



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ANALISIS DE LA SUPERFETACION Y SU RELACION CON LA CONDUCTA SEXUAL EN PECES DE LA FAMILIA POECILIIDAE

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

CESAR ALBERTO GONZALEZ ZUARTH



DIRECTOR DE TESIS: DR. CONSTANTINO MACIAS GARCIA

1999 FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR

TESIS CON FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVANZADA DE  
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
P r e s e n t e

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: Análisis de la superfetación y su relación con la conducta sexual en peces de la familia Poeciliidae.

realizado por César Alberto González Zuarth

con número de cuenta 8552566-0 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario Dr. Constantino Macías García

Propietario M. en C. Javier Manjarres Silva

Propietario Dr. Guillermo Salgado Maldonado

Suplente M. en C. Alejandro Moyaho Martínez

Suplente Biol. Juan Carlos Zamora Cunningham

*[Firmas manuscritas]*

FACULTAD DE CIENCIAS

Consejo Departamental de Biología  
*[Firma manuscrita]*  
Dra. Edna María Suárez Díaz.

DEPARTAMENTO DE BIOL.

A mi mamá, por esa lucha cotidiana e incansable por sacarnos adelante. Gracias por haber caminado junto a mi todo este tiempo

A mi Papá, porque no obstante la distancia que nos separa, sé que siempre se encuentra cerca

A mis hermanos Juan Carlos y Fabiola, por contagiarme su optimismo y alegría de vivir.

A Ana María, por su apoyo incondicional y su paciencia infinita.

A Carlos Alejandro, por toda esa alegría que nos ha comenzado a dar.

A mis segundos padres Tita y José, por estar conmigo en todos los momentos importantes de mi vida.

A todos gracias, porque a pesar de mis acciones continúan creyendo en mi.

## INDICE

### RESUMEN

### INTRODUCCION

Elección de pareja	1
Cortejo	2
Cópulas furtivas	4
Conflicto entre sexos	5
Superfetación	7

### CONDUCTA SEXUAL EN LA FAMILIA POECILIIDAE 9

### OBJETIVOS 12

### HIPOTESIS 12

### PREDICCIONES 13

### METODOS

Selección de datos	14
Análisis estadístico interespecífico	20
Análisis estadístico intraespecífico	24

### RESULTADOS

Comparaciones interespecíficas	26
Comparaciones intraespecíficas	31

### DISCUSION

Guerra de desgaste o conflicto entre sexos	36
Poeciliidae y modo de reproducción	37
Conducta sexual, tamaño de camada y asignación reproductiva	38
<i>Poecilia reticulata</i>	40

### CONCLUSIONES 44

### REFERENCIAS 45

### AGRADECIMIENTOS 55

### APENDICE 57

## Resumen

Comúnmente, las hembras se benefician más en los apareamientos eligiendo cuidadosamente a los machos con los cuales se aparean, que apareándose muchas veces. En el proceso de elección, las hembras evalúan señales que son emitidas por los machos durante el cortejo, y que transmiten información sobre la calidad de éstos. Sin embargo, en algunas especies, los machos no cortejan, por lo cual las hembras deberían seguir estrategias que les permitieran contrarrestar el problema de no poder evaluarlos adecuadamente.

Una posible solución podría ser la superfetación, un fenómeno en el cual dos o más camadas se desarrollan en el útero de una hembra. En las especies superfetantes, las hembras tienen pocos críos por camada y asignan pocos recursos a éstas.

En este trabajo se trató de probar que las hembras de especies con machos que no cortejan, serán superfetantes. Para ello se usaron datos de la literatura referentes a la familia Poeciliidae.

En la comparación entre tribus, se encontró que las tribus en las que predomina el robo de cópulas, existe una tendencia al desarrollo de la superfetación (excepto en la tribu Gambusiini). En las comparaciones entre géneros se encontraron asociaciones significativas entre el tamaño de camada y la asignación reproductiva, entre el tamaño de camada y la conducta sexual, pero no entre la conducta sexual y la asignación reproductiva.

El resultado usando poblaciones de *Poecilia reticulata* fué negativo. Sin embargo, se puede rescatar que la asignación reproductiva y el tamaño de camada, son menores en poblaciones en las cuales los machos cortejan menos (*Rivulus hartii*).

Si bien los resultados no son concluyentes a causa de la poca información disponible, si existen elementos para afirmar que la hipótesis tiene bases sólidas para seguir investigando.

# Introducción

En organismos donde opera la selección sexual, son las hembras quienes generalmente eligen a los machos con los cuales se aparean. Al hacerlo, obtienen beneficios como una mayor proporción de huevos fertilizados, el acceso a un mejor territorio, mayor cuidado parental o la producción de críos de mayor calidad. Durante el cortejo, los machos emiten señales que son utilizadas por las hembras para evaluarlos. Sin embargo, en algunas especies, los machos no cortejan, de tal forma que las hembras deben establecer mecanismos, que les permitan contrarrestar el problema de no poder evaluarlos adecuadamente.

## Elección de pareja

En los sistemas de apareamiento poligámicos tipo "leks", las hembras al aparearse, no consiguen ningún beneficio como acceso a un mejor territorio, protección para ella o sus críos, o alimento (Reynolds 1990). Williams (1966) propuso que en los "leks", las hembras buscan en los machos, genes de alta calidad, por medio de la evaluación de ornamentos o patrones conductuales. Sin embargo, el desarrollo exagerado de los caracteres preferidos por las hembras, es frenado por la selección natural al hacer a los machos más conspicuos a los depredadores (Endler 1980, 1988), e impedirles maniobrar adecuadamente para

evadir los ataques de los depredadores (Macías García *et al.* 1994). Este conflicto, ha motivado el desarrollo de distintas hipótesis para explicar el por qué evolucionan y se mantienen en las poblaciones, ciertas características de los machos que parecen disminuirles sus probabilidades de sobrevivir, y el por qué las hembras continúan prefiriéndolas.

A partir del trabajo de Williams (1966), se ha sugerido que las hembras eligen características morfológicas o conductuales de los machos, que reflejan calidad genética (Zahavi 1975 y 1977; Hamilton y Zuk 1982; Andersson 1986). El argumento se apoya, en la suposición de que los ornamentos y despliegues son costosos de producir y mantener. De este modo, los individuos pueden mostrar su calidad al ser capaces de sobrevivir y reproducirse a pesar del alto costo. En consecuencia, el grado de expresión de los despliegues sexuales por parte de los machos, informará a las hembras acerca de su calidad genética.

## **Cortejo**

El cortejo es un mecanismo de comunicación heterosexual del cual se valen los individuos para obtener apareamientos (Farr 1989). Comúnmente, son los machos quienes emiten las señales, y las hembras las receptoras de los mensajes (Ryan 1990). Tradicionalmente, se ha visto al cortejo como un mecanismo para el



reconocimiento de la especie, evitar copular con coespecíficos del mismo sexo, sincronizar a la pareja para el apareamiento o bien, disminuir la agresividad en la formación de la pareja reproductora (Tinbergen 1951) Adicionalmente, se ha propuesto que el cortejo puede servir para evaluar a la pareja potencial (Farr 1989). En este caso, el cortejo se convierte en un mecanismo de información, empleado para elegir una pareja con la cual maximizar la adecuación de por vida (Maynard Smith 1978; Trivers 1972; Saborio y Macías Garcia comunicación personal).

El cortejo beneficia a los machos pues les ayuda a establecer canales de información que les permiten conocer el estado de receptividad de las hembras (Farr 1975, 1989) y con ello, conseguir un mayor número de apareamientos (Farr 1980). Sin embargo, al cortejar, los machos incurren en altos gastos energéticos (Godin 1995) y son más vulnerables a la depredación (Ryan 1985; Magnhagen 1991).

La teoría de buenos genes predice que a mayor intensidad del cortejo, mayor serán los costos. De esta manera, únicamente los machos de alta calidad podrán cortejar a gran intensidad. Así, en algunas especies de poecílidos (*Poecilia latipinna*, *Xiphophorus nigrensis*) las conductas de apareamiento varían de acuerdo al tamaño de los machos, siendo los más grandes quienes cortejan con

mayor intensidad, y los machos pequeños quienes tratan de forzar cópulas (Farr *et al.* 1986; Morris *et al.* 1992).

## **Cópulas furtivas**

Los machos pueden emplear estrategias alternativas que les permitan evadir la elección de pareja por parte las hembras y con ello evitar los costos del cortejo. En consecuencia, los machos pueden disminuir sus características sexuales secundarias (p.e. tamaño de las aletas, coloración, etc.) (Endler 1978; Magurran *et al.* 1995) o intentar cópulas furtivas (Magurran y Seghers 1990; Godin 1995). Esta última estrategia se ha definido como cualquier intento de apareamiento que ocurre sin un despliegue previo, y sin la cooperación de las hembras (Farr 1989).

Los machos pueden beneficiarse de muchas maneras al emplear la estrategia de copular furtivamente. Puesto que las hembras en peces vivíparos son receptivas solamente cuando son vírgenes y/o por un periodo corto de tiempo después de parir (Liley 1966), los machos pueden incrementar su éxito reproductivo forzando a las hembras a aparearse en épocas en que no sean receptivas (Liley 1966; Luyten y Liley 1985; Houde 1988). Además, por medio de este método, los machos pueden llegar a fecundar algunas hembras que no serían accesibles para ellos mediante el cortejo.

A las hembras no les es redituable el robo de cópulas, ya que pierden el control de los apareamientos al no poder evaluar eficientemente a los machos (Endler 1995). Cuando las hembras no desean aparearse, ejecutan conductas de rechazo. Sin embargo, al aumentar los intentos de robo de cópulas por parte de los machos, los costos de rechazo aumentan principalmente por la cantidad de energía y tiempo que se invierten en llevar a cabo la conducta y que podrían utilizar en otras actividades como buscar un macho adecuado para aparearse o forrajear (Clutton-Brock y Parker 1995).

## **Conflicto entre sexos**

Generalmente el conflicto entre los sexos surge cuando los miembros de un sexo manipulan las preferencias del otro, de manera tal, que resulta en un aumento en sus costos de apareamiento (West-Eberhard *et al.* 1987).

El éxito reproductivo de las hembras está limitado por el número de huevos que producen (Bateman 1948). Esta restricción obliga a las hembras a elegir con mucho cuidado a los machos. De este modo, las hembras tratan de obligar a los machos, a cortejar en momentos en que los costos de los despliegues sean mayores para dichos machos. Por otra parte la preñez es costosa en términos energéticos. Así las hembras también deben decidir bajo que circunstancias

aceptar los costos de la maternidad (Andersson 1994). Esto provoca que las hembras en muchas ocasiones no deseen aparearse.

Por su parte el éxito reproductivo de los machos está limitado por el número de apareamientos que pueden obtener (Bateman 1948). De esta manera, y contrario a los intereses de las hembras, los machos buscan aparearse lo más rápido posible, ahorrándose los costos del cortejo.

