



Benemérita Universidad Autónoma de Puebla Instituto de Fisiología

Laboratorio de Ecología de la Conducta

**“La influencia del número diferencial de escamas iridiscentes
en el resultado de peleas entre machos de *Xenotoca variata*”**

TESIS

Para obtener el grado de

MAESTRO EN CIENCIAS FISIOLÓGICAS

Presenta:

Francisco Gilberto Morales Hernández

Director de Tesis:

Dr. Alejandro Clemente Moyaho Martínez

Puebla, Pue. 24 de mayo de 2019

RESUMEN

Una disputa entre dos individuos de la misma especie por el acceso a recursos limitados generalmente se resuelve sin llegar a la pelea franca. Los participantes utilizan pistas y/o señales para comunicar su habilidad y motivación para pelear y así, resolver el conflicto sin exponerse a heridas o lesiones graves. Algunas señales como el bramido de los machos de algunas especies de ciervo son indicadores confiables de características morfológicas como el tamaño corporal, el cual suele tener un efecto determinante en la terminación de las peleas. En otros casos la relación entre la señal y la característica morfológica o de comportamiento podría ser menos aparente. Por ejemplo, los machos del pez *Xenotoca variata* poseen escamas iridiscentes que tienen una función en la selección intersexual, y podrían también tenerla en las peleas entre machos. Por esta razón, en este proyecto propuse realizar una serie de experimentos para poner a prueba la hipótesis de que el número de escamas iridiscentes es un indicador de la capacidad de pelea.

En esencia los experimentos consistieron en observar el resultado de peleas entre pares de machos teniendo a la pecera (*i.e.*, territorio) como único recurso bajo disputa. Apliqué dos tratamientos (*i.e.*, peces con “muchas” y “pocas” escamas iridiscentes) para evaluar si en efecto las escamas iridiscentes funcionan como un indicador de la capacidad que tienen los machos de *X. variata* para defender recursos. Los tratamientos fueron establecidos tomando como referencia la mediana del número de escamas iridiscentes de muestras de machos elegidas aleatoriamente. Luego, formé parejas de peces dentro de cada tratamiento usando el tamaño corporal como criterio de empate.

El análisis estadístico indicó la ausencia de efectos significativos de los

tratamientos ($p \leq 0.05$) en la frecuencia y duración de los comportamientos medidos. No obstante, los resultados en su conjunto revelaron que el número de escamas iridiscentes es una variable que los machos de *X. variata* podrían estar usando para resolver peleas por recursos en períodos cortos e interacciones agresivas escasas. Como consecuencia, el riesgo de pagar un costo alto (*e.g.*, lesión o herida) y el tiempo invertido en cada pelea disminuyen.

La conclusión general de este estudio es que, si bien ninguna de sus predicciones se cumplió, los resultados en su conjunto sugieren que los machos de *X. variata* podrían utilizar sus escamas iridiscentes como un indicador de capacidad para ganar peleas.

ÍNDICE

1. SUSTENTACIÓN TEÓRICA	1
1.1. Introducción	1
1.2 Selección natural, adaptación y adecuación	1
1.3 Origen de las peleas	2
1.4 La evaluación como estrategia	3
1.5 El costo de las peleas	6
1.6 Potencial de acaparamiento de recursos	6
1.7 Motivación para pelear	7
1.7.1 Fisiología de la motivación	8
1.8 Teoría de juegos y estrategia evolutivamente estable	10
1.9 Modelación matemática	11
1.10 <i>Xenotoca variata</i>	13
2. PREGUNTA	15
2.1. Hipótesis y predicciones	15
2.2. Objetivo general	16
2.3. Objetivos particulares	16
3. MATERIAL Y MÉTODOS	17
3.1 Peces de estudio	17
3.2 Procedimiento experimental	18
3.3 Medición del número de escamas iridiscentes y tamaño corporal	19
3.4 Diseño experimental	22
3.5 Ensayo experimental	23
3.6 Observación de las pautas de comportamiento	24
3.7 Pautas de comportamiento agonístico	26
3.8 Procedimiento de la observación y registro de las pautas de comportamiento	27
3.9 Análisis estadístico de los datos	28

4. RESULTADOS	31
4.1 Análisis estadístico de la definición de la pelea.....	34
4.2 Análisis estadístico del promedio por pareja de la frecuencia registrada de los comportamientos agonísticos “positivos”	34
4.3. Análisis estadístico del promedio por pareja de la frecuencia de huida	37
4.4. Análisis estadístico de la latencia al primer ataque	38
4.5 Análisis estadístico de la duración de la pelea.....	40
4.6 Análisis estadístico de la correlación entre la duración de la pelea y la densidad de escamas iridiscentes.....	41
4.7 Utilización de la densidad de escamas iridiscentes como una estrategia evolutivamente estable	43
5. DISCUSIÓN.....	48
5.1 Resultado de las peleas entre pares de machos de <i>X. variata</i>.....	49
6. CONCLUSIÓN	54
7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	56
APÉNDICE	60

1. SUSTENTACIÓN TEÓRICA

1.1. Introducción

La pelea es un comportamiento utilizado por los individuos de muchas especies para defender u obtener un recurso limitado o escaso (Krebs y Davies, 1981). No obstante, las peleas francas ocurren infrecuentemente. En muchos casos los individuos adoptan una estrategia que consiste en un período de evaluación mutua, generalmente sin contacto físico, de las habilidades de pelea. Como resultado de la evaluación los individuos suelen decidir no pelear, evitando así los costos que podrían poner en riesgo su sobrevivencia y/o reproducción (Parker, 1974). De esta forma, se puede asumir que si el conflicto escalara y una confrontación franca ocurriera, ello se debiera a que los contendientes no pudieron establecer a un ganador potencial. La resolución de los conflictos sin una pelea puede explicar por qué la selección natural ha favorecido la presencia de rasgos o características morfológicas que facilitan la evaluación mutua entre los rivales (Maynard Smith, 1974). Los machos de *Xenotoca variata* (un pez vivíparo de agua dulce) tienen escamas iridiscentes que de acuerdo con un estudio preliminar (Salazar-Bautista y cols, 2018), podrían usar como un indicador de su habilidad de pelea. En lo que sigue voy a exponer los aspectos que sustentan esta hipótesis, motivo del presente estudio.

1.2 Selección natural, adaptación y adecuación

La selección natural (Darwin, 1876) se puede entender como un proceso por el cual rasgos o características morfológicas y/o de comportamiento particulares confieren una ventaja a los individuos que los poseen respecto a otros conespecíficos (individuos de la misma

especie) para sobrevivir y reproducirse. Así, por ejemplo, los rasgos particulares que permitan a un individuo optimizar la explotación de un recurso (*e.g.*, conseguir el alimento con el contenido energético más elevado usando la cantidad más baja de energía), mejor que a otros individuos, pasarán a ser adaptativos. La cantidad relativa de individuos de una población (un grupo de animales de una especie que ocupan el mismo hábitat) que comparta estos rasgos (*i.e.*, alelos), como resultado del éxito reproductivo propio y de los parientes, se conoce como adecuación o eficacia biológica (Hamilton, 1964; Dawkins y Davies, 1982). Ésta es considerada en muchos contextos del estudio de la ecología del comportamiento como la “moneda de cambio”, y se utiliza para estimar los costos y beneficios de comportamientos como las peleas por acceso a recursos.

1.3 Origen de las peleas

Con el objetivo de mejorar su adecuación (un proceso inconsciente), la mayoría de los individuos de una población buscan constantemente recursos, incluidas las parejas para reproducirse (Andersson y Simmons, 2006). Una vez hallado el recurso, las peleas o conflictos pueden surgir entre dos o más individuos que reclamen el derecho de explotarlo. Es de esperar, debido a la variación de fenotipos—los rasgos morfológicos o de comportamiento de un individuo—que la mayoría de estas peleas ocurrirán entre individuos que presentarán diferencias en la habilidad o motivación para pelear (Maynard Smith y Parker, 1976). Cuando un individuo ha invertido tiempo y energía para conocer y evaluar un territorio para alimentarse o reproducirse, respecto de otro individuo que no ha hecho tal inversión, aquel estaría más motivado para pelear por esa inversión y poner

en riesgo un número mayor de unidades de adecuación—número, generalmente limitado, de oportunidades para reproducirse—y defender el territorio ante intrusos (Parker, 1974).

1.4 La evaluación como estrategia

Los individuos involucrados en una pelea comparten el mismo objetivo: la retirada del adversario (Parker, 1974). Por eso, la estrategia que cada contendiente adopte será trascendente puesto que la elección de una estrategia equivocada podría tener un costo significativo (*e.g.*, lesiones o heridas) poniendo en riesgo su adecuación. Por ejemplo, el individuo que elija una estrategia agresiva cuando su oponente posea una habilidad o motivación mayor para pelear será penalizado por la selección natural disminuyendo su adecuación. Por el contrario, la selección natural favorecerá al individuo que utilice como estrategia la evaluación de su capacidad de pelea en relación a la de su oponente. Así, no pondría en riesgo su adecuación y evitaría costos significativos, posiblemente retirándose cuando su oponente posea una habilidad de pelea superior (Arnott y Elwood, 2009).

Sin duda la decisión de continuar o retirarse de una pelea requiere de efectuar una constante evaluación antes y/o durante el conflicto (Bradbury y Vehrencamp, 2011). Para esto, los contendientes seleccionan estrategias que les permiten adquirir información relevante y resolver el conflicto con el costo menor (Hardy y Briffa, 2013). Estas estrategias pueden ser clasificadas en tres categorías: **1.** Modelos de evaluación secuencial que favorecen el intercambio de señales (*i.e.*, información enviada por un individuo con la finalidad de cambiar el comportamiento del individuo que la recibe; Krebs

y Davies, 1981) y/o pistas (*i.e.*, información enviada por un individuo sin la intención de cambiar el comportamiento del individuo que la recibe; Bradbury y Vehrencamp, 2011) entre los contendientes (Enquist y Leimar, 1983); **2.** Modelos de evaluación acumulada en los que la información proviene únicamente de una autoevaluación constante a partir de las lesiones o heridas infligidas por el oponente (Payne, 1998) y **3.** Modelos de desgaste energético (*i.e.*, peleas que consisten de comportamientos ritualizados sin infligir heridas o lesiones al oponente) que asumen que cada contendiente tiene su propia reserva de energía (o algún otro recurso limitado). La pelea se resuelve hasta que uno de los contendientes alcanza su umbral (*i.e.*, agota su reserva de energía) y se retira (Payne y Pagel, 1997).

Para identificar la estrategia que los individuos de una población están utilizando para resolver conflictos por recursos escasos, se ha propuesto analizar la dirección de la correlación entre la duración del conflicto y la capacidad de pelea de los contendientes (Hardy y Briffa, 2013). Así, la duración de las peleas que utilicen modelos de evaluación secuencial será corta cuando la asimetría en la capacidad de pelea de los contendientes sea grande y en cambio, la duración será grande cuando las asimetrías sean pequeñas (Fig. 1A). Este resultado indicaría que los contendientes se han evaluado mutuamente y resolvieron la pelea de manera pronta cuando las diferencias fueron obvias (Arnott y Elwood, 2009). Sin embargo, es posible observar este mismo comportamiento cuando los contendientes utilizan el modelo de evaluación acumulada. Esto es debido a que el individuo con mayor capacidad de pelea infligirá costos a su oponente que llevarán a una

pronta terminación del conflicto (Arnott y Elwood, 2009). Por el contrario, en peleas de desgaste energético, la duración estará directamente relacionada con la capacidad de pelea del perdedor del conflicto sin importar la magnitud de la asimetría en la capacidad de pelea de los contendientes (Arnott y Elwood, 2009; Fig. 1B).

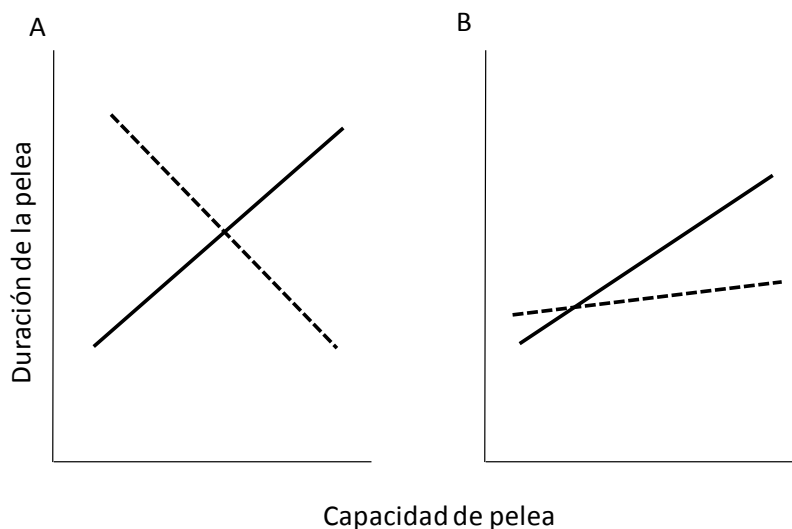


Fig. 1. Gráficas que muestran la relación entre la duración del conflicto y la capacidad de pelea del contendiente perdedor (línea sólida) y ganador (línea punteada) según la estrategia de evaluación utilizada: A) Modelos de evaluación secuencial o de evaluación acumulada y B) Modelos de desgaste energético. Figura modificada de Green y Patek (2018).

Finalmente, para diferenciar entre modelos de evaluación secuencial y acumulada no es suficiente diagnosticar la correlación entre la duración y la capacidad de pelea de los contendientes (Hardy y Briffa, 2013). Se requiere realizar estudios adicionales a los comportamientos observados durante las peleas; por ejemplo, analizar la direccionalidad de la secuencia de comportamientos efectuados por los contendientes en peleas por recursos escasos (Green y Patek, 2018).

1.5 El costo de las peleas

Los costos incurridos en una pelea dependen de la estrategia que los participantes utilicen (Hurd, 1997). Por ejemplo, en peleas que impliquen la adopción de una estrategia escalonada y ritualizada de evaluación, los costos devengados estarán determinados por la energía utilizada en los desplantes que exhiban los contendientes y por la oportunidad de buscar otro recurso explotable (Parker, 1974). Así, la utilización de señales honestas para minimizar los costos puede ayudar a la resolución de conflictos entre individuos, maximizando la utilidad de sus decisiones (Hurd, 1997). Es decir, con un costo mínimo ambos contendientes saldrán beneficiados: el individuo ganador explotará el recurso y el perdedor podrá reanudar la búsqueda de otro recurso explotable y disponible, o que esté monopolizado por un individuo con una capacidad de pelea menor a la suya (Hurd, 1997).

1.6 Potencial de acaparamiento de recursos

Los individuos de una población varían en la probabilidad que tienen de defender exitosamente un recurso. A esta probabilidad se le conoce como *potencial de acaparamiento de recursos* (PAR; Parker, 1974), que es lo que finalmente un individuo intenta conocer de otro en un conflicto. El PAR se usa como un indicador de la habilidad y motivación de pelea de los individuos. Así, los rasgos morfológicos como el tamaño corporal, las estructuras de pelea (*e.g.*, espolones) y las “insignias” de estatus social (*e.g.*, parches de colores), o bien aspectos motivacionales como la experiencia en peleas previas, pueden todas ser indicadores del PAR de un individuo.

Si bien los contendientes en una pelea utilizan frecuentemente el tamaño corporal como una medida de su PAR, cuando las diferencias en dicho carácter se reducen, otras medidas (fenotipos) son consideradas para estimarlo. Por ejemplo, Susan Neil (1985) analizó peleas entre cangrejos ermitaños (*Pagurus bernhardus*) y observó que el tamaño de la quela (la tenaza más grande) de los machos funcionaba como un indicador del PAR, cuando las diferencias del tamaño corporal entre los contendientes eran muy pequeñas.

