	5.34	0.000
Norte	27.09	73.66	54	0.37	0.714
Oeste	55.16	71.70	54	0.77	0.445
Sur	123.89	72.94	54	1.70	0.095
Temperatura	-0.59	1.18	54	-0.50	0.617
LE	-2375.87	606.27	54	-3.92	0.000
Escamas	3.62	1.63	54	2.23	0.030

[1] El intercepto representa al promedio de la respuesta cuando la fuente luminosa tenía la posición este.

Tabla A4. Modelo lineal general mixto que explica la variación en el tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras. El criterio de bloquización es el efecto aleatorio y la temperatura del agua, la LE del macho con respecto a la de la hembra y el número de escamas iridiscentes de los machos son los efectos fijos.

Efectos aleatorios	**Desviación estándar**				
Bloque	139.28				
Residual	187.32				
Efectos fijos	**Coeficiente**	**Error estándar**	**g.l.**	**Valor t**	**Valor *p***
Intercepto[1]	1471.90	264.56	57	5.56	0.000
Temperatura	-0.74	1.16	57	-0.64	0.526
LE	-2113.85	564.42	57	-3.75	0.000
Escamas	3.16	1.53	57	2.06	0.044

[1] El intercepto representa al tiempo que los machos hubieran pasado cerca de las hembras si Temperatura, LE y "Escamas" fueran 0.

Tabla A5. Modelo lineal general mixto que explica la variación en el tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras. El criterio de bloquización es el efecto aleatorio y la LE del macho con respecto a la de la hembra y el número de escamas iridiscentes de los machos son los efectos fijos.

Efectos aleatorios	**Desviación estándar**				
Bloque	139.15				
Residual	188.00				
Efectos fijos	**Coeficiente**	**Error estándar**	**g.l.**	**Valor t**	**Valor *p***
Intercepto[1]	1415.93	248.40	58	5.70	0.000
LE	-2022.03	543.34	58	-3.72	0.000
Escamas	3.02	1.51	58	2.00	0.050

[1] El intercepto representa al tiempo que los machos hubieran pasado cerca de las hembras si LE como "Escamas" fueran 0.

Tabla A6. Modelo lineal general mixto que explica la variación en el tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras. El criterio de bloquización es el efecto aleatorio y la LE del macho con respecto a la de la hembra el efecto fijo.

Efectos aleatorios	**Desviación estándar**				
Bloque	136.07				
Residual	194.69				
Efectos fijos	**Coeficiente**	**Error estándar**	**g.l.**	**Valor t**	**Valor *p***
Intercepto[1]	1353.24	252.04	59	5.37	0.000
LE	-1724.77	537.26	59	-3.21	0.002

[1] El intercepto representa al tiempo que los machos hubieran pasado cerca de las hembras si la fuera 0, lo que está fuera del rango de muestreo de esta variable.

Tabla A7. Resumen de la simplificación del modelo lineal general mixto para el análisis del tiempo que los machos de *X. variata* exhibieron a las hembras.

Etapa	Simplificación	g.l.	Valor $\mathcal{L}$	Valor *p*
Modelo máximo	pos[1] * ang + tc + LE + sca + (bck)	21		
1	pos + ang + tc + LE + sca + (bck)	12	4.584	0.869
2	pos + tc + LE + sca + (bck)	9	1.514	0.679
3	tc + LE + sca + (bck)	6	3.652	0.302
4	**LE + sca + (bck)**	5	0.432	**0.511**
5	LE + (bck)	4	4.062	0.043

[1]pos = posición de la fuente luminosa; ang = ángulo de luz incidente en el agua; tc = temperatura del agua; LE = longitud estándar del macho con respecto a la de la hembra; sca = número de escamas iridiscentes del macho; bck = criterio de bloquización. El término que se encuentran entre paréntesis simboliza a los efectos aleatorios. El símbolo más (+) y el asterisco (*) representan respectivamente la inclusión de la variable explicativa y la interacción entre las variables. El modelo mínimo adecuado se presenta en negritas.

Finalmente, muestro los procedimientos gráficos que usé para evaluar la bondad del ajuste del modelo a los datos. En la figura A3 grafiqué los valores ajustados del modelo contra los residuales y, como se esperaba, no se observa ningún patrón en el comportamiento de los datos. Por otro lado, cuando grafiqué los datos empíricos contra los valores ajustados del modelo, se observa que el tiempo que los machos pasaron cerca de las hembras incrementa conforme lo hacen los valores ajustados del modelo (Figura A4). Por lo tanto, el modelo lineal general mixto que utilicé para explicar la variación en el tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras fue adecuado.

