



Benemérita Universidad Autónoma de Puebla Instituto de Fisiología

Laboratorio de Ecología de la Conducta

**“El efecto del potencial reproductivo femenino en la
variación inter-individual en la elección masculina de
Xenotoca variata”**

TESIS

Para obtener el grado de

MAESTRO EN CIENCIAS FISIOLÓGICAS

Presenta:

María Gabriela Azcué Ramón

Director de Tesis:

Dr. Alejandro Clemente Moyaho Martínez

Puebla, Pue. 19 de febrero de 2020

RESUMEN

Generalmente los machos en las especies con reproducción sexual son menos selectivos y más persuasivos que las hembras durante el cortejo que precede al apareamiento. Esto se debe a que en la mayoría de los casos el potencial reproductivo de los machos es más grande que el de las hembras. Sin embargo, los machos podrían estar motivados a ser selectivos, en parte porque durante el cortejo invierten energía y tiempo, recursos que podrían dirigir a otras actividades como la evasión de depredadores. Observaciones preliminares sugieren que tal selectividad podría estar ocurriendo en *Xenotoca variata* (un pez dulceacuícola endémico de México), ya que los machos parecen acercarse (posiblemente cortejar) diferencialmente a las hembras. Por lo tanto, propuse realizar una serie de experimentos para confirmar y explicar por qué podría ocurrir la selectividad masculina en los peces *Xenotoca variata*.

Apliqué dos tratamientos: 1) tipo de hembra, el cual consistió en presentar a tres hembras con un macho; una de las hembras tenía un tamaño corporal similar al de él y las otras dos uno superior e inferior, respectivamente; 2) tipo de comunicación sensorial, la cual consistió en exponer a las tres hembras ante el macho a través de una comunicación visual o una comunicación visual y olfatoria. Para seleccionar a las hembras tomé como referencia la desviación estándar del tamaño corporal de una submuestra de hembras. Con las hembras así elegidas y un macho también elegido aleatoriamente formaba cuartetos.

Los ensayos experimentales consistieron en colocar a cada cuarteto de peces en una pecera rectangular dividida en cuatro compartimentos (tres pequeños y un grande). Las hembras eran asignadas aleatoriamente a los compartimentos pequeños y el macho ocupaba el compartimento más grande. Luego, se filmaba a los peces, y finalmente se contaba la frecuencia y duración de las visitas que el macho realizaba a las hembras.

El resultado del análisis estadístico aplicado a los datos reveló que el tiempo que los machos pasaron cerca de cada tipo de hembra tuvo un efecto significativo ($p < 0.05$), favoreciendo a las hembras de tamaño corporal más grande en ambas condiciones sensoriales. Con respecto a los acercamientos que los machos hicieron a cada tipo de hembra, el análisis estadístico indicó la existencia de un efecto de interacción entre el tipo de comunicación y el tipo de hembra: en la comunicación visual los machos hicieron más visitas a las hembras cuanto más grandes eran éstas; cuando el tipo de comunicación fue visual y olfatorio esta tendencia se invirtió.

Respecto al comportamiento de cortejo que los machos exhibieron a las hembras en cada tipo de comunicación, el análisis estadístico no reveló diferencias significativas ($p > 0.05$). Sin embargo, el análisis sí detectó una preferencia de los machos por intentar copular con las hembras más grandes ($p < 0.05$).

En conclusión, este trabajo de investigación indica que los machos de *X. variata* tienen la tendencia a preferir a hembras más grandes que ellos en un contexto social, aunque tal tendencia puede variar dependiendo del tipo particular de pistas sensoriales

disponibles.

ÍNDICE

1. SUSTENTO TEÓRICO	1
1.1 Introducción	1
1.2 Caracteres sexuales secundarios	2
1.2.1 Tamaño corporal	3
1.3 Motivación	5
1.4 Fisiología de la motivación	6
1.5 Comportamiento de cortejo	6
1.6 Reproducción en <i>Xenotoca variata</i>	8
2. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN	10
3. HIPÓTESIS	10
4. OBJETIVOS	11
4.1 Objetivo general	11
4.2 Objetivos particulares	11
5. MATERIAL Y MÉTODO	12
5.1 Pecera experimental	13
5.2 Animales de estudio	14
5.3 Diseño de los experimentos	15
5.4 Arreglo experimental	18
5.5 Procedimiento experimental	19
5.6 Fotografías de los peces	21
5.7 Observación del comportamiento de los peces	22
5.8 Recolección de los datos	23
5.9 Procedimiento de la observación y el registro de los comportamientos exhibidos por los peces	28
5.10 Análisis estadístico de los datos	28
7. RESULTADOS	30

7.1 Análisis estadístico de la frecuencia proporcional de acercamientos que los machos hicieron a cada tipo de hembra	33
7.2 Análisis estadístico de la frecuencia proporcional del tiempo que los machos pasaron cerca de cada tipo de hembra	35
7.3 Análisis estadístico de la frecuencia proporcional de cortejos que los machos hicieron a cada tipo de hembra	38
7.4 Análisis estadístico de la frecuencia proporcional de intentos de cópula que los machos hicieron a cada tipo de hembra	39
8. DISCUSIÓN.....	41
8.1 Resultado del tiempo que los machos pasaron cerca de cada tipo de hembras	41
8.2 Resultado de la frecuencia de los acercamientos de los machos a los diferentes tipos de hembras.....	43
8.3 Resultado de la frecuencia de los cortejos que los machos hicieron a cada tipo de hembra	45
8.4 Resultado de la frecuencia de los intentos de cópula que los machos hicieron a las hembras.....	47
9. CONCLUSIÓN	48
10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	49
APÉNDICE	55

1. SUSTENTO TEÓRICO

1.1 Introducción

En la mayoría de las especies que se reproducen sexualmente, machos y hembras presentan diferencias tanto en la morfología corporal como en caracteres del comportamiento (Krebs y Davies, 1981), condición que se conoce como dimorfismo sexual. Por ejemplo, en muchas especies de aves los machos exhiben plumas de colores llamativos y algunas veces más grandes que las hembras (Hosken y House, 2011). Darwin (1871) hipotetizó que tal conspicuidad provee ventajas a los individuos que la muestran para conseguir parejas para reproducirse, sobre los que no la muestran o muestran con menor intensidad (Veuille, 2010). Darwin llamó a esta condición selección sexual, y propuso la existencia de dos tipos (Andersson, 1994): uno en donde los individuos del mismo sexo compiten entre sí para aparearse con los individuos del otro sexo (selección intrasexual), y otro donde ciertos rasgos morfológicos en los individuos de un sexo son atractivos para los del sexo opuesto (selección intersexual).

La teoría de la selección sexual anticipa que los machos—en la mayoría de los vertebrados—competirán por obtener acceso a las hembras, quienes a su vez, mostrarán selectividad debido a la inversión costosa que efectúan en la producción de gametos y el cuidado parental (Baldauf y cols., 2011; Krebs y Davies, 1981). Sin embargo, algunos estudios han revelado que los machos también pueden ser selectivos, en cuyo caso las hembras suelen presentar variación en su tamaño corporal y coloración (Baldauf y cols., 2011).

Al respecto se ha observado que los machos de *Xenotoca variata* (un pez de la subfamilia Goodeinae; Webb y cols., 2004) podrían acercarse y posiblemente cortejar— exhibición de movimientos corporales elaborados generalmente acompañados de cambios en el color o su intensidad de algunas partes del cuerpo—selectivamente a las hembras, aunque la razón de tal comportamiento es desconocida. En lo que sigue sustento la hipótesis de que la selectividad de los machos podría originarse por la variación en el potencial reproductivo de las hembras. Alternativamente podría tratarse de apareamiento concordante, condición en la que los machos y las hembras se aparean con base en la similitud de sus tamaños corporales.

1.2 Caracteres sexuales secundarios

Los caracteres sexuales secundarios (*e.g.*, el tamaño corporal, plumaje colorido, las ornamentas extravagantes, etc.) son rasgos (generalmente morfológicos) que diferencian a los machos de las hembras y que no están implicados directamente en la reproducción. Los caracteres sexuales secundarios (morfológicos y de comportamiento) son entonces dimórficos, típicamente más conspicuos en los machos. La intensidad del dimorfismo puede diferir entre las especies (Darwin, 1859). Por ejemplo, la coloración de la piel de las ranas es un rasgo que puede presentar un dimorfismo sexual marcado (*e.g.*, diferencias en tono y en patrones de manchas) como el observado en la rana *Reed* (*Hyperolius argus*). En contraste, la rana arcoíris de Malasia (*Scaphiophryne gottlebei*) muestra un dimorfismo sexual inadvertido (*i.e.*, diferencias sutiles en brillo; Bell y Zamudio, 2012).

La selección sexual es una teoría que predice que los machos usan las estructuras morfológicas dimórficas que poseen (*e.g.*, los espolones en algunas aves, los cuernos en los venados y el enorme tamaño corporal en leones marinos) para pelear por el acceso a las hembras en estado reproductivo (Arnqvist y Rowe, 2005). También predice que los miembros del sexo que exhiban estructuras extravagantes las usarán para atraer a los miembros del sexo opuesto. Por ejemplo, los machos del pavo real (*Pavo cristatus*) muestran un color de plumaje que atrae la atención de las hembras durante la temporada de apareamiento (Hall y Halliday, 1998). Otro ejemplo es la especie de pez dulceacuícola *Xenotoca variata*, cuyas hembras prefieren aproximarse al macho de un par que muestra un número más grande de escamas iridiscentes (Moyaho y cols., 2005).

1.2.1 Tamaño corporal

La diferencia en el tamaño corporal entre machos y hembras es un carácter sexual secundario común en muchas especies (Darwin, 1871), y que posiblemente evolucionó en la mayoría de los casos por selección sexual. En contraste, la diferencia en el tamaño corporal entre miembros del mismo sexo puede ser únicamente un reflejo de su edad o madurez sexual (Andersson, 1994). También el tamaño corporal puede estar relacionado con la calidad del cuidado parental y con el grado de acceso a los territorios con recursos para las crías (Andersson, 1994), pues individuos relativamente más grandes—y posiblemente más longevos—son más exitosos en estos aspectos. Por ejemplo, en el salmón del pacífico (*Oncorhynchus kisutch*) las hembras más grandes protegen a sus nidos

de posibles intrusos por períodos más largos, asegurando así una tasa mayor de supervivencia a sus crías. (Van Den Berghe y Gross, 1989).

En muchas especies de peces las hembras son más grandes y pesadas que los machos (Andersson, 1994), condición que comúnmente se correlaciona positivamente con su potencial de fecundación (Ojanguren y Magurran, 2004): hembras de tamaños corporales relativamente más grandes pueden producir un número más grande de huevos (Hall y Halliday, 1998). Posiblemente por esta razón, en algunas especies de peces se ha observado que los machos prefieren aparearse con las hembras más grandes en la población (Wong y Jennions, 2003). Alternativamente, los machos y las hembras podrían preferir aparearse con los individuos de tamaño similar—apareamiento concordante— como en el caso del pez *Ophioblennius atlanticus* (Andersson, 1994). Este fenómeno también se conoce como homogamia por tamaño, y está descrito que ocurre en otras especies como los crustáceos (Galipaud y cols., 2012).

A pesar de la relevancia que los aspectos descritos arriba pudieran tener en el apareamiento entre individuos, no son suficientes para explicar las decisiones que los animales toman al respecto. Aspectos causales inmediatos internos (fisiológicos y ambientales) también son importantes para alcanzar una comprensión más clara del apareamiento en los animales (Kokko y cols., 2003; Edward, 2015).

1.3 Motivación

La motivación de un animal es la variación temporal en su comportamiento en respuesta a estímulos internos (asociados a los sistemas nervioso, endócrino y reproductivo) y externos (*e.g.*, la presencia de recursos tales como alimento, refugio o pareja para reproducirse; Manning, 1979). Estos cambios en el comportamiento también pueden estar relacionados con la experiencia del individuo, resultado de su relación con el medio ambiente (incluidos otros individuos). Por ejemplo, un animal sexualmente inmaduro no responderá a un estímulo sexual de la forma como lo hace un animal adulto con esa experiencia (Hall y Halliday, 1998).