En otras especies los rasgos sexuales secundarios pueden ser indicadores del PAR de un individuo, también cuando el tamaño corporal relativo de los contendientes es similar. Por ejemplo, los machos de los peces *Xiphophorus helleri* tienen una aleta caudal (en forma de espada) más grande que la de las hembras que utilizan para cortejar a éstas, y también como un indicador de su PAR cuando las diferencias en su tamaño corporal se reducen (Benson y Basolo, 2006). Otra medida indicadora del PAR de un individuo puede ser su motivación para pelear. Por ejemplo, Bakker y cols. (1989) encontraron que la experiencia previa (ganar o perder en una pelea) tenía un efecto significativo en el resultado de peleas entre machos de peces espinosos (*Gasterosteus aculeatus*).

1.7 Motivación para pelear

Se puede inferir que algo en el interior de un animal ha cambiado si modifica su comportamiento en una escala de tiempo, por ejemplo, de minutos u horas cuando el ambiente parece estable. A ese “algo” se le llama motivación (Manning, 1979). En un ambiente sin cambio aparente, la motivación aparece como un impulso interno que

conduce a un individuo a efectuar un comportamiento que cesará generalmente cuando sea satisfecho (*e.g.*, sed, hambre, cópula). No obstante, la motivación también puede estar afectada por estímulos externos. Por ejemplo, la motivación para pelear (agresividad) aumenta en los individuos cuyo territorio es invadido por un intruso. De igual forma, la motivación también puede ser influenciada por la experiencia que resulta de la participación de un individuo en peleas previas (Hall y Halliday, 1998). Como mencioné arriba, ganar o perder una pelea puede determinar que un individuo gane o pierda una pelea futura; generalmente un individuo ganador estará más motivado a escalar a un nivel superior de agresión (Bradbury y Vehrencamp, 2011).

1.7.1 Fisiología de la motivación

En los vertebrados, los mecanismos inmediatos de la motivación son el resultado de un número grande de procesos fisiológicos que involucran al sistema nervioso central, periférico y endócrino (Koolhaas y cols., 1997). Por ejemplo, existe evidencia abundante que sugiere que el hipotálamo tiene una función preponderante en la iniciación de muchos de los comportamientos que típicamente llamamos motivados, sobre todo los relacionados con la ingesta de alimento y agua (Manning, 1979). Sin embargo, los mecanismos fisiológicos que están implicados en otros comportamientos (*e.g.*, la agresividad) siguen sin ser conocidos completamente (Manning, 1979). Además, se ha reconocido que para ciertos comportamientos motivacionales (*e.g.*, sexuales o agresivos) no es posible considerar sólo a una región anatómica, neural o endócrina, como el sustrato responsable (Koolhaas y cols., 1997). Por ejemplo, la motivación de un individuo

para pelear es un comportamiento que involucra a una red neuronal compuesta sobre todo por estructuras del sistema límbico como la amígdala, el hipocampo, el cíngulo, la circunvolución del cíngulo, el tálamo y el hipotálamo (Koolhaas y cols., 1997).

Es importante mencionar que las motivaciones sexual y de agresividad están relacionadas de alguna manera, pues comparten la misma red neuronal (Koolhaas y cols., 1997). La existencia de esta relación permite anticipar que sustancias como los andrógenos (segregados por el sistema endócrino) afectarán tanto al comportamiento agresivo como al sexual. Por ejemplo, en machos (*Haplochromis burtoni*) los niveles de agresión disminuyeron cuando los niveles de andrógenos fueron reducidos mediante castración (Francis y cols., 1992). A su vez, algunos neurotransmisores (*e.g.*, dopamina, norepinefrina y serotonina) están relacionados con el comportamiento motivacional agresivo (Sloman y cols., 2005). Por ejemplo, la administración oral de L-dopa (un precursor inmediato de la dopamina) en el pez (*Salvelinus alpinus*), incrementa la probabilidad de dominancia en peleas entre pares (Winberg y Nilsson; 1992). En estudios recientes se ha observado que sustancias como el óxido nítrico pueden afectar la motivación de un individuo para pelear, como lo mostraron Stevenson y Rillich (2015) cuando analizaron el comportamiento agonístico en grillos (*Gryllus bimaculatus*). El comportamiento agonístico se refiere al conjunto de pautas que los animales ejecutan cuando se pelean, tales como ataques, persecución y sumisión. Si hay un vínculo entre la motivación sexual y agresiva, entonces el óxido nítrico también podría estar involucrado en la motivación sexual.

1.8 Teoría de juegos y estrategia evolutivamente estable

Para analizar el comportamiento de los individuos durante peleas se han utilizado modelos que se basan en la teoría de juegos (Maynard Smith, 1974). La teoría de juegos puede definirse como el estudio matemático (y económico) relacionado con lo que se conoce como la toma de decisiones, en relación al medio ambiente que se habita (Mitchell y Ryan, 2003). Esta teoría supone como principio fundamental que los individuos buscan (un proceso inconsciente) maximizar la utilidad de sus decisiones (Maynard Smith, 1974). Por lo tanto, en una situación de conflicto resultará favorecida la estrategia que al promover la adquisición de información fiable acerca del PAR de cada contendiente, maximice el valor esperado de la decisión que se tome (Enquist y Leimar, 1983). Tal estrategia favorecerá la presencia de comportamientos llamados ritualizados (*i.e.*, pautas de comportamiento estereotipado utilizadas para mejorar la eficiencia de una señal) que permitan la comunicación de señales honestas que informen de los PARs de cada participante y les facilite tomar una decisión (Maynard Smith y Parker, 1976). Por esta razón en un conflicto, una estrategia basada en comportamientos ritualizados de evaluación en la que los contendientes sólo escalen a niveles superiores de agresión cuando tengan PARs similares, puede ser considerada como evolutivamente estable (EEE; Maynard Smith y Price, 1973). Es decir, una vez que una estrategia ha sido adoptada por la mayoría de los individuos de la población de una especie, la selección natural penalizará la invasión de estrategias alternativas o diferentes (Maynard Smith y Price, 1973; Maynard Smith, 1974).

1.9 Modelación matemática

Por medio de modelos matemáticos es posible identificar la EEE que los individuos de una especie están utilizando para resolver sus conflictos por recursos (Kokko, 2007). Con esta finalidad es necesario evaluar los costos y beneficios que, en términos de adecuación, las estrategias disponibles confieren a los individuos que las seleccionan; sin olvidar que el ambiente puede influir en esta decisión. Es decir, una misma estrategia puede producir resultados distintos en escenarios diferentes. Por ejemplo, en el crustáceo cirrípodo (*Chthamalus anisopoma*) se observan formas de caparazón cónico y arqueado, relacionados éstos con su fecundidad y supervivencia respectivamente. Así, en un ambiente con escasa presencia de depredadores (*Acanthina angelica*), los individuos que exhiban un caparazón cónico serán más fecundos que los individuos con caparazón arqueado. Por el contrario, en ambientes con presencia alta de depredadores, los crustáceos cirrípedos con caparazones arqueados poseerán una tasa de supervivencia más grande que los individuos con caparazones cónicos (Lively, 1986a). En resumen, ambas estrategias (caparazón cónico y arqueado) representan costos y beneficios para los individuos que las ostentan, dependiendo del contexto en que se encuentren.

Para corroborar la existencia de una EEE en peleas por recursos es necesario evaluar primero los costos y beneficios (CB) que obtendrá el individuo que utilice la estrategia e_1 respecto a la estrategia elegida por su oponente e_2 mediante la siguiente ecuación (Kokko, 2007):

$$CB = f(e_1)g(e_1 - e_2) \quad (1)$$

$$\frac{\partial CB}{\partial e_1} = f'(e_1)g(e_1 - e_2) + f(e_1)g'(e_1 - e_2) \quad (2)$$

donde f representa los costos por seleccionar la estrategia e_1 , y g representa los beneficios derivados de preferir la estrategia e_1 respecto a e_2 . Ahora bien, con el objetivo de verificar que la estrategia e_1 puede maximizar los beneficios del individuo que la seleccione, se requiere conocer la razón de cambio de CB respecto a la estrategia e_1 . Para conseguir esto, calculamos la derivada parcial de la ecuación (1) respecto a e_1 :

Entonces, e_1 será una EEE si y solo si existe un valor de e_1 que pueda hacer cero la ecuación (2), es decir, comprobar que efectivamente existe un máximo. Por esta razón tenemos que:

$$f'(e_1)g(e_1 - e_2) + f(e_1)g'(e_1 - e_2) = 0 \quad (3)$$

En caso contrario, la estrategia e_1 no es la mejor decisión que un individuo puede tomar para maximizar sus beneficios.

Ahora bien, reacomodando los términos de la ecuación (3) se obtiene la siguiente ecuación:

$$-\frac{f(e_1)}{f'(e_1)} = \frac{g(e_1 - e_2)}{g'(e_1 - e_2)} \quad (4)$$

La ecuación (4) reafirma que la estrategia e_1 será una EEE cuando al elegirla en una pelea, los costos y beneficios adquiridos estén en balance.

Por último, cabe señalar que la ecuación (4) no depende de la elección particular que se proponga para las funciones f y g . Todo lo que se requiere es que las funciones sean diferenciables (Kokko, 2007). No obstante, es recomendable corroborar, mediante gráficas y/o la prueba de la segunda derivada parcial, que realmente exista una estrategia e_1 que satisfaga los requisitos de la ecuación (4).

El tipo de análisis reseñado aquí ha sido aplicado al estudio de conflictos en varias especies de animales (*e.g.*, pinzones *Erythrura gouldiae*; Kokko, 2014), pero hay otros casos, como los peces de agua dulce, donde se conoce menos cómo las EEE y los modelos existentes para explicarlas operan.

1.10 Xenotoca variata

Xenotoca variata (Bean, 1887) es una especie de pez vivíparo de agua dulce que pertenece a la subfamilia Goodeinae (Parenti, 1981). Estos peces viven principalmente en cuerpos de agua de poca profundidad ubicados a lo largo de la cuenca del río Lerma.

También se les puede encontrar en cuerpos de agua en los estados de Aguascalientes y San Luis Potosí (Miller y cols., 2005).

Los peces *X. variata* muestran un dimorfismo sexual marcado (Fitzsimons, 1972). Por ejemplo, los machos adultos presentan escamas iridiscentes en sus costados y una banda de color amarillo en la aleta caudal que las hembras presentan escasamente. Los machos requieren de la cooperación de las hembras para aparearse porque carecen de un órgano reproductivo intromitente verdadero (Bisazza, 1997). Por eso las pautas de cortejo que los machos hacen frente a las hembras, empleando escamas iridiscentes para embelesarlas (Juárez, 2015), son esenciales para conseguir parejas para reproducirse (Moyaho y cols., 2004). Además de esta función, los machos de *X. variata* podrían estar usando de alguna manera las escamas iridiscentes (su número) para definir el resultado de las peleas con otros machos. Por ejemplo: durante la formación de jerarquías en presencia de hembras, los machos utilizan sus escamas iridiscentes para amedrentar rivales y monopolizar a las hembras (Salazar-Bautista, 2010). Por lo tanto, es posible considerar que los machos están utilizando sus escamas iridiscentes como un indicador del PAR de cada individuo (*e.g.*, insignias de estatus social), identificando a los peces con PAR más grande y resolviendo a su favor conflictos por recursos. De ser así, los machos de *X. variata* con un número de escamas iridiscentes más grande resolverán sus peleas a un costo menor (*i.e.*, reduciendo el riesgo de una lesión o herida) y, por el contrario, los peces con un número escaso de escamas iridiscentes disputarán recursos devengando costos altos, poniendo en riesgo su adecuación.

2. PREGUNTA

Recapitulando, las peleas francas entre individuos de una población que intentan adueñarse de un recurso son escasas. Una explicación de tal hecho son los costos en los que los contendientes pueden incurrir. Para no escalar un conflicto, los animales usan señales a través de las cuales comunican sus habilidades superiores a sus oponentes. Algunas veces las señales son muy aparentes, pero otras veces se trata de señales más difíciles de detectar. Por ejemplo, los machos de *X. variata* establecen una jerarquía de dominancia en función del número de escamas iridiscentes que poseen (Salazar-Bautista y cols., 2018), aunque se ignora si esa jerarquía también se presenta en enfrentamientos directos entre pares de machos.

Por lo tanto, planeo responder la siguiente pregunta:

¿De qué manera los machos de *Xenotoca variata* usan el número diferencial de sus escamas iridiscentes para resolver disputas por recursos?

2.1. Hipótesis y predicciones

Con base en la revisión del material expuesto arriba, propongo la siguiente hipótesis para explicar cómo los machos de *X. variata* podrían usar sus escamas iridiscentes para resolver peleas entre ellos:

Hipótesis: El número diferencial de las escamas iridiscentes funciona como un indicador de la capacidad de pelea.

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

1. En los pares de machos con más escamas que la mediana de una muestra, la proporción de peleas que se resolverán a favor del pez con más escamas será mayor que en el caso de los pares con menos escamas que la mediana.
2. Que un par de machos de tamaño corporal similar, con un número de escamas superior a la mediana de una muestra, definirá el resultado de una pelea más rápido que los pares de machos con menos escamas que la mediana.

2.2. Objetivo general

Determinar si el número diferencial de escamas iridiscentes es una característica que los machos *X. variata* podrían usar para definir al ganador y perdedor en una pelea.

2.3. Objetivos particulares

1. Confirmar que la presencia de un número relativamente grande de escamas iridiscentes acelera la definición del resultado de peleas.
2. Mostrar que un número relativamente grande de escamas iridiscentes favorece a quien lo posee en el resultado de peleas.

3. MATERIAL Y MÉTODOS

Para poner a prueba las predicciones que se desprenden de la hipótesis, elaboré una serie de experimentos en los que primero dividí una muestra de machos en dos grupos con base en la mediana de su número de escamas iridiscentes. Luego formé pares de machos de tamaño similar en cada grupo. Finalmente, el experimento consistió en colocar a cada par de machos en una pecera rectangular de 51 x 26 x 30 cm (largo x ancho x altura) y observar las pautas de comportamiento agonístico. Observaba en un día a dos parejas de peces (eligiendo aleatoriamente a una de cada grupo), procedimiento que repetí durante cuatro días consecutivos a lo que llamé un bloque. Al final, completé cuatro bloques. A continuación, describo cada aspecto de la planeación y ejecución de los experimentos.

3.1 Peces de estudio

Utilicé una muestra de 64 machos *X. variata* sexualmente maduros (*i.e.*, presencia de espermatopodio) obtenidos de la población establecida en un estanque ubicado en las instalaciones del Instituto de Fisiología de la BUAP. Una vez que los peces fueron atrapados del estanque, los coloqué de dos en dos en peceras colectivas de 51 x 26 x 30 cm (largo x ancho x altura) donde permanecieron entre una y tres semanas antes de iniciar los experimentos con el fin de homogenizar su comportamiento y motivación. Cada pecera tenía una división movable de lámina de acrílico opaca para formar dos compartimentos de tamaño idéntico en cuyo piso eran dispuestas piedras y musgo que simulaban un ambiente natural, así como un difusor de aire para mantener el agua

oxigenada. Las paredes de cada pecera fueron 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 bajo un fotoperiodo de 12h luz y 12h oscuridad (las luces en el acuario se encienden a las 07:00 h). El agua de las peceras se mantuvo a una temperatura ambiental (aproximadamente 21°C). Los peces son alimentados en el laboratorio dos veces al día con alimento comercial para peces de acuario y con alimento vivo (*Artemia* sp.) una vez por semana. Usé a cada macho una sola vez para evitar que aspectos de la experiencia como el efecto “ganador” o “perdedor” se confundieran con el efecto de los tratamientos.