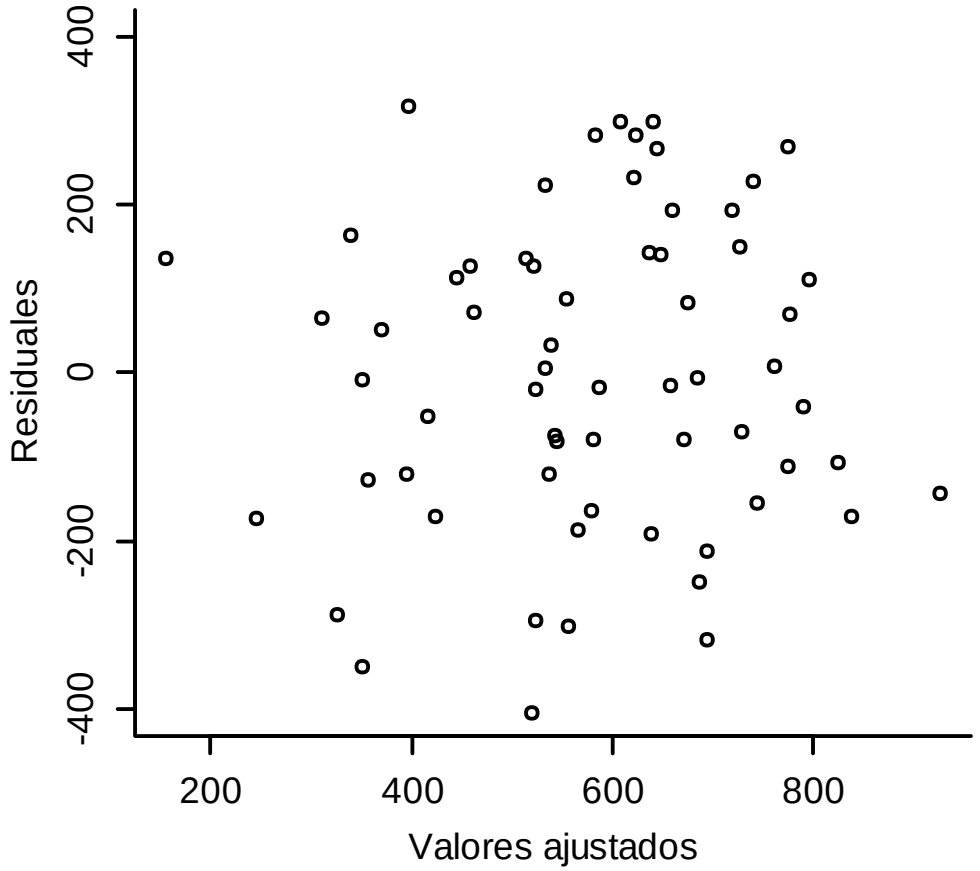

Figura A3. Relación entre los residuales y los valores ajustados del modelo lineal general mixto mínimo adecuado del tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras.