Generalmente se habla de sistemas motivacionales para referirse al conjunto de comportamientos, todos encaminados a conseguir el mismo objetivo (*e.g.*, búsqueda y defensa de una fuente de alimento). Se dice entonces, que la motivación puede favorecer la realización de un comportamiento (o su intensidad) respecto a otro, es decir, que el estado motivacional del individuo favorecerá la exhibición de un comportamiento a la vez que la inhibición de otros (Hall y Halliday, 1998). Por ejemplo, durante el período de incubación, las gallinas domésticas (*Gallus gallus domesticus*) están motivadas a incubar sus huevos, y comúnmente pierden masa corporal porque el sistema motivacional alimentario está inhibido (Hall y Halliday, 1998).

1.4 Fisiología de la motivación

En la motivación intervienen diversos mecanismos fisiológicos que involucran al sistema nervioso central, periférico y endócrino (Koolhaas y cols., 1997). Sin embargo, el hipotálamo (una estructura cerebral que forma parte del sistema límbico; Hansen, 2014) desempeña un papel importante en la regulación de los estados relacionados con la motivación. Por ejemplo, el hipotálamo participa en la regulación de diversos comportamientos dirigidos a cumplir fines homeostáticos, como la obtención de comida o agua y la regulación de la temperatura (Moyes y Schulte, 2007). Además, participa en la regulación de la mayoría de las funciones endócrinas a través de la hipófisis (*e.g.*, crecimiento corporal, actividad hormonal y reproductora; Schmidt-Nielsen, 1997).

Hay una relación estrecha entre las dos funciones del hipotálamo mencionadas arriba, ya que la secreción de hormonas (*e.g.*, andrógenos) puede modificar el comportamiento motivacional de los animales en respuesta a un estímulo específico (Manning, 1979). Por ejemplo, la presencia de una hembra estimula el cortejo de los machos del pez espinoso (*Gasterosteus aculeatus*) debido en parte a los niveles elevados de 11-cetotestosterona en sus cuerpos (Torkarz y cols., 2015).

1.5 Comportamiento de cortejo

Los individuos de las especies que se reproducen sexualmente intercambian señales estereotipadas antes de aparearse; las señales siguen una secuencia cuyos actos pueden ser predecibles, como el cortejo en muchas de esas especies con reproducción sexual

(Bradbury y Vehrencamp, 2011). La información (táctil, olfatoria, visual, etc.) que acompaña al cortejo es utilizada por los individuos que la reciben para verificar las intenciones sexuales y el grado de receptividad del emisor (Bradbury y Vehrencamp, 2011). En algunas especies el cortejo se caracteriza por la exhibición de estructuras ornamentadas y pautas de movimientos elaborados que los machos efectúan frente a las hembras (Magurran y Macías García, 2000). Por ejemplo, en la mariposa gris (*Hipparchia statilinus*) los machos cortejan a las hembras efectuando un número determinado de pautas ordenadas de movimiento; las hembras en tanto se mantienen aparentemente inmóviles (Pinzari, 2009).

En resumen, los machos y las hembras de las especies que se reproducen sexualmente presentan diferencias en su esfuerzo reproductivo, con los primeros invirtiendo en asegurar los apareamientos y las segundas en producir descendencia viable (*i.e.*, individuos que alcancen la madurez sexual). Esta asimetría predice que los machos se aparearán indiscriminadamente con las hembras (Méndez-Janovitz y Macías García, 2017). No obstante, los machos también pueden ser selectivos cuando las hembras presentan una variación significativa en su valor reproductivo expresado a través de algún rasgo morfológico (*e.g.*, el tamaño corporal) y cuando el apareamiento con una hembra en particular reduce la posibilidad de apareamiento con otra más (Pélabon y cols., 2003).

1.6 Reproducción en *Xenotoca variata*

Xenotoca variata (Bean, 1887) es un pez de agua dulce de la subfamilia Goodeinae (Parenti, 1981; Webb y cols., 2004), endémico de México. Es una especie de pez vivíparo, es decir, la fertilización y el desarrollo embrionario son procesos internos. Durante la gestación las hembras desarrollan una estructura llamada trofotenia que se convierte en una fuente de absorción de nutrientes para los embriones (Bisazza, 1997). Cabe mencionar que los machos no poseen un órgano intromitente verdadero, por lo cual necesitan de la cooperación de la hembra para poder aparearse (Macías García, 1994) lo que ocurre con más intensidad entre febrero y mayo (Miller y cols., 2005).

Estos peces se caracterizan por tener un dimorfismo sexual marcado: los machos, por ejemplo, exhiben escamas iridiscentes más abundantes que las hembras (Fitzsimons, 1972; Moyaho y cols., 2005). En contraste, las hembras presentan tamaños corporales promedio más grandes que los machos (Fitzsimons, 1972). Ahora bien, al requerir la cooperación de la hembra para aparearse, los machos realizan exhibiciones ritualizadas durante el cortejo mostrando sus escamas iridiscentes para atraer la atención de la hembra (Juárez, 2015) y poder copularla (Moyaho y cols., 2005). Este comportamiento demanda un gasto energético a la vez que deja al macho vulnerable ante los ataques de depredadores. Por eso, los machos de *X. variata* podrían estar cortejando a las hembras de manera selectiva en función de su potencial reproductivo (*i.e.*, tamaño corporal). Al respecto se sabe que los machos de *X. variata* pasan más tiempo cerca de las hembras a medida que el tamaño corporal de éstas es proporcionalmente más grande que el del

macho (Fascinetto-Zago, 2018). Por lo tanto, es posible que los machos prefieran cortejar hembras que les permitan obtener un valor reproductivo más grande (*i.e.*, críos más numerosos y viables). De ser así, los machos de *X. variata* elegirán visitar con mayor frecuencia y pasar más tiempo cerca de las hembras de tamaño corporal más grande, y por el contrario, visitarán con menor frecuencia y pasarán menos tiempo cerca de las hembras de tamaño corporal más pequeño.

2. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

Recapitulando, la variación en el tamaño corporal de las hembras—y posiblemente de su potencial fértil—y el esfuerzo energético que efectúan los machos para cortejarlas, podrían ser factores que favorezcan que los machos de *X. variata* cortejen selectivamente a las hembras. De hecho, como mencioné arriba, el tiempo que los machos de *X. variata* pasan cerca de las hembras tiende a ser mayor cuanto más grandes son éstas con respecto a ellos (Fascinetto-Zago, 2018). Sin embargo, no se sabe si lo mismo ocurre cuando un macho tiene la oportunidad de interactuar simultáneamente con un grupo de hembras con tamaños corporales diferentes. Por lo tanto, propuse responder la pregunta siguiente:

¿Por qué los machos de *Xenotoca variata* ejercerían una preferencia selectiva por las hembras?

3. HIPÓTESIS

Con base en la revisión del material expuesto arriba, propuse las siguientes hipótesis para explicar por qué los machos de *Xenotoca variata* ejercerían una preferencia selectiva por las hembras.

i) Hipótesis de la inversión retributiva: los machos se aproximan y cortejan a las hembras si con ello pueden aparearse y obtener críos numerosos y viables.

Si la hipótesis fuera correcta, y asumiendo que el tamaño corporal es un indicador del

potencial reproductivo de la hembra, entonces esperaríamos que ocurriera lo siguiente:

Que si un macho es presentado con un grupo de hembras sexualmente maduras de tamaños corporales diferentes, se aproxime y corteje con más frecuencia a la de mayor tamaño.

ii) Hipótesis del apareamiento concordante: los machos y las hembras buscan aparearse con individuos de su mismo tamaño corporal (fenotipo).

Si la hipótesis fuera correcta entonces esperaríamos que ocurriera lo siguiente:

Que si un macho es presentado con un grupo de hembras sexualmente maduras de tamaños corporales diferentes, se aproxime y corteje con más frecuencia a la hembra que más se le parezca en tamaño corporal.

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

Hallar la causa probable del acercamiento diferencial de los machos de *Xenotoca variata* a las hembras.

4.2 Objetivos particulares

- i) Confirmar que los machos se aproximan diferencialmente a las hembras;
- ii) Determinar si el potencial reproductivo de las hembras (medido por su tamaño corporal) es una característica que afecta a la frecuencia y duración de los acercamientos

de los machos;

iii) Determinar si el apareamiento concordante origina el acercamiento diferencial de los machos a las hembras.

5. MATERIAL Y MÉTODO

Para poner a prueba las predicciones que se desprenden de la hipótesis que propuse investigar, realicé una serie de experimentos en los que utilicé una muestra de 20 machos y 60 hembras *X. variata* sexualmente maduros. Los peces provinieron de la población establecida en las instalaciones del Instituto de Fisiología de la BUAP. Debido a la disponibilidad limitada de los peces, realicé los experimentos en dos ocasiones (*i.e.*, dos bloques). En cada ocasión usé 10 machos y 30 hembras. Cada macho fue presentado con tres tipos de hembras, una de tamaño corporal similar a él y las otras dos de tamaños corporales aproximadamente iguales a una desviación estándar por abajo y por arriba, respectivamente, del tamaño de la primera hembra. Además, cada macho podía tener i) contacto visual y olfatorio con las hembras, o ii) únicamente visual. El tipo de comunicación sensorial: comunicación visual, y comunicación visual y olfatoria, fue asignada a cada cuarteto de peces de forma aleatoria. Así, en cada ensayo experimental aplicaba ambos tipos de comunicación sensorial, en un orden elegido aleatoriamente.

Cada ensayo experimental consistió en colocar a los peces en una pecera rectangular dividida en cuatro compartimentos (tres pequeños y un grande), y filmar las pautas de comportamiento de interés. Posteriormente, una persona ajena a los objetivos

del proyecto observó y registró en los videos la frecuencia y duración de los comportamientos de interés. A continuación, describo de forma detallada la planeación y ejecución de los experimentos.

5.1 Pecera experimental

Para realizar los experimentos se fabricaron dos peceras de vidrio con las siguientes dimensiones: 75 x 45 x 17 cm (largo x ancho x altura). Las peceras fueron divididas en dos compartimentos principales: el compartimento del macho con un espacio de 75 x 25 x 17 cm (largo x ancho x altura) y el compartimento de las hembras, que a su vez fue dividido en tres sub-compartimentos de tamaño idéntico (25 x 20 x 17 cm; largo x ancho x altura) mediante divisiones opacas inamovibles. Para prevenir (en lo posible) que las hembras pudieran observar al macho, usé vidrio con un efecto reflectante para dividir al compartimento del macho del de las hembras. Con el objetivo de permitir la comunicación olfatoria entre el macho y las hembras, la división principal de una de las peceras experimentales estaba elevada (2 mm aproximadamente) lo que facilitó que el agua fluyera a través de los compartimientos del macho y las hembras.

Por último, para medir el comportamiento de los machos usaba un área de referencia (zona crítica) de 10 cm de ancho con pestañas de vidrio para delimitar la zona de cada compartimento (Fig. 1). Así, había tres “cajones” en el compartimento del macho.

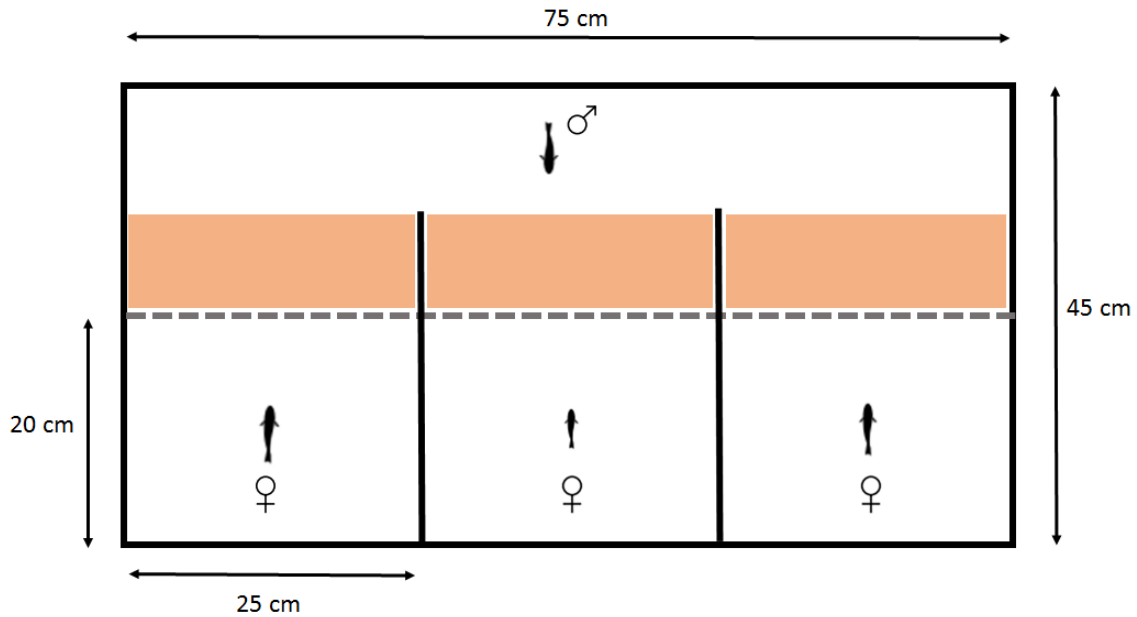


Fig. 1. Esquema de la pecera experimental. Se observan los dos compartimentos principales divididos por un vidrio reflectante (línea discontinua). El compartimento de las hembras fue dividido en tres sub-compartimentos en los que ellas eran colocadas aleatoriamente (*e.g.*, de izquierda a derecha: grande, pequeña y similar). El compartimento del macho tenía un área de referencia (zona sombreada) con pestañas de vidrio que formaban tres “cajones”.