Se puede observar entonces, que las estrategias que aumentan el éxito reproductivo de un sexo, suelen disminuir el éxito del sexo opuesto. Por lo tanto, esta diferencia en costos y beneficios entre machos y hembras iniciará un conflicto entre los sexos (Trivers 1972; Parker 1979).

Es predecible entonces, que en las especies en las cuales los machos parecen haber ganado el conflicto, es decir, donde predominan las cópulas furtivas sobre el cortejo, las hembras deberían buscar una estrategia que les permitiera asignar pocos recursos para la producción de críos de padres de calidad desconocida. Esta estrategia podría ser la superfetación.

## Superfetación

La superfetación es un fenómeno en el cual se encuentran dos ó más camadas en diferente grado de desarrollo simultáneamente en el ovario de una hembra (Turner 1940; Scrimshaw 1944). Las especies superfetantes producen menos críos por camada, con mayor frecuencia, y con menor esfuerzo reproductivo que las hembras de especies no superfetantes (Reznick y Miles 1989). No obstante, Thibault y Schultz (1978) mostraron que el promedio de la fecundidad a largo plazo de las especies superfetantes es similar a la fecundidad promedio de las especies no superfetantes. De tal forma, la superfetación no confiere un mayor éxito reproductivo a quienes la practican.

Existen varias teorías para explicar la aparición de la superfetación. Desde un punto de vista ecológico, la superfetación permite una disminución del tamaño del ovario y por lo tanto mejorar la hidrodinámica de las hembras (Thibault y Schultz 1978). Esta mejora les permite reducir los costos de locomoción y posiblemente les ayude a evadir a los depredadores (Reznick y Miles 1989). A diferencia de las especies matotróficas que se caracterizan por alimentar a los embriones durante todo desarrollo, las especies lecitotróficas llevan a cabo una sola inversión cuando los ovarios se encuentran con vitelo (Thibault y Schultz 1978). De esta manera Meffe y Vrjenhoek 1981 sugirieron que la superfetación se ve favorecida en

ambientes fluctuantes, ya que permite a las hembras aprovechar los recursos disponibles y utilizarlos en la producción de crías (Meffe y Vrijenhoek 1981).

El tamaño del gonopodio u órgano intromitente de los machos, ha sido asociado por Rosen y Tucker (1961) con el cortejo; las especies con gonopodios largos no cortejan, y especies con gonopodios cortos cortejan. Además, Constantz (1989) predijo que en aquellas especies de poecílidos en las cuales los machos poseyeran gonopodios cortos y con ganchos, las hembras no serían superfetantes y en aquellas especies en las cuales los machos presentarían un gonopodio largo y plano, las hembras presentarían superfetación. En la familia Goodeidae los machos carecen de gonopodios, por lo que les es imposible inseminar a las hembras sin la cooperación de éstas. Así los machos se ven forzados a cortejar (Macías García y Moyaho comunicación personal). Asimismo, si las hembras tienen posibilidades de evaluar la calidad de los machos, deberían invertir mucho en las camadas que resultaran de apareamientos con los machos elegidos, en caso contrario, deberían asignar pocos recursos por camada. Una forma de hacer lo último sería por superfetación.

Es probable por tanto, que la superfetación haya surgido como una estrategia por parte de las hembras para disminuir los costos de haber perdido el control sobre las cópulas, es decir, haya surgido en especies cuyos machos no cortejan y por lo tanto no informan a las hembras sobre su calidad genética.

## Conducta sexual en la familia Poeciliidae

Los peces de la familia Poeciliidae presentan gran variación en su conducta sexual (Farr 1975; Luyten y Liley 1985). Muchas de las especies no presentan cortejo, y los apareamientos se dan mediante cópulas furtivas (Rosen y Tucker 1961; Farr 1989). En estas especies, los machos se aproximan por detrás de las hembras, orientan hacia delante su gonopodio y nadan tratando de insertarlo en el gonoporo de las hembras (Farr 1989). En otras especies, sin embargo, existen conductas muy estereotipadas de cortejo (Rosen y Tucker 1961). El cortejo consiste en que el macho nada frente a la hembra, arquea el cuerpo en forma sigmoidal con la aleta dorsal completamente extendida o cerrada y trata de insertar su gonopodio en el poro genital de la hembra (Baerends *et al.* 1955; Liley 1966).

En los poecilidos es improbable que el cortejo sirva para sincronizar el apareamiento, ya que las hembras pueden guardar el esperma por varios meses (Baerends *et al.* 1955; Liley 1966; Peden 1973) y por lo tanto, la inseminación y la fertilización pueden estar separadas en el tiempo. Además, como los dos sexos viven juntos, encontrarse en un mismo lugar no es un problema. Finalmente, el reconocimiento de especies no parece ser necesario a causa de la separación ecológica de las especies (Clark *et al.* 1954; Liley 1966; McKay 1971). Es entonces probable que en esta familia, el cortejo sea empleado principalmente por

las hembras como un mecanismo de selección de machos de alta calidad genética.

Las especies de poecilidos, con excepción de *Tomeurus gracilis*, son vivíparas (Constantz 1989). El grado de viviparidad se refleja por la cantidad de nutrientes aportados por la hembra a los embriones. (Thibault y Schultz 1978). En general, los poecilidos con un alto grado de viviparidad muestran una superfetación bien desarrollada, en cambio, ésta no ha evolucionado en especies en las cuales los huevos contienen suficiente vitelo para sustentar a los críos (Scrimshaw 1944; Rosen y Bailey 1963; Constantz 1989). Con base en lo anterior, Thibault y Shultz (1978) propusieron que los poecilidos se dividen en especies lecitotróficas no superfetantes y especies matotróficas superfetantes. Además, en aquellas especies en las que se presenta la superfetación, el grado de superfetación también varía entre poblaciones (Stearns 1978). Si es verdad que la viviparidad evolucionó a partir de la ovoviviparidad (Reznick y Miles 1989), entonces la superfetación probablemente surgió a partir de un ancestro no superfetante, pues son las especies con mayor grado de viviparidad las que muestran una superfetación más desarrollada.



A las hembras les reditúa evaluar a los machos, pues de este modo asignan una determinada cantidad de recursos dependiendo de la calidad de los machos con los cuales se apareen. Sin embargo, los costos de los machos se incrementan al ser más vulnerables a los depredadores. Contrariamente, en las especies en las cuales los machos no cortejan, los costos de rechazo y las pocas oportunidades de evaluar a los machos, incrementan los costos de reproducción de las hembras.

## Objetivos

1. Proponer una nueva hipótesis que explique el surgimiento de la superfetación en la familia Poeciliidae.
2. Hacer una revisión de la literatura sobre la conducta sexual y el modo de reproducción en los peces de la familia Poeciliidae.
3. Poner a prueba las predicciones de la hipótesis mediante el análisis estadístico, y con los datos encontrados en la revisión de la literatura.

## Hipótesis

En los poecilidos en los cuales las cópulas furtivas prevalezcan sobre el cortejo, las hembras utilizarán la superfetación como un mecanismo que les permita contrarrestar la imposibilidad de una evaluación adecuada de los machos.

## Predicciones

1. En las tribus de poeciliidos en las cuales los machos utilicen las cópulas furtivas como la principal estrategia de apareamiento, las hembras desarrollarán la superfetación. En cambio en las tribus en las cuales predomine el cortejo, las hembras tenderán a ser no superfetantes.
2. El tamaño de camada será mayor en aquellos géneros o poblaciones en las cuales las hembras tengan una mayor probabilidad de evaluar a los machos por medio del cortejo.
3. La asignación reproductiva será mayor en aquellos géneros o poblaciones en las cuales los machos empleen el cortejo como principal mecanismo de inseminación.
4. Dentro de las especies no superfetantes, las hembras que habitan en poblaciones donde la proporción de cortejos/cópulas furtivas, por parte de los machos sea mayor, asignarán mayores recursos a la producción de críos por camada, y los tamaños de camada serán mayores que en aquellas poblaciones donde los machos utilicen con mayor frecuencia el robo de cópulas.

## Métodos

Como no fue posible encontrar suficiente información para hacer los análisis a nivel de especies, se hicieron comparaciones a nivel de tribu y género. Adicionalmente, dado que en guppies (*Poecilia reticulata*) hay diferencias poblacionales substanciales en las tasas de cortejo de los machos, la asignación reproductiva y el tamaño de las camadas, es posible buscar correlaciones a nivel interpoblacional entre la conducta sexual y asignación reproductiva y el tamaño de camada.

## Selección de datos

Los datos se obtuvieron a partir de la información disponible en la literatura.

Debido a la escasez de referencias, en varias ocasiones se combinaron, para una misma especie, las observaciones de distintos autores.

Los datos compilados fueron los siguientes: 1) forma de reproducción, 2) número de críos por camada, 3) asignación reproductiva. 4) conducta sexual, 5) Riesgo de depredación.

1) Modo de reproducción.- Las especies fueron clasificadas en superfetantes y no superfetantes (Tabla 1). El criterio para reconocer a una especie como superfetante fue la presencia en la misma hembra, de embriones en distintos estados de desarrollo. Cuando se contó únicamente con el modo de nutrición a los embriones (lecitotrofia o matotrofia) se siguió el criterio usado por Reznick y Miles (1989) quienes encontraron que en las especies lecitotróficas no se ha desarrollado la superfetación y observaron una correlación entre matotrofia y superfetación.

2) Número de críos por camada.- Se utilizó el número de críos nacidos por hembra ó el número de embriones presentes en las hembras. Para las especies superfetantes se buscó obtener el número promedio de críos por parto y no el total de críos que se desarrollan simultáneamente en el ovario.

3) Asignación reproductiva.- Se buscó obtener la asignación reproductiva por camada, que es igual a la proporción del peso de la hembra correspondiente al peso de los embriones en desarrollo. En las especies en las cuales se contó únicamente con el promedio de la asignación reproductiva para el total de las camadas presentes en una hembra (superfetación), se dividió la asignación reproductiva entre el número promedio de camadas para obtener la asignación reproductiva promedio por camada.

4) Conducta sexual.- Mecanismo principal mediante el cual los machos obtienen apareamientos: cortejo o cópula furtiva. Las especies se incluyeron como cortejantes si cumplían con la definición de Farr (1989) quien propone que los despliegues deben ser visuales y que involucren movimientos natatorios y exposición de aletas. Las cópulas furtivas se definieron como cualquier intento de apareamiento por parte de los machos, sin la cooperación de las hembras (Tabla 1).

5) Riesgo de depredación.- Las poblaciones de *Poecilia reticulata* se agruparon con base en el tipo de depredador con el cual coexisten. Se asignó el nivel 1 a aquellas poblaciones en las cuales no habitan depredadores o bien habitan peces de la especie *Aequidens pulcher*, pues estos depredadores prácticamente no capturan a *P. reticulata* (Reznick y Endler 1982). Se asignó el nivel 2 a las poblaciones donde habitan peces de la especie *Rivulus hartii*, que atacan principalmente a peces pequeños o inmaduros (Reznick y Endler 1982), y se asignó el nivel 3 a las poblaciones donde habitan peces de las especies *Crenicichla alta* y *Eleotris pisonis* que son los más eficientes depredadores de guppies adultos (Reznick y Endler 1982; Reznick *et al.* 1996).