3.2 Procedimiento experimental

Como anteriormente mencioné, dividí a los 16 peces de cada bloque en dos grupos: peces con “muchas” y “pocas” escamas. Con este fin, se tomaron fotografías a cada pez por ambos lados, y luego el Biólogo José Luis Salazar Bautista contó el número de escamas iridiscentes. Después ordené a los peces por su número de escamas, de menor a mayor y obtuve la mediana (número de escamas iridiscentes que dividía al conjunto de 16 peces en dos partes iguales). El grupo de machos cuyo número de escamas iridiscentes era mayor a la mediana se clasificaba como “muchas escamas” y el grupo de los machos con un número de escamas iridiscentes menor a la mediana como “pocas escamas”.

3.3 Medición del número de escamas iridiscentes y tamaño corporal

Para contar el número de escamas iridiscentes, primero se anestesió a cada pez por inmersión en aceite esencial de clavo. La dosis de anestesia empleada fue de 150 $\mu\text{L/L}$ (Olmos-Santiago, 2018); se preparaba una solución stock 2:1 de etanol: aceite esencial de clavo (1 mL de etanol al 99%:500 μl de aceite esencial de clavo). El procedimiento consistía en tomar a cada pez y ponerlo en un vaso de precipitado con anestesia diluida en 300 mL de agua purificada; ahí permanecía el pez hasta observar que tuviera un ritmo opercular lento e irregular y mostrara la pérdida total de respuesta a estímulos (*i.e.*, fase de anestesia 5; Cooke y cols., 2004). Una vez anestesiado, el pez era colocado en una caja de Petri que contenía anestesia más diluida (10 mL de agua purificada: 10 mL de anestesia preparada). Tal dilución era usada para prolongar el estado de anestesia del pez y así poder fotografiarlo. Se fotografió a cada pez por ambos lados del cuerpo usando una cámara Reflex Nikon modelo D200 con una lente adaptada (AF-S DX NIKKOR 18-70mm f/3.5-4.5G). La cámara era fijada a un soporte tripié con la lente apuntando hacia abajo (Fig. 2). En cada fotografía la caja de Petri era colocada debajo de la lente de la cámara junto a una escala como referencia (1 mm).

Con el fin de obtener imágenes nítidas de las escamas iridiscentes de los peces se utilizó un juego de iluminación portátil para fotografía (Kit Lighting Studio, Digital Concepts) que consiste en una caja de nylon (20 x 20 x 20 cm) que difunde uniformemente la luz e impide reflejos. A cada lado de la caja se colocaba por fuera una lámpara de luz blanca (1 watt) inclinada en un ángulo aproximado de 45 grados para

resaltar la brillantez y coloración de las escamas iridiscentes del pez colocado en la caja de Petri en el centro de la caja (Fig. 3). Al terminar la toma de fotografías cada pez era llevado a una “pecera de recuperación” (con agua purificada y un difusor de aire) donde permanecía al menos 10 minutos. Finalmente, el pez era trasladado a su compartimento en la pecera colectiva de alojamiento. En las imágenes digitalizadas se contaba el número de escamas iridiscentes de cada macho usando el programa UTHSCSA Image Tool versión 1.28.

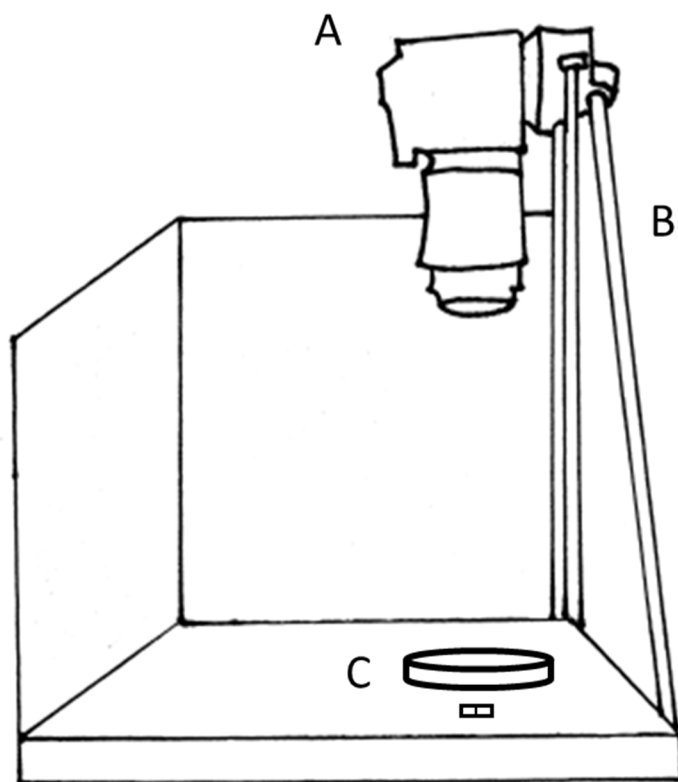


Fig. 2. Ilustración de la disposición vertical de la cámara fotográfica mediante un soporte tripié. A) Cámara fotográfica. B) Soporte tripié. C) Caja de Petri y escala utilizada como referencia.

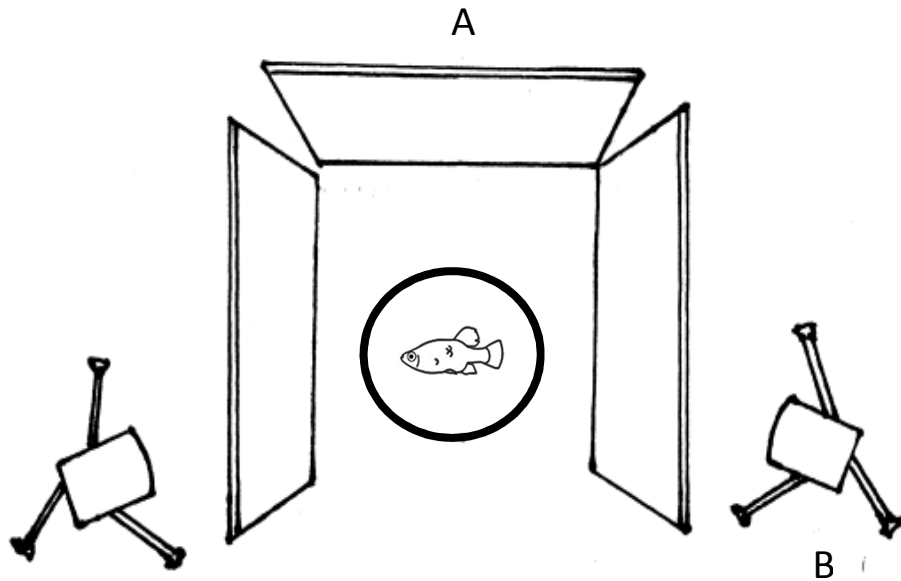


Fig. 3. Vista aérea que ilustra el juego de iluminación portátil usado para tomar las fotografías. A) Caja de nylon. B) lámparas de luz blanca. C) Caja de Petri.

Con los dos grupos establecidos ordené a los peces de cada grupo con base en su tamaño corporal, del más pequeño al más grande, para formar dentro de cada uno parejas de tamaño similar. La medición que usaba para estimar el tamaño corporal de los peces es la longitud estándar, esto es, la longitud que hay de la trompa del pez al pedúnculo caudal (Fig. 4). Para medir la longitud estándar de cada pez se utilizaron las imágenes digitalizadas y el programa UTHSCSA Image Tool versión 1.28.



Fig. 4. Ilustración de la longitud estándar de un pez *X. variata*. A) Trompa. B) Pedúnculo caudal.

3.4 Diseño experimental

Utilicé un diseño experimental de bloques completos aleatorizados. Cada ensayo experimental estuvo formado por dos parejas, una por cada grupo de peces (*i.e.*, “muchas” escamas iridiscentes y “pocas” escamas iridiscentes), y ambas parejas fueron observadas en un día. En una semana hacía cuatro ensayos experimentales (*i.e.*, un bloque). En cada uno de cuatro bloques había cuatro réplicas de los dos tratamientos (*i.e.*, “muchas” y “pocas” escamas iridiscentes; ver tabla 1). En cada ensayo experimental elegía aleatoriamente a cada pareja de las cuatro disponibles en cada grupo.

Tabla 1. Esquema que muestra el diseño de bloques completos aleatorizados con cuatro replicas / bloque.

“Muchas” escamas iridiscentes	“Pocas” escamas iridiscentes	Ensayo / Día ¹	Bloque / Semana ²
Pareia1	Pareia 1	1	1
Pareia 2	Pareia 2	2	1
Pareia 3	Pareia 3	3	1
Pareia 4	Pareia 4	4	1
...
Pareia1	Pareia 1	1	4
Pareia 2	Pareia 2	2	4
Pareia 3	Pareia 3	3	4
Pareia 4	Pareia 4	4	4

¹ Cada ensayo experimental consistió de dos parejas de machos *X. variata*. ² Cada bloque consistió de cuatro réplicas de los dos tratamientos (“muchas” y “pocas” escamas iridiscentes).

3.5 Ensayo experimental

Cada ensayo experimental inició con la elección aleatoria de los dos pares de machos.

Luego colocaba a uno de los dos pares—cada pez en un compartimento elegido

aleatoriamente—en una pecera (51 largo x 26 ancho x 30 cm alto) con agua y forrada con

papel Kraft (color barro) para simular un ambiente natural y para aislar visualmente a los

peces del exterior. Los compartimentos estaban formados por una división transparente

en la mitad de la pecera para permitir la evaluación entre los dos peces. Con cada par de

machos usé agua nueva para la pecera (25 litros), a una temperatura estable. La pecera

era puesta dentro del cuarto de observación arriba de una mesa de madera y colocada sobre una lámina de hule espuma de 10 cm de grosor para disminuir el efecto de las vibraciones que pudieran distraer a los peces. Utilicé una lámpara de leds AI Prime HD (C2 Development, Inc.) con los siguientes valores de iluminación (en porcentaje) para cada led: ultravioleta (50), violeta (90), azul oscuro (110), azul (100), verde (100), rojo (82) y blanco (110).

Como resultado de la aplicación de pruebas piloto utilicé un período de aclimatación de 4h que comenzaba una vez que la pareja de peces era colocada en la pecera experimental. Transcurrida la aclimatación retiraba la división transparente e iniciaba la videograbación de las pautas de comportamiento por 30 min. Daba seguimiento a cada ensayo experimental mediante un monitor situado en el exterior del cuarto de observación. Al concluir las pruebas regresaba a los peces a su compartimento habitual en la pecera colectiva.

Luego, procedía de la misma manera poniendo al otro par de peces en la otra pecera y siguiendo el mismo procedimiento de aclimatación y posterior registro de las pautas de comportamiento. Al final se vaciaba el agua de las dos peceras y se preparaban para el día siguiente.

3.6 Observación de las pautas de comportamiento

Videograbé a cada par de machos para tener un archivo permanente y para facilitar el conteo de las pautas agonísticas de los peces. Esto lo llevé a cabo usando una cámara

Sony Handycam HDR-CX405 que descansaba en un soporte tripié desde uno de los lados de la pecera (51cm largo x 30 cm alto) a una distancia aproximada de 25 cm (Fig. 5). Los videos fueron digitalizados en formato AVCHD para su posterior revisión. En total obtuve 32 videos (8 videos por bloque).

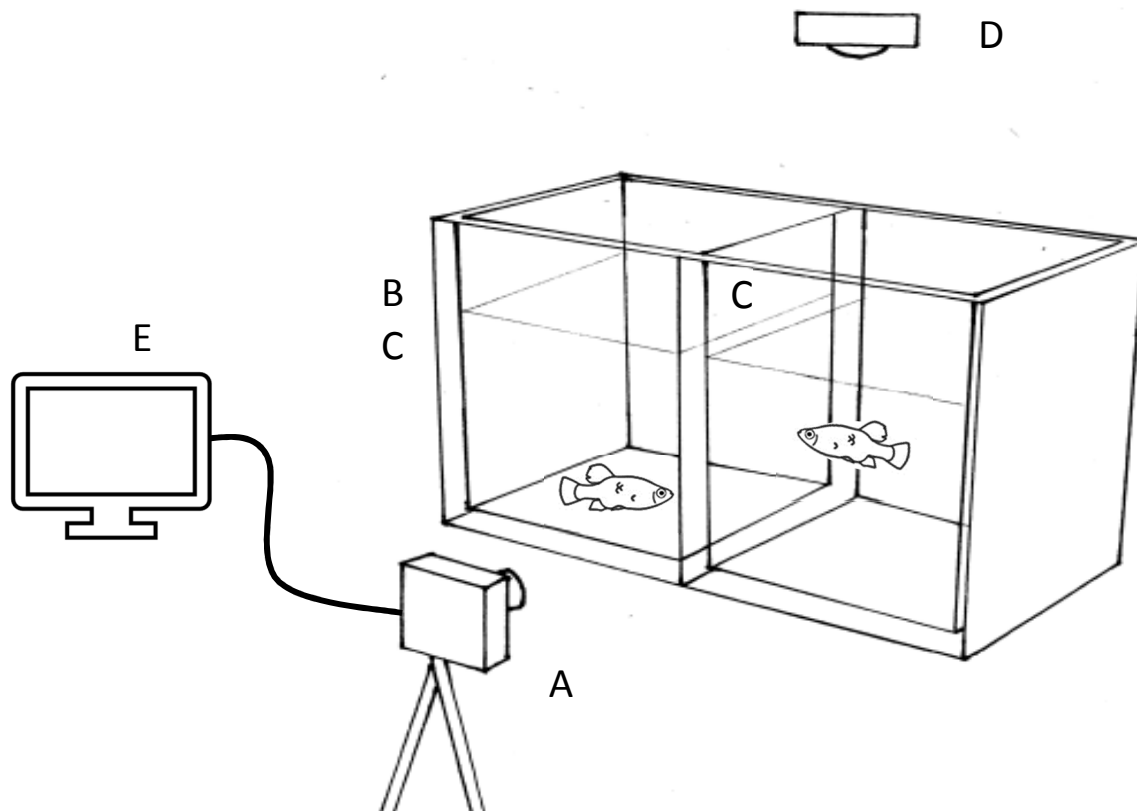


Fig. 5. Dibujo que muestra la videograbación de las pautas de comportamiento agonístico. A) Videocámara. B) Pecera experimental. C) División transparente. D) Lámpara E) Monitor para el seguimiento de la videofilmación.

3.7 Pautas de comportamiento agonístico

Una persona voluntaria ajena a las expectativas del experimento fue capacitada para revisar los videos grabados y registrar las siguientes pautas de comportamiento agonístico de los peces (Salazar-Bautista, 2010):

Intimidación: cuando un pez con las aletas medias (*i.e.*, Dorsal, anal y caudal) extendidas se orienta de frente a otro pez, nadando hacia adelante y contorsionando repetidamente la aleta caudal (Fig. 6A);

Contacto directo: cuando ambos peces se alinean de manera paralela y nadan sincronizadamente contorsionando sus cuerpos. Con la aleta caudal se golpean uno al otro en la parte caudal, desplazándose y provocando que uno huya (Fig. 6B);

Ataque: cuando un pez exhibe la aleta dorsal erecta y de color oscuro intenso e intenta morder la boca y /o la aleta anal del otro pez provocando su huida (Fig. 6C);

Latencia al primer ataque: El tiempo que transcurre desde el inicio de la observación hasta que aparece el primer ataque;

Huida: cuando un pez mueve su cabeza de un lado a otro frente a otro pez y huye. Este es un comportamiento común a muchos goodeinos, en particular entre las hembras (Martínez, 2013) (Fig. 6D).