5.2 Animales de estudio

Usé una muestra de 20 machos *X. variata* sexualmente maduros, característica que reconocí identificando la presencia del espermatopodio (un acortamiento de los radios anteriores de la aleta anal). Así mismo, usé también 60 hembras sexualmente maduras (*i.e.*, aletas medias desarrolladas). Todos los peces provinieron de la población establecida en las instalaciones del Instituto de Fisiología de la BUAP. Una vez que los peces fueron atrapados los coloqué en peceras colectivas de 51 x 27 x 30 cm (largo x ancho x altura) donde permanecieron separados por sexo por una semana antes de iniciar los

experimentos. Los machos permanecieron en pares y las hembras en tríos. En ambos casos, los sub-compartimentos en cada pecera se construyeron usando micas opacas. La separación por sexo e individuos se hizo con el fin de igualar la motivación sexual de los peces. Cada pecera tenía piedras y musgo para simular un ambiente natural, así como un difusor de aire para mantener el agua oxigenada. A su vez las paredes de cada pecera eran forradas con papel kraft (color barro) para aislar visualmente a los peces del exterior.

Las peceras colectivas eran colocadas sobre un estante metálico en las instalaciones del laboratorio de Ecología de la Conducta, y bajo un ciclo de 12 h de luz y 12 h de oscuridad (las luces en el acuario se encienden a las 07:00 h). El agua de las peceras se mantuvo a una temperatura ambiente (aproximadamente 21 °C). Todos los peces son alimentados dos veces al día con alimento comercial para peces de acuario. Usé a cada cuarteto de peces una sola vez para tener datos estadísticamente independientes.

5.3 Diseño de los experimentos

Utilicé un diseño experimental de “parcelas divididas” con 20 réplicas divididas en dos bloques (Fig. 2). Las “parcelas principales” estuvieron formadas por los dos bloques (*i.e.*, las dos ocasiones en que realicé los experimentos), y el tipo de comunicación (*i.e.*, comunicación visual y comunicación visual y olfatoria) representó las subparcelas. A su vez, cada tipo de comunicación en cada bloque consistía en cinco sub-subparcelas (*i.e.*, peceras). Igualmente, cada una de las sub-subparcelas estuvo dividida en tres sub-sub-subparcelas (los tres tipos de hembras en cada ensayo experimental).

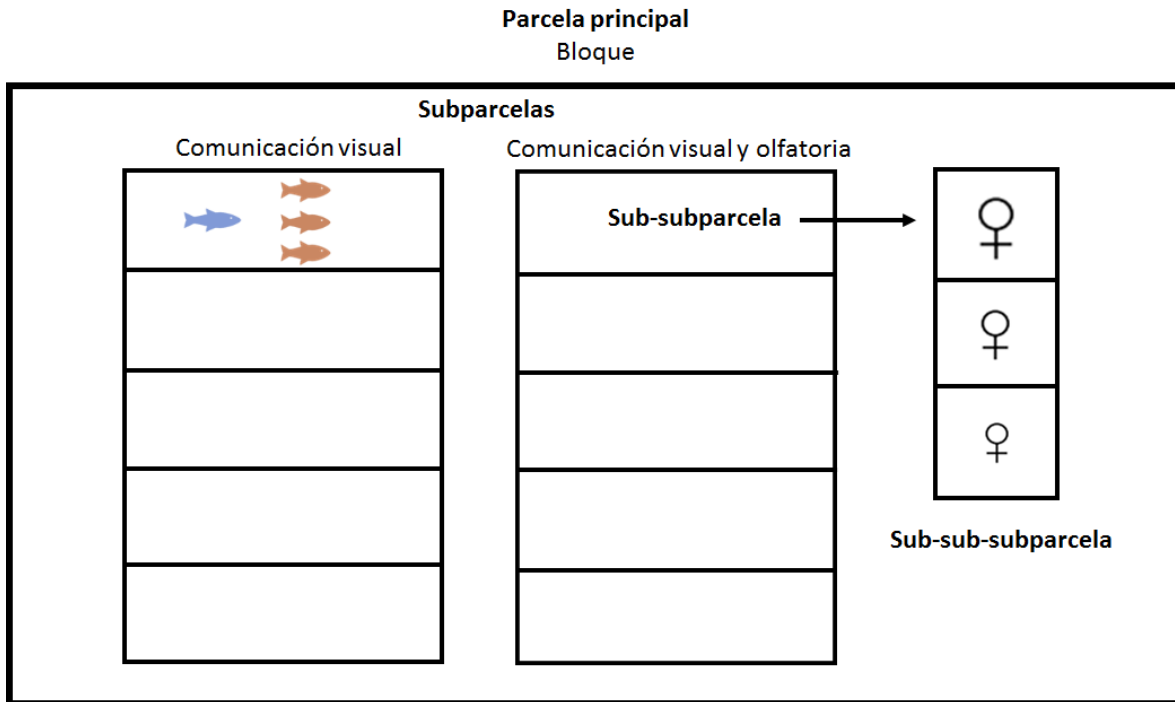


Fig. 2. Esquema que muestra el diseño experimental de “parcelas divididas”. La parcela principal está representada por el bloque, las subparcelas por los dos tipos de comunicación, las sub-subparcelas representan los 5 cuartetos de peces utilizados en cada bloque y en cada tipo de comunicación. Las sub-sub-subparcelas representan al tipo de hembra: los tres tamaños corporales. En total realicé dos bloques de experimentos.

Para establecer los tres tamaños corporales (*i.e.*, hembras de tamaño pequeño, similar y grande), primero medía el tamaño corporal de las 105 hembras que formaban cada una de las muestras que usé en cada bloque. Luego calculé la desviación estándar de cada muestra de hembras: 0.59 cm y 0.57 cm, respectivamente. Después elegía aleatoriamente a los 10 machos que iban a constituir a un bloque. Finalmente asignaba a cada macho a cada cuarteto, y buscaba para aquél, en la muestra, a la hembra más parecida en tamaño corporal. Una vez obtenida la hembra de tamaño similar al del macho, buscaba a las otras dos hembras con base en el criterio de la desviación estándar

del tamaño corporal descrito arriba. Así, cada cuarteto estuvo formado por un macho y una hembra de tamaño corporal similar a éste, y otras dos hembras con tamaños corporales aproximadamente iguales a una desviación estándar por abajo (*i.e.*, hembra pequeña) y por arriba (*i.e.*, hembra grande) del tamaño de la primera “similar”.

La medición que usé para estimar el tamaño corporal fue la longitud estándar, esto es, la longitud que hay de la trompa del pez a la parte terminal del pedúnculo caudal (Fig. 3). Para medir la longitud estándar colocaba a cada pez en una pecera de vidrio (15 x 5.5 x 10.4 cm, largo, ancho y altura) con agua, y luego usaba una red de acuario para empujarlo suavemente a una de las paredes donde, a través del vidrio, lo medía con una regla con una escala en cm.



Fig. 3. Ilustración de la longitud estándar de una hembra *X. variata*. A) Trompa. B) Parte terminal del pedúnculo caudal.

La relación entre la masa y el tamaño corporales de un pez es un indicador de su condición general, pues tal relación se ha asociado con las reservas de energía almacenada. A su vez, la condición general puede estar relacionada con el éxito de

apareamiento y fecundidad de un pez (Sargent y cols., 1998; Bolger y Connolly, 1998). Por esta razón incluí un índice de condición general como una medida adicional. Para obtener dicho índice medí la masa corporal de cada hembra. Con este propósito ponía agua en un vaso pequeño y lo pesaba; enseguida colocaba al pez en el vaso y lo volvía a pesar, ahora con el pez adentro. Usé la diferencia entre la primera y segunda medición como una estimación de la masa corporal de la hembra. En la sección del análisis estadístico de los datos explico el procedimiento que usé para obtener numéricamente el índice de la condición general de las hembras.

5.4 Arreglo experimental

La pecera experimental era puesta dentro de un cuarto de observación, arriba de una mesa de madera y sobre una lámina de hule espuma de 10 cm de grosor para disminuir el efecto de las vibraciones que pudieran distraer a los peces. Luego, verificaba con un nivelador que la pecera estuviera nivelada en el plano horizontal.

Decidí generar una diferencia en la condición de la iluminación entre los dos compartimentos principales de la pecera experimental; lo hice para conseguir el efecto reflectante (espejo) del vidrio que los separaba. Con este fin, colocaba tres lámparas de siete watts cada una en la parte exterior del lado de los compartimentos de las hembras. Aquellas eran ubicadas a una distancia de 6 cm de la pecera colocando reglas de plástico como referencia. Una vez instaladas, orientaba las lámparas a 90 grados respecto a la

horizontal para que la luz estuviera dirigida al piso de cada compartimento, de cada hembra.

Con el propósito de impedir posibles reflejos que pudieran distraer a los peces, forraba con hojas de polipropileno color negro los lados de la pecera (excepto el lado que correspondía a la ubicación de las lámparas) y el piso de los compartimentos pequeños. Para simular un ambiente natural, colocaba piedras para acuario sobre el piso de los compartimentos pequeños.

Para eliminar las sombras proyectadas por los cuerpos de los peces, decidí difundir la luz emitida por las lámparas. Para lograrlo, cubría las lámparas con una manta de color blanco, y colocaba una lámina de papel bond blanco entre éstas y la pecera.

Por último, una vez que las hembras eran ubicadas en sus compartimentos, colocaba una lámina de acetato transparente sobre cada compartimento para evitar que los peces saltaran durante el ensayo experimental.

5.5 Procedimiento experimental

Cada ensayo experimental estuvo formado por un macho y tres hembras; realicé dos ensayos (los dos tipos de comunicación) por día. Cada ensayo iniciaba con la elección aleatoria de un tipo de comunicación (*i.e.*, comunicación visual y comunicación visual y olfatoria) y un cuarteto (un macho y tres hembras) elegido de los 10 disponibles en cada bloque. Colocaba aleatoriamente a cada hembra en los compartimentos pequeños y con ello iniciaba un periodo de aclimatación de 30 min. Pasados 15 min del periodo de

aclimatación, colocaba al macho en uno de los cajones (izquierdo, centro, derecho) elegido aleatoriamente; lo ponía dentro de un tubo de PVC (15.2 cm de diámetro) durante 15 min para que también se aclimatara a la condición novedosa.

El agua de todos los compartimentos era aireada con difusores para acuario durante el periodo de aclimatación. Transcurrido éste retiraba el tubo de PVC y permitía que el macho visitara al menos una vez cada compartimento de las hembras, luego de lo cual iniciaba la videograbación que se prolongaba por 20 min. Medía la temperatura del agua de la pecera al inicio y final de cada ensayo experimental para tener una estimación de su variación. Con cada cuarteto de peces usaba agua nueva (47 litros) a una temperatura ambiente.

Con el objetivo de obtener más información que ayudara a definir la preferencia de una pareja por el macho, propuse observar los intentos de cópula realizados por éste a las hembras (*i.e.*, experimento de interacción; Tudor y Morris, 2008). Con este propósito realicé una segunda videograbación con una duración de 10 min. Primero, capturaba al macho y lo colocaba dentro del tubo de PVC, que a su vez ponía en alguno de los tres cajones elegido aleatoriamente. Luego retiraba a las hembras de sus compartimientos y las colocaba en el compartimento del macho durante un periodo de aclimatación de 5 min. Finalmente, transcurrido este lapso, liberaba al macho quien ahora podía tener contacto físico con las hembras. Inmediatamente comenzaba a hacer la videograbación.

5.6 Fotografías de los peces

Una vez concluido el bloque de experimentos correspondiente fotografiaba a los peces. Con este fin, primero anestesiaba a los peces por inmersión en aceite esencial de clavo—un anestésico usado comúnmente en peces y otros organismos (Javahery y cols., 2012). La dosis de anestesia que empleaba era de 150 $\mu\text{L/L}$ (Olmos-Santiago, 2018) obtenida a partir de una solución stock 2:1 de etanol:aceite esencial de clavo (1 mL de etanol al 99%:500 μL de aceite esencial de clavo). Después colocaba a cada pez en un vaso de precipitado con anestesia diluida en 300 mL de agua purificada. El pez permanecía en el vaso con la anestesia hasta que su ritmo opercular se hacía lento e irregular, y dejaba de responder a estímulos táctiles (fase de anestesia 5; Cooke y cols., 2004). Finalmente, colocaba al pez en una batea de material anodizado (15 x 5.5 x 10.5 cm, largo x ancho x altura) que contenía anestesia diluida (10 mL de agua purificada: 10 mL de anestesia preparada) para prolongar el estado de anestesia y así poder fotografiarlo.

Para tomar las fotografías usaba un cuarto oscuro donde colocaba un juego de iluminación portátil para fotografía (Kit Lighting Studio, Digital Concepts), el cual consiste en una caja de nylon (20 x 20 x 20 cm) que difunde la luz uniformemente e impide la generación de reflejos. Para obtener fotografías de buena calidad colocaba una lámpara de luz blanca (1 watt) en cada lado de la caja, por afuera, inclinada en un ángulo aproximado de 45 grados. Después fotografiaba a cada pez por ambos lados de su cuerpo a una distancia aproximada de 25 cm; usaba una cámara Reflex Nikon modelo D200 con una lente adaptada (AF-S DX NIKKOR 18-70mm f/3.5-4.5G). Fijaba la cámara a un soporte

tripié con la lente apuntando hacia abajo. La batea de material anodizado era colocada debajo de la lente de la cámara, junto a una escala (2 cm) que luego usaba como referencia. Al terminar la toma de las fotografías cada pez era llevado a una “pecera de recuperación” (con agua purificada y un difusor de aire) donde permanecía hasta que su ritmo opercular volvía a ser normal y respondía a los estímulo externos (Cooke y cols., 2004). Finalmente, el pez era trasladado a su compartimento en la pecera colectiva de alojamiento.

Digitalicé las imágenes para medir la longitud estándar de los peces usando el programa Image J (versión 1.52a); así obtuve una medición más exacta del tamaño corporal.

5.7 Observación del comportamiento de los peces

Videograbé a cada cuarteto de peces para tener un archivo permanente de su compartimento y también para facilitar el conteo de los comportamientos de interés. Utilicé una cámara Sony Handycam HDR-CX405 que descansaba en un soporte elevado por arriba de la pecera experimental a una altura aproximada de 125 cm. También utilicé tres cámaras (Smart security system, 2K series-1080p full HD) que colocaba en la parte exterior de la pecera experimental, del lado del compartimento del macho. Los videos fueron digitalizados en formato AVCHD para su revisión posterior.

5.8 Recolección de los datos

Para evitar que el cómputo de los resultados de los experimentos fuera influenciado por las expectativas acerca del estudio, ya sea de manera intencional o inconsciente, decidí utilizar un proceso ciego para observar y registrar los comportamientos de interés (Traniello y Bakker, 2015; Kardish y cols., 2015). Con este objetivo, capacité a dos personas ajenas a las expectativas del experimento para que revisaran los videos y registraran la frecuencia y duración de los acercamientos de los machos a las hembras; asigné un bloque de ensayos experimentales a cada persona. Las personas también observaron y registraron los intentos de cópula y pautas de cortejo dirigidos a las hembras, así como también la frecuencia de las orientaciones de las hembras hacia los machos. A continuación presento una descripción de cada una de estas pautas de comportamiento.

Acercamiento del macho a la hembra: el macho se orienta y aproxima a la hembra a una distancia aproximada de un cuerpo de su longitud corporal (Fig. 4).

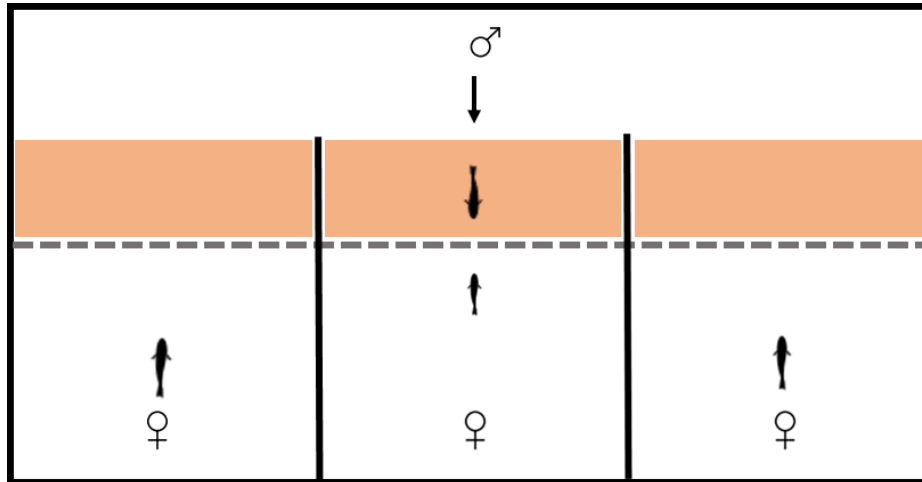


Fig. 4. Esquema que muestra el comportamiento de *acercamiento del macho a la hembra* en la pecera experimental. La zona sombreada corresponde al área de referencia de ingreso del macho al compartimento de la hembra.

Orientación de la hembra: la hembra se orienta y aproxima al macho que efectúa un acercamiento (Fig. 5).

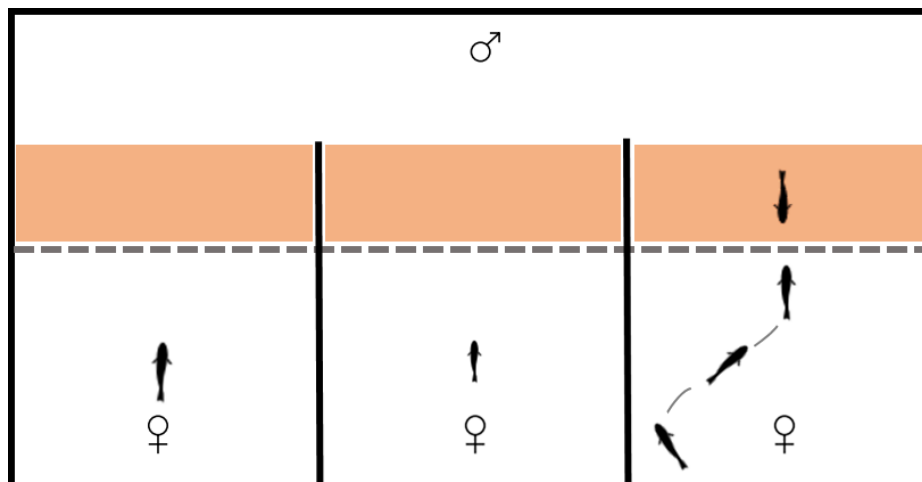


Fig. 5. Esquema que muestra el comportamiento de *orientación de la hembra* en la pecera experimental. La zona sombreada es el área que se usa como referencia para validar la visita del macho al compartimento de la hembra.

Intento de cópula: el macho se acerca lateralmente a la hembra dirigiendo su aleta anal hacia ella. Luego agita su aleta caudal para empujar a la hembra (Fig. 6).

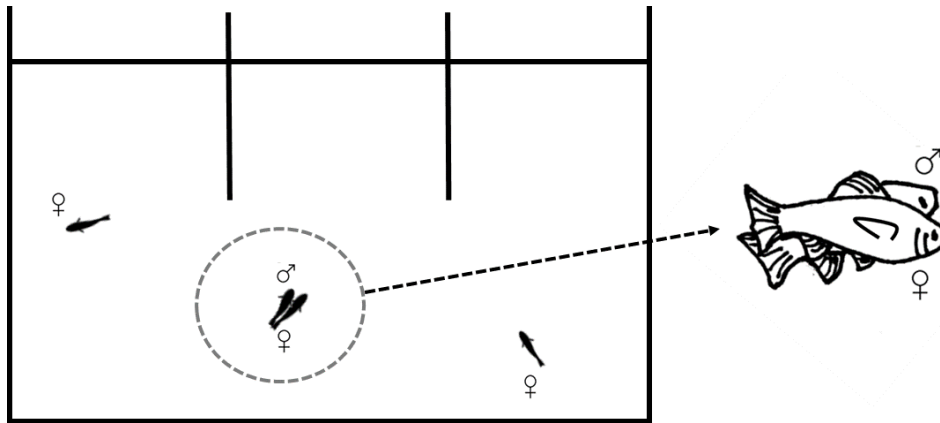


Fig. 6. Esquema que ilustra el comportamiento de *intento de cópula* de un macho a una hembra. En esta fase del experimento todos los peces se encuentran en el compartimento del macho.

Definí las pautas de cortejo del macho de acuerdo con trabajos previos (Fitzsimons, 1972; Fitzsimons, 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 tres o cuatro ocasiones continuas, o hasta por seis segundos aproximadamente (Fig. 7).

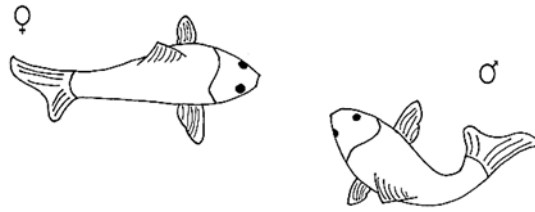


Fig. 7. Ilustración de la pauta de cortejo *movimiento de la cabeza*.

Exhibición lateral en T: el macho se aproxima a la hembra y se coloca perpendicularmente a ella a un cuerpo de distancia aproximadamente; el macho mantiene el cuerpo en el plano horizontal, extiende sus aletas pectorales y sacude la aleta caudal. Esta pauta de cortejo ocurre comúnmente después de un nado en forma de S (Fig. 8).

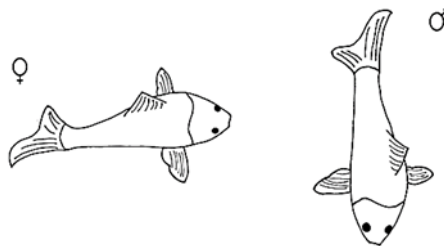


Fig. 8. Ilustración de la pauta de cortejo *exhibición lateral en T*.

Danza alrededor: el macho se orienta frente a la hembra a un cuerpo de distancia aproximadamente y extiende sus aletas pectorales. Luego nada rápidamente en forma circular delante de la hembra y reanuda su posición lateral curvando y sacudiendo su cuerpo, lo hace con la aleta anal dirigida hacia la hembra. La danza circular se presenta

comúnmente tres veces (aunque varía de dos a seis), con cada una definida por un momento breve de inmovilidad frente a la hembra. También 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 el macho evalúa así si la hembra es receptiva (Fig. 9).

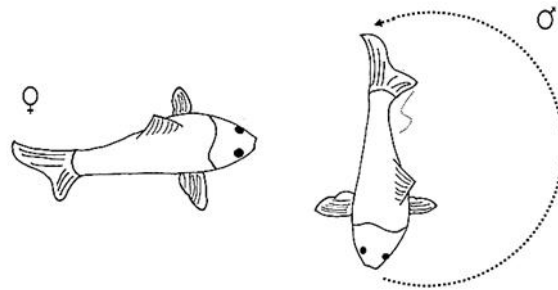


Fig. 9. Ilustración de la pauta de cortejo *danza alrededor*.

Exhibición oblicua: El macho se orienta frente a la hembra a menos de un cuerpo de distancia aproximadamente y en una posición oblicua en el plano horizontal; dirige su aleta caudal hacia la cabeza de la hembra y sacude rápidamente su cuerpo, incluyendo movimientos violentos de la aleta dorsal y anal (Fig. 10).

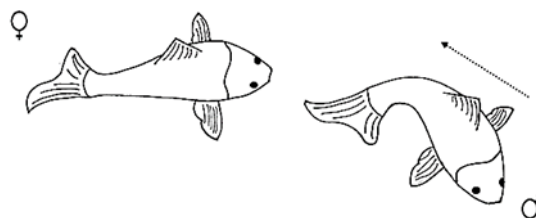


Fig. 10. Ilustración de la pauta de cortejo *exhibición oblicua*.

5.9 Procedimiento de la observación y el registro de los comportamientos

exhibidos por los peces

Para evitar que el cansancio del observador influyera en el registro de la información, determiné que no podía revisar más de cinco videos por día; no obstante determiné aleatoriamente el orden en el que los veía. Diseñé papel con un formato *exprofeso* para registrar los acercamientos, orientaciones, pautas de cortejo e intentos de cópula. El observador podía revisar cada video deteniéndolo y regresándolo a voluntad para anotar la frecuencia de ocurrencia de cada comportamiento, así como su duración (minuto y segundo). Luego yo almacenaba la información registrada en una hoja de cálculo para analizarla estadísticamente.

5.10 Análisis estadístico de los datos

Consideré como variables dependientes a la frecuencia y tiempo que cada macho pasó cerca de cada hembra y a la frecuencia de cortejo e intentos de cópula que hizo a las hembras. Identifiqué al tipo de comunicación (*i.e.*, comunicación visual y comunicación visual y olfatoria) y al tipo de hembra (*i.e.*, hembras de tamaño corporal similar al del macho, hembras más pequeñas y más grandes que la primera) como las variables independientes o explicativas. También incluí como covariable a las orientaciones de las hembras.

Con el propósito de reducir la variación intra-individual utilicé la frecuencia proporcional como una medida de las variables dependientes. Para obtener la frecuencia

proporcional de los acercamientos conté el número que cada macho realizó a cada hembra y lo dividí entre el número total (*i.e.*, los acercamientos a todas las hembras). Seguí un procedimiento similar para el caso de la duración de los acercamientos y para la frecuencia de cortejo e intentos de cópula. Para obtener el índice de la condición general de las hembras utilicé el método de los valores residuales (Kelly y cols., 2014). Con este objetivo apliqué un análisis de regresión de la masa en el tamaño corporal de los peces; posteriormente extraje los residuales del modelo. Elegí este índice debido a la capacidad mostrada para predecir el tamaño de las reservas de energía de un individuo (Schulte-Hostedde, 2005).

Analicé estadísticamente los datos mediante el uso de modelos lineales generales mixtos (LMM por sus siglas en inglés). Una de las ventajas de los LMM es que permiten agregar efectos aleatorios (*e.g.*, bloque) al modelo y con ello, separar su variación de aquella debida al efecto (fijo) de las variables explicativas.

Así mismo apliqué el principio de parsimonia al análisis estadístico de los datos. Con tal fin, utilicé el procedimiento de simplificación del modelo estadístico para obtener un modelo mínimo adecuado (Crawley, 2007) en cada variable dependiente. Este procedimiento consiste en remover sucesivamente de un modelo máximo (*i.e.*, las variables explicativas con sus interacciones y las covariables) los términos que no contribuyen de manera significativa a explicar estadísticamente la varianza de la variable dependiente. Utilicé un análisis de devianza para evaluar si la variación explicada por los términos removidos era significativa (*i.e.*, un valor de $p \leq 0.05$). De ser así, detenía el

proceso de simplificación del modelo y tomaba como modelo mínimo adecuado al inmediato anterior. Utilicé el programa estadístico R (www.r-project.org) para analizar los datos.

7. RESULTADOS

Comencé por realizar un análisis descriptivo general de los tamaños corporales de las hembras (*i.e.*, hembras de tamaño corporal similar al del macho, hembras más pequeñas y más grandes que la primera). Para ello utilicé una gráfica de cajas (Fig. 11).

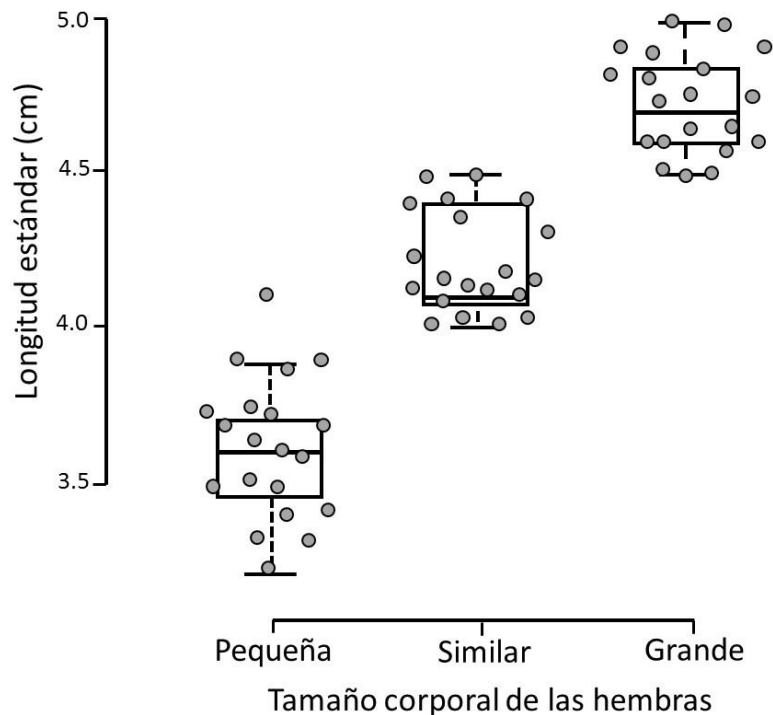


Figura 11. Gráfica de cajas de la longitud estándar (cm) de cada hembra (círculos) en función de sus tamaños corporales (*i.e.*, hembras de tamaño corporal similar al del macho, hembras más pequeñas y más grandes que la primera). Cada rectángulo representa el rango de variación (*i.e.*, rango intercuartil). El segmento dentro de cada rectángulo corresponde a la mediana. Las líneas verticales (*i.e.*, bigotes) se extienden por abajo del primer cuartil y por arriba del tercer cuartil mostrando valores hasta 1.5 veces el rango intercuartil. Valores por encima o por debajo de los bigotes son considerados atípicos.

Después obtuve el promedio y la desviación estándar del tamaño corporal de los machos y hembras que utilicé en cada bloque de experimentos (Tabla 1). También elaboré una tabla con el promedio y la desviación estándar de la diferencia en tamaño corporal entre el macho y las hembras de cada cuarteto de peces (Tabla 2).

Tabla 1. Resumen estadístico del promedio y la desviación estándar del tamaño corporal (en cm) de los peces utilizados en cada bloque de experimentos.

Bloque	Tamaño corporal del macho	Tamaño corporal de las hembras		
		Pequeña	Similar	Grande
I	4.19 ± 0.12	3.64 ± 0.24	4.25 ± 0.20	4.73 ± 0.18
II	4.10 ± 0.14	3.58 ± 0.22	4.13 ± 0.13	4.70 ± 0.14

Tabla 2. Resumen estadístico del promedio y la desviación estándar de la diferencia en tamaño corporal (en cm) entre el macho y las hembras en cada cuarteto de peces, y bloque de experimentos.

Bloque	Diferencia del tamaño corporal de las hembras respecto al del macho		
	Pequeña	Similar	Grande
I	0.55 ± 0.13	0.06 ± 0.09	-0.54 ± 0.01
II	0.52 ± 0.13	0.03 ± 0.04	-0.60 ± 0.01

Por otra parte, apliqué una prueba de correlación de Pearson para evaluar si existía una relación entre el índice de la condición general de las hembras y su tamaño corporal. El resultado no fue significativo ($r = 0.008$, $t = 0.06$, g.l. = 58, $p = .951$, $n = 60$); lo que indica que la condición general y el tamaño corporal probablemente son caracteres independientes.

En cuanto a la proporción de orientaciones que hicieron las hembras de cada cuarteto, no encontré diferencias entre los tipos de hembra en ninguno de los tipos de comunicación sensorial: la comunicación visual ($\chi^2 = 0.333$, g.l. = 2, $n = 8$, $p = .846$; Tabla 3), la comunicación visual y olfatoria ($\chi^2 = 0.7$, g.l. = 2, $n = 9$, $p = .704$; Tabla 3). Los cuartetos en los que las hembras no presentaron orientaciones fueron excluidos de este análisis.

Tabla 3. Tabla que muestra el promedio de la frecuencia proporcional de orientaciones realizadas por los tipos de hembras en cada tipo de comunicación.

Tipo de comunicación	Tipo de hembra		
	Pequeña	Similar	Grande
Visual	0.34 ± 0.11	0.28 ± 0.11	0.38 ± 0.11
Visual y olfatoria	0.23 ± 0.09	0.42 ± 0.11	0.35 ± 0.11

Por último, la temperatura del agua (Tabla 4) difirió entre el primer y segundo bloque de experimentos ($t = -3.65$, g.l. = 16.05, $p = .002$, $n = 20$).

Tabla 4. Resumen estadístico del promedio y la desviación estándar del promedio de la temperatura del agua (°C).

Bloque	Temperatura del agua (°C)
I	20.62 ± 0.14
II	21.52 ± 0.20

7.1 Análisis estadístico de la frecuencia proporcional de acercamientos que los machos hicieron a cada tipo de hembra

Evalué con una prueba de Shapiro-Wilk la normalidad de los datos de la proporción de acercamientos que los machos realizaron a cada tipo de hembra. La prueba confirmó que los datos siguen una distribución normal ($W = 0.979$, $n = 60$, $p = 0.39$). Por lo tanto, apliqué a estos datos un análisis de varianza para parcelas divididas. Luego comencé a aplicar el proceso de simplificación del modelo máximo, pero como la interacción entre el tipo de hembra y el tipo de comunicación tuvo un efecto significativo ($F_{2,4} = 13.336$, $p = .017$; Tabla 5), lo detuve. Por lo tanto, el modelo máximo resultó ser el modelo mínimo adecuado.

Tabla 5. Análisis de varianza de la frecuencia proporcional de los acercamientos del macho a cada tipo de hembra utilizando un diseño de parcelas divididas. Los resultados han sido agrupados para cada variable (*i.e.*, parcela).

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Valor F	Valor <i>p</i>
Bloque	1	6.5e-33	6.5e-33		
Tipo de comunicación	1	1.2e-32	1.2e-32	1.000	0.500
Error	1	1.2e-32	1.2e-32		
Tipo de hembra	2	0.048	0.024	2.943	0.164
Interacción entre el tipo de comunicación y el tipo de hembra	2	0.220	0.110	13.336	0.017
Error	4	0.033	0.008		

La interacción indica que el efecto del tipo de hembra en la frecuencia proporcional de acercamientos dependió del tipo de la comunicación sensorial: en la condición visual los machos hacían más visitas a las hembras cuanto más grandes eran éstas. Lo contrario ocurrió cuando el tipo de comunicación fue visual y olfatoria, excepto por un incremento tenue en las visitas a la hembra más grande (Fig. 13).

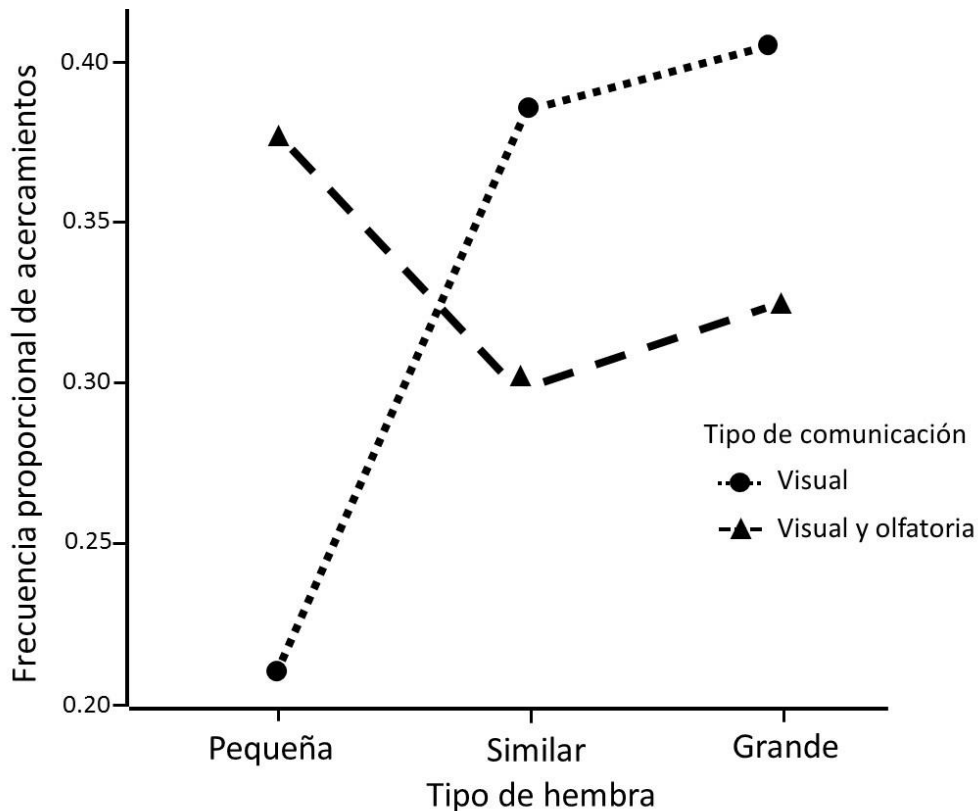


Fig. 13. Gráfica que muestra el efecto de la interacción entre el tipo de hembra y de comunicación sensorial. La variable respuesta es el promedio de la frecuencia proporcional de los acercamientos que los machos efectuaron a cada tipo de hembra (*i.e.*, hembras de tamaño corporal similar al del macho, hembras más pequeñas y más grandes que la primera) en función de la comunicación visual (círculos) y la comunicación visual y olfatoria (triángulos).

7.2 Análisis estadístico de la frecuencia proporcional del tiempo que los machos pasaron cerca de cada tipo de hembra

Aquí también evalué la normalidad de los datos con una prueba Shapiro-Wilk, la cual indicó que los datos no difieren de una distribución normal ($W = 0.971$, $p = 0.16$, $n = 60$).

La simplificación del modelo resultó en uno que incluyó al tipo de comunicación y al tipo

de hembra (Tabla 6; el proceso completo de la simplificación del modelo se puede consultar en la tabla A1 del APÉNDICE). De ellos, solo el tipo de hembra tuvo un efecto significativo en la frecuencia proporcional del tiempo que los machos pasaron cerca de las hembras ($F_{2,6} = 12.38$, $p = 0.007$, Tabla 6).

Tabla 6. Análisis de varianza de la frecuencia proporcional del tiempo que los machos pasaron cerca de cada tipo de hembra, utilizando un diseño de parcelas divididas. Los resultados han sido agrupados para cada variable (*i.e.*, parcela): tipo de comunicación y tipo de hembra.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Valor F	Valor p
Bloque	1	4.8e-35	4.8e-35		
Tipo de comunicación	1	2.1e-32	2.1e-32	9.000	0.205
Error	1	2.4e-33	2.4e-33		
Tipo de hembra	2	0.312	0.156	12.38	0.007
Error	6	0.075	0.012		

Concretamente, el promedio de la frecuencia proporcional del tiempo que los machos pasaron cerca de las hembras favoreció a las hembras de tamaño corporal más grande. Por el contrario, los machos pasaron en promedio menos tiempo cerca de las hembras con tamaño corporal más pequeño que ellos (Fig. 14).

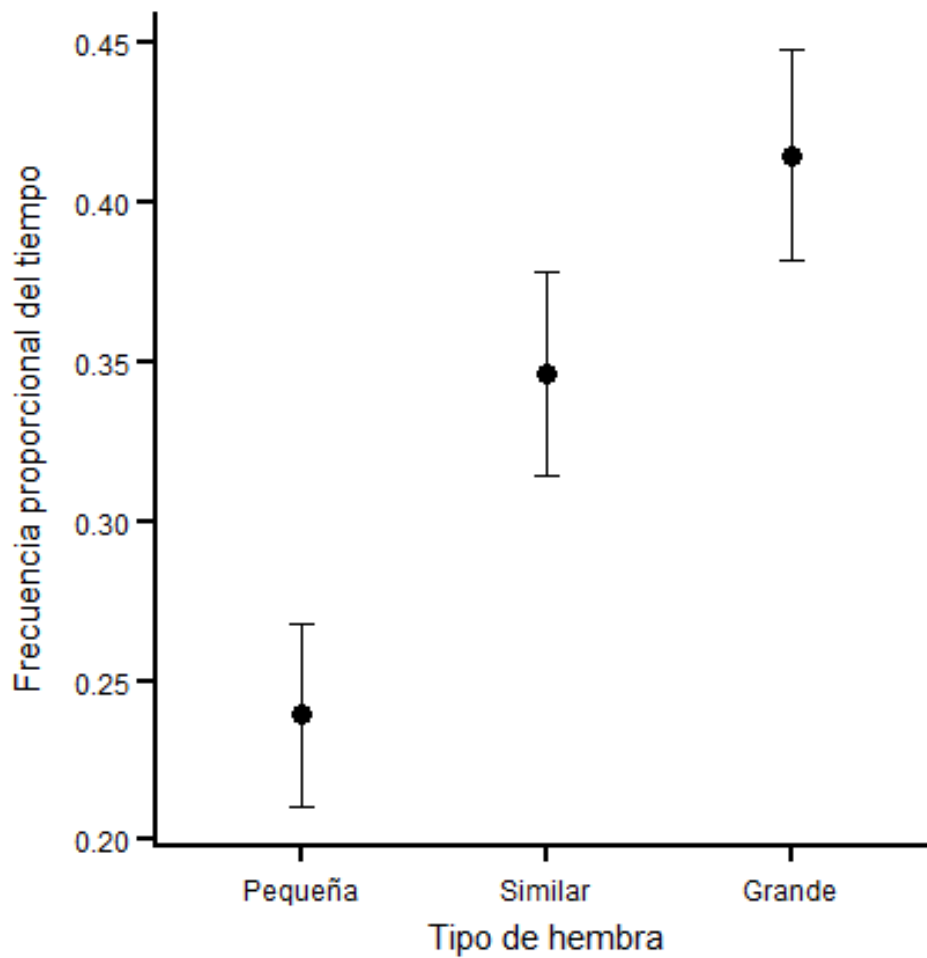


Fig. 14. Gráfica que muestra la frecuencia proporcional del tiempo que los machos pasaron cerca de cada tipo de hembra (*i.e.*, hembras de tamaño corporal similar al del macho, hembras más pequeñas y más grandes que la primera). Cada círculo representa al promedio de la respuesta con su respectivo intervalo de 95% de confianza.

La ausencia de una interacción significativa entre el tipo de hembra y el tipo de comunicación sensorial sugiere que ambas variables afectaron de manera independiente a la frecuencia proporcional del tiempo que los machos pasaron junto a las hembras.

7.3 Análisis estadístico de la frecuencia proporcional de cortejos que los machos

hicieron a cada tipo de hembra

Los machos cortejaron ocasionalmente a las hembras. Por lo tanto, al evaluar la normalidad de los datos, la prueba indicó que los datos no seguían una distribución normal ($W = 0.744$, $n = 60$, $p < .01$). Por lo tanto, y con el objetivo de buscar algún efecto en la dirección que anticipaban las hipótesis del estudio, decidí aplicar una prueba ji-cuadrada para comparar la frecuencia proporcional del comportamiento de cortejo entre los tamaños corporales de las hembras en cada tipo de comunicación. El resultado de la prueba no reveló efectos significativos para la comunicación visual ($\chi^2 = 0.5$, g.l. = 2, $n = 8$, $p = .778$; Tabla 7) ni para la comunicación visual y olfatoria ($\chi^2 = 0.684$, g.l. = 2, $n = 9$, $p = .71$; Tabla 7). Los cuartetos donde los peces no presentaron el comportamiento de cortejo fueron excluidos de este análisis.

Tabla 7. Resumen de los promedios de la frecuencia proporcional de cortejo de los machos entre los tipos de hembras en cada tipo de comunicación.

Tipo de comunicación	Tipo de hembra		
	Pequeña	Similar	Grande
Visual	0.38 ± 0.09	0.32 ± 0.09	0.30 ± 0.09
Visual y olfatoria	0.32 ± 0.08	0.40 ± 0.08	0.28 ± 0.07

7.4 Análisis estadístico de la frecuencia proporcional de intentos de cópula que

los machos hicieron a cada tipo de hembra

Solo 7 machos presentaron intentos de cópula. Por lo mismo, la prueba para evaluar la normalidad de los datos indicó que éstos difieren de una distribución normal ($W = 0.4$, $n = 60$, $p < 0.01$). Por esta razón, decidí aplicar un análisis estadístico similar al aplicado a la frecuencia de cortejos. El resultado de la prueba mostró que hay un efecto significativo del tamaño corporal de las hembras en la frecuencia proporcional de los intentos de cópula ($\chi^2 = 9.384$, g.l. = 2, $n = 7$, $p = .009$; Tabla 8). Los cuartetos en los que los peces no presentaron intentos de cópula fueron excluidos de este análisis.

Tabla 8. Promedios y desviaciones estándar de la frecuencia proporcional de los intentos de copula entre los tipos de hembra.

	Tipo de hembra	
	Pequeña	Grande
	0 ± 0.00	0.67 ± 0.13

El resultado de este análisis reveló que aproximadamente el 67% de las veces que los machos intentaron copular a las hembras ocurrió con las hembras más grandes. En contraste, los machos no presentaron intentos de cópula para las hembras con tamaño corporal más pequeño (Fig. 15).

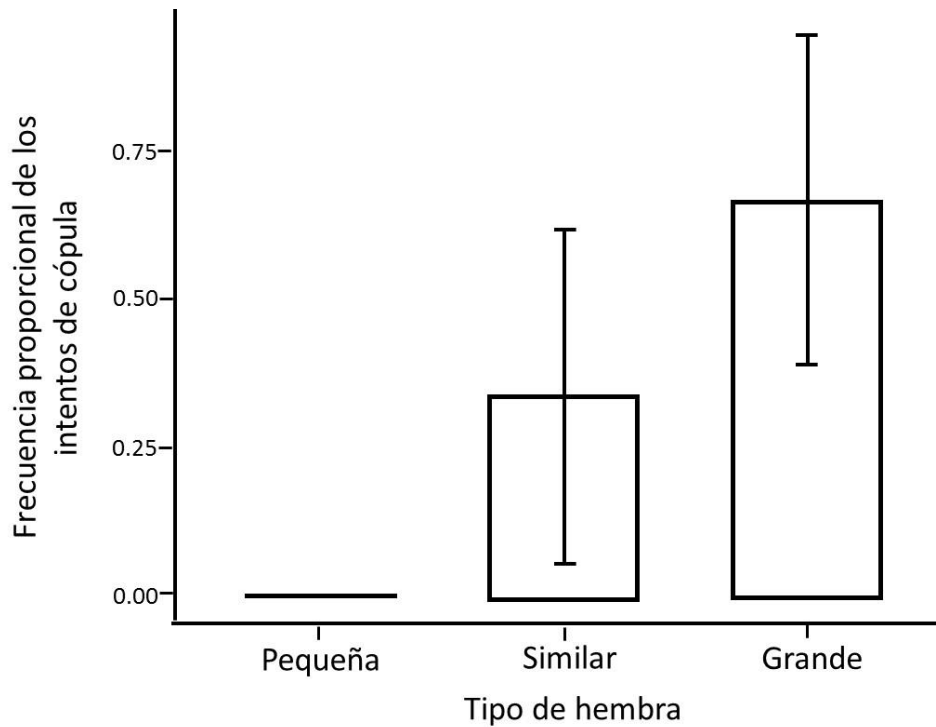


Fig. 15. Gráfica que muestra la frecuencia proporcional de los intentos de cópula que los machos hicieron a cada tipo de hembra (*i.e.*, hembras de tamaño corporal similar al del macho, hembras más pequeñas y más grandes que la primera). Cada barra representa el promedio de la respuesta con su respectivo intervalo de 95% de confianza.

Por último, apliqué una prueba ji-cuadrada para evaluar si existía una tendencia positiva del tipo de hembra en la proporción de intentos de cópula. El resultado de la prueba fue significativo ($\chi^2 = 14.019$, g.l. = 1, $n = 7$, $p < .001$). Los machos hicieron más intentos de cópula a las hembras cuanto más grandes eran éstas.

8. DISCUSIÓN

El objetivo de este trabajo fue hallar la causa probable de la selectividad de los machos de *Xenotoca variata* por las hembras. Para conseguirlo puse a prueba las predicciones derivadas de las hipótesis que propuse, específicamente: i) que si un macho era presentado con un grupo de hembras sexualmente maduras y de tamaños corporales diferentes, se aproximaría y cortejaría con más frecuencia a la hembra de mayor tamaño; ii) que si un macho era presentado con un grupo de hembras sexualmente maduras de tamaños corporales diferentes, se aproximaría y cortejaría con más frecuencia a la hembra con la que tuviera la menor diferencia de tamaño corporal. Los resultados que obtuve apoyan al menos parcialmente a la hipótesis que sugiere que los machos intentan aparearse con las hembras grandes, pues en los ensayos experimentales pasaron más tiempo con ellas y también intentaron copularlas con más frecuencia.

8.1 Resultado del tiempo que los machos pasaron cerca de cada tipo de hembras

El tiempo de asociación es una medida de la preferencia selectiva que ejerce un individuo por algún rasgo—morfológico o de comportamiento—en otro (Schlupp, 2018). Por lo tanto, el resultado que obtuve acerca de que los machos prefirieron pasar más tiempo cerca de las hembras grandes es evidencia de la preferencia selectiva que aquellos parecen ejercer. El tipo de comunicación sensorial (*i.e.*, comunicación visual y comunicación visual y olfatoria), sin embargo, no afectó al tiempo de asociación que los machos mostraron hacia las hembras.

La preferencia diferencial que mostraron los machos sugiere que existe variación en el beneficio (*i.e.*, número de críos) que los machos pueden obtener, y que tal beneficio está correlacionado con el tamaño corporal de las hembras. Es posible que los machos hayan asociado el tamaño de las hembras con su fecundidad, una relación conocida en otras especies (Herdman y cols., 2004; Edward y Chapman, 2011), y que por lo mismo hayan preferido estar cerca de las hembras más grandes (*i.e.*, más fecundas).

El resultado también revela la capacidad que los machos parecen poseer para discriminar entre posibles parejas de apareamiento, y con ello buscar mejorar su éxito reproductivo (*i.e.*, críos numerosos y viables). Esta interpretación concuerda con lo que se ha reportado en otros estudios. Por ejemplo, los machos del sapo *Bufo andrewsi* pasan más tiempo cerca de las hembras más grandes (más fecundas), incluso cuando la comunicación entre ellos se reduce a la presencia de pistas visuales (Liao y Lu, 2009). Algo similar ocurre en los peces Guppy (*Poecilia reticulata*) cuyos machos prefieren asociarse con las hembras más grandes, a las cuales parecen detectar mediante pistas visuales (Dosen y Montgomerie, 2004).

Cabe señalar que los estudios relacionados con la preferencia selectiva de los machos en *X. variata* son circunstanciales. Uno de esos estudios es el realizado por Fascinetto-Zago (2018) quien colocó parejas de peces formadas por un macho y una hembra, separados físicamente por un cilindro de vidrio transparente en una pecera. Fascinetto-Zago observó que el tiempo que los machos pasaron cerca de las hembras fue

significativamente mayor cuanto más grande era la hembra con respecto al macho. Sin embargo, el interés de su estudio no tenía relación directa con la elección selectiva que los machos podrían ejercer sobre las hembras.

Por lo tanto, los resultados de la tesis que hice marcan un avance en la comprensión de la preferencia selectiva de los machos por las hembras. Aun así, es recomendable realizar experimentos que analicen la preferencia selectiva de los machos bajo la influencia de otros factores sociales que simulen un ambiente natural. Por ejemplo, midiendo el efecto de la presencia de espectadores en la preferencia selectiva de los machos. Un escenario experimental de este tipo facilitaría evaluar si la preferencia de los machos puede ser modificada por la presencia de un posible rival, pues se esperaría que buscara maximizar el resultado de su elección. Una aproximación experimental de este tipo se ha usado en otras especies. Así se ha observado que los machos Guppy (*Poecilia reticulata*) pueden incrementar sus posibilidades de aparearse cuando reducen su preferencia selectiva por las hembras en la presencia de rivales más grandes (Auld y cols., 2017).

8.2 Resultado de la frecuencia de los acercamientos de los machos a los diferentes tipos de hembras

El tipo de comunicación sensorial (*i.e.*, comunicación visual y comunicación olfatoria) si influyó en la frecuencia de los acercamientos que los machos hicieron a cada tipo de hembra, pues prefirieron acercarse a las hembras más grandes cuando tuvieron

contacto visual, aunque hicieron lo opuesto cuando el contacto fue olfatorio y visual. Esto sugiere que el efecto de las fuentes de información sensorial se combina de una manera compleja lo que hace más difícil desentrañar las decisiones que los machos toman respecto de la elección de una pareja de apareamiento. Además, estas decisiones también pueden verse afectadas por el entorno. El nivel de turbidez del agua, por ejemplo, puede afectar la información obtenida; condiciones de agua clara pueden favorecer la elección de una pareja de apareamiento a través del uso de pistas visuales (Moyaho y cols., 2004). Así mismo se sabe que por ejemplo las hembras en el pez espinoso (*Gasterosteus aculeatus*), confían más en señales visuales que olfativas cuando se encuentran en condiciones de agua clara. Sin embargo, en agua turbia el patrón se invierte (Heuschele y cols., 2009).

Es posible sugerir que las hembras relativamente pequeñas podrían estar usando estrategias alternativas de apareamiento para compensar la disminución relativa de beneficio. Por ejemplo, pistas o señales olfatorias para atraer la atención de los machos, y de esa manera competir con las hembras más grandes. Algunos estudios realizados en otras especies coinciden con esta interpretación. Por ejemplo, los machos de la mosca *Ramphomyia longicauda* tienen una preferencia por las hembras con un abdomen abultado; aquellas que no presentan esta característica tienden a inflar su abdomen para incrementar su atractivo y competir con las otras por regalos nupciales (Funk y Tallamy, 2000). Algo similar parece ocurrir a través del uso de señales químicas (*e.g.*, feromonas sexuales) secretadas para obtener un beneficio reproductivo. Un caso es el de la orquídea

Ophrys sphegodes, quien atrae a los machos de las abejas *Andrena nigroaenea* mediante la producción de un aroma que simula a la feromona sexual secretada por las hembras. De esta manera, la orquídea estimula el comportamiento de copulación de los machos y consigue ser polinizada (Schiestl y cols., 2000). Un fenómeno similar se ha reportado que ocurre en las hembras del pez *Poecilia latipinna*, las cuales liberan feromonas en el agua para atraer a los machos y así estimular el cortejo (Sumner y cols., 1994).

En un trabajo futuro se podría estudiar la preferencia selectiva de los machos de *X. variata* en diferentes ambientes (*e.g.*, niveles de turbidez del agua). Un estudio así podría aportar evidencia a favor de que las hembras con tamaño corporal pequeño están compitiendo a través de estrategias basadas en la comunicación olfatoria. Otra posibilidad es realizar experimentos en el laboratorio para aislar las pistas olfatorias y evaluar la función que juegan en la preferencia selectiva que muestran los machos por las hembras.

8.3 Resultado de la frecuencia de los cortejos que los machos hicieron a cada tipo de hembra

En los experimentos que realicé, el comportamiento de cortejo presentado por los machos a las hembras fue esporádico. El 30% de ellos (6 de 20 peces) cortejó en solo una ocasión y el 15% (3 de 20 peces) no mostró este comportamiento. Si se admite que la función del cortejo es el intercambio de información proveniente de múltiples modalidades sensoriales para facilitar la elección de una pareja (Stafstrom y Hebets, 2013; Wootton y Smith, 2015), entonces una explicación de que algunos de los machos no

cortejaron es que la información disponible fue reducida. Es decir, la utilización del vidrio de efecto reflectante para dividir el compartimento de los machos del de las hembras pudo haber limitado la comunicación entre los peces. La importancia de contar con diversos canales de información se ha confirmado en estudios previos. Por ejemplo, en la rana *Hyla squirella*, las hembras responden preferentemente a las exhibiciones de cortejo realizadas por los machos cuando incluyen una combinación de señales acústicas y visuales (Taylor y cols., 2011).

El comportamiento de cortejo no se vio afectado por el tipo de comunicación o el tipo de hembra. Es posible que el tiempo de aislamiento en que mantuve a los machos haya modificado su estrategia de apareamiento, y que fueran, por ejemplo, menos selectivos. Esta interpretación es consistente con lo que Tudor y Morris (2008) reportaron que ocurre en la especie *Xiphophorus malinche*: los machos aislados hasta por 30 días mostraron una preferencia por las hembras con tamaño corporal más grande. Sin embargo, la preferencia se invirtió cuando el tiempo de aislamiento se prolongó. Este resultado sugiere que los machos podrían ser menos selectivos si la disposición de hembras reproductivas se interrumpe. Un fenómeno similar parece ocurrir en especies de mamíferos. Por ejemplo, los machos más grandes de las ovejas de Soay (*Ovis aries*) muestran una preferencia selectiva por las hembras más pesadas. Sin embargo, la intensidad de esta preferencia se reduce cuando el número de las hembras receptivas disminuye (Preston y cols., 2005). Es decir, parece que la selectividad que ejercen los

machos depende, entre otros factores, de la disponibilidad relativa de las hembras (Ogden y cols., 2020).

8.4 Resultado de la frecuencia de los intentos de cópula que los machos hicieron a las hembras

Menos de la mitad de los machos (7 de 20) presentaron intentos de cópula durante los experimentos de interacción. En esta parte del experimento el macho y las hembras de cada cuarteto pudieron intercambiar información mediante estímulos visuales, químicos o táctiles. El número reducido de cuartetos que mostraron este comportamiento se pudo deber a diversos factores como la temperatura del agua o el tiempo que los peces permanecieron juntos. En los experimentos que llevé a cabo, la temperatura promedio del agua presentó un incremento de aproximadamente 1 °C entre el primer y segundo bloque de experimentos. Este cambio pudo afectar a la frecuencia con la que los machos realizaron intentos de cópula. De hecho, solo 1 de 10 machos presentaron este comportamiento durante el primer bloque de experimentos, en tanto que 6 de 10 lo presentaron en el segundo. En los peces la locomoción y algunos mecanismos fisiológicos (*e.g.*, metabolismo) son muy sensibles a los cambios pequeños en la temperatura del medio (Wilson, 2005). Por ejemplo, la proporción de intentos de cópula por minuto realizados por los machos del pez mosquito (*Gambusia holbrooki*) crece con la temperatura del agua (Wilson y cols., 2007).

A pesar del reducido número de machos que presentaron intentos de cópula, la frecuencia proporcional de este comportamiento fue afectada significativamente por el tipo de hembra, pues los machos prefirieron intentar copular con las hembras más grandes. Este resultado coincide con la tendencia que los machos mostraron por permanecer más tiempo con las hembras más grandes. También concuerda con lo reportado en otros estudios. Por ejemplo, los machos del pez japonés medaka (*Oryzias latipes*) mostraron una preferencia por las hembras grandes durante pruebas dicotómicas, y lo mismo ocurrió durante pruebas de interacción simultánea (Grant y cols., 1995).

Cabe resaltar la relación entre la preferencia que los machos mostraron por pasar más tiempo e intentar copular más veces con las hembras más grandes. Dicha relación positiva indica que los machos de *X. variata* muestran una preferencia consistente por las hembras relativamente grandes.

9. CONCLUSIÓN

La conclusión general de los resultados de este trabajo de investigación es que los machos de *X. variata* sí presentan una preferencia selectiva por las hembras. Estos prefieren aparearse con hembras de tamaño corporal más grande que ellos, muy probablemente porque tal fenotipo es un indicador confiable de la fecundidad femenina. Los resultados coinciden con los reportados en otras especies donde se ha estudiado la preferencia masculina de elección de pareja.

10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Arnqvist, G. y Rowe, L. (2005). *Sexual conflict*. Princeton: Princeton University Press.
- Auld, H. L., Ramnarine, I. W. y Godin, J. J. (2017). Male mate choice in the Trinidadian Guppy is influenced by the phenotype of audience sexual rivals. *Behavioral Ecology*, 28(2), 362–372.
- Baldauf, S. A., Bakker, C.M., Kullmann, H. y Thünken, T. (2011). Female nuptial coloration and its adaptive significance in a mutual mate choice system. *Behavioral Ecology*, 22:478-475.
- Bean, T. (1887). Descriptions of five new species sent by Prof. A. Duges from the province of Guanajuato, Mexico. *Proceedings of the United States National Museum*, 10, 370-375.
- Bell, R. C. y Zamudio, K. R. (2012). Sexual dichromatism in frogs: natural selection, sexual selection and unexpected diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 4687-4693.
- Benfey, T. y Sutterlin, A. (1984). Growth and Gonadal Development in Triploid Landlocked Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41: 1387-1392.
- Bisazza, A. (1997). Sexual selection constrained by internal fertilization in the livebearing fish *Xenotoca eiseni*. *Animal Behaviour*, 54, 1347-1355.
- Bolger, T. y Connolly, P.L. (1998). The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *J. Fish Biol*, 34:171-182.
- Bonduriansky, R. (2001). The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biol. Rev.*, 76, pp. 305–339.
- Bradbury, J. W. y Vehrencamp, S. L. (2011). *Principles of animal communication*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc.
- Cooke, S., Susky, S., Kenneth, G., Bruce, L. y David, H. (2004). Behavioral and physiological assessment of low concentrations of clove oil anesthetic for handling and transporting largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Aquaculture*, 239: 509-529.