Farr (1975) observó que la proporción de despliegues e intentos de robo de cópulas varía geográficamente y está correlacionada con la presión de depredación. Así, se buscaron para la especie *Poecilia reticulata* datos referentes

al promedio de cortejo y robo de cópulas, obteniéndose con ello, el número de despliegues y robos por minuto para distintas poblaciones (Tabla 2). Estos datos se obtuvieron de los trabajos de Farr (1975), Luyten y Liley (1985) y Magurran y Seghers (1990). La asignación reproductiva en porcentaje del peso de la hembra y el número de críos por camada (Tabla 2), se obtuvieron de los trabajos de Reznick y Endler (1982) y Reznick *et al.* (1996).

A partir de los datos encontrados, se obtuvo la asignación reproductiva por crío, dividiendo el promedio de la asignación reproductiva entre el promedio del tamaño de camada. Debido a que las poblaciones para las que se tenían datos reproductivos no coincidían con aquellas en que se había cuantificado la conducta sexual, se utilizaron los datos de poblaciones que presentaran el mismo tipo de depredador para poder comparar la conducta sexual de los machos (cópulas furtivas) con la asignación reproductiva y el tamaño de camada.

Tabla 1. Datos de la conducta sexual y modo de reproducción reportados para algunas especies de poecilidos. S, superfetante; NS, no superfetante.

Espece	Conducta Sexual	Modo de Reproducción	Referencias
<i>Belonesox belizanus</i>	Cortejo	NS	6,11
<i>Poecilia latipinna</i>	Cortejo	NS	24,27
<i>Poecilia velifera</i>	Cortejo	NS	14,27
<i>Poecilia reticulata</i>	Cortejo	NS	15,23
<i>Poecilia parae</i>	Cortejo	NS	3,15
<i>Poecilia picta</i>	Cortejo	NS	15,26
<i>Poecilia branneri</i>	Cortejo	S	2,15
<i>Xiphophorus helleri</i>	Cortejo	NS	3,13
<i>Xiphophorus variatus</i>	Cortejo	NS	3,13
<i>Brachyrhaphis episcopi</i>	Robo	NS	4
<i>Carthubbsina kidderi</i>	Robo	NS	6,11
<i>Gambusia affinis</i>	Robo	NS	3,20
<i>Gambusia gaigei</i>	Robo	NS	11
<i>Gambusia heterochir</i>	Robo	NS	8,16
<i>Gambusia manni</i>	Robo	NS	11,12
<i>Gambusia nobilis</i>	Robo	S	11
<i>Gambusia vittata</i>	Robo	S	5,11
<i>Heterandria formosa</i>	Robo	S	3,6,11
<i>Neoheterandria tridentiger</i>	Robo	S	10,21,22
<i>Poecilia sphenops</i>	Robo	NS	3,27
<i>Poecilia vivipara</i>	Robo	NS	3,15
<i>Poecilia vittata</i>	Robo	NS	3,25
<i>Poecilia mexicana</i>	Robo	S	24,27
<i>Poecilia formosa</i>	Robo	S	24
<i>Poeciliopsis lucida</i>	Robo	S	17,23
<i>Poeciliopsis monacha</i>	Robo	S	17,23
<i>Poeciliopsis occidentalis</i>	Robo	S	6,17
<i>Poeciliopsis latidens</i>	Robo	S	6,17
<i>Quintana atrizona</i>	Robo	NS	6,11
<i>Priapichthys chacoensis</i>	Robo	S	1
<i>Priapichthys dariensis</i>	Robo	NS	6
<i>Priapichthys fria</i>	Robo	S	1
<i>Xiphophorus maculatus</i>	Robo	NS	3,13

(1) Henn 1916; (2) Stoye 1935; (3) Turner 1937; (4) Turner 1938; (5) Turner 1940; (6) Scrimshaw 1944; (7) Clark et al. 1954; (8) Warburton et al. 1958; (9) Hubbs y Delco 1960; (10) Miller 1960; (11) Rosen y Tucker 1961; (12) Krumholtz 1963; (13) Frank (1964); (14) Breder y Rosen 1966; (15) Liley 1966; (16) Parzefall 1969; (16) Hubbs 1971; (17) McKay 1971; (18) Peden 1972; (19) Farr 1975; (20) Martin 1975; (21) McPhail 1978; (22) Stearns 1978; (23) Thibault y Schultz 1978; (24) Monaco et al. 1983; (25) Farr 1984; (26) Reznick et al. 1992. (27) Parzefall (1989).



Tabla 2. Datos poblacionales estandarizados usados en los análisis intraespecíficos de *Poecilia reticulata*.

D	Cortejo	Robo	AR	TC	Referencias
1	1.625	-0.283	-0.23	-0.81	1,2
1	0.548	-0.509	0.25	-1.08	1,2
1			-0.13	-0.68	2
1			-0.33	-0.81	2
2	-0.792	-1.037	-0.27	-0.38	1,2
2	-1.127	-0.358	0.04	-0.77	1,2
2	-1.127	-0.736	-0.99	-0.86	1,2
2	-1.007	0.018	-1.19	-0.81	1,5
2	-1.318	-0.811	-0.54	-0.46	1,5
2	-0.241	-0.800	-0.88	-0.73	3,5
2	0.452	-0.434	-1.09	-0.68	3,5
2	-0.038	0.493	-1.78	-0.73	4,5
2			-1.74	-1.12	5
2			-1.26	-1.03	2
2			-0.57	-0.95	2
2			-0.54	-0.51	5
2			0.04	-0.99	5
3	1.505	-0.208	0.83	1.42	1,2
3	0.5	0.621	0.8	1.12	1,2
3	0.835	-0.283	1.35	0.41	1,2
3	0.572	-0.283	1.38	0.81	1,2
3	1.625	-0.283	-0.09	0.85	1,2
3	0.548	-0.509	-0.3	0.46	1,2
3	-1.11	0.293	0.97	0.24	3,5
3	-0.94	2.34	1.38	1.73	3,5
3	-0.502	2.77	0.9	0.81	4,5
3			0.39	1.33	5
3			0.21	0.72	2
3			1.04	1.25	5
3			2.34	2.26	5

Referencias: (1) Farr 1975; (2) Reznick y Endler 1982; (3) Luyten y Liley 1985; (4) Magurran y Seghers 1990; (5) Reznick et al. 1996. D= Principal depredador. 1, sin depredadores o *Aequidens pulcher*, 2, *Rivulus hartii*, 3, *Crenicichla alta* o *Eleotris pisonis*. AR= Asignación reproductiva y TC= Número de críos por camada. Cortejo, Robo= mecanismo principal de apareamiento.

## **Análisis estadístico interespecífico**

Para poner a prueba una asociación entre el modo de reproducción y la conducta sexual, esto es, que las hembras de especies en las que los machos no cortejan tienden a emplear la estrategia de la superfetación, se agruparon por tribus las especies en las cuales se conoce su modo de reproducción y su conducta sexual. Las tribus se dividieron en especies que cortejan y especies que copulan furtivamente y se hicieron las siguientes comparaciones: Poeciliini y Gambusiini, Poeciliini y Heterandriini, y Gambusiini y Heterandriini. Además, las tribus se dividieron de acuerdo con su modo de reproducción y se hicieron las siguientes comparaciones: Poeciliini y Gambusiini, Poeciliini y Heterandriini, Gambusiini y Heterandriini. Las comparaciones se hicieron por medio de la prueba de la probabilidad exacta de Fisher de una cola. Estas pruebas se hicieron a nivel de tribus por contar con muy poca información con respecto a los géneros y porque al elevar el nivel a comparar, disminuye la probabilidad de que los resultados sean una consecuencia de la filogenia.

Para poner a prueba la predicción de que la asignación reproductiva está correlacionada con el tamaño de camada, se utilizaron los datos de 3 géneros que cortejan y 5 géneros en los cuales predomina el robo de cópulas (Tabla 3). En la comparación se aplicó el análisis de correlación de Spearman. El género

*Xiphophorus* se utilizó como dos puntos por presentar especies que cortejan y especies que roban cópulas.

Tabla 3. Tamaño de camada y asignación reproductiva en algunos géneros de peces de la familia Poeciliidae. Ambas variables han sido estandarizadas para poder compararse. Los promedios basados en más de una referencia están marcados con \*.

Género	Conducta Sexual	Tamaño de Camada (x)	Asignación Reproductiva(x)	Referencias
<i>Brachyrhaphis</i>	Cortejo	-0.073	0.025	9
<i>Gambusia</i>	Robo	-0.001*	1.178*	4,5,7
<i>Heterandria</i>	Robo	-1.454	-1.593	6
<i>Neoheterandria</i>	Robo	-0.958*	-0.929*	1,2
<i>Poecilia</i>	Cortejo	0.889*	0.876*	3,8
<i>Poeciliopsis</i>	Robo	-0.455	-0.793	3
<i>Xiphophorus</i>	Robo	0.374	0.462	5
<i>Xiphophorus</i>	Cortejo	1.680	0.774	5

Referencias: (1) Miller 1960; (2) Stearns 1978; (3) Thibault y Schultz 1978; (4) Reznick 1981; (5) Milton y Arthington 1983; (6) Cheong et al. 1985; (7) Meffe 1985; (8) Reznick et al. 1992; (9) Reznick et al. 1993.

Para demostrar que en aquellos poecilidos donde predominan las cópulas furtivas, las hembras engendran camadas de menor tamaño que en aquellos poecilidos donde predomina el cortejo, se utilizó una prueba de U de Mann-Whitney con los promedios del número de camadas de 4 géneros que cortejan, y 7 géneros que copulan furtivamente (Tabla 4). Los géneros *Xiphophorus* y *Brachyrhaphis* se utilizaron como dos puntos cada uno, pues dentro de estos géneros, existen especies que cortejan y especies que fuerzan a las hembras a copular.

Tabla 4. Datos para comparar la conducta sexual con el tamaño de la camada. Los géneros *Xiphophorus* y *Brachyraphis* se utilizaron como dos puntos cada uno.

Género	Conducta Sexual	Referencias	Tamaño de Camada (x)	Referencias
<i>Brachyraphis</i>	Cortejo	25	12.60	25
<i>Poecilia</i>	Cortejo	6,11	18.86	14,24
<i>Xiphophorus</i>	Cortejo	3,22,23	24.0	17
<i>Belonesox</i>	Cortejo	6	99.40	18
<i>Xiphophorus</i>	Robo	7,22	15.51	17
<i>Gambusia</i>	Robo	4,10	13.7	15,16,17,20
<i>Neoheterandria</i>	Robo	12	6.85	5,13
<i>Heterandria</i>	Robo	6	3.63	19
<i>Poeciliopsis</i>	Robo	9	10.12	14
<i>Brachyraphis</i>	Robo	22	7.40	2
<i>Priapichthys</i>	Robo	1	3.00	1

Referencias: (1) Henn 1916; (2) Turner 1938; (3) Clark et al 1954; (4) Hubbs y Delco 1960; (5) Miller 1960; (6) Rosen y Tucker 1961; (7) Frank 1964; (8) Liley 1966; (9) McKay 1971; (10) Peden 1972; (11) Farr 1975; (12) McPhail 1978; (13) Stearns 1978; (14) Thibault y Schultz 1978; (15) Constantz 1979; (16) Reznick 1981; (17) Milton y Arthington 1983; (18) Turner y Snelson 1984; (19) Cheong et al. 1984; (20) Meffe 1985; (21) Ryan y Wagner 1987; (22) Farr 1989; (23) Ryan y Causey 1989; (24) Reznick et al 1992; (25) Reznick et al. 1993.