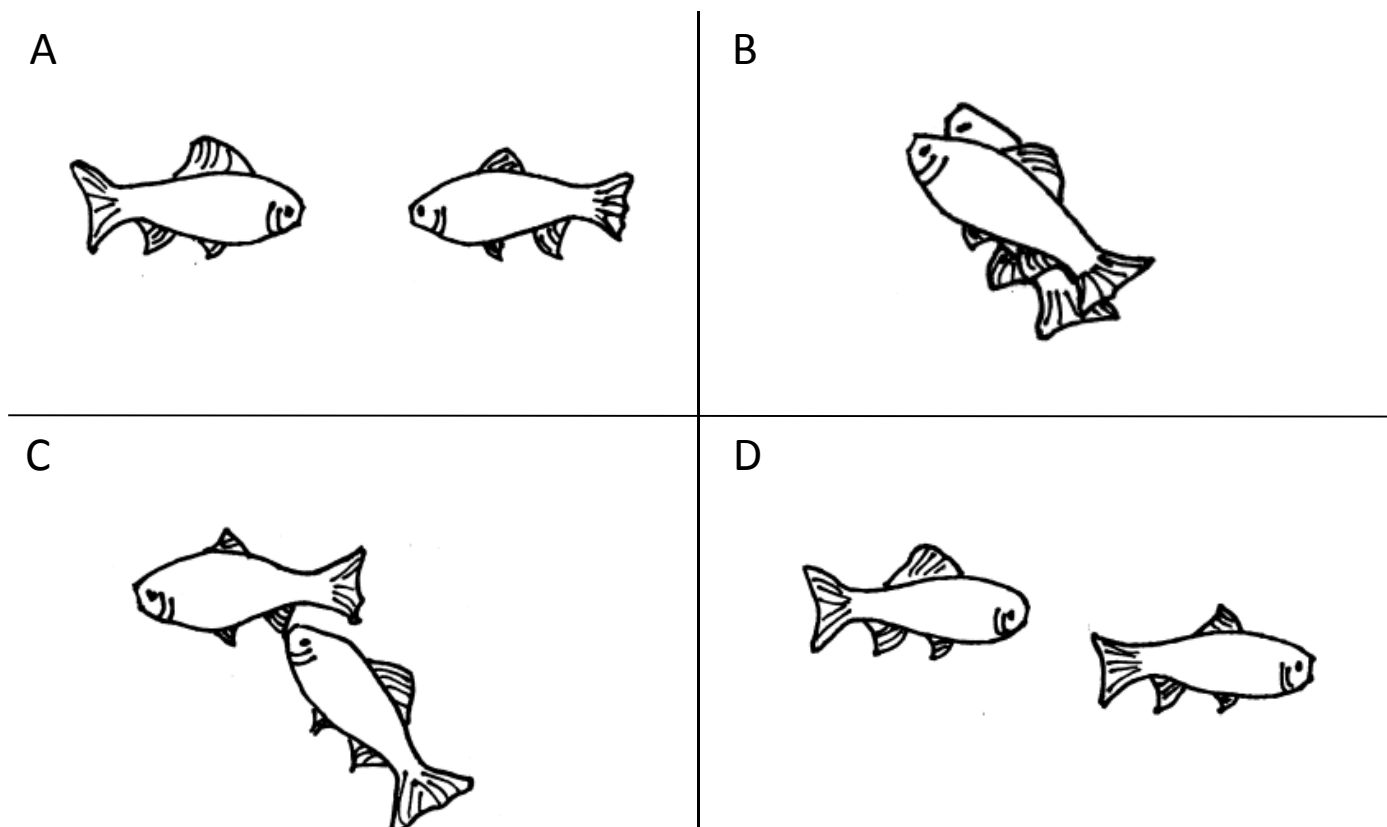


Fig. 6. Ilustraciones de las pautas de comportamiento agonístico de los machos de *X. variata*. A) Intimidación. B) Contacto directo. C) Ataque. D) Huida.

3.8 Procedimiento de la observación y registro de las pautas de comportamiento

Para el registro de las pautas de comportamiento agonístico, se utilizó papel con un formato *exprefeso* donde la persona anotaba la frecuencia de ocurrencia de cada pauta, así como cuando ocurría (minuto y segundo) y el pez que la realizaba. Para ello, la persona podía revisar los videos reduciendo la velocidad de reproducción o modificando la

configuración de color del video. Para evitar que el cansancio de la persona influyera en el registro de la información, se determinó que podían ser revisados (de manera aleatoria) hasta cuatro videos por día. Finalmente, la información registrada era almacenada en una hoja de cálculo para ser analizada estadísticamente.

3.9 Análisis estadístico de los datos

Al concluir cada bloque de experimentos recababa los datos del comportamiento agonístico de los peces y del número de escamas iridiscentes de cada pez. Consideré como variables dependientes a la definición de una pelea (*i.e.*, cuando se presentó el comportamiento de huida, el pez que huyó fue definido como perdedor y el otro como ganador) y a la frecuencia de las pautas de comportamiento agonístico entre los machos de cada par. Identifiqué al tratamiento (*i.e.*, peces con “muchas” y “pocas” escamas iridiscentes) y a la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes (*i.e.*, número de escamas iridiscentes por cm² del área corporal del pez) entre los machos de cada par como las variables independientes o explicativas. También en el análisis consideré a la diferencia en la proporción del área de la banda amarilla (*i.e.*, área de la banda amarilla entre el área corporal del pez), y a la diferencia en el tamaño corporal entre los machos de cada par como covariables.

Conté para cada pez la frecuencia de las pautas de comportamiento agonístico “positivo” (*i.e.*, ataques, intimidaciones y contactos directos) y las dividí en infligidas (*i.e.*, otorgadas) y recibidas para impedir que siendo varias de ellas mediciones correlacionadas

las contara como independientes. Luego ponderé la frecuencia de las primeras por su proporción. Es decir,

$$\text{Frecuencia de las pautas de comportamiento agonístico "positivo"} = A_o \times \left(\frac{A_o}{A_o + A_r} \right) + I_o \times \left(\frac{I_o}{I_o + I_r} \right) + C_o \times \left(\frac{C_o}{C_o + C_r} \right) \quad (5)$$

Donde A_o , I_o y C_o representan el número de ataques, intimidaciones y contactos directos infligidos por un macho a su oponente, y A_r , I_r y C_r simbolizan los ataques, intimidaciones y contactos directos recibidos. Las pautas de comportamiento agonístico "negativas" correspondieron únicamente a las huidas. Definí a la duración de la pelea como el promedio del tiempo que transcurrió desde el inicio de la observación hasta que ocurrió la primera huida de los machos de cada par.

Realicé todos los análisis tomando a cada pareja o diada como unidad; para calcular las diferencias en los comportamientos entre los peces tomé como referencia al pez con el tamaño corporal más grande. Analicé los datos de las 32 parejas mediante el uso de modelos lineales generales o generalizados (GLM por sus siglas en inglés) y modelos lineales generales o generalizados mixtos (GLMM por sus siglas en inglés) según la distribución que siguieran las variables dependientes: normal o gamma. Una de las ventajas de los GLMM es que permiten agregar efectos aleatorios (*e.g.*, bloque o día) al modelo y con ello, separar su variación de aquella debida al efecto (fijo) de las variables explicativas.

Seguí el principio de parsimonia en el análisis estadístico de los datos. Con este objetivo, utilicé el procedimiento de simplificación del modelo estadístico para obtener el modelo mínimo adecuado (Crawley, 2007). El procedimiento consiste en remover sucesivamente de un modelo completo o máximo (*i.e.*, que considera a todos los términos de interés: las variables explicativas con sus interacciones y las covariables) los términos que no son necesarios (*i.e.*, que no contribuyen de manera significativa a la explicación estadística de la varianza en la variable dependiente). Para conseguirlo, realicé un análisis de devianza para determinar si la variación explicada por cada término removido era significativa (*i.e.*, un valor de $p \leq 0.05$); si lo era, asumía como modelo definitivo al inmediato anterior. Utilicé el programa estadístico R (www.r-project.org) para analizar los datos.

4. RESULTADOS

En lo que sigue, presento el análisis estadístico que llevé a cabo para evaluar los resultados de los experimentos, así como el modelo que podría explicar la evaluación y estrategia que utilizan los machos de *X. variata* para resolver sus peleas. Para comenzar, efectué una revisión descriptiva del número de escamas iridiscentes (Fig. 7), del tamaño corporal (Fig. 8) y del área de la banda amarilla de cada pez (Fig. 9). El promedio y la desviación estándar de cada carácter se resumen en la tabla 2.

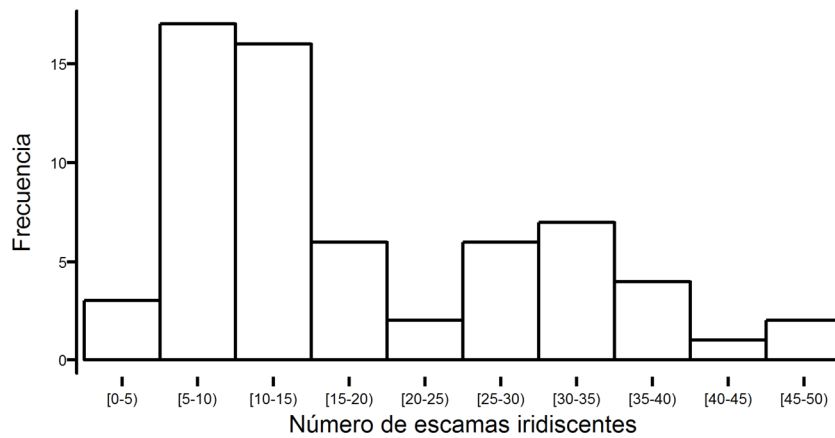


Figura 7. Histograma que muestra la distribución de la frecuencia del número de escamas iridiscentes en machos adultos *X. Variata* (n = 64).

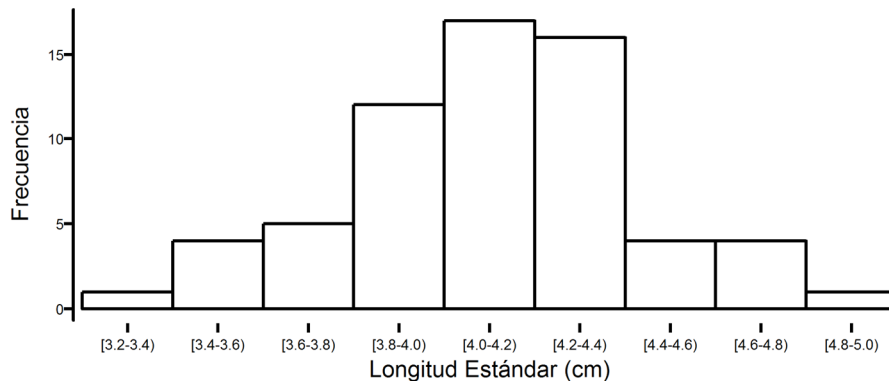


Figura 8. Histograma de la distribución de la frecuencia de la longitud estándar (cm) de los machos adultos *X. variata* (n=64)

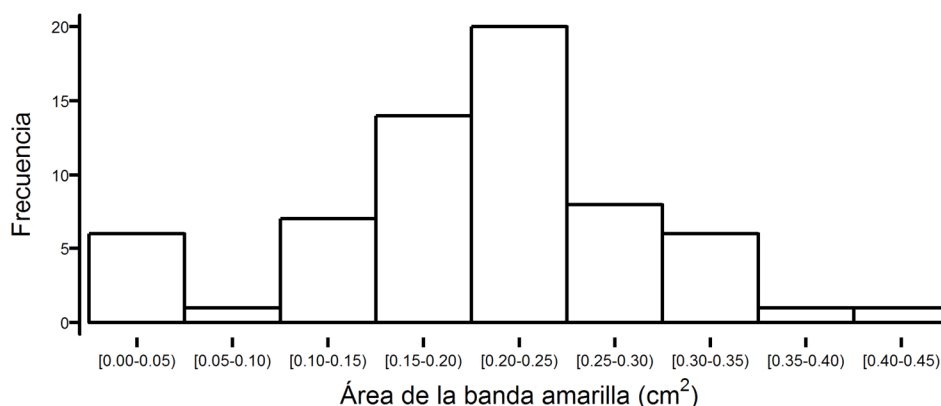


Figura 9. Histograma de frecuencia del área de la banda amarilla (cm²) de los machos adultos *X. variata* (n=64)

Tabla 2. Resumen estadístico del promedio y la desviación estándar del promedio del número de escamas iridiscentes, tamaño corporal y área de la banda amarilla.

Tratamiento	Número de escamas iridiscentes ¹	Tamaño corporal (cm)	Área de la banda amarilla (cm ²) ¹
"Muchas" escamas	27.15 ± 1.77	4.11 ± 0.056	0.20 ± 0.017
"Pocas" escamas	8.59 ± 0.54	4.08 ± 0.057	0.21 ± 0.015

¹ Corresponde a la suma de ambos lados del pez.

Después confirmé, mediante el uso de una prueba *t* para muestras emparejadas (por el orden del tamaño corporal de los peces), que los tratamientos utilizados (*i.e.*, “muchas” y “pocas” escamas iridiscentes) fueron en efecto diferentes ($t = 10.31$, g.l. = 31, $p < .001$; Fig. 10, $n = 32$). En contraste con este resultado, encontré que el área de la banda amarilla no fue diferente entre los tratamientos ($t = -0.55$, g.l. = 31, $p = .58$, $n = 32$). La temperatura del agua tampoco difirió entre los tratamientos ($t = -0.33$, g.l. = 31, $p = .73$, $n = 32$).

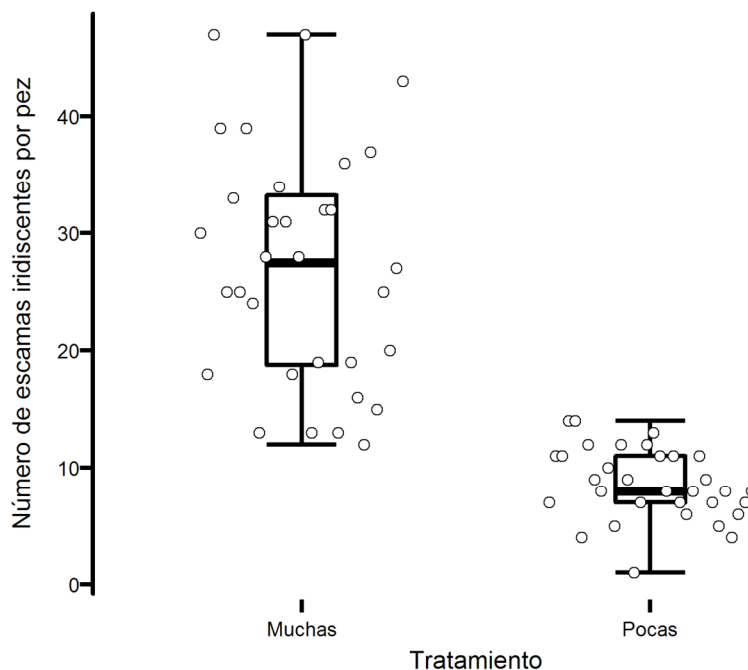


Figura 10. Gráfica de cajas del número de escamas iridiscentes por pez (círculos) en función de los tratamientos: “muchas” y “pocas” escamas iridiscentes. Cada rectángulo representa el rango de variación (*i.e.*, rango intercuartil). El segmento dentro de cada rectángulo corresponde a la mediana y las líneas verticales (*i.e.*, bigotes) que se extienden por abajo del primer cuartil y por arriba del tercer cuartil muestran el rango completo de la variación.