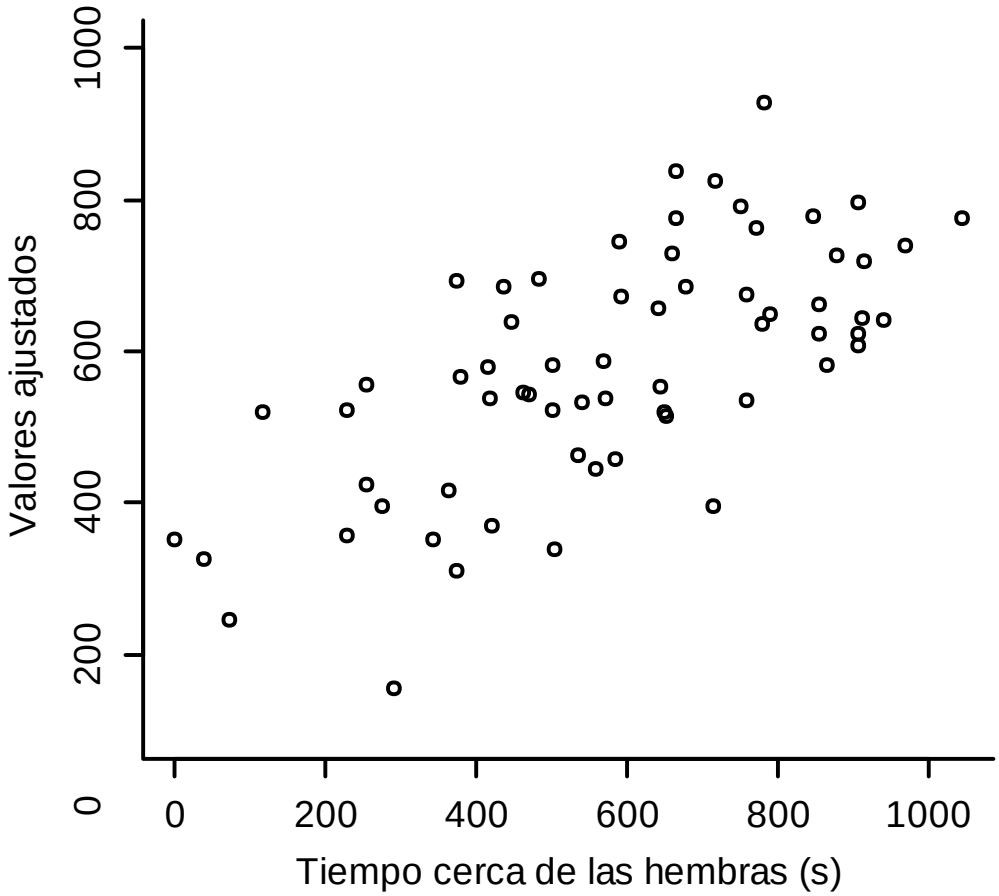

Figura A4. Relación entre el tiempo que los machos de *X. variata* pasaron cerca de las hembras y los valores ajustados del modelo lineal general mixto usado para explicar su variación.

III. Distribución de los datos del número de cortejos que los machos de *X. variata* exhibieron a las hembras

Para determinar la distribución del número de pautas de cortejo de los machos de *X. variata* realicé un gráfica de probabilidad Poisson donde comparé los cuantiles esperados de una distribución Poisson contra los datos empíricos de la frecuencia de pautas de cortejo (Figura A5). Se puede observar que los datos se distribuyen alrededor de los valores ajustados (línea recta) y dentro de la banda de confianza (líneas punteadas). Por lo tanto, los datos de esta variable respuesta se ajustan a una distribución Poisson, que se caracteriza por ser asimétrica y con sesgo positivo (Figura A6).