En la comparación entre conducta sexual y asignación reproductiva se utilizaron 3 géneros que cortejan y 5 géneros que copulan furtivamente (Tabla 5). En esta comparación se usó la prueba de U de Mann-Whitney. También se obtuvo la mediana de la asignación reproductiva y se dividió a los géneros en cuatro grupos: géneros que cortejan y con promedios de asignación reproductiva por debajo y por arriba de la mediana; géneros que copulan furtivamente con promedios de asignación reproductiva por debajo y por arriba de la mediana. La posible asociación entre conducta sexual y asignación reproductiva, se estimó por medio de una prueba de probabilidad exacta de Fisher de una cola. Como en la

comparación anterior, los géneros *Xiphophorus* y *Brachyraphis* estuvieron presentes en más de una categoría. Igualmente se separaron los géneros en dos grupos (cortejo y cópulas furtivas) y los promedios de asignación reproductiva de cada género se compararon mediante una prueba de U de Mann-Whitney.

Tabla 5. Datos para comparar la conducta sexual con la asignación reproductiva. La asignación reproductiva de los géneros superfetantes se obtuvo dividiendo la asignación reproductiva total entre el número promedio de camadas simultáneas.

Género	Conducta Sexual	Asignación Reproductiva (x)	Referencias
<i>Brachyraphis</i>	Cortejo	10.4	17
<i>Xiphophorus</i>	Cortejo	15.2	1,13
<i>Poecilia</i>	Cortejo	15.82	3,5,8,11,16
<i>Heterandria</i>	Robo	0.79	3,14
<i>Poeciliopsis</i>	Robo	5.66	7,11
<i>Xiphophorus</i>	Robo	13.3	4,13
<i>Neoheterandria</i>	Robo	4.83	2,9,10
<i>Gambusia</i>	Robo	17.66	6,15

Referencias: (1) Clark et al. 1954; (2) Miller 1960; (3) Rosen y Tucker 1961; (4) Frank 1964; (5) Liley 1966; (6) Peden 1972; (7) Constantz 1975; (8) Farr 1975; (9) McPhail 1978; (10) Stearns 1978; (11) Thibault y Schultz 1978; (12) Constantz 1979; (13) Milton y Arthington 1983; (14) Cheong et al 1985; (15) Meffe 1985; (16) Reznick et al 1992; (17) Reznick et al 1993.

## **Análisis estadístico intraespecífico**

Para obtener la correlación entre el tamaño de camada y la asignación reproductiva se utilizaron distintas poblaciones de *Poecilia reticulata* (Tabla 6). Como los datos de asignación reproductiva están dados en porcentajes de peso y el tamaño de camada en valores absolutos, las variables se normalizaron, con el fin de hacerlas comparables. Para ello, se utilizó para cada variable, la siguiente ecuación:  $x_i - \text{promedio}(x_1 \dots x_n) / \text{desv estándar}(x_1 \dots x_n)$  donde  $x_i$  es el promedio de cada población y  $x_n$  es el promedio del total de poblaciones.

Como los datos de conducta sexual e historias de vida, provenían de poblaciones diferentes, éstas no se podían comparar entre para buscar correlaciones. Por lo tanto, se buscó una prueba que nos indicara las tendencias de los datos. De ese modo se empleó la prueba de ANOVA para mostrar la existencia de diferencias entre las medias de los niveles de depredación y la asignación reproductiva, el tamaño de la camada, cópulas furtivas, y cortejo. Además se buscó por medio de la prueba de Newman-Keuls, la posible existencia de diferencias entre los niveles de depredación para cada variable.

Tabla 6. Datos estandarizados para calcular la correlación entre asignación reproductiva y el tamaño de camada en distintas poblaciones de *Poecilia reticulata*.

Depredador	Asignación Reproductiva (x)	Tamaño de Camada (x)	Referencias
Sin depredadores	-0.2313	-0.8149	1
Sin depredadores	0.2496	-1.0783	1
Sin depredadores	-0.1282	-0.6832	1
Sin depredadores	-0.3344	-0.8149	1
<i>Rivulus hartii</i>	-0.2657	-0.376	1
<i>Rivulus hartii</i>	0.0435	-0.771	1
<i>Rivulus hartii</i>	-0.987	-0.8588	1
<i>Rivulus hartii</i>	-1.1931	-0.8149	1
<i>Rivulus hartii</i>	-0.5405	-0.4638	2
<i>Rivulus hartii</i>	-0.884	-0.7271	2
<i>Rivulus hartii</i>	-1.0901	-0.6832	2
<i>Rivulus hartii</i>	-1.7771	-0.7271	2
<i>Rivulus hartii</i>	-1.7428	-1.1222	2
<i>Rivulus hartii</i>	-1.2618	-1.0344	1
<i>Rivulus hartii</i>	-0.5748	-0.9466	1
<i>Rivulus hartii</i>	-0.5405	-0.5077	2
<i>Rivulus hartii</i>	0.0435	-0.9905	2
<i>Crenicichla alta</i>	0.8335	1.4235	1
<i>Crenicichla alta</i>	0.7992	1.1163	1
<i>Crenicichla alta</i>	1.3488	0.4140	1
<i>Crenicichla alta</i>	1.3832	0.8090	1
<i>Crenicichla alta</i>	-0.0939	0.8529	1
<i>Crenicichla alta</i>	-0.3	0.4579	1
<i>Crenicichla alta</i>	0.971	0.2384	2
<i>Crenicichla alta</i>	1.3832	1.7308	2
<i>Crenicichla alta</i>	0.9023	0.8090	2
<i>Crenicichla alta</i>	0.3870	1.3357	2
<i>Crenicichla alta</i>	0.2152	0.7212	1
<i>Crenicichla alta</i>	1.0397	1.2479	2
<i>Crenicichla alta</i>	2.3450	2.2575	2

Referencias: (1) Reznick y Endler 1982; (2) Reznick et al. 1996.

## Resultados

### a) Comparaciones interespecíficas

Al comparar el modo de reproducción (presencia o ausencia de superfetación) entre tribus, se encontró que las tribus Poeciliini y Heterandriini difieren en su modo de reproducción (probabilidad exacta de Fisher,  $p=0.03$ , Tabla 7); las tribus Gambusiini y Heterandriini también utilizan modos de reproducción diferentes (probabilidad exacta de Fisher,  $p=0.03$ , Tabla 7); por su parte las tribus Poeciliini y Gambusiini no difieren significativamente (probabilidad exacta de Fisher,  $p=0.49$ , Tabla 7) en el modo de reproducción. Así, las especies de las tribus Poeciliini y Gambusiini tienden a ser no superfetantes, y las especies de la tribu Heterandriini tienden a ser superfetantes.

Tabla 7. Asociación entre tribus y el modo de reproducción de sus especies.

Tribu	Superfetante	No superfetante	Comparación	Fisher
Poeciliini (P)	2	11	P-H	0.03
Gambusiini (G)	2	6	P-G	0.49
Heterandriini (H)	8	2	H-G	0.03



La comparación de la conducta sexual (robo de cópulas o cortejo) entre tribus, indicó que las tribus Poeciliini y Heterandriini utilizan diferentes estrategias de apareamiento (probabilidad exacta de Fisher,  $p= 0.004$ , Tabla 8); al igual que las tribus Poeciliini y Gambusiini (probabilidad exacta de Fisher,  $p= 0.05$ , Tabla 8); las tribus Gambusiini y Heterandriini no difieren significativamente (probabilidad exacta de Fisher,  $p= 0.44$ , Tabla 8) en sus estrategias de apareamiento. En otras palabras, los machos de prácticamente todas las especies de las tribus Gambusiini y Heterandriini obtienen los apareamientos por cópulas furtivas, mientras que los machos de la mayoría de las especies en la tribu Poeciliini, tienden a cortejar.

Tabla 8. Asociación entre el número de especies por tribu y su conducta sexual

Tribu	Superfetante	No superfetante	Comparación	Fisher
Poeciliini	8	6	P-H	0.004
Gambusiini	1	7	P-G	0.05
Heterandriini	0	10	H-G	0.44

Utilizando datos a nivel de géneros, se encontró una correlación significativa ( $r=0.78$ ,  $n=8$ ,  $p<0.05$ , Figura 1) entre el tamaño de la camada y la asignación reproductiva. El resultado apoya la predicción de que a mayor asignación reproductiva, mayor es el tamaño de la camada.

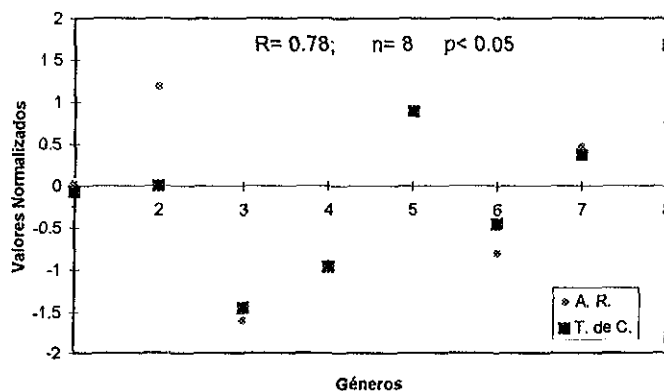


Figura 1. Correlación entre la asignación reproductiva y los tamaños de camada en algunos géneros de la familia Poeciliidae.

1 *Brachyraphis*; 2 *Gambusia*; 3 *Heterandria*; 4 *Neoheterandria*; 5 *Poecilia*; 6 *Poeciliopsis*; 7 *Xiphophorus* sin cortejo, 8 *Xiphophorus* con cortejo.

Se pudo mostrar que existe una relación entre la conducta sexual y el tamaño de la camada (Tabla 9), géneros que cortejan tienen camadas mayores ( $\bar{x}=38.7 \pm 40.7$ ) que aquellos que no presentan cortejo ( $\bar{x}=8.60 \pm 4.77$ ) (U de Mann-Whitney,  $U=2$ ,  $n=11$ ,  $p<0.05$ ). Este resultado respalda la predicción de que machos de

géneros que cortejan tienden a tener más críos por camada que los machos de géneros donde prevalece el robo de cópulas.

Tabla 9. asociación entre la conducta sexual, cortejo o cópulas furtivas, y el tamaño de camada en algunos géneros de la familia Poeciliidae.