Por último, apliqué una prueba de correlación de Pearson para evaluar si existe una relación entre la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes y la diferencia en la proporción del área de la banda amarilla entre los machos de cada par. El resultado no fue significativo ($r = 0.26$, $t = 1.48$, g.l. = 30, $p = .14$, $n = 32$) lo que indica que los dos caracteres son probablemente independientes. Este resultado coincide con lo reportado anteriormente por Salazar-Bautista y cols. (2018).

4.1 Análisis estadístico de la definición de la pelea

No encontré una diferencia significativa entre los tratamientos (“muchas” y “pocas” escamas iridiscentes) en el número de parejas que tuvieron como pez “ganador” (*i.e.*, pez que provocó la huida del otro) al macho con el número más grande de escamas iridiscentes ($\chi^2 = 0$, g.l. = 1, $n_{\text{muchas}} = 7$, $n_{\text{pocas}} = 8$, $p = 1.00$; Tabla 3). Las parejas que no presentaron huidas fueron eliminadas de este análisis.

Tabla 3. Tabla que describe la relación entre el pez “ganador” por pareja con el número de escamas iridiscentes más grande y el tratamiento (“muchas” y “pocas” escamas iridiscentes) en peleas entre pares de machos *X. variata*.

	Tratamiento		Total
	Muchas	Pocas	
“Ganador”	4/7	5/8	9/15

4.2 Análisis estadístico del promedio por pareja de la frecuencia registrada de los comportamientos agonísticos “positivos”

La simplificación del GLMM resultó en el modelo mínimo adecuado que incluyó a los tratamientos, la diferencia en el tamaño corporal y en la proporción del área de la banda amarilla (APÉNDICE I, Tabla A1; el proceso completo de la simplificación del modelo se puede consultar en el mismo apéndice). Sin embargo, no hubo diferencias significativas entre los tratamientos ($t = 1.75$, g.l. = 20.12, $p = .09$, $n = 31$) y tampoco en el tamaño corporal y área de la banda amarilla ($p > 0.05$; APÉNDICE I, Tabla A2).

Como no encontré un efecto de los tratamientos en la frecuencia de los comportamientos agonísticos “positivos”, decidí sustituir los tratamientos por la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes (*i.e.*, variable continua), y correr el análisis estadístico nuevamente. La simplificación del GLMM resultó en un modelo mínimo adecuado que incluyó a la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes, al tamaño corporal, y la interacción entre las dos (Tabla 4; el proceso completo de la simplificación del modelo se puede consultar en el APÉNDICE II). De ellos solo la interacción tuvo un efecto significativo en el comportamiento agonístico “positivo” de las parejas ($t = 2.19$, g.l. = 25.07, $p = .03$, $n = 31$, Tabla 4).

Tabla 4. Modelo mínimo adecuado que resultó de la simplificación del modelo lineal general mixto (GLMM) aplicado al promedio por pareja de la frecuencia de los comportamientos agonísticos “positivos”.

Efectos aleatorios	Desviación estándar				
Bloque	0.58				
Residual	0.82				

Efectos fijos	Coefficiente	Error estándar	g.l.	Valor t	Valor p
Intercepto ¹	2.41	0.35	3.77	6.87	<0.01
Diferencia en la densidad de escamas iridiscentes	-0.20	0.12	25.05	-1.58	0.12
Diferencia en el tamaño corporal	-1.28	1.12	25.47	-1.13	0.26
Interacción entre la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes y la diferencia en el tamaño corporal	1.54	0.70	25.07	2.19	0.03

¹ El intercepto representa al promedio por pareja de la frecuencia de comportamientos agonísticos “positivos” si la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes y la diferencia en el tamaño corporal, así como su interacción, fueran 0.

Puedo dividir al análisis del efecto de la interacción en dos partes: a) cuando las diferencias en el tamaño corporal entre los machos de cada par fueron mayores al promedio y b) cuando fueron menores al promedio. En el primer caso, la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes entre los peces de cada par de machos tuvo un efecto positivo en el promedio de la frecuencia de los comportamientos agonísticos “positivos”. Esto es, el promedio por pareja de la frecuencia de los comportamientos agonísticos “positivos” aumentó tanto como la diferencia en la densidad de las escamas iridiscentes favoreció al individuo de referencia (*i.e.*, al pez con el tamaño corporal más grande). En el segundo caso esta relación fue inversa. Es decir, el promedio por pareja de la frecuencia de los comportamiento agonísticos “positivos” disminuyó tanto como la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes favoreció al individuo de tamaño corporal más grande (Fig. 11).

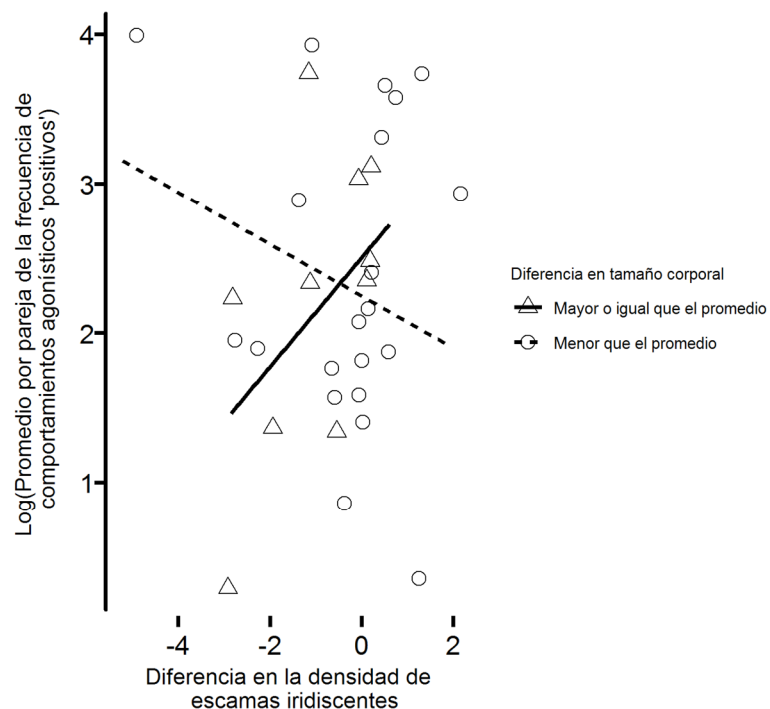


Fig. 11. Gráfica que muestra al promedio por pareja de la frecuencia de comportamientos agonísticos “positivos” en función de la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes en peces de tamaño corporal por arriba y por abajo del promedio. La línea sólida y punteada representan los valores ajustados del modelo estadístico aplicado a los datos. Las diferencias negativas en la densidad de escamas iridiscentes indican que los peces más chicos en cada par tuvieron más escamas iridiscentes.

4.3. Análisis estadístico del promedio por pareja de la frecuencia de huida

La aplicación del GLMM y su simplificación (APÉNDICE III, Tabla A6) revelaron que el modelo mínimo adecuado fue aquel que incluyó a los efectos de los tratamientos y la diferencia en el tamaño corporal en la frecuencia de huida de las parejas. No obstante, no hubo alguna diferencia entre los tratamientos que fuera significativa ($t = -0.01$, g.l. = 26, $p = .98$, $n = 32$), y tampoco en el tamaño corporal ($p > 0.05$; APÉNDICE III, Tabla A8).

Puesto que no encontré un efecto significativo de los tratamientos en la frecuencia de huida, decidí sustituirlos por la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes (*i.e.*, variable continua) en el análisis estadístico. Con la simplificación del GLMM (APÉNDICE IV, Tabla A9) obtuve un modelo mínimo adecuado que incluyó a la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes y al tamaño corporal. Sin embargo, la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes no tuvo un efecto significativo en la frecuencia de huida ($t = -1.31$, g.l. = 26, $p = .18$, $n = 32$) y tampoco lo tuvo el tamaño corporal ($p > 0.05$; APÉNDICE IV, Tabla A11).

4.4. Análisis estadístico de la latencia al primer ataque

Considerando que más del 40% de los datos correspondientes a la latencia al primer ataque fueron inusuales y después de observar mediante una prueba t para muestras emparejadas (por el orden del tamaño corporal de las parejas) la ausencia de diferencias en el promedio de la latencia al primer ataque entre los tratamientos ($t = 0.31$, g.l. = 15, $p = .75$, $n = 16$), decidí ampliar el rango de variación de los tratamientos para buscar algún efecto en la dirección que anticipaba la hipótesis. Con este objetivo, apliqué un análisis de regresión de la latencia al primer ataque en la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes. El resultado de la prueba reveló un efecto significativo positivo (Tabla 5), aunque la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes explica poca variación ($r^2 = 0.54$) en la latencia al primer ataque.

Tabla 5. Resumen del resultado de la aplicación de un análisis de regresión de la latencia al primer ataque en la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes.

	Coefficiente	Error estándar	g.l.	Valor t	Valor p
Intercepto ¹	16.46	1.32	16	12.44	<.001
Diferencia en la densidad de Escamas iridiscentes	3.64	0.83	16	4.38	<.001

¹ El intercepto representa el promedio de la respuesta si la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes fuera 0. No obstante, ninguna pareja presentó una diferencia en la densidad de escamas iridiscentes igual a cero.

No obstante, el resultado sugiere que las peleas con latencias cortas al primer ataque ocurrieron en pares de machos con diferencias en la densidad de escamas iridiscentes que favorecieron al macho con tamaño corporal más pequeño (Fig. 12). Por el contrario, las latencias largas al primer ataque ocurrieron en parejas donde la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes favoreció al macho con el tamaño corporal más grande (Fig. 12).

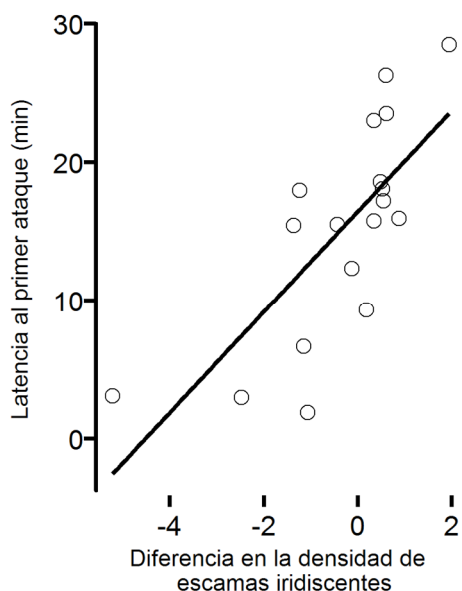


Fig 12. Gráfica que muestra la latencia al primer ataque en función de la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes entre los machos de cada par de peces. La línea sólida representa el mejor ajuste del modelo de regresión lineal a los datos. Los valores negativos en la densidad de escamas iridiscentes indican que la diferencia en el número de escamas iridiscentes favoreció a los peces más chicos en cada par.

4.5 Análisis estadístico de la duración de la pelea

Como en el análisis estadístico de la latencia al primer ataque, decidí ampliar el rango de variación de los tratamientos para buscar algún efecto en la dirección que anticipaba la hipótesis. Para esto apliqué un análisis de regresión de la duración de la pelea en la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes. El resultado de la prueba estadística reveló un efecto positivo apenas significativo (Tabla 6), por lo mismo la variación explicada en la duración de la pelea por la diferencia de la densidad de escamas iridiscentes fue escasa ($r^2 = 0.26$).

Tabla 6. Resumen del resultado de la aplicación de un análisis de regresión a la duración de la pelea en la diferencia de la densidad de escamas iridiscentes en 15 pares de peces.

	Coeficiente	Error estándar	g.l.	Valor t	Valor p
Intercepto ¹	19.74	0.94	13	20.82	<.001
Diferencia en la densidad de Escamas iridiscentes	1.89	0.88	13	2.15	0.05

¹ El intercepto representa el promedio de la respuesta si la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes fuera 0. No obstante, ninguna pareja presentó una diferencia en la densidad de escamas iridiscentes igual a cero.

En un grado reducido, este resultado sugiere que las peleas con duración corta ocurrieron cuando la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes favoreció al macho con el tamaño corporal más pequeño. Por el contrario, las peleas con duración larga se presentaron cuando la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes favoreció al individuo con tamaño corporal más grande en cada par (Fig. 13).

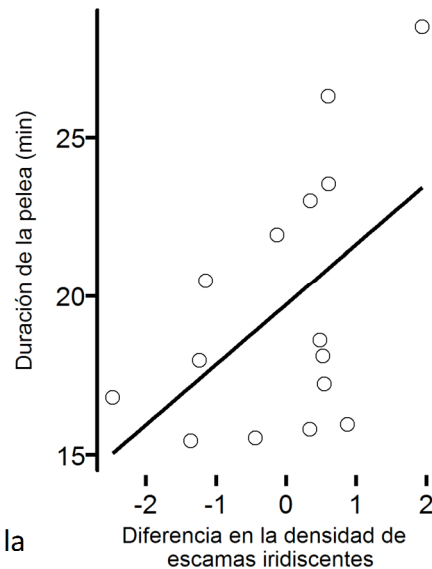


Fig 13. Gráfica que muestra la función de la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes entre los machos de cada par de peces. La línea sólida representa el mejor ajuste del modelo de regresión lineal a los datos. Las diferencias negativas en la densidad de escamas iridiscentes indican que los peces más chicos en cada par tuvieron más escamas iridiscentes.

4.6 Análisis estadístico de la correlación entre la duración de la pelea y la densidad de escamas iridiscentes

La correlación entre los costos de una pelea (*e.g.*, duración) y el potencial de acaparamiento de recursos (*i.e.*, PAR) de los participantes es una prueba utilizada para identificar el modelo de evaluación que podría explicar la definición de las peleas (Green y Patek, 2018). En particular, en peleas entre pares (formados aleatoriamente), una correlación negativa entre la duración de la pelea y el PAR del participante ganador del conflicto reflejaría lo que predice ya sea el modelo de evaluación secuencial o el de evaluación acumulada. A la vez, descartaría la posibilidad de que un modelo de desgaste

energético estuviera operando en la solución del conflicto. (Arnott y Elwood, 2009).

La correlación entre la duración de la pelea y la densidad de escamas iridiscentes del ganador ($r = -0.27$) y del perdedor ($r = 0.10$) no fue significativa ($t = -1.04$, g.l. = 13, $p = 0.31$, $n = 15$ y $t = 0.37$, g.l. = 13, $p = .71$, $n = 15$; respectivamente). Sin embargo, la dirección de cada correlación sugiere que los machos de *X. variata* podrían estar utilizando lo que predice tanto el modelo de evaluación secuencial como el de evaluación acumulada. Las parejas que no presentaron huidas fueron excluidas de este análisis.