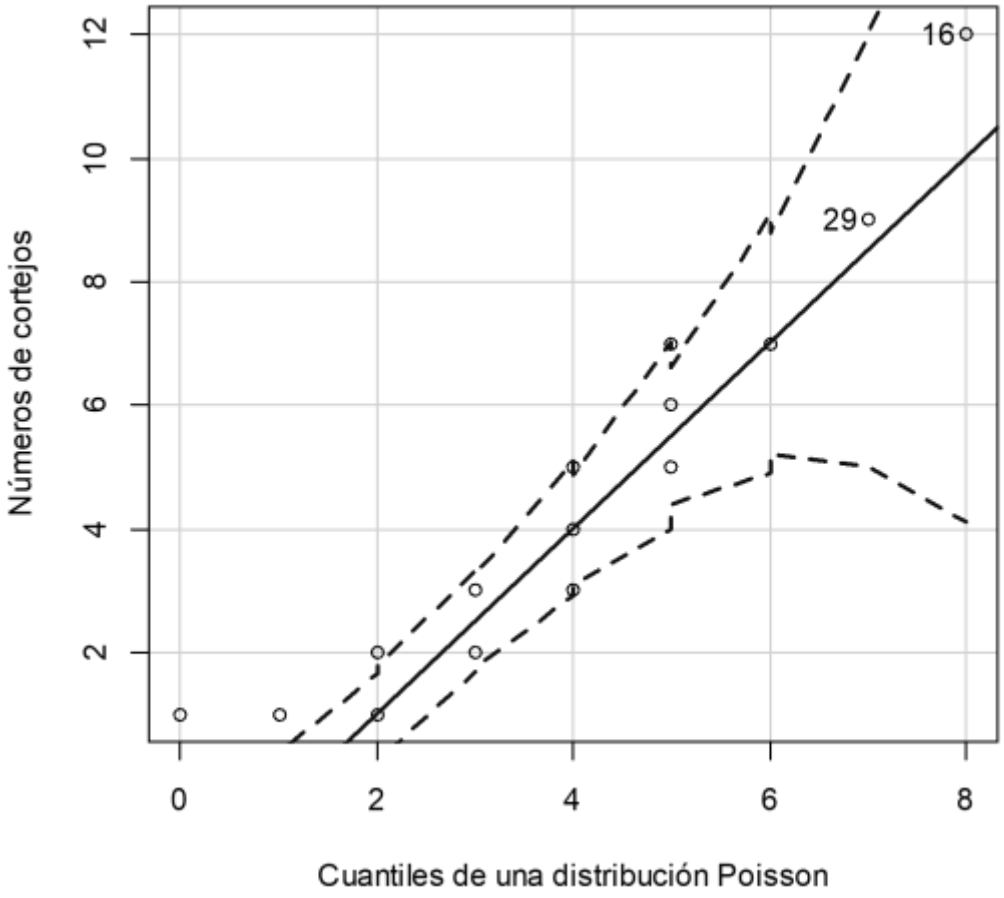

Figura A5. Gráfica de probabilidad Poisson del número de cortejos que los machos de *X. variata* exhibieron a las hembras contra los valores esperados de una distribución Poisson.

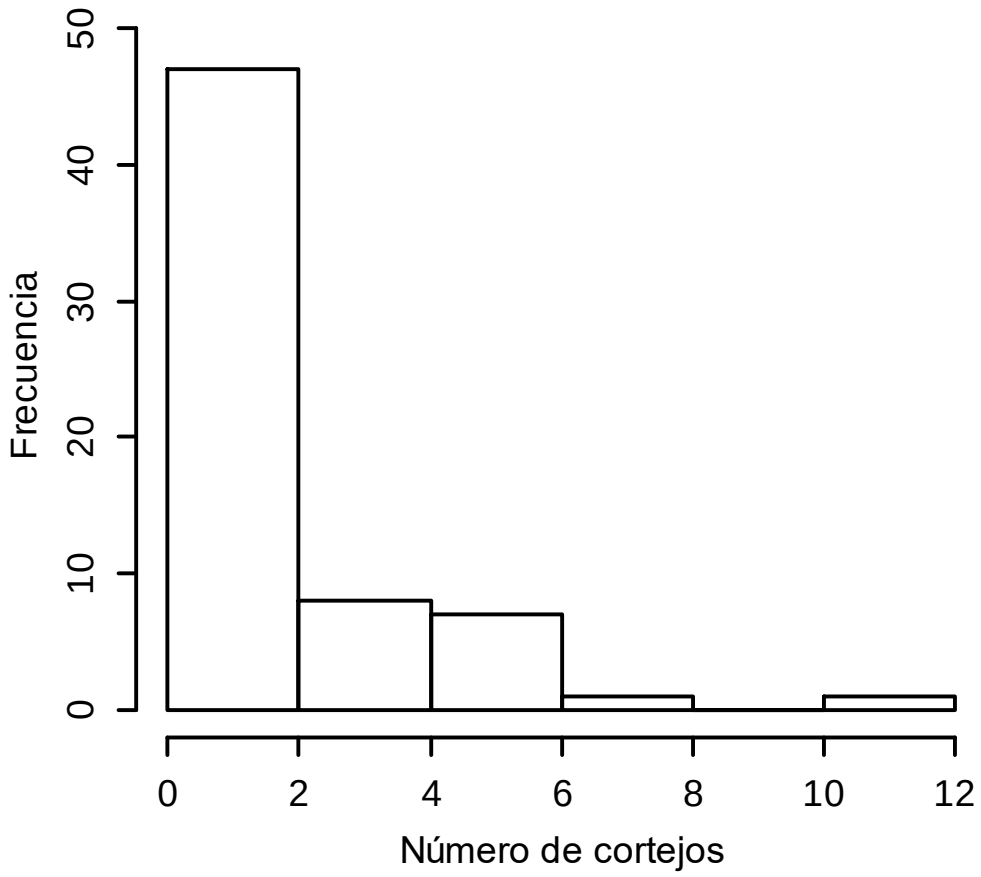

Figura A6. Histograma que representa la distribución Poisson de los datos referentes a la frecuencia de cortejos exhibidos por los machos de *X. variata* a las hembras.