Conducta Sexual	Camada	U	n	p
Cortejo	$x= 38.7 \pm 40.7$	2	11	> 0.005
Cópula Furtiva	$x= 8.60 \pm 4.77$			

No se encontró una relación entre el cortejo y la asignación reproductiva. No obstante, las hembras de géneros cuyos machos cortejan presentaron una asignación reproductiva mayor ( $x= 13.9 \pm 2.83$ ) que las hembras de géneros cuyos machos no cortejan ( $x= 8.45 \pm 6.85$ ) ( $U= 4$ ,  $n= 8$ ,  $p> 0.05$ , Tabla 10).

Tabla 10. asociación entre la conducta sexual, cortejo o cópulas furtivas, y la asignación reproductiva en algunos géneros de la familia Poeciliidae.

Conducta Sexual	Camada	U	n	p
Cortejo	$x = 13.9 \pm 2.83$	4	8	< 0.005
Cópula Furtiva	$x = 8.45 \pm 6.85$			

El dividir a los géneros en grupos usando la mediana (11.97) y usar la prueba de la probabilidad exacta de Fisher tampoco reveló una asociación entre estas dos variables ( $n=8$ ,  $p= 0.5$ , Tabla 11).

Tabla 11. Tabla de contingencia de la asociación entre la conducta sexual y la asignación reproductiva a nivel de géneros. Los datos están agrupados en número de géneros por arriba y por debajo de la mediana (11.97).

Conducta Sexual	< 11.97	> 11.97	n
Cortejo	1	2	3
Robo	3	2	5
Total	4	4	8

Prueba exacta de Fisher  $p= 0.5$

## b) Comparaciones intraespecíficas

Existe una correlación entre el tamaño de camada y la asignación reproductiva entre poblaciones de *P. reticulata* (prueba de Spearman,  $r = 0.715$ ,  $n = 30$ ,  $p < 0.00001$ , Figura 2). Este análisis también respalda, a nivel de población, la predicción de que a mayor asignación reproductiva, mayor será el tamaño de camada.

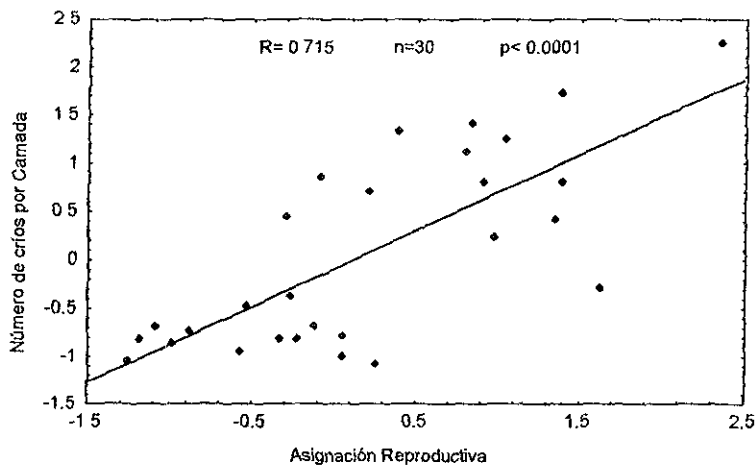


Figura 2. Correlación entre la asignación reproductiva y los tamaños de camada en poblaciones de *Poecilia reticulata*. Prueba de Spearman ( $r = 0.715$ ;  $n = 30$ ;  $p < 0.0001$ ).

El resultado de los análisis de varianza muestra una diferencia significativa entre los niveles de depredación y tamaño de camada ( $F= 72.474$ ,  $p< 0.000005$ ), asignación reproductiva ( $F= 24.312$ ,  $p< 0.000005$ ), cortejo ( $F= 4.801$ ,  $p< 0.05$ ), pero no con el robo de cópulas ( $F= 2.44$ ,  $p> 0.05$ ) (Tabla 12)

Tabla 12. Resumen de los análisis de ANOVAS entre los 3 niveles de depredación y algunos aspectos de la historia de vida y conducta sexual en *Poecilia reticulata*. Cada renglón es una ANOVA.

Comparación	G.L.	C. M.	Error en G. L.	Error en C. M.	F	P
Tamaño de Camada	2	12.206	27	0.168	72.387	0.0000001
Asignación Reproductiva	2	9.31	27	0.382	24.381	0.0000001
Cortejo	2	3.997	16	0.621	6.438	0.008
Robo	2	2.13	16	0.865	2.472	0.12

G.L., grados de libertad; C. M., cuadrados medios.

Los machos de *P. reticulata* cortejan significativamente menos en presencia de *Rivulus hartii* (Newman Keuls: niveles 2 y 1,  $p < 0.05$ , niveles 2 y 3,  $p < 0.05$ , Figura 3). La intensidad de cortejo no difirió significativamente entre las poblaciones sin depredadores y las poblaciones donde *Crenicichla alta* estuvo presente (Newman Keuls: niveles 1 y 3,  $p > 0.05$ , Figura 3).

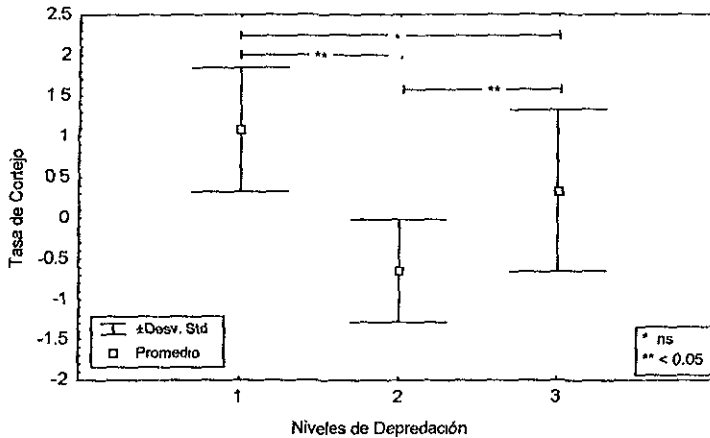


Figura 3. Asociación entre la Intensidad del Cortejo y los Niveles de Depredación. 1) *Aequidens pulcher* ó sin depredadores; 2) *Rivulus hartii*; 3) *Crenicichla alta* y *Eleotris pisonis*. Los machos cortejan significativamente menos en presencia de *Rivulus Hartii*.

*P. reticulata* asigna significativamente más recursos cuando el depredador *Crenicichla alta* está presente (prueba de Newman Keuls: niveles 1 y 3,  $p < 0.05$ ; 2

y 3,  $p < 0.001$ , Figura 4). La asignación reproductiva no difirió significativamente entre las poblaciones sin depredadores o las poblaciones en las cuales *Rivulus hartii* abunda (Newman Keuls: niveles 1 y 2,  $p > 0.05$ , Figura 4).

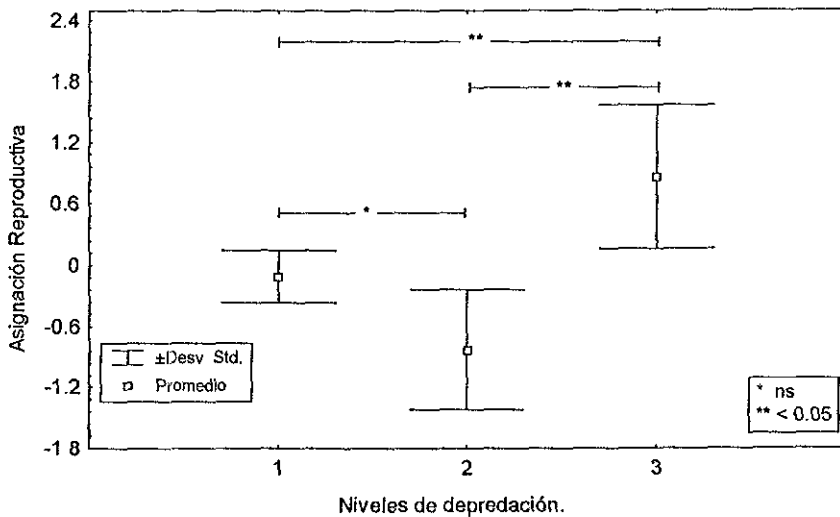


Figura 4. Asociación entre la Asignación Reproductiva y los Niveles de Depredación. 1) *Aequidens pulcher* o sin depredadores; 2) *Rivulus hartii*; 3) *Crenicichla alta* y *Eleotris pisonis*. Las hembras asignan significativamente menos recursos en poblaciones habitadas por *Rivulus hartii*.

El tamaño de camada y los niveles de depredación, lo mismo que para la asignación reproductiva, fue mayor en las poblaciones de *Crenicichla alta*



*Crenicichla alta* (Newman Keuls: niveles, 1 y 3 < 0.001, 2 y 3 < 0.001, Figura 5). En las poblaciones en las cuales no existen depredadores o habita *Rivulus hartii* no hubieron diferencias significativas (Newman Keuls: niveles 1 y 2  $p > 0.74$ , Figura 5). El robo de cópulas no se analizó porque en la ANOVA no se encontraron diferencias significativas.

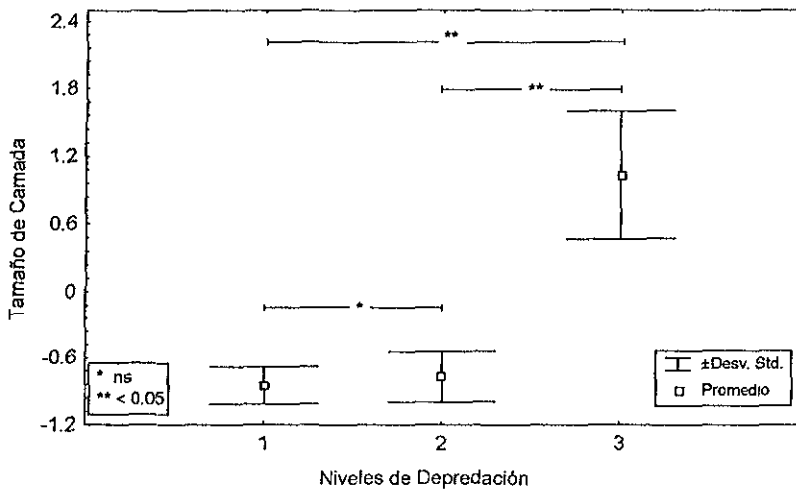


Figura 5. Asociación entre el Tamaño de Camada y los Niveles de Depredación. 1) *Aequidens pulcher* ó sin depredadores; 2) *Rivulus hartii*; 3) *Crenicichla alta* y *Eleotris pisonis*. Las hembras tienen tamaños de camada más pequeños en poblaciones habitadas por *Rivulus hartii* y en ausencia de depredadores.

## Discusión

### Guerra de desgaste o conflicto entre sexos

En muchas especies de poecilidos, los machos utilizan el robo de cópulas como principal estrategia de apareamiento. Ello podría sugerir, que las hembras están seleccionando a los machos con base en su vigor para acosarlas. Sin embargo, el trabajo de Arnqvist (1992) sugiere que las hembras rechazan a los machos para evitar las cópulas y no para elegir a los machos más persistentes. De igual forma en *Girardinichthys multiradiatus* (Goodeidae), las hembras incurren en un costo por rechazar los intentos de cópulas de los machos (Valero y Macías García comunicación personal).