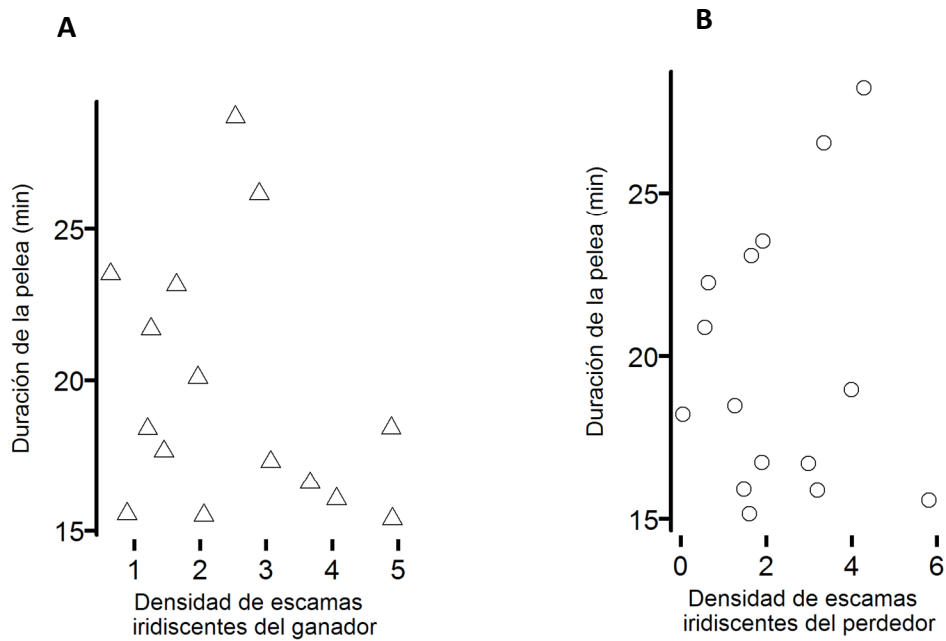


Fig 14. Gráfica que muestra la relación entre la duración de la pelea y la densidad de escamas iridiscentes del pez ganador (A) y perdedor (B) en cada pelea.

4.7 Utilización de la densidad de escamas iridiscentes como una estrategia evolutivamente estable

La utilización de las escamas iridiscentes como una estrategia para resolver peleas por recursos limitados tiene un costo, pues incrementa el riesgo de depredación (Moyaho y cols., 2004). No obstante, los beneficios de usarlas están asegurados por la preferencia que las hembras muestran por los machos con un número grande de escamas iridiscentes (Moyaho y cols., 2005; Salazar-Bautista y cols., 2018). Por lo tanto, los costos y beneficios derivados de la utilización de esta estrategia se pueden representar por las siguientes funciones:

$$f(x_1) = [1 - x_1^\alpha], \alpha > 0, 0 \leq x_1 \leq 1 \quad (6)$$

$$g(x_1 - x_2) = \left[\beta + \frac{1 - \beta}{1 + e^{-2(x_1 - x_2)}} \right], 0 \leq x_1, x_2, \beta \leq 1, \quad (7)$$

Donde $f(x_1)$ representa la proporción del tiempo de vida reproductiva (*i.e.*, el período desde que comienza la vida adulta del individuo hasta que muere) correspondiente al macho que elige la proporción de la densidad de escamas iridiscentes x_1 (Fig. 15). $g(x_1 - x_2)$ representa la proporción de los apareamientos obtenidos por la utilización de la proporción de la densidad de escamas iridiscentes x_1 respecto a x_2 (Fig. 16). α representa la tasa con la que el tiempo de vida reproductiva se reduce al utilizar la proporción de la densidad de escamas iridiscentes x_1 y β representa la proporción mínima de apareamientos para un macho en particular.

Ahora bien, asumiendo que la preferencia de los depredadores (*e.g.*, *Thamnophis melanogaster*) por un número más grande de escamas iridiscentes reduzca el tiempo de vida reproductiva de los machos *X. variata* en aproximadamente un 50% (Este porcentaje fue calculado tomando como referencia los resultados obtenidos por Moyaho y cols., 2004) respecto a los peces con un número de escamas iridiscentes más pequeño, es posible proponer $\alpha = 2$ (Fig. 15). Por otra parte, asumiendo que el número de apareamientos de los machos con un número de escamas iridiscentes más grande sea aproximadamente 3 veces más grande (Esta proporción fue estimada tomando como referencia los resultados obtenidos por Salazar-Bautista y cols.; 2018) que el de los machos con un número de escamas iridiscentes más pequeño, es posible proponer un valor para beta igual a 0.2 (Fig. 16).

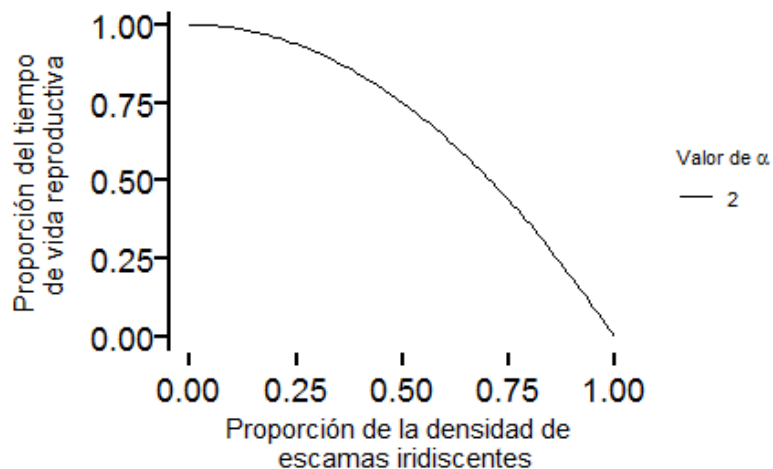


Fig 15. Gráfica que muestra la proporción del tiempo de vida reproductiva de los machos *X. variata* en función de la proporción de la densidad de escamas iridiscentes suponiendo que $\alpha = 2$. El valor de α fue elegido considerando que la proporción de vida reproductiva de los machos con más escamas iridiscentes se reduce en un 50% respecto a los machos con un número de escamas iridiscentes más pequeño. Este porcentaje fue calculado tomando como referencia los resultados obtenidos por Moyaho y cols. (2014).

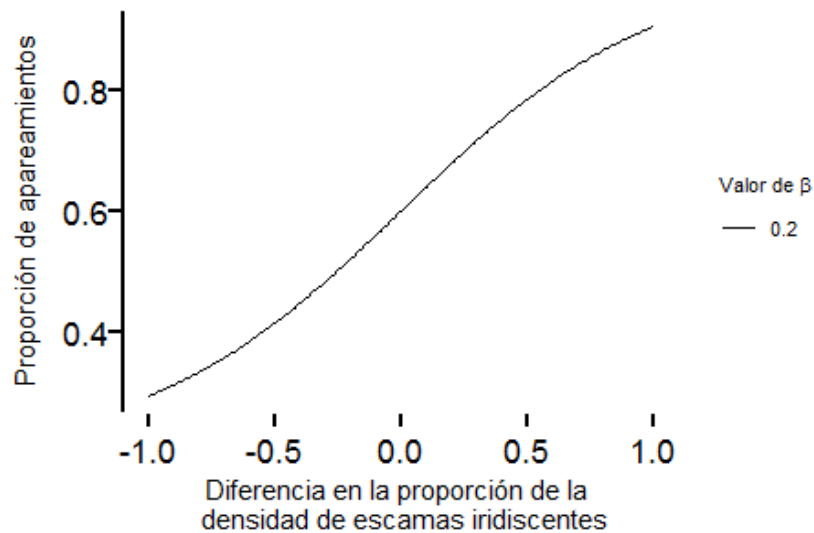


Fig 16. Gráfica que muestra la proporción de apareamientos de los machos de *X. variata* en función de la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes para $\beta = 0.2$. El valor de β fue elegido considerando que la proporción de apareamientos de los machos con más escamas iridiscentes se incrementa aproximadamente 3 veces más respecto a los machos con un número de escamas iridiscentes más pequeño. Esta proporción fue calculada tomando como referencia los resultados obtenidos por Salazar-Bautista y cols. (2018).

Así, los costos y beneficios derivados de seleccionar la proporción de la densidad de escamas iridiscentes x_1 se obtienen de la función de utilidad siguiente:

$$CB(x_1, x_1 - x_2) = [1 - x_1^\alpha] \times \left[\beta + \frac{1 - \beta}{1 + e^{-2(x_1 - x_2)}} \right] \quad (8)$$

Ahora bien, para obtener la proporción de la densidad de escamas iridiscentes x_1 que maximice el resultado de la ecuación (8) con respecto a la proporción de la densidad de escamas iridiscentes x_2 , se puede utilizar un proceso (*i.e.*, juego) que permita evaluar la

utilidad de utilizar cada posible proporción de escamas iridiscentes x_1 en la población. Es decir, un proceso que permita analizar el resultado de que cada posible estrategia x_1 compita con todas las posibles estrategias x_2 que los individuos de la población pueden utilizar. El resultado de este proceso de competencia se puede observar en la fig. 17. En el cual, el punto de intersección entre la utilidad de utilizar la estrategia x_1 y la utilidad de utilizar la estrategia x_2 indica la existencia de una EEE (*i.e.*, $x_1 = x_2 = 0.30$). Este valor representa la proporción de escamas iridiscentes que maximiza la función de utilidad CB cuando ninguna otra proporción de escamas iridiscentes diferente puede superar la utilidad derivada de utilizar la estrategia x_1 , lo que la hace estable.

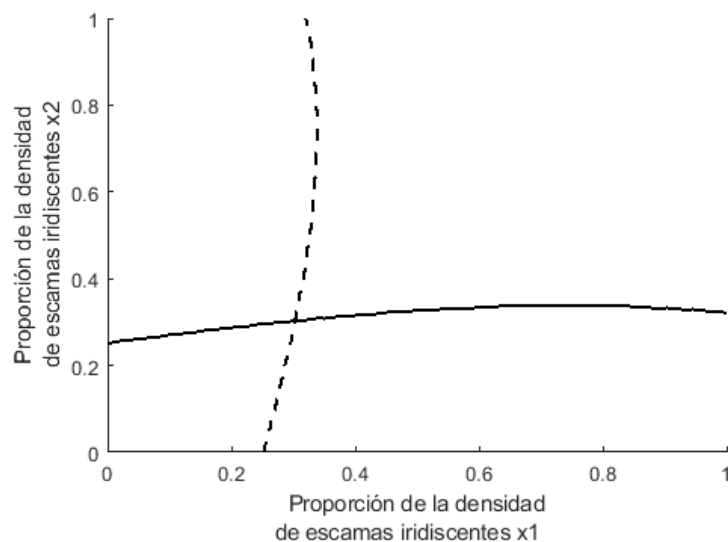


Fig 17. Gráfica que muestra la mejor elección de la proporción de la densidad de escamas iridiscentes para x_1 (línea punteada) y x_2 (línea sólida), cuando la proporción del tiempo de vida reproductiva corresponde a $\alpha = 2$ y la proporción de apareamientos es la representada por $\beta = 0.2$. El punto de la intersección entre la proporción de la densidad de escamas iridiscentes x_1 y x_2 indica la existencia de una EEE.

También es posible encontrar el valor de x_1 que maximice el resultado de la ecuación (8) respecto a la proporción de escamas iridiscentes x_2 derivando con respecto a x_1 e igualando a cero:

$$\frac{[1 - x_1^\alpha]}{[\alpha x_1^{\alpha-1}]} = \frac{\beta + \frac{1-\beta}{1+e^{-2(x_1-x_2)}}}{\frac{2(1-\beta)(e^{-2(x_1-x_2)})}{(1+e^{-2(x_1-x_2)})^2}} \quad (9)$$

La ecuación (9) representa la posibilidad de encontrar un punto de equilibrio (*i.e.*, solución) entre el tiempo de vida reproductiva del pez con la proporción de escamas iridiscentes x_1 , y los apareamientos obtenidos por la utilización de la proporción de la densidad de escamas iridiscentes x_1 respecto a x_2 .

Por último, el análisis de los escenarios en los que la ecuación (9) resulta en un equilibrio, conduce a anticipar algunas conclusiones generales. Por ejemplo, un incremento en la tasa de apareamientos en función de la diferencia de la densidad de escamas iridiscentes de x_1 respecto a x_2 , reduciría el segundo miembro de la ecuación. Por lo tanto, conseguir balancear la ecuación requeriría incrementar la densidad de escamas iridiscentes x_1 , porque en el primer miembro de la ecuación (9) $f(x_1)$ representa una función decreciente de x_1 . Como consecuencia, una proporción más grande en la densidad de escamas iridiscentes conduciría a una reducción del primer miembro de la ecuación, encontrando así un equilibrio.

5. DISCUSIÓN

El objetivo de este trabajo fue determinar si el número diferencial de escamas iridiscentes es una característica que los machos *X. variata* podrían usar para definir al ganador y perdedor en una pelea. Para esto, puse a prueba las predicciones derivadas de la hipótesis que propuse: 1) En los pares de machos con más escamas iridiscentes que la mediana de una muestra, la proporción de peleas que se resolvería a favor del pez con más escamas sería mayor que en el caso de los pares con menos escamas iridiscentes que la mediana. 2) Que un par de machos de tamaño corporal similar, con un número de escamas iridiscentes superior a la mediana de una muestra, definiría el resultado de una pelea más rápido que los pares de machos con menos escamas iridiscentes que la mediana. Con este objetivo realicé una serie de experimentos en los que primero formaba dos grupos de machos con base en la mediana de su número de escamas iridiscentes. Cada grupo de peces representó a un tratamiento (*i.e.*, peces con “muchas” escamas iridiscentes y peces con “pocas” escamas iridiscentes). Luego formaba pares de machos de tamaño similar en cada tratamiento. Finalmente, los experimentos consistieron en observar las peleas entre los machos de cada par teniendo a la pecera (*i.e.*, territorio) como único recurso bajo disputa. Videograbé las peleas durante 30 minutos y una persona ajena a los intereses del estudio registró la frecuencia de las pautas de comportamientos agonístico que se observaron en cada tratamiento. A pesar de que ninguna de las predicciones de la hipótesis se cumplió, los resultados en su conjunto sugieren que los machos *X. variata* si podrían estar utilizando sus escamas iridiscentes al menos como una pista para resolver

sus peleas.

5.1 Resultado de las peleas entre pares de machos de *X. variata*

Los tratamientos no tuvieron un efecto significativo en la definición de las peleas y el tiempo que tomó a los peces resolverlas; tener “muchas” o “pocas” escamas iridiscentes no parece ser un factor determinante. Una posible explicación de tal resultado es que el número de los tratamientos usado no fue lo suficientemente grande como para identificar un posible efecto de la variación en el número de escamas iridiscentes en el resultado de las peleas. Esto puede sustentarse si consideramos que la distribución en el número de escamas iridiscentes en los machos de *X. variata* (Fig. 7) muestra una variación continua, y que por lo tanto los peces con un número de escamas iridiscentes cercano a la mediana (*i.e.*, nivel intermedio) impidieron ver los efectos buscados al mezclarse con ambos tratamientos. Por lo tanto, la incorporación de al menos un tratamiento más habría removido el efecto que los machos con nivel “intermedio” de escamas iridiscentes parece haber tenido en el resultado de las peleas.

Incrementar el número de tratamientos haciendo más amplio el rango de variación en el número de escamas iridiscentes establecería entre los pares de machos diferencias que podrían traducirse en un rango de respuesta también amplio. Como consecuencia habría más posibilidades de hallar un efecto de los tratamientos en la definición de las peleas. Así, un reconocimiento del PAR (*i.e.*, potencial de acaparamiento de recursos) por cada individuo podría observarse a medida que las peleas ocurrieran entre pares de

machos con más escamas iridiscentes. Entonces, cada pelea se definiría en favor del pez con el PAR más grande, y en períodos más cortos reduciendo el riesgo de una lesión o herida. Por el contrario, a medida que las parejas tuvieran menos escamas iridiscentes, no habría índices que identificaran al macho con el potencial de acaparamiento de recursos (*i.e.*, PAR) más grande. Por lo tanto, las peleas tendrían que resolverse a través de un número más grande de interacciones agresivas y en períodos más largos, lo que incrementaría el riesgo de recibir una herida o lesión. Este comportamiento se ha observado en estudios previos. Por ejemplo, cuando el tamaño de la mancha escarlata en el plumaje del pecho de los machos de *Nectarinia Johnstoni* fue reducido experimentalmente (*i.e.*, cortando las plumas de color escarlata) las peleas por recursos (*e.g.*, néctar) mostraron un número de agresiones más grande que cuando el tamaño de la mancha escarlata se incrementó (*i.e.*, pegando plumas de color escarlata; Evans y Hatchwell, 1992).

El efecto de incorporar una variable continua (*i.e.*, con más niveles) se vio de hecho reflejado al remover los tratamientos usados del análisis estadístico y sustituirlos con la densidad de escamas iridiscentes. Con este cambio, fue posible observar un efecto de la interacción entre el tamaño corporal y la densidad de escamas iridiscentes en el comportamiento agonístico “positivo” de cada par de peces. Lo que se puede explicar si se admite que el tamaño corporal en los peces es un rasgo variable (debido a su crecimiento indeterminado; Bradbury y Vehrencamp, 2011) que puede funcionar como un indicador de la habilidad de pelea de un individuo y por lo tanto de su PAR (Hardy y Briffa, 2013). El

efecto de la interacción se tradujo en peleas menos agresivas cuando las asimetrías en el tamaño corporal se redujeron y la densidad de escamas iridiscentes favoreció al macho de mayor tamaño. Esta interpretación es consistente con estudios previos. Por ejemplo, las peleas entre los machos de tamaño corporal similar fueron más cortas en la especie *Xiphophorus helleri* cuando el pez ganador tenía una cola de espada más larga en relación a su tamaño corporal (Prenter y cols, 2007).

Por otra parte, también es probable que el tamaño de la muestra utilizada en los experimentos que realicé no haya sido lo suficientemente grande como para observar un efecto de los tratamientos. El rango amplio de variación que mostraron las variables de interés en cada tratamiento apoya esta posibilidad. Por ejemplo, la frecuencia de ataques y huidas entre los machos de cada par tuvo un coeficiente de variación superior al 150% en ambos tratamientos. Por lo tanto, es probable que el efecto de los tratamientos se haya diluido debido a la magnitud de la variación observada en las variables dependientes. El tamaño de la muestra pudo entonces no ser suficientemente grande como para detectar la existencia de algún efecto de los tratamientos. Por lo tanto, en estudios futuros podría considerarse incrementar el tamaño de la muestra para disminuir el error en la estimación de los parámetros estadísticos (Cohen, 1998).

La prueba de correlación entre la duración de la pelea y la densidad de las escamas iridiscentes del ganador de una pelea es un ejemplo que ilustra la dirección que podrían tomar los resultados incrementando el tamaño de la muestra. Si bien el tamaño de la muestra no fue lo suficientemente grande como para observar un resultado significativo

estadísticamente, la dirección de la correlación indica que la duración de la pelea se redujo con el aumento en la densidad de las escamas iridiscentes del pez ganador. Es posible que esto se deba a que las escamas iridiscentes podrían funcionar como un indicador del PAR de cada individuo en peleas entre pares de peces con tamaños corporales similares. Puesto que la posibilidad de identificar asimetrías (*i.e.*, PAR) que definan al ganador de una pelea aumentaría con la densidad de escamas iridiscentes, entonces se podría proponer que un modelo de evaluación secuencial explicaría la forma de evaluación que los machos emplean para definir las peleas (Hardy y Briffa, 2013). Esta interpretación concuerda con lo observado en estudios previos. Por ejemplo, en peleas por recursos escasos (*e.g.*, madrigueras) entre individuos del camarón mantis (*Neogonodactylus bredini*), la correlación negativa entre la duración de la pelea y el PAR del oponente ganador indicó la posibilidad de que estos crustáceos utilicen estrategias de evaluación secuencial para resolver conflictos por recursos (Green y Patek, 2018).

Por último, también es posible que las asimetrías en la estimación del valor del recurso bajo disputa (*i.e.*, el espacio de la pecera) produjeran la ausencia de efectos de los tratamientos en el resultado de las peleas. Esto es, la definición de una pelea no solo depende de las asimetrías que pudieran existir en el PAR de los contendientes, sino también del valor que los oponentes asignen al recurso por el cual compiten (Rohwer, 1982). Es posible que en los experimentos que realicé el territorio no haya representado un recurso lo suficientemente valioso que superara los costos de escalar el conflicto. Esta explicación es consistente con los resultados de los experimentos realizados por Salazar-

Bautista y cols. (2018). Durante la formación de jerarquías de dominancia, los machos de *X. variata* con más escamas iridiscentes fueron los peces más dominantes y con más acceso a las hembras (*i.e.*, recurso valioso). Por lo tanto, la utilización de recursos de mayor valor (*e.g.*, territorios más pequeños o hembras) en experimentos futuros podría ayudar a establecer diferencias definitivas de parte de los tratamientos.

Es probable que el valor del recurso explique la presencia de latencias cortas al primer ataque, cuando la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes favoreció al pez más pequeño. Esto explicaría por qué los peces pequeños, asignando un valor más alto al territorio, decidieron comenzar las peleas más rápido que los peces de mayor tamaño. Esto mismo ha sido observado en otras especies, como por ejemplo en la perca sol (*Lepomis gibbosus*) cuyos individuos más pequeños tienden a efectuar el primer ataque cuando el valor estimado del recurso (alimento) aumenta (Dugatkin y Ohlsen, 1990).

En resumen, es posible que los machos de *X. variata* estén utilizando sus escamas iridiscentes como un indicador de la capacidad que pueden tener para definir favorablemente una pelea por el acceso a recursos limitados. Es necesario añadir que los costos en los que incurren los participantes de una pelea dependerán del contexto (*i.e.*, asimetrías en el valor del recurso) y de la diferencia en su PAR. Por lo mismo, la definición de las peleas por recursos con un costo bajo no es tarea fácil, ha requerido que los peces utilicen estrategias que contribuyan a resolver el conflicto sin costos graves (Lachmann y cols., 2001). Esta podría ser la razón por la que indicadores como los parches de colores

conspicuos en algunas aves, o las escamas iridiscentes de los peces, podrían facilitar la identificación del PAR de cada individuo en peleas por recursos. Ello podría contribuir a establecer asimetrías entre los oponentes que conduzcan a resolver conflictos de manera pronta y con un costo mínimo. Por el contrario, la ausencia de estos indicadores podría incrementar los costos de las peleas. Por lo tanto, es plausible que las escamas iridiscentes funcionen como parte de una estrategia que permita a los machos de *X. variata* mejorar su adecuación.

Finalmente, considerando que el PAR es un indicador multidimensional (Hardy y Briffa, 2013), experimentos futuros que incluyan rasgos morfológicos (*e.g.*, área de la banda amarilla) o de comportamiento adicionales, o recursos de valor distinto para los oponentes, podrían ayudar a comprender mejor la función de las escamas iridiscentes en la definición de las peleas entre machos *X. variata*.

6. CONCLUSIÓN

La conclusión general de este estudio es que si bien ninguna de las predicciones planteadas se cumplió, los resultados en su conjunto sugieren que los machos de *X. variata* sí podrían utilizar sus escamas iridiscentes como un indicador de capacidad para ganar peleas. Por lo que las perspectivas de este trabajo son: 1. Estudiar la posibilidad de que un número de tratamientos más grande y recursos realmente limitados (*e.g.*, territorios más pequeños o hembras) contribuyan a observar diferencias en la identificación de asimetrías en el PAR de los contendientes en peleas entre pares; 2.

Estudiar la posibilidad de que un tamaño de muestra más grande permita observar un efecto estadísticamente significativo del número de escamas iridiscentes en el resultado de las peleas y 3. Estudiar la posibilidad de que los machos de *X. variata* utilicen el número de escamas iridiscentes como una EEE para resolver peleas por recursos, cuando las diferencias en tamaño corporal son reducidas.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andersson, M. y Simmons, L. W. (2006). Sexual selection and mate choice. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 21(6), 296-302.
- Arnott, G. y Elwood, R. W. (2009). Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*, 991-1004.
- Bakker T. C. M. , Feuth de bruijn E. y Sevenster P. (1989). Asymmetrical effects of prior winning and losing on dominance in sticklebacks (*Gasterosteus-aculeatus*). *Ethology*, 82:224–229.
- Bean, T. H. (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.
- Benson, K.E. y Basolo. A.L. (2006). Male–male competition and the sword in male swordtails, *Xiphophorus helleri*. *Animal behaviour*, 71, 129-134.
- 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*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc.
- Cohen, J. (1998). *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences*. New York, New York, USA: LAWRENCE ERLBAUM ASSOCIATES.
- 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. (1876). *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray.
- Dawkins, J. R. y Davies, N. B. (1982). *The extended phenotype: The gene as the unit of selection*. Oxford: University Press.
- Enquist, M. y Leimar, O. (1983). Evolution of fighting behaviour: decision rules and

- assessment of relative strength. *Journal of theoretical biology*, 102(1), 387-410.
- Evans M.R. y Hatchwell B. J. (1992). An Experimental Study of Male Adornment in the Scarlet-Tufted Malachite Sunbird: II. The Role of the Elongated Tail in Mate Choice and Experimental Evidence for a Handicap. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29(6), 421-427.
- Fitzsimons, J. M. (1972). A revision of two genera of goodeid fishes (Cyprinodontiformes, Osteichthyes) from the Mexican plateau. *Copeia*, 728-756.
- Francis, R.C., Jacobson, B., Wingfield, J.C. y Fernald, R.D. (1992). Castration Lowers Aggression but not Social Dominance in Male *Haplochromis burtoni* (Cichlidae). *Ethology*, 90, 247–255.
- Gentleman R. C. y Ihaka G. R. (1993). The R project. *R Core Team*.
- Green, P.A. y Patek, S.N. (2018). Mutual assessment during ritualized fighting in mantis shrimp (Stomatopoda). *Proc. R. Soc. B*.
- Hall, M. y Halliday, T. (1998). *Behaviour and evolution*. Berlin: Springer-Verlag.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. *Journal of theoretical biology*, 7(1), 1-16.
- Hardy, I. y Briffa, M. (2013). *Animal Contests*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hurd, W. D. (1997). Cooperative signalling between opponents in fish fights. *Animal behaviour*, 54(1), 1309-1315.
- 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, México.
- Kokko H., Griffith S.C. y Pryke S.R. (2014). The hawk–dove game in a sexually reproducing species explains a colourful polymorphism of an endangered bird. *Proc. R. Soc. B*, 281: 20141794.
- Kokko, H. (2007). *Modelling for field biologists and other interesting people*. Cambridge: University Press.
- 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.
- Lachmann, M., Számadó, S. y Bergstrom, C. T. (2001). Cost and conflict in animal signals and human language. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98 (23) 13189-13194.
- Lively, C. M. (1986a). Competition, comparative life histories, and maintenance of shell dimorphism in a barnacle. *Ecology*, 67, 858–864.
- Manning, A. (1979). *An introduction to animal behaviour*. London: Addison-Wesley publishing company.
- 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.
- Maynard Smith, J. (1974). The theory of games and evolution of animal conflicts. *Journal of theoretical biology*, 47(1), 209-221.
- Maynard Smith, J. y Parker, G. A. (1976). The logic of asymmetric contests. *Animal behaviour*, 24, 159-175.
- Maynard Smith, J. y Price, G. R. (1973). The logic of Animal Conflict. *Nature*, 246, 15-18.
- Miller, R.R., Mincley, W.L. y Norris, S.M. (2005). *Freshwater fishes of Mexico*. The University of Chicago Press.
- Mitchell K. y Ryan J. (2003). *Game theory models of animal behavior*. Lexington: The Consortium for Mathematics and Its Applications (COMAP), Inc.
- Moyaho A., Macías García C. y Ávila-Luna E. (2004). Mate choice and visibility in the expression of a sexually dimorphic trait in a goodeid fish (*Xenotoca variatus*). *Canadian Journal of Zoology*, 82:1917-1922.
- Moyaho, A., Macías Garcia, C. y Manjarrez, J. (2004). Predation risk is associated with the geographic variation of a sexually selected trait in a viviparous fish, *Xenotoca variata*. *Journal of Zoology*, 262, 265-270.
- Neil, S. J. (1985). Size assessment and cues: studies of hermit crab contests. *Behaviour*,

92(1/2), 22-38.

- Olmos-Santiago, N. S. (2018). Descripción morfológica y funcional de las estructuras que producen color iridiscente en las escamas de los peces *Xenotoca variata*. *En proceso de publicación*.
- Parenti, L. (1981). A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinidontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 168:335–557.
- Parker, G. A. (1974). Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of theoretical biology*, 47(1), 223-243.
- Payne, R. J. (1998). Gradually escalating fights and displays: The cumulative assessment model. *Animal behaviour*, 56, 651-662.
- Payne, R. J. H. y Pagel, M. (1997). Why do animals repeat displays? *Animal Behaviour*, 54, 109-119.
- Rohwer, S. (1982). The Evolution of Reliable and Unreliable Badges of Fighting Ability. *American Zoologist*, 22(3), 531-546.
- 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 García, C. y Moyaho, A. (2018). 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*.
- Slovan, K., Balshine, S., Wilson, R. (2005). *Behaviour and Physiology of Fish*. San Diego, US: Academic Press.
- Stevenson, P. A. y Rillich, J. (2015). Adding up the odds—Nitric oxide signaling underlies the decision to flee and post-conflict depression of aggression. *Science Advances*, 1, e1500060.
- Winberg, S., y Nilsson, G.E. (1992). Induction of social dominance by L-dopa treatment in Arctic charr. *Neuroreport: An International Journal for the Rapid Communication of Research in Neuroscience*, 3(3), 243-246.

APÉNDICE

I. Proceso de simplificación del modelo para explicar la variación de los comportamientos agonísticos “positivos” en las peleas entre pares de machos *X. variata*

La simplificación del modelo consistió en remover secuencialmente los términos del modelo máximo cuya contribución a la variación del promedio por pareja de la frecuencia de comportamientos agonísticos “positivos” no fue significativa. Para esto, utilicé pruebas de máxima verosimilitud para comparar la cantidad de variación en el comportamiento agonístico “positivo” 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). Utilicé el logaritmo natural para ajustar la frecuencia de comportamientos agonísticos “positivos” a una distribución normal. Evalué la normalidad de los datos transformados utilizando la prueba de Shapiro-Wilk, la cual indicó que no existía evidencia suficiente para rechazar la hipótesis nula que propone que los datos transformados siguen una distribución normal ($W=0.96$, $n = 31$, $p=0.43$). Por último, utilicé la regla de Tukey (*i.e.*, 1.5 veces el rango intercuartil) para detectar y eliminar del análisis una observación extraordinaria.

Tabla A1. Resumen de la simplificación del modelo para obtener el modelo mínimo adecuado correspondiente al promedio por pareja de la frecuencia de los comportamientos agonísticos “positivos” que consideró al tratamiento (“muchas” y “pocas” escamas iridiscentes), a la diferencia en el tamaño corporal y a la diferencia en el área de la banda amarilla como efectos fijos y al bloque como efecto aleatorio.

Etapa	Simplificación	Término removido	g.l.	Valor L	Valor <i>p</i>
Modelo máximo	Trt + TC + Bda + [Trt : TC] + [Trt : Bda] + [TC : Bda] + [Trt : TC : Bda] + (bloque)				
1	Trt + TC + Bda + [Trt : TC] + [Trt : Bda] + [TC : Bda] + (bloque)	[Trt : TC : Bda]	1	4.14	0.04

“Trt” : Tratamiento (“muchas” y “pocas” escamas iridiscentes), “TC” : Diferencia en el tamaño corporal, “Bda” : Diferencia en el área de la banda amarilla.

Tabla A2. Modelo lineal general mixto (GLMM) aplicado al promedio por pareja de la frecuencia de los comportamientos agonísticos “positivos”.

Efectos aleatorios	Desviación Estándar
Bloque	0.67
Residual	0.73

Efectos fijos	Coefficiente	Error estándar	g.l.	Valor t	Valor p
Intercepto ¹	2.25	0.44	5.94	5.10	< 0.01
Tratamiento “muchas” escamas iridiscentes	0.04	0.44	20.25	0.10	0.91
Diferencia en el tamaño corporal	2.23	2.73	20.22	0.81	0.42
Diferencia en la proporción del área de la banda amarilla	13.70	17.08	20.41	0.80	0.43
Interacción entre el tratamiento “muchas” escamas iridiscentes y la diferencia en el tamaño corporal	-5.26	2.99	20.12	-1.75	0.09
Interacción entre el tratamiento “muchas” escamas iridiscentes y la diferencia en la proporción del área de la banda amarilla	-31.34	25.23	20.05	-1.24	0.22
Interacción entre la diferencia en el tamaño corporal y la diferencia en la proporción del área de la banda amarilla	313.15	189.00	20.39	1.65	0.11
Interacción entre el tratamiento “muchas” escamas iridiscentes, la diferencia en el tamaño corporal y la diferencia en la proporción del área de la banda amarilla	-368.85	201.79	20.25	-1.82	0.08

¹ El intercepto representa al promedio por pareja de la frecuencia de comportamientos agonísticos “positivos” para el tratamiento de “pocas” escamas iridiscentes si la diferencia en el tamaño corporal y la diferencia en la proporción del área de la banda amarilla, así como su interacción, fueran 0.

II. Proceso de simplificación del modelo para explicar la variación de los comportamientos agonísticos “positivos” en las peleas entre pares de machos *X. variata* que consideró a la densidad de escamas iridiscentes en lugar de los tratamientos

La simplificación del modelo consistió en remover secuencialmente los términos del modelo máximo cuya contribución a la variación del promedio por pareja de la frecuencia de comportamientos agonísticos “positivos” mostrados en las peleas entre machos de *X. variata* no fue significativa (Tablas A3). Con este fin, utilicé pruebas de máxima verosimilitud para comparar la cantidad de variación en el comportamiento agonístico “positivo” 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 A5). Utilicé el logaritmo natural para ajustar la frecuencia de comportamientos agonísticos “positivos” a una distribución normal. Por último, utilicé la regla de Tukey (*i.e.*, 1.5 veces el rango intercuartil) para detectar y eliminar del análisis una observación extraordinaria.

Tabla A3. Resumen de la simplificación del modelo para obtener el modelo mínimo adecuado correspondiente al promedio por pareja de la frecuencia de los comportamientos agonísticos “positivos” que consideró a la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes, a la diferencia en el tamaño corporal y a la diferencia en la proporción del área de la banda amarilla como efectos fijos y al bloque como efecto aleatorio.

Etapa	Simplificación	Término removido	g.l.	Valor L	Valor <i>p</i>
Modelo máximo	Sca + TC + Bda + [Sca : TC] + [Sca : Bda] + [TC : Bda] + [Sca : TC : Bda] + (bloque)				
1	Sca + TC + Bda + [Sca : TC] + [Sca : Bda] + [TC : Bda] + (bloque)	[Sca : TC : Bda]	1	1.10	0.29
2	Sca + TC + Bda + [Sca : TC] + [Sca : Bda] + (bloque)	[TC : Bda]	1	2.24	0.13
3	Sca + TC + Bda + [Sca : TC] + (bloque)	[Sca : Bda]	1	1.81	0.17
4	Sca + TC + [Sca : TC] + (bloque)	Bda	1	0.63	0.42
5	Sca + TC + (bloque)	[Sca : TC]	1	4.89	0.02

“Sca” : Diferencia en la densidad de escamas iridiscentes, “TC” : Diferencia en el tamaño corporal, “Bda” : Diferencia en la proporción del área de la banda amarilla.

Tabla A4. Modelo lineal general mixto (GLMM) máximo aplicado al promedio por pareja de la frecuencia de los comportamientos agonísticos “positivos”.

Efectos aleatorios	Desviación Estándar				
Bloque	0.65				
Residual	0.79				

Efectos fijos	Coefficiente	Error estándar	g.l.	Valor t	Valor <i>p</i>
Intercepto ¹	2.20	0.41	5.05	5.26	<0.01
Diferencia en la densidad de escamas iridiscentes	-0.13	0.21	20.60	-0.61	0.54
Diferencia en el tamaño corporal	3.38	3.01	20.42	1.12	0.27
Diferencia en el área de la banda amarilla	-3.59	16.50	20.98	-0.21	0.82
Interacción entre la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes y la diferencia en el tamaño corporal	3.04	1.32	20.54	2.30	0.03
Interacción entre la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes y la diferencia en el área de la banda amarilla	6.65	10.25	20.15	0.64	0.52
Interacción entre la diferencia en el tamaño corporal y la diferencia en el área de la banda amarilla	262.63	162.22	20.49	1.61	0.12
Interacción entre la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes, la diferencia en el tamaño corporal y la diferencia en el área de la banda amarilla	69.04	75.09	20.03	0.91	0.36

¹ El intercepto representa al promedio por pareja de la frecuencia de comportamientos agonísticos “positivos” si la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes, la diferencia en el tamaño corporal y la diferencia en el área de la banda amarilla, así como su interacción, fueran 0.

Tabla A5. Modelo lineal general mixto (GLMM) mínimo adecuado aplicado al promedio por pareja de la frecuencia de los comportamientos agonísticos “positivos”.

Efectos aleatorios	Desviación Estándar				
Bloque	0.58				
Residual	0.82				

Efectos fijos	Coefficiente	Error estándar	g.l.	Valor t	Valor p
Intercepto ¹	2.41	0.35	3.77	6.87	<0.01
Diferencia en la densidad de escamas iridiscentes	-0.20	0.12	25.05	-1.58	0.12
Diferencia en el tamaño corporal	-1.28	1.12	25.47	-1.13	0.26
Interacción entre la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes y la diferencia en el tamaño corporal	1.54	0.70	25.07	2.19	0.03

¹ El intercepto representa al promedio por pareja de la frecuencia de comportamientos agonísticos “positivos” si la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes y la diferencia en el tamaño corporal, así como su interacción, fueran 0.

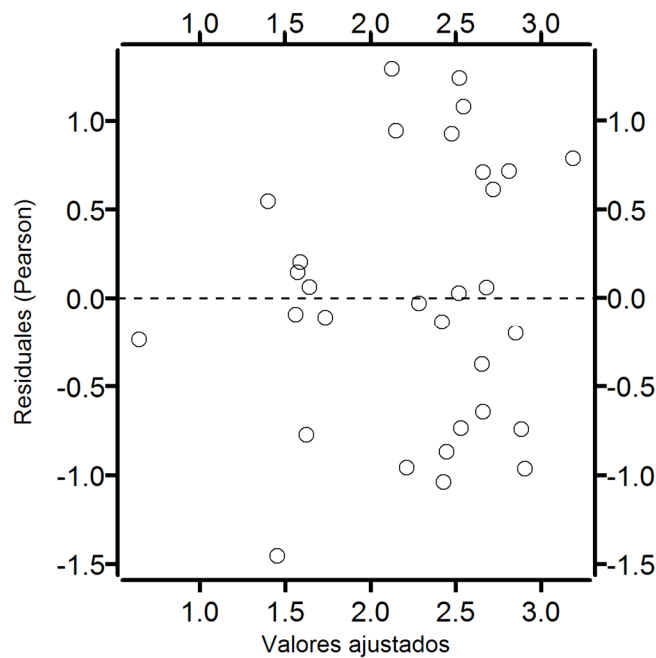


Fig A1. Gráfica que muestra los valores residuales en función de los valores ajustados correspondientes al GLMM mínimo adecuado

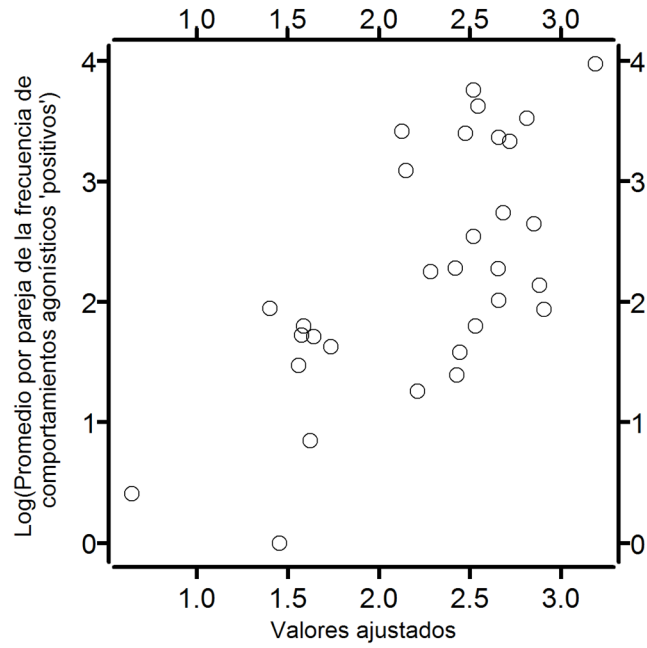


Fig A2. Gráfica que muestra la frecuencia de comportamientos agonísticos “positivos” en función de los valores ajustados correspondientes al GLMM mínimo adecuado.

III. Proceso de simplificación del modelo para explicar la variación en el promedio de la frecuencia de huidas en las peleas entre pares de machos *X. variata*

La simplificación del modelo consistió en remover secuencialmente los términos del modelo máximo cuya contribución a la variación del promedio por pareja de la frecuencia de huidas presentadas en las peleas entre machos de *X. variata* no fue significativa (Tabla A6). Para esto, utilicé pruebas de máxima verosimilitud para comparar la cantidad de variación en la frecuencia de huidas 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 A8).

Tabla A6. Resumen de la simplificación del modelo para obtener el modelo mínimo adecuado correspondiente a al promedio por pareja de la frecuencia de huidas que consideró al tratamiento (“muchas” y “pocas” escamas iridiscentes) y a la diferencia en el tamaño corporal como efectos fijos y a la diferencia en la proporción del área de la banda amarilla y al bloque como efectos aleatorios.

Etapa	Simplificación	Término removido	g.l.	Valor L	Valor <i>p</i>
Modelo máximo	Trt + TC + [Trt : TC] + (Bda) + (bloque)				
1	Trt + TC + (Bda) + (bloque)	[Trt : TC]	1	0.38	0.53
2	TC + (Bda) + (bloque)	Trt	1	8.21	<0.01

“Trt” : Tratamiento (“muchas” y “pocas” escamas iridiscentes), “TC” : Diferencia en el tamaño corporal, “Bda” : Diferencia en la proporción del área de la banda amarilla.

Tabla A7. Modelo lineal generalizado mixto (GLMM) máximo aplicado al promedio por pareja de la frecuencia de huidas.

Efectos aleatorios	Desviación Estándar				
Diferencia en la proporción del área de la banda amarilla	0.53				
Bloque	0.00				
Residual	0.00				

Efectos fijos	Coeficiente	Error estándar	g.l.	Valor t	Valor p
Intercepto ¹	0.99	0.18	25.00	5.27	<.01
Tratamiento “muchas” escamas iridiscentes	0.02	0.25	25.00	0.08	0.93
Diferencia en el tamaño corporal	-0.07	1.74	25.00	-0.04	0.96
Interacción entre el tratamiento “muchas” escamas iridiscentes y la diferencia en el tamaño corporal	-0.12	1.89	25.00	-0.06	0.94

¹ El intercepto representa al promedio por pareja de la frecuencia de huidas para el tratamiento “pocas” escamas iridiscentes si la diferencia en el tamaño corporal, así como su interacción, fueran 0.

Tabla A8. Modelo lineal generalizado mixto (GLMM) mínimo adecuado aplicado al promedio por pareja de la frecuencia de huidas.

Efectos aleatorios	Desviación Estándar				
Diferencia en la proporción del área de la banda amarilla	0.52				
Bloque	0.00				
Residual	0.00				

Efectos fijos	Coeficiente	Error estándar	g.l.	Valor t	Valor p
Intercepto ¹	0.97	0.14	26.00	6.89	<0.01
Tratamiento “muchas” escamas iridiscentes	0.01	0.19	26.00	-0.01	0.98
Diferencia en el tamaño corporal	0.11	0.66	26.00	0.17	0.86

¹ El intercepto representa al promedio por pareja de la frecuencia de huidas para el tratamiento “pocas” escamas iridiscentes si la diferencia en el tamaño corporal fuera 0.

IV. Proceso de simplificación del modelo para explicar la variación en el promedio de la frecuencia de huidas en las peleas entre pares de machos *X. variata* que consideró a la densidad de escamas iridiscentes en lugar de los tratamientos

La simplificación del modelo consistió en remover secuencialmente los términos del modelo máximo cuya contribución a la variación del promedio por pareja de la frecuencia de huidas presentadas en las peleas entre machos de *X. variata* no fue significativa (Tablas A9). Posteriormente utilicé pruebas de máxima verosimilitud para comparar la cantidad de variación en la frecuencia de huidas 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 A18).

Tabla A9. Resumen de la simplificación del modelo para obtener el modelo mínimo adecuado correspondiente a al promedio por pareja de la frecuencia de huidas que consideró a la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes y a la diferencia en el tamaño corporal como efectos fijos y a la diferencia en la proporción del área de la banda amarilla y al bloque como efectos aleatorios.

Etapa	Simplificación	Término removido	g.l.	Valor L	Valor <i>p</i>
Modelo máximo	Sca + TC + [Sca : TC] + (Bda) + (bloque)				
1	Sca + TC + (Bda) + (bloque)	[Sca : TC]	1	0.00	1.00
2	Sca + (Bda) + (bloque)	TC	1	6.64	<0.01

“Sca” : Diferencia en la densidad de escamas iridiscentes, “TC” : Diferencia en el tamaño corporal, “Bda” : Diferencia en la proporción del área de la banda amarilla.

Tabla A10. Modelo lineal generalizado mixto (GLMM) máximo aplicado al promedio por pareja de la frecuencia de huidas.

Efectos aleatorios	Desviación Estándar				
Diferencia en la proporción del área de la banda amarilla	0.49				
Bloque	0.01				
Residual	0.00				

Efectos fijos	Coefficiente	Error estándar	g.l.	Valor t	Valor <i>p</i>
Intercepto ¹	0.97	0.11	25.00	8.72	<0.01
Diferencia en la densidad de escamas iridiscentes	0.01	0.07	25.00	0.00	1.00
Diferencia en el tamaño corporal	-0.43	0.63	25.00	-0.69	0.48
Interacción entre la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes y la diferencia en el tamaño corporal	-0.16	0.40	25.00	-0.40	0.68

¹ El intercepto representa al promedio por pareja de la frecuencia de huidas para si la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes y la diferencia en el tamaño corporal, así como su interacción, fueran 0.

Tabla A11. Modelo lineal generalizado mixto (GLMM) mínimo adecuado aplicado al promedio por pareja de la frecuencia de huidas.

Efectos aleatorios	Desviación Estándar				
Diferencia en la proporción del área de la banda amarilla	0.43				
Bloque	0.04				
Residual	0.00				

Efectos fijos	Coefficiente	Error estándar	g.l.	Valor t	Valor <i>p</i>
Intercepto ¹	0.82	0.09	26.00	8.31	<0.01
Diferencia en la densidad de escamas iridiscentes	-0.06	0.05	26.00	-1.31	0.18
Diferencia en el tamaño corporal	-0.07	0.53	26.00	-0.14	0.88

¹ El intercepto representa al promedio por pareja de la frecuencia de huidas para si la diferencia en la densidad de escamas iridiscentes y la diferencia en el tamaño corporal fueran 0.