- Crawley, M. J. (2007). *The R Book*. Chichester, West Sussex, United Kingdom: Wiley.
- Darwin, C. R. (1859). *The origin of species by means of natural selection*. London: John Murray.
- Darwin, C. R. (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: John Murray.
- Dosen, L. D. y Montgomerie, R. (2004). Female size influences mate preferences of male Guppies. *Ethology*, 110, 245—255.
- Edward, D. A. (2015). The description of mate choice. *Behavioral Ecology*, 26:301–310.
- Edward, D. A. y Chapman, T. (2011). The evolution and significance of male mate choice. *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 26, No. 12, 647-654.
- Fascinetto-Zago, P. (2018). Optimización del comportamiento de cortejo de los machos *Xenotoca variata* en función de la luz ambiental. Tesis de Maestría, Instituto de Fisiología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, México.
- Fitzsimons, J. M. (1972). A revision of two genera of goodeid fishes (Cyprinodontiformes, Osteichthyes) from the Mexican plateau. *Copeia*, 728-756.
- Fitzsimons, J. M. (1976). Ethological isolating mechanisms in goodeid fishes of the genus *Xenotoca* (Cyprinodontiformes, Osteichthyes). *Bulletin Southern California Academy of Sciences*, (75) 84-99.
- Funk, D.H. y Tallamy, D. W. (2000). Courtship role reversal and deceptive signals in the long-tailed dance fly, *Rhamphomyia longicauda*. *Anim Behav.* , 59(2) : 411-421.
- Galipaud, M., Bollache, L. y Dechaume-Moncharmont, F. (2013). Assortative mating by size without a size-based preference: the female-sooner norm as a mate-guarding criterion. *Animal Behaviour, Elsevier Masson*, 85 (1), pp.35-41.
- Gentleman, R. C. y Ihaka, G. R. (1993). The R project. *R Core Team*.
- Grant, J. W. A., Casey, P. C., Bryant, M. J. y Shamsavarani, A. (1995). Mate choice by male Japanese medaka (Pisces, Oryziidae). *Animal Behaviour*, 50, 1425-1428.
- Hall, M. y Halliday, T. (1998). *Behaviour and evolution*. Berlin: Springer-Verlag.
- Hansen, J. T. (2014). *Netter's Anatomy Coloring Book: with Student Consult Access, 2e*

(*Netter Basic Science*). Barcelona: Elsevier Inc.

- Herdman, E., Kelly, C. y Godin, J. (2004). Male Mate Choice in the Guppy (*Poecilia reticulata*): Do Males Prefer Larger Females as Mates? *Ethology*, 110, 97-111.
- Heuschele, J., Mannerla, M., Gienapp, P. y Candolin, U. (2009). Environment-dependent use of mate choice cues in sticklebacks. *Behavioral Ecology*, Volume 20, Issue 6, 1223–1227.
- Hosken, D. J. y House, C. M. (2011). Sexual selection. *Current Biology*, 21(2) R62-R65.
- Javahery, S., Nekoubin, H. y Moradlu, A. H. (2012). Effect of anaesthesia with clove oil in fish (review). *Springer Science Business*, 38:1545-1552.
- Juárez, O. (2015). Efecto de la variación de color de las escamas iridiscentes de los machos *Xenotoca variata* en la elección de pareja de apareamiento. Tesis de Maestría, Instituto de Fisiología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, México.
- Kardish, M. R., Mueller, U .G., Amador-Vargas, S., Dietrich, E. I., Ma, R., Barrett, B. y Fang, C. (2015). Blind trust in unblinded observation in Ecology, Evolution, and Behavior. *Frontiers in Ecology and Evolution*, Vol. 3, Article 51.
- Kelly, C. D., Tawes, B. R. y Worthington, A. M. (2014). Evaluating indices of body condition in two cricket species. *Ecology and Evolution*, 4(23): 4476–4487.
- Kokko, H., Brooks, R., Jennions, M. y Morley, J. (2003). The evolution of mate choice and mating biases. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270:653-664.
- Koolhaas, J. M., De Boer, S. F. y Bohus, B. (1997). Motivational systems or motivational states: Behavioural and physiological evidence. *Applied animal behaviour science*, 53, 131-143.
- Krebs, J. R. y Davies, N. B. (1981). *An introduction to behavioural ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, Inc.
- Liao, W. B., y Lu, X. (2009). Male mate choice in the Andrew's toad *Bufo andrewsi*: a preference for larger females. *Journal of ethology*, 27, 413-417.
- Macías García, C. (1994). Social behavior and operational sex ratios in the viviparous fish *Girardinichthys multiradiatus*. *Copeia*, 4:919-925.

- Magurran, A. E. y Macías García, C. (2000). Sex differences in behaviour as an indirect consequence of mating system. *Journal of Fish Biology*, 57:839-857.
- Manning, A. (1979). *An introduction to animal behaviour*. London: Addison-Wesley publishing company.
- Méndez-Janovitz, M. y Macías García, C. (2017). Do male fish prefer them big and colourful? Non-random male courtship effort in a viviparous fish with negligible paternal investment. *Behav Ecol Sociobiol*, 71:160.
- Miller, R. R., Minckley, W. L. y Norris, S. M. (2005). *Freshwater fishes of Mexico*. The University of Chicago Press.
- Moyaho, A., Macías García, C. y Ávila-Luna, E. (2005). Mate choice and visibility in the expression of a sexually dimorphic trait in a goodeid fish (*Xenotoca variatus*). *Canadian Journal of Zoology*, 82:1917-1922.
- Moyes y Schulte. (2007). *Principles of Animal Physiology*. Massachusetts: Pearson.
- Ogden, H. J. P., De Boer, R. A., Devigili, A., Reuland, C., Kahrl, A. F. y Fitzpatrick, J. L. (2020). Male mate choice for large gravid spots in a livebearing fish. *Behavioral Ecology*, 31(1), 63–72.
- Ojanguren, A. F. y Magurran, A. E. (2004). Uncoupling the links between male mating tactics and female attractiveness. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 271, S427-S429.
- Olmos-Santiago, N. (2018). *Descripción morfológica y funcional de las estructuras que producen color iridiscente en las escamas de los peces Xenotoca variata*. Instituto de Fisiología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, México.: Tesis de Maestría.
- Parenti, L. (1981). A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 168:335–557.
- Pélabon, C., Borg, A. A., Bjelvenmark, J., Fosrgren, E., Barber, I. y Amundsen, T. (2003). Do male two-spotted gobies prefer large fecund females? *Behavioral Ecology*, 14:787–792.
- Pinzari, M. (2009). A comparative analysis of mating recognition signals in graylings: *Hipparchia statilinus* vs. *H. semele* (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *Journal*

of Insect Behavior, 22: 227–244.

- Preston, B. T., Stevenson, I. R., Pemberton, J. M., Coltman, D. W. y Wilson, K. (2005). Male mate choice influences female promiscuity in Soay sheep. *Proc. R. Soc. B*, 272, 365–373.
- 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.
- Sargent, R. C., Rush, V. N., Wisenden, B. D. y Yan, H. Y. (1998). Courtship and mate choice in fishes: integrating behavioral and sensory ecology. *American Zoologist*, v38 n1 p82(15).
- Schiestl, F. P., Ayasse, M., Paulus, H. F., Löfstedt, C., Hansson, B. S., Ibarra, F. y Francke, W. (2000). Sex pheromone mimicry in the early spider orchid (*Ophrys sphegodes*): patterns of hydrocarbons as the key mechanism for pollination by sexual deception. *J Comp Physiol A*, 186: 567–574.
- Schlupp, I. (2018). Male mate choice in livebearing fishes: an overview. *Current Zoology*, 64 (3), 393–403.
- Schmidt-Nielsen, K. (1997). *Animal Physiology Adaptation and Environment*. Cambridge University Press.
- Schulte-Hostedde, A. I., Zinner, B., Millar, J. S. y Hickling, G. J. (2005). Restitution of mass–size residuals: validating body condition indices. *Ecology*, 86(1), 2005, pp. 155–163.
- Stafstrom, J. A. y Hebets, E. A. (2013). Female mate choice for multimodal courtship and the importance of the signaling background for selection on male ornamentation. *Current Zoology*, 59 (2): 200–209.
- Sumner, I. T., Travis, J. y Johnson, C. D. (1994). Methods of female fertility advertisement and variation among males in responsiveness in the sailfin Molly (*Poecilia latipinna*). *Copeia*, No. 1, pp. 27-34.
- Taylor, R. C., Klein, B. A. y Ryan, M. J. (2011). Inter-signal interaction and uncertain information in anuran multimodal signals. *Current Zoology*, 57 (2), 153-161.
- Tokarz, J., Möller, G., Hrabe de Angelis, M. y Adamski, J. (2015). Steroids in teleost fishes: A functional point of view. *Elsevier, Steroids*, 103 (2015) 123–144.

- Traniello, J. F. A. y Bakker, T. C. M. (2015). Minimizing observer bias in behavioral research: blinded methods reporting requirements for Behavioral Ecology and Sociobiology. *Behav Ecol Sociobiol*, 69:1573–1574.
- Tudor, S. M. y Morris, M. R. (2008). Variation in male mate preference for female size in the swordtail *Xiphophorus malinche*. *Behaviour*, 146, 727-740.
- Van Den Berghe, E. P. y Gross, M. R. (1989). Natural selection resulting from female breeding competition in a Pacific Salmon (COHO: *Oncorhynchus Kisutch*). *Evolution*, 43(1), pp. 125-140.
- Veuille, M. (2010). Darwin and sexual selection: One hundred years of misunderstanding. *Comptes Rendus Biologies*, 333 (2) 145-156.
- Webb, S. A., Graves, J. A., Macias-García, C., Magurran, A. E., Foighil, D. Ó. y Ritchie, M.G. (2004). Molecular phylogeny of the livebearing Goodeidae (Cyprinodontiformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Volume 30, Issue 3, 527-544.
- Wilson, R. S. (2005). Temperature influences the coercive mating and swimming performance of male eastern mosquitofish. *Animal Behaviour*, 70, 1387–1394.
- Wilson, R. S., Condon, C. H. L. y Johnston, I. A. (2007). Consequences of thermal acclimation for the mating behaviour and swimming performance of female mosquito fish. *Philosophical Transactions of The Royal Society Biological Sciences*, 362 1487: 2131-2139.
- Wong, B. B. M. y Jennions, M. D. (2003). Costs influence male mate choice in a freshwater fish. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 270 (Suppl. 1), S36-S38.
- Wootton, R. J. y Smith, C. (2015). *Reproductive Biology of Teleost Fishes*. Oxford, Hoboken, New Jersey : John Wiley & Sons.

APÉNDICE

I. Proceso de simplificación del modelo para explicar la variación en la frecuencia proporcional del tiempo que los machos pasaron cerca de cada tipo de hembra *X. variata*.

La simplificación del modelo consistió en remover secuencialmente los términos del modelo máximo cuya contribución a la variación en la frecuencia proporcional del tiempo que los machos pasaron cerca de cada tipo de hembra no fue significativa. Para esto, utilicé pruebas de máxima verosimilitud para comparar la cantidad de variación en la proporción del tiempo que cada modelo explicó. El modelo mínimo adecuado fue aquél compuesto por la menor cantidad de términos que no difirió significativamente del modelo anterior en la cantidad de variación explicada (Tabla A1).

Tabla A1. Resumen de la simplificación del modelo para obtener el modelo mínimo adecuado correspondiente al promedio de la frecuencia proporcional de los acercamientos que los machos hicieron a cada tipo de hembra en cada tipo de comunicación.

Etapa	Simplificación	Término removido	g.l.	Valor L	Valor <i>p</i>
Modelo máximo	TC + TH + [TC : TH] + (bk TC / TH)				
1	TC + TH + (bk TC / TH)	[TC : TH]	2	0.00	1.00

“TC” : Tipo de comunicación (*i.e.*, comunicación visual y comunicación visual y olfatoria), “TH”: Tipo de hembra (*i.e.*, “pequeña”, “similar” y “grande”), “bk” : bloque, “[]” : Efecto de interacción y “()” : Efecto aleatorio.