Por otra parte, se ha observado que las hembras de *Poecilia reticulata* toman más tiempo realizando maniobras anti depredadoras, que los machos (Magurran y Seghers 1994). Los machos toman ventaja de la preocupación de las hembras por los depredadores, al aumentar el número de intentos de cópulas forzadas (Magurran y Nowak 1991), disminuyendo el poder de la elección de pareja por parte de las hembras. Estas evidencias sugieren que existe un conflicto entre los sexos en cuanto a la cantidad de despliegues que los machos ejecutan y el momento en que éstos se deben realizar.

Algunos autores han mostrado que existe una asociación entre el tamaño del gonopodio y la conducta sexual (cortejo o cópulas furtivas) (Rosen y Tucker 1961) y el tamaño del gonopodio y el modo de reproducción (superfetación y no superfetación) (Constantz 1989). Es probable por lo tanto, que en las especies con machos de gonopodios largos las hembras sean incapaces de evitar las cópulas furtivas pues los machos pueden inseminarlas a distancia. Así Las hembras habrían desarrollado la superfetación para disminuir los costos de las cópulas furtivas. Esta hipótesis se ve reforzada por el hecho de que en la familia goodeidae, los machos carecen de gonopodios y las hembras no presentan superfetación.

## **Poeciliidae y modo de reproducción**

Con base en los resultados obtenidos a partir de las comparaciones entre tribus, se puede observar que la mayoría de las especies que cortejan se encuentran en la tribu Poeciliini, misma en la que se encuentran la mayoría de las especies no superfetantes. Por otra parte, en la tribu Heterandriini se concentran la mayoría de las especies superfetantes y la generalidad de ellas obtiene sus apareamientos por medio del robo de cópulas. Estos resultados son un indicio de que efectivamente existe una asociación entre la superfetación y el robo de cópulas.

En algunas especies de esta familia, sobre todo en especies de la tribu Gambusiini, los machos copulan furtivamente; pero las hembras no han desarrollado la superfetación (Meffe 1985; Reznick 1981, Turner 1937; Turner 1940) Este resultado puede deberse a que en esta tribu, los costos asociados al acoso por parte de los machos no son tan grandes, debido a que al menos en *Gambusia affinis*, las hembras son grandes y agresivas, llegando a ser dominantes sobre los machos y evitando en cierta medida, el acoso de los machos (Itzkowitz 1971). Además, a diferencia de lo que sucede en la tribu Heterandriini, en *Gambusia* spp. existe, aunque con baja frecuencia, el cortejo (Rosen y tucker 1961; Peden 1972). Este bajo nivel de cortejo, bien puede ser suficiente para evitar que las hembras desarrollen la superfetación.

### **Conducta sexual, tamaño de camada y asignación reproductiva**

Las hembras de cualquier especie incurren en costos al asignar recursos para la producción de críos. Así que deben seleccionar cuidadosamente al macho que va a fertilizar sus huevos. Cuando las hembras están en posibilidad de evaluar a los machos, estas pueden asignar cierta cantidad de recursos a la producción de críos, de acuerdo con la calidad del macho con el cual se aparean. Una manera de hacerlo, es mediante el cortejo.

El resultado en la comparación de la conducta sexual y el tamaño de camada, a nivel de géneros, muestra que las hembras asignan un mayor número de críos a machos que cortejan. Este resultado apoya la predicción de que mediante el cortejo, las hembras conocen con mayor precisión la calidad de los machos con los cuales se aparean y por lo tanto, el tamaño de la camada dependerá de la calidad de los machos.

A través de los análisis se pudo observar que existe una correlación positiva entre el tamaño de camada y la asignación reproductiva, esto es, a mayor asignación reproductiva mayor será el número de críos procreados. Ese resultado parecería indicar que, si la conducta sexual está correlacionada con el tamaño de camada, entonces la conducta sexual también estaría asociada a la asignación reproductiva, pero no es así.

Es posible que no se haya detectado una correlación positiva a consecuencia del tamaño de muestra tan pequeño, pues aunque las diferencias no fueron significativas, el promedio de la asignación reproductiva en la producción de críos, fue mayor en las hembras de géneros donde los machos cortejan ( $x = 13.9 \pm 2.83$ ) que en las hembras de géneros donde los machos copulan furtivamente ( $x = 8.45 \pm 6.85$ ).

Si bien no se pudo establecer una asociación entre la conducta sexual y la asignación reproductiva, Reznick y Miles (1989) observaron que las especies superfetantes asignan menos recursos a la producción de críos y en este trabajo se observó que los géneros superfetantes tienden a robar cópulas. Es razonable suponer que las hembras de géneros en los cuales los machos empleen el robo de cópulas como principal mecanismo de apareamientos, tiendan a asignar menos recursos a la producción de críos.

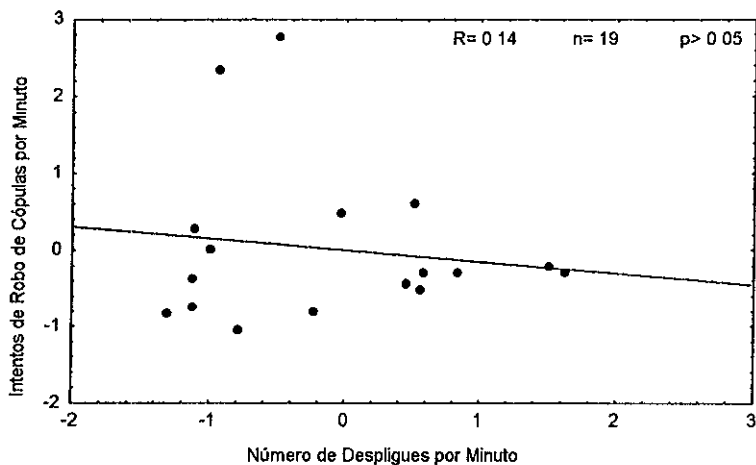
### ***POECILIA RETICULATA***

Se esperaba que en *P. reticulata* las hembras asignaran menos recursos a la reproducción, y sus camadas fueran más pequeñas en poblaciones con alta depredación que en poblaciones con baja depredación. Sin embargo, los resultados de los análisis no apoyaron estas predicciones derivadas de la hipótesis de trabajo. Esta falla en las predicciones pudo deberse a diferentes motivos.

En primer lugar se detectaron inconsistencias entre los resultados reportados por distintos autores en cuanto a la conducta sexual de *P. reticulata* en Trinidad. Farr (1975) encontró que machos de *P. reticulata* cortejan con más intensidad en presencia de *Crenicichla alta*, mientras que Luyten y Liley (1985) y Magurran y Seghers (1990) encontraron que los machos de *P. reticulata* cortejan más en

poblaciones habitadas por *Rivulus hartii*. Los machos de *P. reticulata* no se especializan en el cortejo o el robo de cópulas (Constantz 1989), por consiguiente, se esperaría que existiera una correlación negativa entre el cortejo y el robo de cópulas, y no ocurrió así ( $r = 0.142$ ,  $n = 19$ ,  $p > 0.1$ , Figura 6).

Figura 6. Asociación entre el número de despliegues por minuto y el número de intentos de cópulas furtivas en distintas poblaciones de *Poecilia reticulata* ( $R = 0.14$ ,  $n = 19$ ,  $p > 0.05$ ).



En todas las poblaciones de *P. reticulata* los machos cortejan, por tanto las hembras tienen siempre la posibilidad de evaluarlos. Al ser *Rivulus hartii* un depredador de peces pequeños, a las hembras les conviene, en poblaciones habitadas por este depredador, tener pocos críos y grandes para evitar una alta

depredación (Reznick y Endler 1982; Reznick *et al* 1996). Entonces las hembras pueden estar estableciendo un compromiso entre, asignar cierta cantidad de recursos a la producción de críos y determinados tamaños de camada, a machos no evaluados adecuadamente, y producir un número pequeño de críos y de mayor tamaño para evitar que éstos sean depredados.

A pesar de todo, los análisis revelaron algunos aspectos interesantes, los machos de *P. reticulata* cortejan menos en presencia de *Rivulus hartii* (Figura 1), que se ha considerado como un depredador que ataca a individuos pequeños (Reznick y Endler 1982), y por tanto los machos deberían ser más vulnerables. Las hembras mientras tanto, asignan menos recursos y tienen menos críos por camada en presencia de *R. hartii* o sin depredadores (Figura 2 y 3) que en presencia de *Crenicichla alta*. Entonces al menos en el caso de las poblaciones de *Rivulus hartii*, *Crenicichla alta* y *Eleotris pisonis*, se cumple la predicción de que a menor cortejo, menor la asignación reproductiva y tamaños de camada más pequeños.

Las predicciones no se cumplen para las poblaciones sin depredadores. Esto es, se esperaba que en poblaciones sin depredadores, las hembras asignaran mas recursos y tuvieran tamaños de camada mayores que en las otras poblaciones. Esto puede deberse a que la teoría de historias de vida predice que en especies con riesgo de depredación, la asignación reproductiva y el tamaño de la camada serán mayores, que en poblaciones con poco o ningún riesgo de depredación (Ver



Stearns 1976). Si se acepta que la depredación es el principal modelador de la conducta sexual, entonces en poblaciones sin depredadores, el cortejo puede no servir adecuadamente para evaluar calidad, pues los machos no correrían ningún riesgo de ser depredados y por lo tanto el cortejar no implicará un aumento considerable en sus costos de apareamiento.

El carecer de un concepto unificador para definir tanto el cortejo como la superfetación, y de una adecuada filogenia para esta familia, provoca que sea imposible establecer un estudio comparativo. Así, los resultados de este trabajo deban considerarse como preliminares. Por lo tanto, es necesario continuar aportando datos para aumentar los tamaños de muestra o probar esta hipótesis con otras familias (de peces, aves, etc.).

## Conclusiones

1. Tanto en los géneros como en las poblaciones de la familia Poeciliidae, existe una correlación positiva entre el tamaño de las camadas y la asignación reproductiva.
2. Las especies que cortejan y las especies no superfetantes tienden a agruparse en las misma tribu (Poeciliini). Lo mismo sucede con las especies que no cortejan y las especies superfetantes (Heterandriini).
3. En los géneros de la familia Poeciliidae, existe una asociación entre la conducta sexual (cortejo o robo de cópulas) y el tamaño de camada.
4. Existe una tendencia en la familia Poeciliidae, a que en géneros en los cuales los machos cortejan, las hembras asignen más recursos a la producción de críos.
5. En *Poecilia reticulata*, las hembras asignan menos recursos a la producción de críos en aquellas poblaciones donde los machos cortejan con menos intensidad.

Existen entonces evidencias que apoyan la hipótesis de que la superfetación surgió como un mecanismo para contrarrestar la falta de una adecuada evaluación de los machos.