IV. Proceso de simplificación del modelo para explicar la variación en el número de cortejos que los machos de *X. variata* exhibieron a las hembras

Evalué la variación de los términos considerados de efectos aleatorios antes de construir un modelo para explicar el comportamiento del número de cortejos que los machos de *X. variata* exhibieron a las hembras. Los términos que tuvieron una variación nula no fueron incluidos en el modelo inicial. Por lo tanto, no incluí ni a la LE de los machos con respecto a las hembras ($\sigma = 0.0002$) ni al número de escamas iridiscentes de los machos ($\sigma = 0.0002$).

Posteriormente evalué el ajuste de 4 modelos a los datos de la frecuencia de cortejos exhibidos por los machos de *X. variata* (Tablas A8-A10). Usé pruebas de máxima verosimilitud para comparar la cantidad de variación en el número de cortejos que los machos exhibieron a las hembras que explicó cada modelo (Tabla A12). El modelo mínimo adecuado fue aquél compuesto por la menor cantidad de términos que no difiriera significativamente del modelo anterior en la cantidad de variación explicada.

Tabla A8. Modelo lineal generalizado mixto que explica la variación en el número de pautas de cortejo que exhibieron los machos de *X. variata*. El criterio de bloquización y la temperatura del agua son los efectos aleatorios y el ángulo incidente de la luz, la posición de la fuente luminosa y su interacción los efectos fijos.

Efectos aleatorios	**Desviación estándar**			
Temperatura	0.72			
Bloque	0.32			
Residual	4.38			
Efectos fijos	**Coeficiente**	**Error estándar**	**Valor z**	**Valor *p***
Intercepto[1]	0.62	0.49	1.28	0.200
Norte	0.10	0.56	0.18	0.859
Oeste	0.28	0.53	0.53	0.597
Sur	0.11	0.56	0.19	0.848
30°	0.52	0.51	1.01	0.313
45°	-1.90	1.15	-1.65	0.098
60°	-0.16	0.59	-0.27	0.789
Norte*30°	-1.04	0.79	-1.31	0.191
Oeste*30°	-0.14	0.71	-0.19	0.845
Sur*30°	-2.06	0.98	-2.09	0.036
Norte*45°	0.55	1.36	0.40	0.686
Oeste*45°	1.26	1.28	0.98	0.327
Sur*45°	1.33	1.32	1.00	0.315
Norte*60°	-2.07	1.25	-1.66	0.097
Oeste*60°	-0.07	0.80	-0.09	0.928
Sur*60°	-2.07	1.30	-1.59	0.111

[1] Los efectos fijos se presentan como “contraste de tratamientos”. De este modo, el intercepto representa al promedio de la respuesta cuando la fuente luminosa tenía la posición este y estaba inclinada 15°. El coeficiente del Norte representa la diferencia con el Este, y lo mismo para los coeficientes del Oeste y Sur. De manera similar, el coeficiente de 30° representa a la diferencia de este ángulo con el de 15°, y así para los ángulos de 45°y 60°. Mientras que el coeficiente de Norte*30° representa la diferencia de esta interacción con la de Este*15°, y así para las demás interacciones entre la posición de la fuente luminosa y el ángulo de incidencia de la luz. El asterisco (*) representa la interacción entre estos dos factores.

Tabla A9. Modelo lineal generalizado mixto que explica la variación en el número de pautas de cortejo que exhibieron los machos de *X. variata*. El criterio de bloquización y la temperatura del agua son los efectos aleatorios y el ángulo incidente de la luz y la posición de la fuente luminosa los efectos fijos.

Efectos aleatorios	**Desviación estándar**			
Temperatura	0.91			
Bloque	0.19			
Residual	3.93			
Efectos fijos	**Coeficiente**	**Error estándar**	**Valor z**	**Valor *p***
Intercepto[1]	0.94	0.37	2.54	0.011
Norte	-0.60	0.35	-1.70	0.088
Oeste	0.20	0.27	0.74	0.460
Sur	-0.55	0.34	-1.63	0.103
30°	-0.003	0.28	-0.01	0.988
45°	-0.96	0.37	-2.61	0.009
60°	-0.84	0.36	-2.36	0.018

[1] El intercepto representa al promedio de la respuesta cuando la fuente luminosa tenía la posición este y estaba inclinada 15°.

Tabla A10. Modelo lineal generalizado mixto que explica la variación en el número de pautas de cortejo que exhibieron los machos de *X. variata*. El criterio de bloquización y la temperatura del agua son los efectos aleatorios y el ángulo incidente de la luz es el efecto fijo.

Efectos aleatorios	**Desviación estándar**			
Temperatura	1.006			
Bloque	3.843×10^{-5}			
Residual	3.88			
Efectos fijos	**Coeficiente**	**Error estándar**	**Valor z**	**Valor *p***
Intercepto[1]	0.74	0.32	2.31	0.021
30°	0.04	0.28	0.15	0.880
45°	-0.91	0.37	-2.48	0.013
60°	-0.81	0.36	-2.28	0.023

[1] El intercepto representa al promedio de la respuesta cuando la fuente luminosa estaba inclinada 15°.

Tabla A11. Modelo lineal generalizado mixto que explica la variación en el número de pautas de cortejo que exhibieron los machos de *X. variata*. El criterio de bloquización y la temperatura del agua son los efectos aleatorios y la posición de la fuente luminosa el efecto fijo.

Efectos aleatorios	**Desviación estándar**			
Temperatura	0.88			
Bloque	0.28			
Residual	3.97			
Efectos fijos	**Coeficiente**	**Error estándar**	**Valor z**	**Valor *p***
Intercepto[1]	0.52	0.34	1.55	0.121
Norte	-0.64	0.34	-1.88	0.060
Oeste	0.12	0.27	0.45	0.650
Sur	-0.57	0.34	-1.70	0.090

[1] El intercepto representa al promedio de la respuesta cuando la fuente luminosa tenía la posición este.

Tabla A12. Resumen de la simplificación del modelo lineal generalizado mixto para el análisis de la frecuencia de cortejos de los machos de *X. variata.*

Etapa	**Simplificación**	**g.l.**	**Valor χ^2**	**Valor *p***
Modelo máximo	pos[1] * ang + (bck) + (tc)	18		
1	**pos + ang + (bck) + (tc)**	9	14.508	**0.1054**
2	ang + (bck) + (tc)	6	9.097	0.0280
3	pos + (bck) + (tc)	3	14.279	0.0025

[1]pos = posición de la fuente luminosa; ang = ángulo de luz incidente en el agua; bck = criterio de bloquización; tc = temperatura del agua. Los términos que se encuentran entre paréntesis simbolizan a los efectos aleatorios. El símbolo más (+) y el asterisco (*) representan respectivamente la inclusión de la variable explicativa y la interacción entre las variables. El modelo mínimo adecuado se presenta en negritas.

Finalmente, presento los procedimientos gráficos que utilicé para evaluar la bondad del ajuste del modelo a los datos. En la figura A7 grafiqué los valores ajustados del modelo contra los residuales; tal como se esperaba, los datos muestra un comportamiento común de la distribución Poisson (Zuur *et al.*, 2009). Por otro lado, grafiqué los datos empíricos contra los valores ajustados del modelo; se observa que el número de cortejos aumenta conforme lo hacen los valores ajustados del modelo (Figura A8). Por lo tanto, el modelo lineal generalizado mixto que utilicé para explicar la variación en la frecuencia de cortejo que los machos de *X. variata* exhibieron a las hembras fue adecuado.

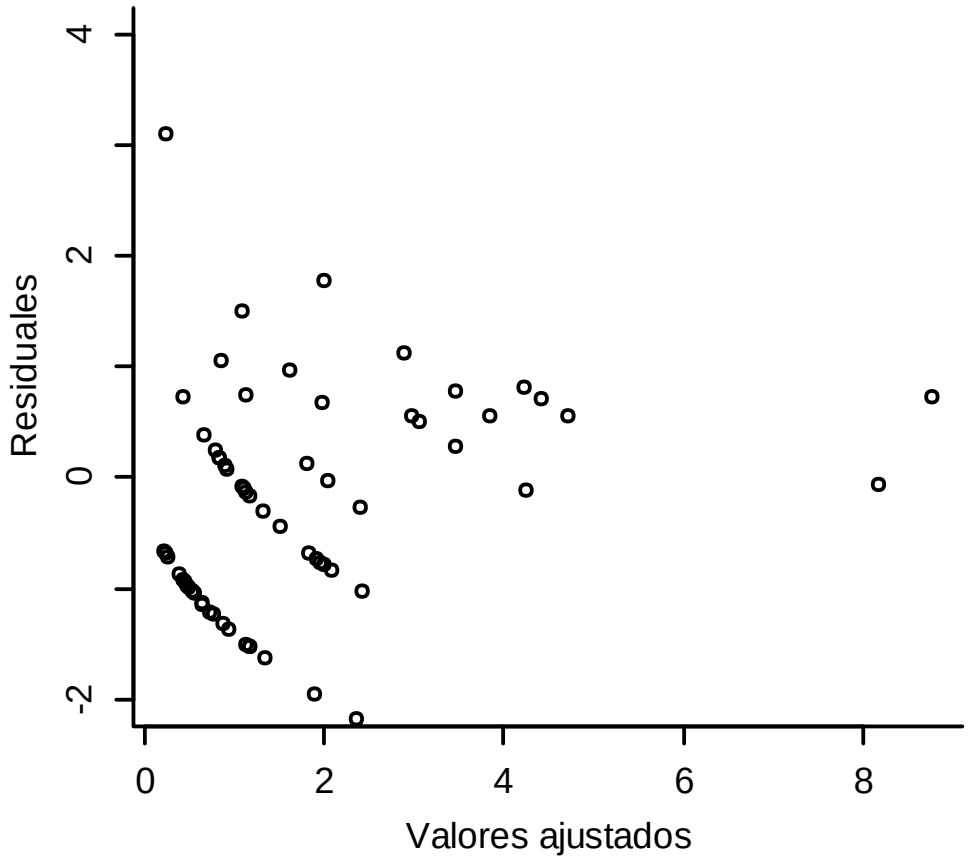

Figura A7. Gráfica de la relación entre los residuales y los valores ajustados del modelo lineal generalizado mixto de la frecuencia de cortejos que los machos de *X. variata* exhibieron a las hembras.

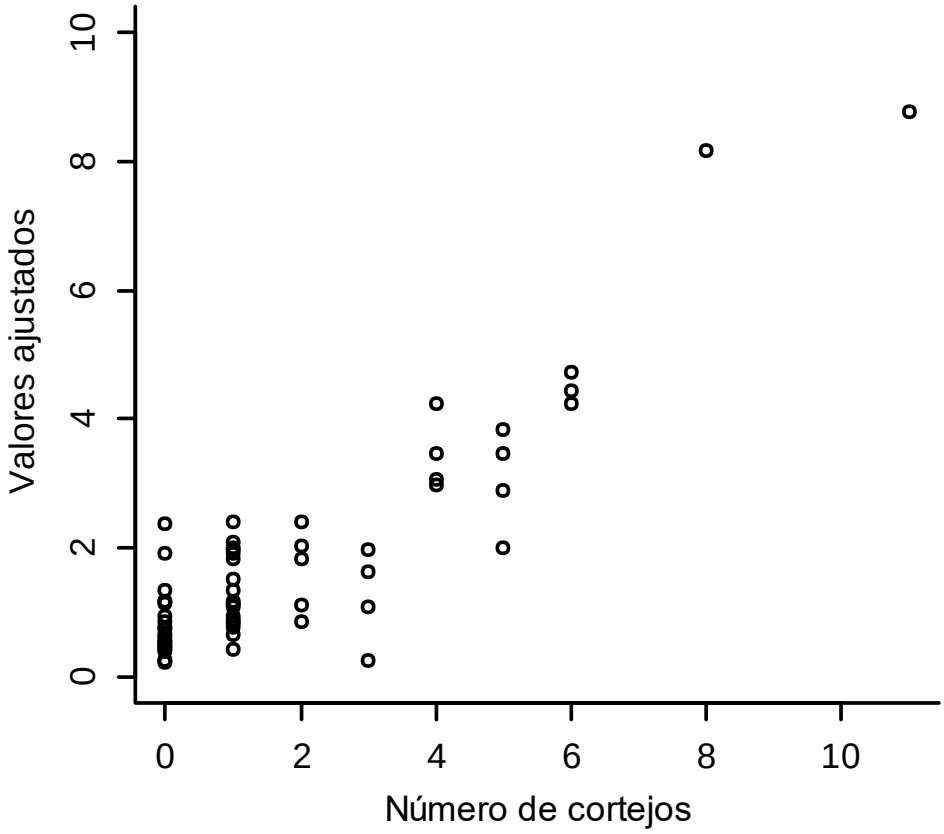

Figura A8. Relación entre el número de cortejos que los machos de *X. variata* exhibieron a las hembras y los valores ajustados del modelo lineal generalizado mixto utilizado para explicar su variación.