## Referencias

- Andersson, M. 1986. Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: sexual selection based on viability differences. *Evolution*, **40**, 804-816.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press: New Jersey.
- Arnqvist, G. 1992. Pre-copulatory fighting in a water strider: inter-sexual conflict or mate assessment? *Anim. Behav.* **43**, 559-567.
- Baerends, G.P., Brower, P.R., Waterbolk, H.T.J. 1955. Ethological studies on *Lebistes reticulatus* (Peters). I. An analysis of the male courtship pattern. *Behaviour*, **8**, 249-335.
- Bateman, A. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, **2**, 349-368
- Breder, C.M., Rosen, D.E. 1966. *Modes of reproduction in fishes*. American Museum of Natural history Press: New York.
- Clark, E., Aronson, L.R., Gordon, M. 1954. Mating behavior patterns in two sympatric species of Xiphophorin fishes: their inheritance and significance in sexual isolation. *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, **103**, 135-226.
- Clutton-Brock, T.H., Parker, G.A. 1995. Sexual coercion in animal societies. *Anim. Behav.*, **49**, 1345-1365.

- Constantz, G.D. 1975 Behavioral ecology of mating in the gila topminnow, *Poeciliopsis occidentalis* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Ecology*, **56**, 966-973.
- Constantz, G.D. 1979. Life history patterns of a livebearing fish in contrasting environments. *Oecologia*, **40**, 189-201.
- Constantz, G.D. 1989. Reproductive biology of fishes. En: *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)* (Editado por Meffe, G.K. y Snelson, F.F. Jr.), pp. 33-50. New Jersey: Prentice Hall.
- Cheong, R.T., Henrich, S., Farr, J.A., Travis, J. 1984. Variation in fecundity and its relationship to body size in a population of the least killfish, *Heterandria formosa* (Pisces: Poeciliidae). *Copeia*, **1984**, 720-726.
- Endler, J.A. 1978. A predator's view of animal colour patterns. *Evol. Biol.*, **11**, 319-364.
- Endler, J.A. 1980. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution*, **34**, 76-91.
- Endler, J.A. 1987. Predation light intensity and courtship behaviour in *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae). *Anim. Behav.*, **35**, 1376-1385.
- Endler, J.A. 1988. Sexual selection and predation risk in guppies. *Nature*, **332**, 593-594.
- Endler, J.A. 1995. Multiple-trait coevolution and environmental gradients in guppies. *Trends. Ecol. Evol.*, **10**, 22-29.

- Farr, J.A. 1975. The role of predation in the evolution of social behavior of natural populations of the guppy *Poecilia reticulata*. *Evolution*, **29**, 151-158.
- Farr, J.A. 1980. Social behavior patterns as determinants of reproductive success in the guppy, *Poecilia reticulata* (Peters) (Pisces: Poeciliidae), an experimental study of the effects of intermale competition, female choice and sexual selection. *Behaviour*, **74**, 582-591.
- Farr, J.A. 1984. Premating behavior in the subgenus *Limia* (Pisces. Poeciliidae): sexual selection and the evolution of courtship. *Z. Tierpsychol.*, **65**, 152-165.
- Farr, J.A. 1989. Sexual selection and secondary sexual differentiation in poeciliids: determinants of male mating success and the evolution of female choice. En: *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)* (Editado por Meffe, G.K. y Snelson, F.F. Jr.), pp. 91-123. New Jersey: Prentice Hall.
- Farr, J.A., Travis, J., Trexler, J.C. 1986. Behavioural allometry and interdemic variation in sexual behaviour of the sailfin molly, *Poecilia latipinna* (Pisces. Poeciliidae). *Anim. Behav.*, **34**, 497-509.
- Frank, D. 1964. Vergleichende Verhaltensstudien an lebendgebärenden Zahnkarpfen der Gattung *Xiphophorus*. *Zool. Jb. Physiol.*, **71**, 117-170.
- Godin, J-G.J. 1995. Predation risk and alternative mating tactics in male trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Oecologia*, **103**, 224-229.
- Hamilton, W.D., Zuk, M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, **218**, 384-387.

- Haynes, J.L. 1995. Standardized classification of poeciliid development for life-history studies. *Copeia*, **1995**, 147-154
- Henn, A.W. 1916. On various South American poeciliid fishes. *Ann. Carnegie Mus.*, **10**, 93-142.
- Houde, A.E. 1988. The effects of female choice and male-male competition on the mating success of female guppies. *Anim. Behav.*, **36**, 888-896
- Hubbs, C. 1971. Competition and isolation mechanisms in the *Gambusia affinis* x *G. heterochir* hybrid swarm. *Bull. Texas Memorial Mus.*, **19**, 1-46.
- Hubbs, C., Delco Jr., E.A. 1960. Mate preference in males of four species of gambusiine fishes. *Evolution*, **14**, 145-152.
- Itzkowitz, M. 1971. Preliminary study of the social behavior of male *Gambusia affinis* (Baird and Girard) (Pisces: Poeciliidae) in aquaria. *Chesapeake Sci.*, **12**, 219-224.
- Krumholz, L.A. 1948. Reproduction in the western mosquitofish *Gambusia affinis affinis* (Baird & Girard) and its use in mosquito control. *Ecol. Monogr.*, **18**, 1-43.
- Liley, N.R. 1966. Ethological isolating mechanisms in four sympatric species of poeciliid fishes. *Behaviour (Supl)*, **31**, 1-197.
- Luyten, P.H., Liley, N.R. 1985. Geographic variation in the sexual behaviour of the guppy, *Poecilia reticulata* (Peters). *Behaviour*, **95**, 164-179.
- Macías García, C., Jiménez, B., Contreras, B. 1994. Correlational evidence of sexually-selected handicap. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **35**, 253-259.

- Magnhagen, C. 1991. Predation risk as a cost of reproduction. *Trends. Ecol. Evol.*, **6**, 183-186.
- Magurran, A.E., Nowak, M.A. 1991. Another battle of the sexes: the consequences of sexual asymmetry in mating costs and predation risk in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **246**, 31-38.
- Magurran, A.E., Seghers, B.H. 1990. Risk sensitive courtship in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behaviour*, **112**, 194-201.
- Magurran, A.E., Seghers, B.H. 1994. Sexual conflict as a consequence of ecology. evidence from guppy, *Poecilia reticulata*, populations in Trinidad. *Proc. R. soc. Lond. B.* **255**, 31-36.
- Magurran, A.E., Seghers, B.H., Shaw, P.W., Calvalho, G.R. 1995. The behavioural diversity and evolution of guppy, *Poecilia reticulata*, populations in Trinidad. *Ad. Study. Behav.*, **24**, 155-202.
- Martin, R.G. 1975. Sexual and aggressive behavior, density, and social structure in a natural population of mosquitofish, *Gambusia affinis holbrooki*. *Copeia*, **1975**, 445-454.
- Maynard Smith, J. 1978. *The evolution of sex*. Cambridge University Press: Cambridge.
- McAllister, W.H. 1958 The correlation of coloration with social rank in *Gambusia hurtadoi*. *Ecology*, **39**, 477-482.
- McKay, F.E. 1971. Behavioural aspects of population dynamics in unisexual-bisexual *Poeciliopsis* (Pisces: Poeciliidae). *Ecology*, **52**, 778-790.

- McPhail, J D. 1978. Sons and lovers: the functional significance of a sexual dichromism in a fish, *Neoheterandria tridentiger* (Garman). *Behaviour*, **64**, 329-339.
- Meffe, G. K., Vrijenhoek, R. C. 1981. Starvation stress and intraovarian cannibalism in livebearers (Atheriniformes: Poeciliidae). *Copeia*, **1981**, 702-705.
- Meffe, G.K: 1985. Life history patterns of *Gambusia marshi* (Poeciliidae) from Cuatro Ciénegas, Mexico. *Copeia*, **1985**, 898-905.
- Milton, D.A., Arthington, A.H. 1983 Reproductive biology of *Gambusia affinis* Baid y Girard, *Xiphophorus helleri* (Gunther) y *X. maculatus* (Heckel) (Pisces: Poeciliidae) in south-eastern Queensland, Australia. *J. Fish Biol.*, **23**, 23-41.
- Miller, R.R. 1960. Four new species of viviparous fishes, genus *Poeciliopsis* from northwestern Mexico. *Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*. **619**, 1-11.
- Miller, R.R. 1975. Five new species of mexican poeciliid fishes of the genera *Poecilia*, *Gambusia* and *Poeciliopsis*. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, **672**, 1-44.
- Monaco, P.J., Rasch, E.M., Balsano, J.S. 1983 The occurrence of superfetation in the amazon molly *Poecilia formosa*, and its related sexual species. *Copeia*, **1983**, 969-974.
- Morris, M.R., Batra, P., Ryan, M.J. 1992. Male male competition and access to female in the swordtail *Xiphopxorus nigrensis*. *Copeia*, **1992**, 980-986.



- Parker, G.A. 1979 Sexual selection and sexual conflict. En. *Sexual selection and reproductive competition in insects* (Editado por Blum, MS., Blum, NA.), pp. 123-166. New York: Academic Press.
- Parzefall, J. 1989. Sexual and aggressive behaviour in species hybrids of *Poecilia mexicana* and *Poecilia velifera* (Pisces: Poeciliidae). *Ethology*, **82**, 101-115.
- Peden, A.E. 1972. The function of gonopodial parts and behavioral patterns during copulation by *Gambusia*. *Can. J. Zool.*, **50**, 955-968.
- Peden, A.E. 1973. Variation in anal spot expression in gambusiin females and its effect on male courtship. *Copeia*, **1973**, 250-263.
- Reynolds, J.D, Gross, M.R. 1990. Costs and benefits of female choice: Is there a lek paradox?. *Amer Nat.*, **136**, 230-243
- Reznick, D.N. 1981. "Grandfather effects": the genetics of interpopulation differences in offspring size in the mosquitofish. *Evolution*, **35**, 941-953.
- Reznick, D.N., Endler, J A. 1982. The impact of predation on life history evolution in trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*, **36**, 160-177.
- Reznick, D.N., Meyer, A., Frear, D. 1993. Life history of *Brachyrhaphis rhabdophora* (Pisces: Poeciliidae). *Copeia*, **1993**, 103-111.
- Reznick, D.N., Miles, D.B. 1989. Review of life history patterns in poeciliid fishes. En: *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)* (Editado por Meffe, GK. y Snelson, FF. Jr.), pp. 125-148. New Jersey: Prentice Hall.
- Reznick, D.N., Miles, D.B., Winslow, S. 1992. Life history of *Poecilia picta* (Poeciliidae) from the island of Trinidad. *Copeia*, **1992**, 782-790.

- Reznick, D.N., Rodd, F.H., Cardenas, M. 1996. Life-history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*: Poeciliidae). IV. Parallelism in life-history phenotypes. *Am. Nat.*, **147**, 319-338.
- Rosen, D.E., Bailey, R.M. 1963. The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), their structure, zoogeography and systematics. *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, **126**, 1-176.
- Rosen, D.E., Tucker, A. 1961. Evolution of secondary sexual characters and sexual behavior patterns in a family of viviparous fishes (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Copeia*, **1961**, 201-212
- Ryan, M.J. 1985. *The Tungara Frog: a Study in Sexual Selection and Communication*. Chicago: University of Chicago Press
- Ryan, M.J. 1990. Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation. *Oxford Surv. Evol. Biol.*, **7**, 157-195.
- Ryan, M.J., Causey, B.A. 1989. Alternative mating behavior in the swordtails *Xiphophorus nigrensis* and *Xiphophorus pygmaeus* (Pisces: Poeciliidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **24**, 341-348.
- Ryan, M.J., Wagner Jr., W.E. 1987. Asymmetries in mating preferences between species: female swordtails prefer heterospecific males. *Science*, **236**, 595-597.
- Scrimshaw, N.S. 1944. Superfetation in poeciliid fishes. *Copeia*, 1944, 188-183.
- Schultz, R.J. 1961. Reproductive mechanisms of unisexual and bisexual strains of the viviparous fish *Poeciliopsis*. *Evolution*, **15**, 302-325.

- Stearns, S.C. 1976. Life history tactics. a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.*, **51**, 3-47.
- Stearns, S.C. 1978. Interpopulational differences in reproductive traits of *Neoheterandria tridentiger* (Pisces: Poeciliidae) in Panama. *Copeia*, **1978**, 188-190.
- Stoye, F.H. 1935. *Tropical fishes for the home*. Carl Meterns: New York.
- Thibault, R.E., Schultz, R.J. 1978. Reproductive adaptations among viviparous fishes (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Evolution*, **32**, 320-333
- Thornhill, R. 1980. Mate choice in *Hylobittacus apicalis* (Insecta: Mecoptera) and its relation to some models of female choice. *Evolution*, **34**, 519-538.
- Tinbergen, N. 1951. *The study of instinct*. Oxford University Press. Oxford.
- Travis, J., Farr, J.A., Henrich, S., Cheong, R.T. 1987. Testing theories of clutch overlap with the reproductive ecology of *Heterandria formosa*. *Ecology*, **68**, 611-623.
- Trexler, J.C. 1985. Variation in the degree of viviparity in the sailfin molly, *Poecilia latipinna*. (Pisces, Poeciliidae). *Copeia*, **1985**, 999-1004.
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. En: *Sexual selection and the descent of man* (Editado por Campbell, B.G.), Aldine Press: Chicago.
- Turner, C.L. 1937. Reproductive cycles and superfetation in poeciliid fishes. *Biol. bull.*, **72**, 145-164.

- Turner, C L. 1938. The reproductive cycle of *Brachyraphis episcopi*, an oviparous poeciliid fish, in the natural tropical habitat. *Biol. Bull.* **75**, 56-65.
- Turner, C.L. 1940. Superfetation in viviparous cyprinodont fishes. *Copeia*, **1940**, 88-91.
- Turner, J.S., Snelson, F.F. 1984 Population structure, reproduction and laboratory behavior of the introduced *Belonesox belizanus* (Poeciliidae) in Florida. *Env. Biol. Fish.*, **10**, 89-100
- Warburton, B., Hubbs, C., Hagen, D.W. 1957. Reproductive behavior of *Gambusia heterochir*. *Copeia*, **1957**, 299-300.
- West-Eberhard, M.J., Bradbury, J.W., Davies, N.Á., Gouyon, P-H., Hammerstein, P., Koning, B., Parker, G.A., Queller, D.C , Sachser, N., Slagsvold, T., Trillmich, F., Vogel, C. 1987. Conflicts between and within the sexes in sexual selection. En: *Sexual Selection: testing the alternatives* (Editado por Bradbury, J.W. y Andersson, M.B.), pp 180-195. S. Bernhard, Dahlem Konferenzen: John Wiley and Sons.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press: Princeton.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection-a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.*, **53**, 205-214.
- Zahavi, A. 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *J. Theor. Biol.*, **67**, 603-605.

## Agradecimientos

A Constantino por aceptar dirigir la tesis, por su amistad, y por compartir conmigo su entusiasmo por la ecología de la conducta.

A mis sinodales Guillermo Salgado, Javier Manjarrez, Alejandro Moyaho, Juan Carlos Zamora y Constantino Macías García por sus valiosos comentarios y sugerencias a esta tesis.

A Alejandro Moyaho por su colaboración en todas mis actividades en este laboratorio y en especial por sus consejos sobre estadística, gracias también por esas reconfortantes caminatas hacia el metro.

A Juan Carlos Zamora y Dalila Fragoso por esa indestructible amistad de tantos años.

A mis compañeros de laboratorio: Alejandro Ríos, Miriam Calderón, Verónica Solares, Cristina Rodríguez, Emilio Tobón, Diana Pérez, Cinthia Lira, Carmen Pérez, Luis Enrique Cano y Jaime Zaldívar. A todos ellos gracias por hacer de este laboratorio el lugar ideal para trabajar.

A Edgar Avila, Elsa Saborío, Alejandra Valero y victor Aguirre por toda la ayuda que me proporcionaron en mis actividades en este laboratorio y que me permitió tener mas tiempo libre para escribir esta tesis.

A hugh Drummond por hacerme creer que es el mejor investigador de todos y además demostrarlo.

Al grupo de los lunaticos, quienes a través de muy agradables veladas, me han enseñado tanto sobre evolución.

A la Facultad de Ciencias de UNAM por haberme proporcionado una cultura tanto académica como social.

Un agradecimiento muy especial a José Luis Osorno, quien ha través de sus consejos y su ejemplo, me motivó a terminar esta tesis.

Anexo 1. Datos encontrados en la literatura sobre la historia de vida y conducta sexual de los peces de la familia Poeciliidae

Poeciliidae	MR	CS	NC	AR	TC	Referen
<b>Poeciliini</b>						
<i>Poecilia vivipara</i>	NS	Robo	1			1
<i>Poecilia formosa</i>	S	Robo	1			5,19
<i>Poecilia latipinna</i>	NS	Cortejo	1		23.50	2,5,14
<i>Poecilia velifera</i>	NS	Cortejo	1			1
<i>Poecilia petenensis</i>		Cortejo				
<i>Poecilia sphenops</i>	NS	Robo	1			1
<i>Poecilia mexicana</i>	S	Robo				5,23
<i>Poecilia reticulata</i>	NS	Cortejo	1	14.4	24.2	4,21
<i>Poecilia parae</i>	NS	Cortejo	1			21
<i>Poecilia picta</i>	NS	Cortejo	1	17.25	8.87	12,21
<i>Poecilia branneri</i>	S	Cortejo				18
<i>Poecilia vittata</i>	NS	Robo	1			
<i>Priapella bonita</i>	S					18
<i>Xiphophorus helleri</i>	NS	Cortejo	1	15.2	60.15	17
<i>Xiphophorus maculatus</i>	NS	Robo	1	13.3	27.27	17
<i>Xiphophorus strigatus</i>	NS		1			
<i>Xiphophorus variatus</i>	NS	Cortejo	1			21
<i>Xiphophorus multilineatus</i>		Cortejo			7.104	13
<i>Xiphophorus nigrensis</i>		Cortejo			4.95	13
<i>Xiphophorus pygmaeus</i>		Robo			3.72	13
<b>Gambusiini</b>						
<i>Brachyraphis terrabensis</i>	NS		1			1

S, superfetante; NS, no superfetante. CS tipo de conducta sexual cortejo o robo de cópulas.  
 NC, número de camadas simultáneas. AR, actividad reproductiva en % de peso de la hembra. TC número de críos.

Anexo 1 (Continuación). Datos encontrados en la literatura sobre la historia de vida y conducta sexual de los peces de la familia Poeciliidae

Poeciliidae	MR	CS	NC	AR	TC	Referen
<i>Brachyrhaphis rhabdophora</i>	NS	Co	1	19.04	12.6	8
<i>Brachyrhaphis episcopi</i>	NS	Co	1		7.4	1
<i>Brachyrhaphis cascajalensis</i>	S	Co	2			1
<i>Belonesox belizanus</i>	NS	Co	1		99.4	1,21,22
<i>Gambusia vittata</i>	S	Co				24
<i>Gambusia marshi</i>	NS	Co		11.3	9.52	7
<i>Gambusia affinis</i>	NS	Co	1	21.02	21.02	1,17
<i>Gambusia nobilis</i>	S	Co	2			1
<i>Gambusia heterochir</i>	NS	Co	1			16
<i>Gambusia gaigei</i>	NS	Co	1			
<i>Gambusia manni</i>	NS	Co	1		6.06	^65
<b>Girardinini</b>						
<i>Carlhubbsina kidderi</i>	NS	Co	1			1,30
<i>Quintana atrizona</i>	NS	Co	1			1,21
<b>Heterandriini</b>						
<i>Priapichthys chacoensis</i>	S	Co				20
<i>Priapichthys dariensis</i>	NS	Co	1			1
<i>Priapichthys fria</i>	S	Co			3	20
<i>Neoheterandria tridentiger</i>	S	Co	3	11.5	6.85	1,10
<i>Heterandria formosa</i>	S	Co	3	10.3	3.63	1,9,15,19, 21
<i>Heterandria bimaculata</i>	NS	Co	1			1,21

S, superfetante; NS, no superfetante CS, conducto sexual corto o robo de cópulas. NC, número de camadas simultáneas AR, función reproductiva en % de peso de la hembra. TC número de críos.

Co, conducto sexual corto o robo de cópulas. AR, función reproductiva en % de peso de la hembra. TC número de críos.



Anexo 1 (Continuación). Datos encontrados sobre la historia de vida y conducta sexual de los peces c

Poeciliidae	MR
<i>Poeciliopsis turrubarensis</i>	S
<i>Poeciliopsis gracilis</i>	S
<i>Poeciliopsis lutzi</i>	S
<i>Poeciliopsis catemaco</i>	S
<i>Poeciliopsis occidentalis</i>	S
<i>Poeciliopsis infans</i>	S
<i>Poeciliopsis lucida</i>	S
<i>Poeciliopsis viriosa</i>	S
<i>Poeciliopsis monacha</i>	S
<i>Poeciliopsis fasciata</i>	S
<i>Poeciliopsis latidens</i>	S
<i>Poeciliopsis prolifica</i>	S
<i>Poeciliopsis turneri</i>	S
<i>Poeciliopsis balsas</i>	S
<i>Poeciliopsis elongata</i>	S
<i>Phallichthys fairweatheri</i>	

S, superfetante; NS, no superfetante. C, número de camadas simultáneas. AF, número de camadas simultáneas en fase de la hembra. TC, número de críos.

datos encontrados sobre la historia de vida y conducta sexual de los peces c

MR	NC	TC	Referen
2			9
2			9
1,2,9		9.6	1,9,
1,2,9			1,2,9
1,2,9		11	4
1,2,9			9
1,2,9		11.8	4
1,2,9			9
1,2,9			1,21
1,2,9		4	4,9
1,2,9		3.6	4
1,2,9			1,9

NS, no superfetante. C, número de camadas simultáneas. AF, número de camadas simultáneas en fase de la hembra. TC, número de críos.

ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA