

171
2 c 1



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“ACOSO SEXUAL Y COMPETENCIA ENTRE
HEMBRAS DEL PEZ AMARILLO, *Girardinichtys
multiradiatus (Pisces: Goodeidae)*”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A:

ALEJANDRA VALERO MENDEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. CONSTANTINO DE JESUS MACIAS GARCIA



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

262326



Universidad Nacional
Autónoma de México



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
AVENIDA DE
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: "Acoso sexual y competencia entre hembras del pez amarillo, Girardinichtys multiradiatus (Pisces:Goodeidae)" realizado por Alejandra Valero Méndez

con número de cuenta 9452932-2 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario Dr. Constantino de Jesús Macías García Investigador titular "A"

Propietario Dra. Robyn Hudson Investigadora titular "C"

Suplente Dr. José Luis Osorno Cepeda Investigador asociado "C"

Suplente Dra. Margarita Martínez Gómez Investigadora titular "A"
M.en C. Marcela Osorio Batista

Consejo Departamental de Biología

Edna M. Suarez D.

DRA. EDNA MARTA SUAREZ DIAZ

CONSEJO DEPARTAMENTAL DE BIOLOGIA

Agradecimientos

A todo el personal del Instituto de Ecología, UNAM y al Dr. Daniel Piñero por permitirme ocupar sus instalaciones para lograr mis objetivos.

A mi asesor, Constantino, muchas gracias por mantenerme en constante estado de cuestionamiento, por su apoyo, motivación y comprensión.

A mis sinodales: Joe, Marce, Margarita y Robyn, les agradezco todo el tiempo que dedicaron a cuestionarme, motivarme y aleccionarme en los caminos del quehacer científico. Gracias por su interés.

A Robyn Hudson por ser tan alegre y vivaz, por su dedicación para mi trabajo, y por su entusiasmo...y mil gracias por haberme abierto los ojos y la mente con el video de los Eipo..

A Joe le agradezco inmensamente su apoyo en momentos críticos para la redacción de un resumen y la creación de un cartel. Gracias por poner la historia en perspectiva.

A todos los estudiantes e investigadores del laboratorio de conducta animal en el IE, Ale, Alicia, Cristina, Diana, Hugh, Jaime, Javier, Rocky, les agradezco su apoyo, paciencia, comprensión y lo más importante, la amistad. A mis "cuadernos" de las catacumbas, Alejandro M., Alejandro R., César, Claus, Elsa, Miguelin, Miriam, Sunee...gracias por iluminar todos los días de trabajo, y por ser siempre solidarios. Y aunque ya no está allí, a Deny le agradezco todo, porque su trabajo me condujo a ese laboratorio. A Alejandro Moyaho y a César les doy gracias por su apoyo técnico, y por enseñarme el cuidado y apreciación de los peces. A Raúl Cueva, gracias por las interminables discusiones numéricas.

Gran parte de este trabajo se la debo a mis amigos Sole, Angelique, Chuck, Ek, Karina, Lalo de la Torre, Mi, Lalo Pérez, Octavio, Sotres, Demon, Chelén, Leo, Luisa, y a todos los de la generación que no he mencionado pero no por eso he olvidado. Todos están presentes en mi mente y forman parte de este trabajo.

A mis hermanos Adri, Claudia, y Julio por ser más que "los hijos de Carlos", y por hacerme sentir en familia. Ellos son y siempre serán una fuente primordial de mi motivación por el progreso y el desarrollo profesional.

A Paty Escalante por haber sido la iniciadora de todo..

Quiero dedicar de manera especial este trabajo a
mi madre, mi amiga, confidente, y solidaria acompañante
en más de veinte años de mi existencia.
Gracias por empujarme tenazmente, "güera".

A mi padre le agradezco haberme metido en la cabeza
la serie de Cosmos, y el gusanito de ver el cometa y
maravillarse por las estrellas. Esa semilla ya dio frutos.
Y gracias por enseñarme la música.

A Charlie le dedico este trabajo, porque
también está en mi corazón. Y gracias por la sabiduría
de la experiencia, el apoyo incondicional y la fortaleza.

A Miguel, que fue testigo de este arduo
recorrido y me apoyó en todo momento.
Mil gracias por acompañarme, y por darme
un lugar. Todo mi cariño, "güerito".

A la familia Méndez y a la familia Valero
por no dejar morir la tradición.

Y a mi paciente amigo, el Dr. Nava,
gracias por todo.

“Te pido a ti y a todos en general que me señaléis un rasgo genérico... que permita diferenciar al hombre del simio. Ciertamente, yo no sé de ninguno y me gustaría que alguien me indicara lo contrario. Sin embargo, si hubiese llamado ‘mono’ al hombre o a la inversa, todos los clérigos se me habrían echado encima. Tal vez, como naturalista que soy, tendría que haberlo hecho.”

CARL LINNEO

“...el hombre aún lleva impresa en su estructura corpórea la huella indeleble de su humilde origen.”

CHARLES DARWIN

A Kanzi, Washoe, Sherman y Austin, a Koko,
y a JGP por hacer que mi mente volara...

¿Qué otra cosa vislumbra en la oscura lejanía,
allá en el abismo del tiempo?

SHAKESPEARE

Al angelito Luisito, donde quiera que estés...

Y a Carl Sagan en la cuarta dimensión...

INDICE

Resumen	1
Capítulo 1. Introducción	2
1. Conflicto entre sexos	2
2. Conflicto sexual en peces vivíparos	5
3. Asignación de recursos a la reproducción	9
4. La especie de estudio, <i>Girardinichtys multiradiatus</i>	11
Objetivo General	13
Capítulo 2. Costos del acoso sexual	14
Hipótesis y predicciones	14
Métodos	14
Resultados	17
Discusión	20
Capítulo 3. Asignación reproductiva	23
Hipótesis y predicciones	23
Métodos	24
Resultados	25
Discusión	30

Capítulo 4. Costos de la agresión	33
Hipótesis y predicciones	33
Métodos	34
Resultados	38
Discusión	44
Anexo al capítulo 4. Uso de espacio	46
Hipótesis y predicciones	47
Métodos	48
Resultados	51
Discusión	54
Capítulo 5. Discusión general	56
Conclusión	62
Apéndice 1	64
Literatura citada	67

RESUMEN

Los machos del pez amarillo, *Girardinichthys multiradiatus* (Goodeidae) cortejan intensamente a las hembras, y ellas los rechazan vibrando vigorosamente, la cual es una conducta que parece ser energéticamente demandante. Con un período de receptividad de sólo 4 días y sin la posibilidad de almacenar esperma, es poco probable que las hembras se beneficien de múltiples cópulas. Ya que los machos cortejan intensamente a las hembras, y que éstas no se benefician de sus aproximaciones, se puede hablar de que los machos acosan a las hembras, si esta conducta conlleva a que las hembras enfrenten costos. Se postuló que la alta tasa de cortejo de los machos podría ser costosa para las hembras y de acuerdo con Magurran y Seghers (1994a) se propuso que éste afectaría negativamente la Asignación Reproductiva de las hembras (AR), puesto que la energía invertida en los eventos de vibración reduciría las reservas energéticas disponibles para nutrir a los embriones en desarrollo. En registros de conducta en condiciones experimentales, se encontró que efectivamente la intensidad del cortejo de los machos redujo las oportunidades de alimentación de las hembras, lo cual representa un costo inmediato, sin embargo esto no influyó negativamente en las estimaciones de AR. Se ha observado que en condiciones naturales, las hembras del amarillo se agreden unas a otras (Macías García, com.pers.); si la agresión hembra-hembra es intensa, también puede representar un costo para las víctimas. Con base en estudios de agresión entre hembras en otras especies, se propuso que la presencia de los machos proporciona un beneficio a las hembras puesto que los machos interrumpen los encuentros antagónicos entre ellas. En el laboratorio se observó que algunas hembras sufrieron severos daños físicos a consecuencia de las agresiones de otras hembras, por lo tanto es probable que estos encuentros sean costosos para las víctimas. En ausencia del macho, una pareja de hembras participaron en interacciones agresivas más frecuentemente que cuando el macho estuvo presente. Además, el macho interrumpió los encuentros antagónicos entre hembras. Otros estudios han demostrado que el acoso de los machos es costoso para las hembras, sin embargo en el pez amarillo, los costos por agresión entre hembras podrían ser más altos que los costos derivados del acoso sexual, y los machos ejercen una función como estabilizadores de la agresión entre hembras, por lo tanto para ellas sería ventajoso permanecer en grupos mixtos y así minimizar el riesgo de morir a causa de agresiones con otras hembras.

CAPITULO 1. INTRODUCCION

1. Conflicto entre sexos.

1.1 Origen

Machos y hembras persiguen un mismo fin mediante la reproducción: maximizar el éxito en la producción de crías viables (Darwin, 1871; Krebs y Davies, 1993). Sin embargo, las estrategias que emplean para lograrlo, pueden ser muy diferentes y es en este aspecto cuando sus intereses entran en conflicto (Trivers, 1972).

La reproducción sexual implica la fusión de gametos distintos en tamaño, forma, contenido de reservas energéticas y movilidad (Krebs y Davies, 1993). Tal asimetría, comúnmente conocida como anisogamia, existe en la mayoría de los organismos, y se postula que proviene de una condición primitiva denominada isogamia. La aparente asimetría en la inversión para la producción de gametos de ambos sexos, ha sido propuesta como la raíz del conflicto entre sexos (Trivers, 1972; Huntingford y Turner, 1987; West-Eberhard et.al., 1987; Krebs y Davies, 1993; Halliday, 1994). En especies de reproducción sexual, la tasa de apareamiento de los machos, es decir la capacidad de fertilizar a una hembra poco después de haber eyaculado y fertilizado exitosamente a otra, es más alta que la de las hembras, debido en gran parte a que la tasa de regeneración de los espermatozoides y del eyaculado es más alta que la de generación de gametos femeninos (Krebs y Davies, 1993). Por ejemplo, el éxito reproductivo de los machos está limitado por su capacidad de fertilizar gametos femeninos, y el de las hembras, por su capacidad de producir óvulos. Esta es una de las razones por las cuales las hembras no copulan con cualquier macho disponible, sino que son selectivas. En cambio, para los machos es más redituable fertilizar al mayor número de hembras que sea posible. Los machos que copulan con más hembras que el promedio, tienen más probabilidades de producir muchos críos y así de incrementar su éxito reproductivo.

Las estrategias que emplean los individuos no sólo dependen de sus intereses, sino también de los factores ecológicos que determinan el sistema de apareamiento (Emlen y Oring, 1977). Por ejemplo, en sistemas polígamos, los machos invierten más en el esfuerzo de apareamiento, es decir en el número de cópulas que realizan, y las hembras invierten más en el esfuerzo parental, es decir

en el monto de tiempo y energía dedicado a la crianza (Alexander y Borgia, 1979, citado en Krebs y Davies, 1993).

Con base en las premisas anteriores, un número de investigadores han intentado caracterizar el conflicto entre sexos. Se postula que el conflicto entre sexos puede ser de tres tipos (Huntingford y Turner, 1987): 1) Conflicto por la elección de pareja, 2) Conflicto por el número de apareamientos o de cópulas, y 3) Conflicto por el cuidado de los críos. El conflicto por cuidado parental no es relevante para este trabajo, puesto que desde el momento de la fertilización, la hembra es quien se encarga del desarrollo de los embriones y el macho no interviene en esta actividad.

El que un macho encuentre a una hembra en determinado momento y espacio, no siempre conduce a que ocurra una cópula (Hammerstein y Parker, 1987). La decisión de aceptar la cópula depende, sobre todo para la hembra de los acontecimientos previos al encuentro. En esta situación se puede establecer un conflicto, por ejemplo, la hembra puede haber sido previamente fertilizada y por lo tanto rechazaría el intento del macho por copular, como sucede con los guppies y los insectos patinadores de agua dulce (Magurran y Seghers, 1994a; Rowe, 1994). Por otro lado, como en el caso de algunos insectos, la hembra puede aceptar cópulas si éstas van acompañadas de una ganancia en energía potencialmente utilizable para la reproducción (a manera de “regalos nupciales”, Hammerstein y Parker, 1987). Esta es la descripción general del conflicto por la elección de pareja.

Dentro del conflicto por número de cópulas, los machos pueden emplear tácticas morfológicas y conductuales para manipular la decisión de las hembras en cuanto a la aceptación de la cópula. Dentro del conflicto por múltiples cópulas, West-Eberhard et al. (1987) sugirieron que al menos existen dos categorías de manipulación: una de mecanismos “a la fuerza” y que puede incluir violación, persecución persistente o acoso sexual, y otra que implica una aportación material por parte del macho, como regalos nupciales, espermátóforos nutritivos, participación en el cuidado parental y/o protección contra depredadores.

1.2 Acoso sexual.

Es necesario determinar la diferencia entre cortejo y acoso sexual, antes de tratar el último término. El cortejo es un conjunto de caracteres que atraen a las hembras (ya sean despliegues llamativos o colores vistosos en el macho) y que

están dirigidos a incrementar la tasa de encuentro entre hembras y machos. Estos caracteres han evolucionado en los machos con la finalidad de aumentar la tasa de apareamientos. Sin embargo, desde el punto de vista de las hembras, el cortejo puede convertirse en acoso sexual si: 1) las hembras, reticentes a copular, son cortejadas o perseguidas por los machos, provocando que éstas incurran en costos por tiempo perdido en alimentación y otras actividades (Clutton-Brock y Parker, 1995), o si 2) la tasa de encuentro entre macho y hembra es mayor a la tasa óptima para ellas; la tasa óptima para las hembras estaría determinada por el tiempo disponible para buscar alimento o refugios para protección de los depredadores.

Se identifica como acoso sexual aquella situación en la cual el macho intenta copular repetidamente con la pareja, si su cortejo es persistente y está dirigido a más de una hembra, o incluso si la persigue con la finalidad de copular, cuando la hembra se muestra reticente a aceptar la cópula, y si con estas aproximaciones, la conducta del macho provoca un costo para la hembra (Clutton-Brock y Parker, 1995). Otros autores refuerzan el concepto de acoso sexual al hacer énfasis en que los costos para la hembra repercuten en su reproducción (Stone, 1995). Los costos inmediatos que las hembras enfrentan debido al acoso de los machos incluyen una reducción de oportunidades de alimentación, incremento en el riesgo de depredación, y daños físicos a la hembra, en el caso de cópulas forzadas (como sucede en algunas focas, Le Boeuf y Mesnick, 1990; Mesnick y Le Boeuf, 1991; y en nutrias Mestel, 1994). Tales costos inmediatos podrían tener una repercusión a largo plazo en la reproducción de los organismos, sobre todo los casos en los que el riesgo de depredación o el daño físico contribuyan a incrementar la probabilidad de muerte de la hembra. Sin embargo, la alta tasa de cortejo de los machos y las implicaciones que éste tiene sobre el tiempo que invierten las hembras en rechazar sus aproximaciones, representa en sí mismo un costo y por lo tanto se ha considerado como acoso sexual (Cook et al., 1994; Magurran y Seghers, 1994a, b; Rowe, 1994; Clutton-Brock y Parker, 1995). Es importante notar que la distinción entre cortejo persistente y acoso sexual está precisamente en el hecho de que este último implica un costo para la hembra.

Dado que el acoso es una manera de obtener cópulas por la fuerza, se considera que éste es un mecanismo alternativo al cortejo. En el caso de los guppies (*Poecilia reticulata*), se ha comprobado que los machos pueden recurrir al robo de cópulas en vez de cortejar a las hembras, en horas del día cuando los depredadores pueden detectar más fácilmente los despliegues de cortejo (Endler, 1987).

En la literatura se pueden encontrar diversos ejemplos de acoso sexual (en venados, Clutton-Brock, 1992; en moscas, Krebs y Davies, 1993; en mariposas, Cook, 1994; en guppies, Magurran y Seghers, 1994a, b; en insectos patinadores de agua dulce, Rowe et al., 1994; en abejas, Stone, 1995; en moscas tsé-tsé, Clutton-Brock y Langley, 1997). Estos estudios concluyen que el acoso sexual es costoso para las hembras en términos de tiempo y energía invertidos en huir de los machos. A partir de sus resultados con guppies, Magurran y Seghers (1994a), y con insectos patinadores Rowe et al. (1994), han demostrado que el cortejo persistente de los machos y la reticencia de las hembras a aceptar múltiples cópulas, tiene un efecto negativo sobre las oportunidades de alimentación de éstas. Adicionalmente Magurran y Seghers (1994a) sugirieron que una reducción en la tasa de alimentación, debida principalmente al acoso sexual, podría afectar la fecundidad de las hembras puesto que esta variable depende directamente de su tamaño, y el tamaño corporal a su vez depende de la eficiencia en la alimentación. Sin embargo, hasta ahora no se han analizado las consecuencias del acoso sexual en la adecuación en los guppies, ni en ninguna otra especie de peces de agua dulce.

El presente trabajo está basado principalmente en las observaciones de Magurran y Seghers (1994a) con guppies, y los peces utilizados en este trabajo muestran conductas similares a ellos; adicionalmente comparten ciertos aspectos que caracterizan el conflicto sexual que enfrentan.

2. Conflicto sexual en peces vivíparos

2.1 Conflicto sexual en guppies Poecilia reticulata (Poeciliidae).

Los guppies machos son sexualmente muy activos (Constanz, 1984), realizan despliegues a una tasa de aproximadamente 1.4-1.6 veces / minuto, e intentan la cópula 0.1-0.7 veces / minuto (Constanz, 1984). Con cierta frecuencia, los machos no cortejan a la hembra y en vez de eso realizan cópulas forzadas (Endler, 1987). Durante estos eventos, el macho se acerca a la hembra por detrás e inserta su gonopodio en el poro genital de la hembra, lo cual generalmente resulta en una cópula exitosa. Las hembras sólo son receptivas cuando vírgenes, o durante unos días después del nacimiento de las crías (Liley, 1966, en Magurran y Seghers, 1994a), y pasan la mayor parte del tiempo evadiendo a los machos, en busca de lugares óptimos para alimentarse. Las hembras guppies enfrentan costos por acoso sexual dado que el tiempo invertido en huir de los machos reduce sus

oportunidades de alimentación hasta en un 25 por ciento (Magurran y Seghers, 1994a). Se ha propuesto que este costo repercute en el éxito reproductivo de las hembras pero hasta ahora no se ha investigado a fondo esta posibilidad.

2.2 *Conflicto sexual en el amarillo Girardinichtys multiradiatus (Goodeidae).*

En cuanto a su conducta reproductiva, las hembras guppies y las del amarillo son acosadas por los machos (Tabla A). Sin embargo, a diferencia de los guppies, las hembras del amarillo tienen un corto período de receptividad que dura sólo cuatro días después del nacimiento de las crías (Saborío y Macías García, datos no publicados), no son capaces de almacenar esperma (Mendoza, 1962), y no son superfetantes (Hollenberg y Wourms, 1994), por lo tanto, aparentemente no obtienen beneficios de cópulas ocurridas en los días siguientes a la terminación de su período de receptividad. Sin embargo, es posible que los machos obtengan ventajas en su éxito reproductivo a medida que copulen con un mayor número de hembras receptivas. Al no poseer información acerca del estado de receptividad de las hembras, excepto por la visible distensión de su abdomen cuando se acercan al momento del parto, se esperaría que los machos emplearan la estrategia de cortejar o intentar copular con cualquier hembra. En el amarillo, el conflicto entre sexos está dado por la alta frecuencia e intensidad del cortejo de los machos y sus intentos de cópula, y por la resistencia de las hembras a aceptar las cópulas. La presencia de los machos y el acoso podría implicar costos reproductivos para las hembras.

Las hembras del amarillo manifiestan una conducta denominada vibración (ver Apéndice) cuando un macho se aproxima; tal conducta aparentemente provoca que los machos desistan del intento de copular pocos segundos después de que las hembras vibran, ya que después de unos segundos, el macho se aleja de ella. En experimentos de laboratorio se ha comprobado que cuando una hembra no vibra frente a un macho, éste realiza el intento de cópula (ver apéndice para una definición) más frecuentemente que cuando la hembra está vibrando (Saborío y Macías García, datos no publicados). Además, se ha observado que la tasa de vibración de las hembras receptivas es aproximadamente igual a la tasa de cortejo de los machos (1 vez por minuto, Macías García y Saborío, datos no publicados). Estos datos sugieren que la vibración que realizan las hembras podría ser un mecanismo para impedir que un macho copule con ella, aunque esto no indica que el propósito principal de la vibración sea el rechazo.

La posibilidad de que esta conducta tenga que ver con el mecanismo de elección de pareja por parte de las hembras queda en duda. Es probable que las

hembras evalúen la persistencia de los machos realizando vibración prolongada, como lo sugirió Nelson (1975). Pero, en observaciones de conducta en el laboratorio se ha comprobado que no hay una correlación significativa entre la frecuencia de vibración de las hembras y la frecuencia de intentos de cópula de los machos (Saborío y Macías García, datos no publicados). Este resultado indica que las hembras no utilizan la vibración con el propósito específico de evaluar la calidad del macho. Si las hembras del amarillo evaluaran la calidad del macho mediante su persistencia en el cortejo, entonces se esperaría que dicha correlación fuese positiva y significativa. Sin embargo, la función de la vibración en el contexto sexual no es claramente rechazar a los machos, porque no se ha observado que la frecuencia de intentos de cópula disminuya a medida que aumenta la frecuencia de vibración de las hembras. Estos aspectos de la biología reproductiva de los amarillos requieren de una investigación a fondo.

Originalmente, la vibración es una conducta que indica sumisión del individuo que vibra, y funge como un “relajador” de las agresiones entre individuos dominantes y subordinados (Macías García, 1991). Entonces para la hembra esta conducta podría servir para evitar que el macho la agrede, pero alternativamente puede ser efectiva para evitar que el macho copule con ella. Dado que es una conducta vigorosa y que ocurre con bastante frecuencia en el campo, la vibración podría requerir una gran inversión energética por parte de la hembra y es muy probable que tal gasto tenga consecuencias sobre la asignación reproductiva (Reznick, 1983; Reznick y Yang, 1993; ver más adelante). Adicionalmente la vibración podría representar un costo en términos de un incremento en el riesgo de depredación, ya que el movimiento ondulatorio de las hembras sobre la superficie es conspicuo y podría ser detectable por depredadores naturales, como la culebra *Thamnophis melanogaster* (Macías García et al., 1994b).

TABLA A. Similaridades y diferencias en la biología reproductiva de dos especies de peces vivíparos.

VARIABLES DE LA BIOLOGÍA	GUPPIES	AMARILLO
Reproductiva		
Almacenaje de esperma	SI	NO
Gestación	20-30 días (Constanz, 1989)	40-56 días (Saborio y Macías García, datos no publicados)
Organos intromitentes	Gonopodio (Constanz, 1984)	Espermatopodio (Macías García, 1991)
Superfetación	SI (Constanz, 1989)	NO (Hollenberg y Wourms, 1994)
Modo de nutrición de embriones	Lecitotrofia: (huevos con vitelo abundante, la hembra provee una pequeña cantidad de nutrientes a los embriones) (Constanz, 1989)	Matrotrofia (huevos con poco vitelo, por lo tanto la hembra provee nutrientes a los embriones durante todo el embarazo) (Hollenberg y Wourms, 1994)
Acoso sexual	SI	SI
Forma de rechazo a los machos	Desplazarse a otro lugar (Magurran y Seghers, 1994a)	Vibrar en la superficie hasta que el macho se aleje. (Saborio y Macías García, datos no publicados)

3. Asignación de recursos a la reproducción.

3.1 Asignación de recursos energéticos en general.

De acuerdo con un modelo generado por Wootton (1990) los peces adultos utilizan la energía proveniente del alimento y la acumulada en sus tejidos somáticos (lípidos) de la siguiente forma:

$$\text{Energía entrante} = \text{Gastos} + \text{Almacenamiento} \quad (1.1)$$

La energía utilizada bajo el rubro de gastos (fórmula 1.1.) está destinada a cubrir los requerimientos inmediatos del pez, como crecimiento, reproducción y mantenimiento, mientras que la energía destinada al almacenamiento puede ser utilizada en el futuro, dependiendo de la época del año (si es temporada reproductiva o no) y de los factores ambientales que modelan las historias de vida de los peces (Reznick, 1983).

Si la alimentación, o energía entrante, es deficiente, entonces los peces pueden modificar los patrones de asignación energética destinando más recursos a una actividad por sobre las demás. Por ejemplo, si el alimento escasea o si las oportunidades de alimentación de los individuos son bajas, se puede llegar a comprometer el crecimiento en pos de la reproducción (Hirshfield, 1980), o viceversa, posponiendo los eventos reproductivos en pos de la acumulación de reservas energéticas suficientes para el almacenamiento (Reznick y Yang, 1993). Los organismos enfrentan este y otros tipos de "compromisos" en la asignación de recursos a diversas actividades.

3.2 Asignación de recursos a la reproducción.

La asignación de recursos a la reproducción se puede dividir en tres partes (Wooton, 1990):

- i) Asignación de recursos al desarrollo de caracteres sexuales secundarios.
- ii) Asignación de recursos a la conducta reproductiva; ésto incluye: el cortejo, apareamiento, y cuidado parental (si es que lo hay).
- iii) Asignación de recursos a la producción de gametos.

La energía utilizada para las funciones arriba mencionadas, proviene de moléculas lipídicas que son buenos almacenadores, dado su alto contenido energético y su baja gravedad específica (Wooton, 1990; Lehninger, 1993). En todos los organismos, los lípidos de reserva provienen principalmente del consumo de alimento y juegan un papel importante en el metabolismo animal (Lehninger et al., 1993).

Con base en los supuestos arriba mencionados, una forma sencilla para determinar el efecto de la escasez de alimento en la reproducción de los peces sería medir su asignación reproductiva. Reznick (1983) definió la asignación reproductiva para guppies, como la relación:

$$\text{Asignación Reproductiva} = \frac{\text{peso de la camada}}{\text{peso de la madre} + \text{peso de la camada}}$$

Dado que el peso corporal está relacionado al consumo de alimento, puesto que el alimento ingerido y la energía obtenida de él son destinadas en parte al crecimiento de los peces, entonces la calidad de la alimentación podría repercutir de alguna manera en la asignación reproductiva de los peces.

3.3 Relación entre el conflicto sexual y la asignación reproductiva en *G. multiradiatus*.

En esta especie los machos pasan gran parte del tiempo cortejando y acosando a las hembras, mientras éstas rechazan sus intentos por copular y vibran vigorosamente en la superficie del agua. El tiempo y energía invertidos en la conducta reproductiva, y en la vibración, no se pueden reponer inmediatamente. Por lo tanto, la energía destinada a otras actividades como crecimiento somático, producción de gametos y asignación reproductiva podría reducirse.

Probablemente existe un compromiso entre la asignación de recursos para la reproducción y la asignación de recursos para el crecimiento en estos peces.

La asignación de recursos a las crías está determinada en su totalidad por la hembra, ya que es ella quien produce los huevos e invierte energía en su nutrición (Wooton, 1990). No existe evidencia de que el macho transfiera nutrientes en el eyaculado. El consumo de alimento en estos peces es crucial tanto para el mantenimiento de las reservas lipídicas como para la asignación reproductiva a lo largo de todo el embarazo. Se ha comprobado que algunos peces pueden llegar a utilizar la energía de sus propios tejidos somáticos para compensar por una baja disponibilidad de alimento (Wooton, 1977, en Wooton, 1990). Por otra parte, en algunos cíclidos, la conducta de cuidado parental puede disminuir a medida que el alimento escasea (Townshend y Wooton, 1985). Por lo tanto, la calidad y cantidad de la alimentación de las hembras de *G. multiradiatus* podría jugar un papel importante en la asignación reproductiva, y también en su adecuación.

4. La especie de estudio, *Girardinichtys multiradiatus*.

4.1 Distribución

Los miembros de la familia Goodeidae, con 35 especies repartidas en 17 géneros, son peces endémicos del altiplano central de México (Hollenberg y Wourms, 1994; Macías García, 1994a). Los individuos pertenecientes a la especie *G. multiradiatus* son fácilmente vistos en estanques, lagos y ríos en la cuenca del Río Lerma, próxima a la ciudad de México (Macías García, 1994a).

4.2 Historia natural

En general, se sabe muy poco de la historia natural de estos peces. La mayoría de los estudios que se han publicado poseen información sobre la morfología y cariotipo de algunas especies de la familia Goodeidae (Uyeno et al. 1983; Fitzsimmons, 1972) y sólo dos estudios se han dedicado a esclarecer aspectos de la conducta sexual de *G. multiradiatus* en relación a los riesgos de depredación enfrentados por los machos como consecuencia de sus ornamentos (Macías García et al., 1994b) y de su conducta social en relación a la proporción de sexos (Macías García, 1994a).

4.3 Biología reproductiva

Los machos son más pequeños que las hembras, poseen aletas dorsales y ventrales muy grandes y coloridas en comparación a las hembras. Durante la

cópula el macho “abrazo” a la hembra y mantiene el espermatopodio unido a la región ventral de ella, formando un canal para la transferencia de esperma (Macías García, 1989). Las crías se desarrollan totalmente dentro de la madre en un período de dos meses, y reciben lípidos, aminoácidos, y glucosa (Hollenberg y Wourms, 1994) a través de la trofotenia, un tejido derivado del canal alimenticio del embrión (Hollenberg y Wourms, 1994); la nutrición de los críos es matrotrofica (Tabla A).

La matrotrofia en goodeidos podría ser ventajosa al funcionar como mecanismo de ajuste adaptativo del tamaño de camada. Turner (1983) propuso que en especies matrotroficas se puede promover la evolución cromosómica si por medio de competencia intrauterina entre las crías se eliminan aquellas que presenten ordenamientos cromosómicos letales. La reabsorción de críos con defectos cromosómicos sería a su vez benéfica para la hembra en términos de un incremento en los recursos energéticos que son destinados al resto de las crías en desarrollo. Como se verá más adelante la cantidad de reservas energéticas de la hembra es crucial en la nutrición de las crías a lo largo del período de gestación, por lo tanto cualquier cambio relacionado a la alimentación o el metabolismo de las hembras embarazadas debería tener implicaciones en los patrones de asignación reproductiva.

OBJETIVO GENERAL

Poner a prueba el supuesto de que el cortejo persistente de los machos es costoso para las hembras. Si tal costo existe, determinar si éste fenómeno conlleva a un costo reproductivo para las hembras.

OBJETIVOS PARTICULARES

- a) Poner a prueba si el cortejo persistente de los machos reduce las oportunidades de alimentación de las hembras.
- b) Determinar si una tasa alimenticia reducida afecta de manera negativa al contenido lipídico de las hembras (al final del embarazo).
- c) Determinar si una reducción de la tasa de alimentación repercute en la cantidad de lípidos asignados a las crías (al final del embarazo).
- d) Determinar si la ausencia de machos beneficia a hembras embarazadas en términos de que éstas tengan mayores oportunidades de alimentarse y que por lo tanto produzcan camadas más numerosas y crías de mayor talla, peso o contenido lipídico, en comparación con hembras que están expuestas al cortejo persistente de los machos, y que por lo tanto vibran más frecuentemente.

CAPITULO 2: Costos del acoso sexual.

EXPERIMENTO 1. Conducta.

HIPOTESIS

Dado que: 1) la respuesta más frecuente de las hembras no receptivas al cortejo es la vibración, 2) las hembras sólo son receptivas por 5 días cada dos meses (Saborío y Macías García, datos no publicados) y sus encuentros con los machos no conducen a almacenar más esperma, y 3) en el campo, los machos cortejan frecuentemente (a una tasa de 1 evento por minuto ; Macías García, 1991), se propone que el tiempo invertido en la vibración interfiere con el tiempo que las hembras dedican a alimentarse. La hipótesis es que la tasa de alimentación de las hembras se reduce a causa del tiempo que invierten en la conducta de vibración, en respuesta a la alta tasa de cortejo de los machos.

Predicciones

- a) La tasa de vibración de hembras en encierros con machos será mayor a la de hembras en encierros sin machos.
- b) La tasa de alimentación de las hembras en encierros con machos será menor a la de hembras en encierros sin machos.
- c) La tasa de alimentación de las hembras disminuirá conforme se incremente la tasa de vibración, en encierros con machos. De esta manera, será posible observar una correlación negativa entre estas dos variables.

METODOS

Los sujetos de estudio.

Se usaron individuos de *G. multiradiatus* que fueron colectados en Acambay, Edo. Méx. entre el 19 y 20 de octubre de 1996. El experimento se llevó a cabo en pozas de cemento en el Instituto de Ecología, UNAM. En una poza se colocaron dos encierros de malla (1.5m largo x 0.9m ancho x 0.45m profundidad) con

flotadores de unicel. Dentro de estos encierros se introdujeron individuos de *G. multiradiatus* para establecer los tratamientos control y experimental :

- a) Encierros control: 5 machos y 10 hembras embarazadas
- b) Encierros experimentales: 15 hembras embarazadas.

El experimento se replicó dos veces más en pozas adyacentes. En total se usaron 3 pozas y en cada una de ellas se tuvo un encierro experimental y uno control, por lo tanto se usaron 6 encierros en total. Los individuos en cada tratamiento fueron seleccionados de manera aleatoria. Se midió la longitud estándar (LS=longitud de la boca hasta el punto de inicio de los rayos en la aleta caudal) de cada individuo usado en el experimento, con un vernier (precisión ± 0.05 mm). Un total de 45 hembras (longitud media \pm desviación estándar ; 32.93 ± 4.07 mm) fueron asignadas a encierros experimentales, mientras que 30 hembras (longitud media \pm desviación estándar ; 30.73 ± 4.3 mm) y 15 machos (longitud media \pm desviación estándar ; 27.6 ± 2.7 mm) se asignaron a encierros control.

Condiciones de mantención de los peces.

Los peces de este experimento permanecieron durante siete meses en los encierros dentro de las pozas, desde el 20 de octubre de 1996 hasta el 21 de mayo de 1997. Las pozas contenían agua tratada que se mantuvo oxigenada gracias a la presencia de plantas acuáticas. La temperatura del agua no fue controlada. Los peces fueron alimentados con pulga de agua *Daphnia pulex*, en dos ocasiones durante el tiempo que estuvieron en las pozas, aunque su principal fuente de alimento fueron algas flotantes y otros organismos que habitan naturalmente en las condiciones de las pozas (sobre todo invertebrados).

Registros de conducta.

Se realizó un registro al día en cada encierro, con lo cual se obtuvieron 6 registros de conducta por cada día de observación (tres de encierros experimentales y tres de encierros control). Los peces fueron observados en cada encierro por un periodo de 15 minutos, de éstos, 5 minutos fueron destinados a observación sin registro con el fin de que el observador localizara visualmente a las hembras dentro del encierro, y de que los peces se habituaran a su presencia (Martin y Bateson, 1993). El registro formal de conducta se realizó durante los 10 minutos

restantes. En cada encierro se observó una hembra focal por sesión, la cual fue escogida de manera aleatoria de acuerdo con una tabla de dos columnas de números al azar. Dicha tabla se generó con ayuda del programa MATH Cad versión 5.0; la primera columna de la tabla contenía números del 1 al 6, los cuales corresponderían al número de encierro a observar, y la segunda columna contenía números ordinales del 1° al 10° para seleccionar a la hembra a observar en cada encierro (la primera, la tercera, la décima, la octava, etc. hembra que se observara en el encierro). En encierros donde sólo había hembras, dicha tabla se generó con números ordinales del 1° al 15°, puesto que el número de hembras presente en el encierro era distinto.

Se cuantificó la frecuencia y duración de las conductas de vibración de las hembras focales. También se observaron conductas de cortejo de los machos como los despliegues de aletas, y el “baile de figura de ocho” (ver apéndice para una definición de estas conductas). Se observó la alimentación de la hembra si después de haber tocado con la boca las paredes del encierro, o cualquier otro objeto dentro de éste, masticaba. Se registró la duración y frecuencia de estas conductas.

A partir de las frecuencias de vibración y alimentación se calculó la tasa de estas conductas de acuerdo con Martin y Bateson (1993) como :

$$\text{tasa de la conducta} = \frac{\text{frecuencia de la conducta}}{\text{duración del registro de conducta}}$$

Las conductas de vibración, alimentación o cortejo que ocurrieron en el período previo al registro formal no se tomaron en cuenta. Los registros de conducta siempre se llevaron a cabo al mediodía ya que es en estas horas en las que los machos acosan con mayor intensidad a las hembras (observación personal).

Análisis de datos.

En total se realizaron 84 registros de conducta. Sin embargo debido a que en algunos casos era difícil seguir a una hembra y no perderla de vista a lo largo de todo el registro, sólo 55 registros tuvieron datos de conducta de la hembra durante los diez minutos de duración del registro. En los análisis estadísticos que se llevaron a cabo, sólo se consideraron los 55 registros mencionados; de éstos, 31 se realizaron en encierros control y 24 en encierros experimentales.

Tanto la tasa de alimentación como la de vibración se compararon entre ambos tratamientos por medio de una prueba de t no pareada, conocida como prueba de t aproximada de Welsch. Se generaron tablas de contingencia y se analizaron por medio de la prueba de χ^2 para comparar el número de hembras que se alimentaron y no se alimentaron, y que vibraron y no vibraron en ambos tratamientos. Estos análisis se llevaron a cabo con la ayuda del programa GraphPad InStat tm V2.00 (licencia propiedad de M.G. Ritchie, Univ. of St. Andrews). Se calculó el coeficiente de correlación de Pearson con ayuda del programa Statistica para Windows V4.5 (licencia propiedad de M. Rees, Imperial College). El nivel de significancia manejado fue $p < 0.05$.

Los individuos usados en el experimento no fueron marcados, por lo tanto había una probabilidad de haber observado a una hembra dos veces o más. En encierros con macho, había una probabilidad de 0.001 de observar a una hembra dos veces (puesto que la probabilidad de observar a una hembra por primera vez fue $1/30 = 0.03$, y la probabilidad de observarla dos veces, $\{0.03\}^2 = 0.001$) y en encierros sin macho, una probabilidad de 0.0005 (probabilidad de observar a una hembra por primera vez $1/45 =$, probabilidad de observarla por segunda vez, $\{0.02\}^2 = 0.0005$). Las pruebas de χ^2 que se realizaron son válidas porque la probabilidad de haber observado a una hembra dos veces fue baja, y por lo tanto se puede considerar que los datos obtenidos provienen de individuos diferentes.

RESULTADOS.

Un mayor número de hembras que estuvieron con machos realizaron vibraciones (28 de 31 hembras mostraron esta conducta en encierros con macho y 2 de 24 hembras en encierros sin macho, $\chi^2 = 33.44$, g.l.=1, $p < 0.0001$), comparadas con las hembras que estuvieron sin ellos, (Tabla 2.1) La tasa de vibración de hembras que estuvieron con machos ($X = 0.47$ vibraciones/min, d.e. ± 0.39 , $N = 31$) fue mayor que la de hembras que estuvieron sólo con hembras ($X = 0.05$ vibraciones/min, d.e. ± 0.21 , $N = 24$) (Prueba de t = 4.9, g.l. = 47, $p < 0.0001$).

TABLA 2.1 Número de hembras observadas que vibraron o no vibraron en ambos tratamientos.

Tratamiento	vibraron	No vibraron	Total
	%	%	%
Experimental	2	22	24
(sin machos)	(4)	(40)	(44)
Control	28	3	31
(con machos)	(51)	(5)	(56)
Total	30	25	55
	(55)	(45)	(100)

En encierros con machos un mayor número de hembras se alimentaron que en encierros sin machos (24 de 31 hembras en encierros control y sólo 11 de 24 en encierros experimentales, $\chi^2 = 5.83$, g.l.=1, $p < 0.05$; Tabla 2.2.) Sorprendentemente, la tasa de alimentaciones de hembras que estuvieron con fue mayor machos ($X = 0.7$ alimentaciones/min, d.e.± 1.02, $N = 31$) que la de hembras que estuvieron sólo con hembras ($X = 0.15$ alimentaciones/min, d.e.± 0.26, $N = 24$; $t = 2.74$, g.l.= 34, $p < 0.01$). Puesto que este resultado no concuerda con la predicción formulada, entonces reportamos un análisis adicional: la varianza de la tasa de alimentación en encierros con macho fue significativamente mayor que la de encierros sin macho ($F = 15.681$, $p < 0.01$).

TABLA 2.2 Número de hembras que comieron o no comieron en ambos tratamientos.

Tratamiento	comieron	No comieron	Total
	%	%	%
Experimental	11	13	24
(sin machos)	(20)	(24)	(44)
Control	24	7	31
(con machos)	(44)	(13)	(56)
Total	35	20	55
	(64)	(36)	(100)

Para determinar si la frecuencia de vibraciones repercute en la frecuencia de alimentación de las hembras, se correlacionaron las variables tasa de alimentación y tasa de vibración en encierros con machos. Como se predijo, la tasa de alimentación disminuyó a medida que se incrementó la tasa de vibración de las hembras en encierros con machos (Fig. 2.1).

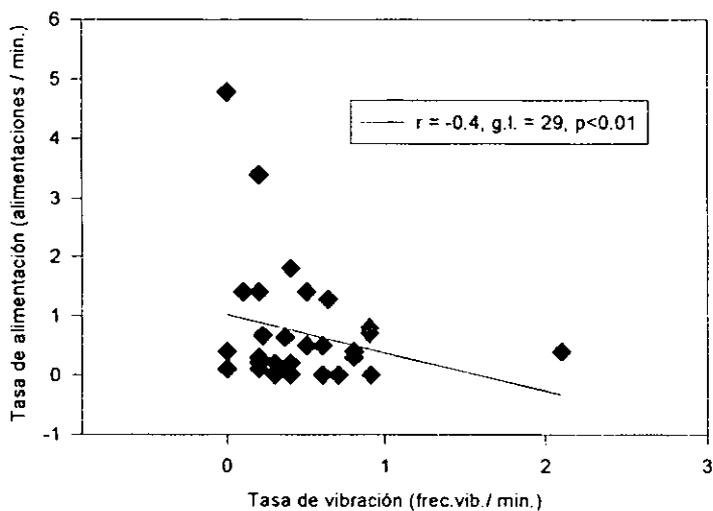


Figura 2.1. Correlación entre la tasa de alimentación y la tasa de vibración de hembras en encierros con machos.

DISCUSION

Las hembras que estuvieron con machos (N= 30 hembras observadas) vibraron casi 9 veces más que las que estuvieron sólo con hembras (N= 24 hembras observadas). Por otro lado, y contrario a lo esperado, las hembras que estuvieron con machos no se alimentaron menos que aquellas que estuvieron con machos, a pesar de que su tasa de vibración fue muchas veces menor. Se comprobó que mientras mayor era la tasa de vibración de las hembras (la cual es una medida de la tasa de cortejo, debido a que la gran mayoría de los eventos de vibración reportados fueron provocados durante el cortejo de los machos hacia las hembras, y sólo en dos ocasiones, entre hembras) en encierros con machos, sus oportunidades de alimentación se redujeron debido a que invirtieron más tiempo en esta conducta que en alimentarse.

Considerando que los machos de *G. multiradiatus* son muy activos durante el medio día en cuanto a su persistencia en conseguir cópulas (observación personal) y que a esas horas aparentemente es más probable que cortejen a las hembras (ver Endler, 1987), entonces el cálculo de la tasa de vibración de las hembras en este experimento constituye una medida de la tasa de cortejo de los machos. Magurran y Seghers (1994a) realizaron este cálculo para los guppies machos y obtuvieron un resultado de 0.59 veces / minuto, el cual no se aleja considerablemente de nuestra medida de la tasa de vibración: 0.47 veces / minuto. A pesar de que la vibración originalmente cumple con la función de evitar ser agredidas por los machos, para las hembras podría también estar funcionando como rechazo a los intentos del macho por copular. Las hembras que estuvieron sometidas al acoso de los machos, vibraron más frecuentemente que las que no estuvieron con machos. Las hembras que pasaron todo el tiempo con otras hembras mostraron la conducta de vibración en algunas ocasiones, pero siempre en una frecuencia menor a la de hembras que estuvieron con machos.

Se esperaba que las hembras que no vibraron pudiesen invertir más tiempo para la alimentación, sin embargo los resultados no apoyaron esta predicción: las hembras en encierros control dedicaron más tiempo a alimentarse que las hembras en encierros experimentales. Habiendo una diferencia significativa de tamaños ($t = 2.21$, g.l.= 59, $p=0.03$), entre ambos tratamientos se esperaba que las hembras más grandes comieran más y con mayor frecuencia, puesto que los requerimientos alimenticios son mayores cuanto mayor es la masa corporal de un individuo (Magurran y Seghers, 1994b). Pero a pesar de eso, se encontró que las

hembras más grandes, en encierros experimentales no se alimentaron más que las de menor talla. Entonces es posible que la diferencia de tallas corporales no haya influido en los resultados de este experimento.

Se propone que la baja tasa de alimentación de las hembras en encierros experimentales se debe a que ellas están inhibidas a causa de las interacciones agresivas con otras hembras. Las hembras de *G. multiradiatus* son muy agresivas entre sí e incluso pueden llegar a ser más agresivas cuando los machos no están presentes (observación personal). En la naturaleza se ha observado que algunas veces las hembras vibran frente a otras hembras, sin embargo, se cree que entre ellas la vibración no tiene el mismo efecto “apaciguador” de la agresión que se observa cuando una hembra vibra frente a un macho (Macías García, 1991), y que la hembra agresora no deja de atacar a la hembra que vibra. Cuando se presenta entre hembras, la vibración indica sumisión (Macías García, 1991) y la hembra que vibra se encuentra en una posición de subordinación-. Es probable que las hembras subordinadas sólo salgan en busca de alimento durante periodos de tiempo muy cortos o en horas del día en que las hembras dominantes están escondidas o inactivas. En estudios de campo se ha observado que al ser perturbado un grupo de hembras cerca de la orilla de un cuerpo de agua, las hembras más grandes regresan al lugar donde se encontraban originalmente antes que las hembras más chicas (Macías García, 1994a). Las hembras dominantes podrían limitar las actividades de las hembras subordinadas, como la alimentación y/o el reposo en áreas de la superficie donde la temperatura del agua es ligeramente más alta.

Debido a que la mayoría de las hembras que se observaron en encierros experimentales eran subordinadas (sólo una o dos hembras/encierro, osea sólo 6 de 45 hembras en los encierros experimentales) la varianza en la tasa de alimentación de las hembras en este tratamiento no fue muy grande. En presencia de machos, las oportunidades de alimentación de las hembras sólo están limitadas por las interacciones con los machos (cortejos, despliegues, cópula, vibración). Esto quiere decir que la totalidad de hembras en encierros control tienen las mismas probabilidades de alimentarse, y como se comprobó, en encierros con machos se alimentaron un mayor número de hembras que en encierros sin machos.

Por último, se comprobó que el tiempo invertido en la vibración repercute de manera negativa en la tasa de alimentación de las hembras (figura 2.1). La descripción de la vibración (ver apéndice) distingue tres etapas en esta conducta; al realizar las observaciones de conducta se puede notar que la hembra que vibra se queda quieta sobre la superficie del agua, sin realizar una actividad específica,

y sólo después de unos segundos reanuda sus actividades normales (comer, nadar). Este período de tiempo debe ser crucial para el tiempo perdido en la alimentación, además de la duración de los movimientos ondulatorios de la hembra durante la vibración. Las hembras de *G. multiradiatus* podrían enfrentar costos por el cortejo intenso de los machos puesto que la vibración como consecuencia de las aproximaciones de los machos representa un gasto de tiempo que repercute en sus oportunidades de alimentación.

CAPITULO 3: Asignación reproductiva.

EXPERIMENTO 1, 2a. parte: Cuantificación de lípidos.

HIPOTESIS

Las hembras se encargan del aprovisionamiento de lípidos a los críos durante el periodo de gestación (2 a 3 meses), a través de la trofotenia. Los lípidos aportados a los críos provienen mayormente del alimento ingerido (Hollenberg y Wourms, 1994), aunque también se pueden usar los lípidos de reserva de la hembra. Dado que la vibración podría ser energéticamente demandante puesto que es una conducta vigorosa, y que la tasa de alimentación de las hembras disminuye a medida que la tasa de vibración se incrementa, entonces se puso a prueba el supuesto de que los costos por vibración constante repercuten directamente en la asignación de recursos energéticos para la reproducción, al reducir las reservas lipídicas destinadas a esta función. Si las hembras incurren en los costos mencionados, ésto se verá reflejado en una reducción en su adecuación.

Predicciones.

- a) La proporción de lípidos al momento de parir será mayor para las hembras de encierros sin machos que para las hembras de encierros con machos
- b) La proporción de lípidos de las crías de hembras en encierros sin machos será mayor que la de crías de hembras en encierros con machos.
- c) Las hembras en encierros sin machos tendrán un mayor número de hijos que las hembras en encierros con machos.
- d) La adecuación estimada (**Adecuación** = [Proporción de lípidos de la hembra] * [Proporción de lípidos de los críos] * [No. de críos] (Conrad, 1983)) de hembras en encierros sin machos será mayor que la de hembras en encierros con machos.

METODOS.

Los sujetos de estudio

Se utilizaron 24 hembras embarazadas de *G. multiradiatus*, que formaron parte de las observaciones de conducta del experimento, es decir que las condiciones de manutención fueron las mismas que se detallaron en el capítulo 1. Todas las hembras utilizadas en este análisis permanecieron dentro de los encierros por lo menos durante dos meses, es decir, completaron su periodo de gestación bajo las condiciones experimentales.

Para asegurar que se usaran sólo aquellas hembras cuyo embarazo hubiera transcurrido totalmente dentro de los encierros, se escogieron hembras embarazadas que después de dos meses de iniciado el experimento mostraran señales de parto próximo. Con base en experiencia en la crianza de estos peces (Macías García, 1989) los signos de parto próximo se distinguen como: movimiento de los embriones a término dentro del vientre de la hembra, vientre de la hembra distendido y reducción de la actividad de la hembra la cual generalmente pasa mucho tiempo en la superficie del agua durante el mediodía. A pesar de no haber estado con machos, algunas hembras de los encierros sin machos mostraron signos de embarazo, lo cual indica que habían sido fertilizadas por machos en el campo.

En total se utilizaron 13 hembras de encierros con machos y 11 hembras de encierros sin machos. Para cuantificar los recursos energéticos que las hembras aportan a sus críos, se llevó a cabo un análisis del contenido de lípidos de reserva en hembras embarazadas y en sus críos.

Procedimiento para la cuantificación de lípidos.

Las hembras seleccionadas fueron fijadas en formol al 10% y preservadas en formol al 5%. Se realizaron disecciones para separar a la hembra de los críos, y los lípidos de reserva de ambos fueron extraídos y cuantificados de acuerdo a la metodología reportada por Heulett et al.(1995). Cada hembra fue colocada en una cápsula plástica para tejidos de 4.0 cm de diámetro y 0.8 cm de grueso, etiquetada con el número de identificación de la hembra y el tipo de encierro al que pertenecía; los críos de cada hembra fueron colocados en viales eppendorf de 1.5 ml y etiquetados de la misma manera que las hembras. Tanto hembras como críos se introdujeron a un horno de secado durante dos días y posterior a ésto

fueron pesados en una balanza Denver Instrument Company 100A, (precisión: 0.0001 g). Después de pesarse, los tejidos volvieron a secarse durante 24 horas en el horno, ya que se hidratan rápidamente fuera de él. Una vez secos, los tejidos fueron sometidos a 4 lavados con éter, para disolver los lípidos de reserva; cada lavado consistió en sumergir los tejidos en una cantidad de éter suficiente para cubrir al tejido, y dejarlos en estas condiciones durante una hora. Después del lavado, los tejidos volvieron a ser introducidos al horno de secado durante dos días, y después de esto fueron pesados en la misma balanza para la estimación:

(Peso seco de tejidos _{antes del lavado} - Peso seco de tejidos _{después del lavado}) de hembras, y

(Peso seco de tejidos _{antes del lavado} - Peso seco de tejidos _{después del lavado}) de críos.

Esta cifra representa la cantidad de lípidos de reserva de hembras y críos.

Análisis.

Se realizaron pruebas de t no pareadas para comparar las variables indicadas en las predicciones. Se recurrió a la prueba de t aproximada de Welsch y para esto se utilizó el programa Graph Pad InStat tm V2.00 (licencia propiedad de M.G. Ritchie, Univ. de St.-Andrews). Los coeficientes de correlación de Pearson se calcularon con ayuda del programa STATISTICA para Windows V4.5 (licencia propiedad de M. Rees, Imperial College). Dado que se calcularon más de dos correlaciones de una misma variable con otras, se realizó una prueba de Dunn-Sidak para ajustar el nivel de significancia. Esta se calculó manualmente a partir de las fórmulas reportadas en Sokal y Rohlf (1995). El nivel de significancia que se manejó fue $p < 0.05$ en todos los análisis.

RESULTADOS.

No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos al comparar las variables indicadas en las predicciones (Tabla 3.1).

TABLA 3.1. Comparación de la proporción de lípidos de las hembras y de los crios, número de crios y asignación reproductiva para los tratamientos control y experimental.

	Control (c/machos) ($X \pm d.e., N$)	Experimental (s/machos) ($X \pm d.e., N$)	t (g.l.=2)	p
Proporción de lípidos de la hembra* (gr)	0.059 \pm 0.01, 13	0.05 \pm 0.009, 11	1.44	>0.05
Proporción de lípidos de las crías.* (gr)	0.055 \pm 0.02, 13	0.06 \pm 0.02, 11	0.56	>0.05
No. de crios	27.8 \pm 11.9, 13	24.18 \pm 10.16, 11	0.8	>0.05
Asignación Reproductiva** (gr)	0.18 \pm 0.08, 13	0.22 \pm 0.07, 11	1.29	>0.05

*Proporción de lípidos de la hembra = $\frac{\text{Cantidad de lípidos de la hembra}}{\text{Peso de la hembra}}$

*Proporción de lípidos por cría = $\frac{\text{Cantidad de lípidos por cría}}{\text{Peso de la cría}}$

**Asignación reproductiva = $\frac{\text{Peso de las crías}}{\text{Peso de la hembra} + \text{peso de las crías}}$

(Según Reznick y Yang, 1993)

Dado que no se observaron diferencias significativas en las variables de interés, calculamos el coeficiente de correlación de Pearson para determinar si existía alguna asociación de importancia entre las variables mencionadas y la asignación reproductiva. Se realizó este análisis con base en los supuestos teóricos acerca de los costos de la reproducción. Wooton (1990) planteó que la correlación negativa entre componentes de adecuación y variables relacionadas a la reproducción inmediata, constituye una evidencia de que la reproducción es costosa. El objetivo de este análisis era investigar la existencia de un costo por reproducción cuando las hembras están con machos, a pesar de que no se encontraron diferencias significativas en AR. Los resultados se muestran en la Tabla 3.2

TABLA 3.2 Correlaciones de tres variables con AR.

Asociación	Control (c/machos)	Experimental (s/machos)
arcsen de A vs. arcsen de D .	$r = -0.67$ $p = 0.01$ (FIG. 3.1)	$r = 0.45$ $p > 0.05$
arcsen de B vs. arcsen de D .	$r = -0.4$ $p > 0.05$	$r = 0.67$ $p = 0.02$
C vs. arcsen de D	$r = 0.23$ $p > 0.05$	$r = -0.16$ $p > 0.05$
Ajuste a tres contrastes por medio de la prueba Dunn-Sidak: $p=0.01$ (Ver Sokal y Rohlf 1995, pp.239)		

A: Proporción de lípidos de la hembra; **B:** Proporción de lípidos de las crías; **C:** No. de crías; **D:** Asignación Reproductiva.

CON MACHOS

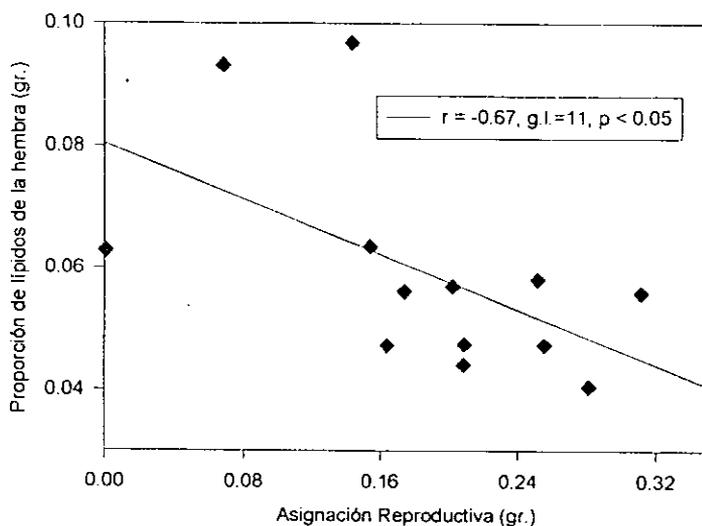


Fig. 3.1 Correlación entre la proporción de lípidos de las hembras en encierros con macho y su asignación reproductiva.

Se realizó un cálculo estimado de la adecuación de cada hembra con base en lo propuesto por Conrad (1983). De acuerdo con él, una manera de evaluar la adecuación de los organismos es considerar su contribución a la siguiente generación (el número de críos producidos), pero sin dejar de tomar en cuenta las características biológicas que determinan esa contribución, como son el consumo de alimento (reflejado en la cantidad de lípidos de la hembra al momento del parto), y la cantidad de energía invertida en reproducción (contenido de lípidos de los críos al momento de nacer). De ahí que el estimado de adecuación esté dado por el producto:

$$\text{Adecuación} = (\text{Proporción de lípidos de la hembra}) * (\text{Proporción de lípidos de los críos}) * (\text{No. de críos})$$

Los datos de adecuación obtenidos a partir de esta fórmula fueron estandarizados para realizar un análisis comparativo. Para comparar la adecuación entre ambos tratamientos, se realizó una prueba de t, la cual mostró que la adecuación de las hembras en encierros con machos ($X = 0.09$, d.e. ± 0.06 ,

N = 13) no fue significativamente distinta a la de hembras en encierros sin machos ($X = 0.08$, d.e. ± 0.09 , N = 11 ; prueba de t = 0.16, g.l. = 23 $p > 0.05$); la diferencia entre las varianzas de la adecuación no fue significativa ($F = 2.3$, $p = 0.08$).

Con base en los datos estandarizados, se generó el diagrama comparativo que aparece en la Fig. 3.3 y se llevó a cabo una prueba de Kolmogorov-Smirnov (ver Zar, 1984) para comprobar si las diferencias en las distribuciones de adecuación para cada tratamiento eran significativas. Los resultados de esta prueba no indicaron diferencia significativa entre las distribuciones de adecuación ($D_{\text{máx}} = 5$, $p > 0.05$).

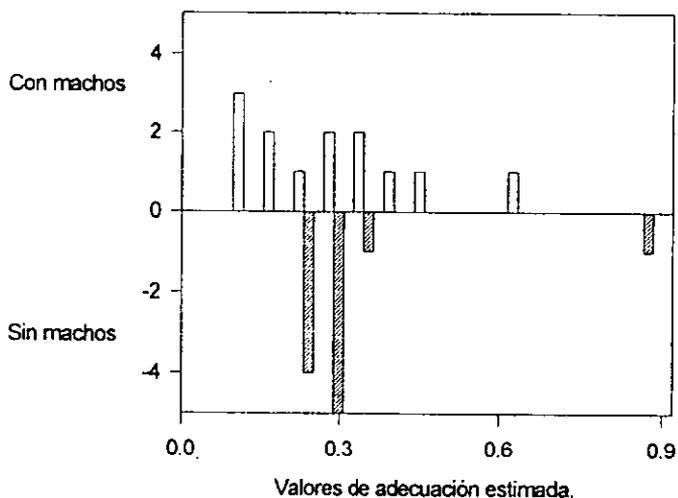


Fig. 3.3 Adecuación comparada de las hembras en encierros con machos (claro) y en encierros sin machos (oscuro). El eje vertical del diagrama representa el número de hembras que tuvieron x valor de adecuación.

DISCUSION

Contrario a lo que se esperaba, no se observaron diferencias significativas entre tratamientos al comparar la proporción de lípidos de la hembra, proporción de lípidos de los críos, número de críos producidos, asignación reproductiva (AR) y adecuación estimada. Pero, por otro lado se encontró una correlación negativa estadísticamente significativa entre AR y proporción de lípidos de la hembra (en encierros con machos); no se encontró dicha correlación significativa en encierros sin machos.

De acuerdo con la correlación que se muestra en la figura 3.1, si una hembra invierte poco en sus críos (bajos niveles de asignación reproductiva), su propia condición física, vista en términos de la cantidad de lípidos de reserva que posee, será mejor que si invierte una gran cantidad de recursos energéticos. El contenido de lípidos puede ser crucial para la sobrevivencia de los críos en los primeros días de vida (Heulett et al., 1995), y se observó que ni la proporción de lípidos de los críos ni el número de críos producidos por una hembra en estas condiciones se ven afectados por la asignación reproductiva. Pero dado que la proporción de lípidos de la hembra al momento de parir determina si se puede reproducir inmediatamente o si lo puede hacer a largo plazo (Reznick y Yang, 1993), es posible que las hembras que están con machos enfrenten un disyuntiva entre la reproducción inmediata, es decir la cantidad de lípidos que aportan a la camada recién producida, y la reproducción futura, o sea la cantidad de lípidos que "conservan" para un evento reproductivo próximo. Sin embargo, en cualquiera de las dos direcciones, la adecuación estimada de la hembra no disminuyó.

La asignación reproductiva es una variable relacionada a la reproducción inmediata, (Reznick, 1983) y en gran parte determina la sobrevivencia temprana de las crías (Wourms et al., 1988 ; Heulett et al., 1995). Por su parte, la proporción de lípidos de la hembra al momento del parto es un componente de su adecuación, según Wooton (1990) y está directamente relacionada con su tamaño corporal y su fecundidad (Gross y Sargent, 1985). Se ha postulado que la correlación negativa entre variables relacionadas a la reproducción inmediata (como AR), y componentes de adecuación (como la fecundidad de la hembra), demuestra la existencia un costo reproductivo (Wooton, 1990). Por lo tanto, la

correlación negativa entre la variable proporción de lípidos de la hembra al momento del parto y la variable asignación reproductiva (Fig. 3.1) en este experimento, es evidencia de que existe un costo reproductivo para estas hembras.

En los encierros sin macho no se encontraron correlaciones significativas, por lo tanto no podemos hablar de que las hembras en estas condiciones del experimento estén enfrentando un costo reproductivo. La correlación entre AR y proporción de lípidos de las crías en este tratamiento no fue significativa (el ajuste de Dunn-Sidak arrojó un valor de $p=0.01$ y el de la correlación fue de $p=0.02$). Una explicación alternativa a este resultado es que las hembras concentran sus recursos en producir crías de calidad, en vez de producir un gran número de ellos (como sucede en los guppies, Reznick y Yang, 1993), cuando el alimento escasea. Si la mayoría de las hembras en este tratamiento no se alimentan frecuentemente, entonces en ausencia de machos, las hembras podrían adoptar dicha estrategia en respuesta a las pocas oportunidades de alimentación, pero es probable que también lo hagan con el fin de minimizar la competencia entre las crías. Si las crías al nacer son más grandes, enfrentan menos riesgos de depredación y la competencia intraespecífica se reduce (Wourms et al., 1988).

En cuanto a la adecuación estimada de las hembras, se puede observar (Fig. 3.3) que casi todas tuvieron aproximadamente los mismos niveles de adecuación, y que no se observaron diferencias significativas entre tratamientos.

La baja tasa de alimentación asociada a frecuentes eventos de vibración, ¿repercute de alguna manera en la asignación reproductiva y en la adecuación de los individuos de *G. multiradiatus*? Nuestros datos indican que esto no sucede. Podemos concluir que ni la vibración de las hembras en presencia de machos, ni la desigualdad en oportunidades de alimentación de las hembras en ausencia de machos afectó de manera significativa a la adecuación de las hembras. Visto desde otro punto de vista, el costo asociado a la presencia de los machos (la baja tasa alimenticia a causa de un incremento en vibración) no se tradujo en bajos niveles de asignación reproductiva de las hembras en este experimento. Sin embargo, esto no necesariamente significa que tal costo reproductivo no exista.

La reproducción es, por naturaleza, costosa puesto que implica una inversión de tiempo y energía de parte de alguno o ambos padres, la cual podría incluso afectar de manera negativa a la sobrevivencia de los mismos (Reznick, 1992 ; Schwarzkopff, 1993). Pero, aunado al costo natural de la reproducción va el costo por conflicto entre sexos. En este caso, el conflicto entre sexos conlleva un costo derivado del cortejo intenso de los machos a hembras que no obtienen beneficios de cópulas adicionales, lo cual, en términos generales constituiría acoso sexual por parte de los machos. Actualmente se postula que el acoso sexual es costoso generalmente para las hembras puesto que interfiere con sus oportunidades de alimentación, y también puede llegar a infligir daños físicos e incluso la muerte (Thornhill y Alcock, 1983) lo cual implicaría un costo reproductivo directo al incrementarse las probabilidades de muerte de las hembras.

Hasta ahora no existían reportes de que el costo por acoso sexual interfiriera con la adecuación de las hembras, al menos en especies de agua dulce, y los resultados de este experimento muestran que no se encontró un costo reproductivo asociado a la presencia de los machos. Sin embargo, ya se comprobó que la reducción de la tasa de alimentación de las hembras sí está relacionada a la presencia de los machos, y que implica un costo para las hembras puesto que ellas son víctima de las constantes aproximaciones de los machos, aún y cuando no se benefician de cópulas adicionales. Es probable que exista un costo reproductivo derivado de la baja tasa de alimentación de las hembras, y así mismo éste podría ser detectado de otra manera realizando experimentos adicionales, encaminados a evaluar las repercusiones de una baja tasa de alimentación en la reproducción de estos peces a largo plazo.

CAPITULO 4: Costos por agresión

EXPERIMENTO 2: Agresiones entre hembras.

Una probable explicación a los resultados que se obtuvieron en el experimento 1 es que aunque en ausencia de los machos las hembras casi nunca vibran es posible que otro tipo de interacciones limiten sus oportunidades de alimentación. Por ejemplo, en estudios de campo se ha observado que cuando los machos no están presentes, las hembras son agresivas entre sí (Macías García, observación personal); Magurran y Seghers (1994a) también observaron que las hembras guppies son agresivas entre sí cuando no están con machos.

HIPOTESIS

Se propone que cuando los machos están presentes, las interacciones agresivas entre hembras no ocurren frecuentemente, pues el cortejo continuo y la vibración de las hembras derivada de éste, podrían estar cumpliendo una función como distractor de las agresiones entre hembras. El macho, entonces podría jugar un papel como “estabilizador” de la agresión hembra-hembra. En hembras embarazadas, las interacciones agresivas podrían afectar de manera negativa al desarrollo de los embriones, el periodo de gestación podría ser interrumpido, o la provisión de nutrientes a las crías podría ser deficiente y el curso normal de actividades de las hembras se vería limitado.

Predicciones.

- a) Las interacciones agresivas entre hembras serán más frecuentes y de mayor intensidad en ausencia de un macho, que en su presencia.
- b) En presencia de un macho, las interacciones no agresivas serán más frecuentes que las interacciones agresivas.
- c) Las interacciones agresivas entre hembras serán interrumpidas más frecuentemente por un macho que por cualquiera de las hembras.

- d) La frecuencia de abortos, partos prematuros y muerte de hembras será mayor cuando no está el macho, que cuando está presente.

METODOS

Sujetos de estudio.

Se utilizaron 40 individuos de *G. multiradiatus*, los cuales fueron extraídos de las pozas ubicadas en el Instituto de Ecología, UNAM. Los individuos provenían de Acambay y habían estado en las pozas por siete meses, desde el 19 de octubre de 1996 hasta el 21 de mayo de 1997, fecha en la cual iniciaron los traslados hacia las peceras del laboratorio.

Para capturar los peces se colocaron trampas dentro de las pozas. Aleatoriamente se formaron 10 parejas de hembras de aproximadamente el mismo tamaño y grado de embarazo (a cada hembra de estas parejas se le denominará "hembra pareada") y cada pareja fue colocada en una pecera (30cm profundidad x 26cm ancho x 50cm largo) en el laboratorio. En cinco de las peceras, numeradas del 1 al 5, se introdujo una tercera hembra de tamaño distinto al de la "pareja", para facilitar su identificación durante la segunda parte de este mismo experimento (ver más adelante) a esta hembra se le denominará "hembra no pareada". En las restantes cinco peceras, numeradas del 6 al 10 se introdujo un macho de aproximadamente el mismo tamaño de las hembras pareadas.

Una vez formado, cada grupo se mantuvo en observación durante siete días, antes de iniciar los registros de conducta. Esto se realizó con el fin de permitir que los individuos se habituaran a las condiciones dentro de la pecera y para evitar alteraciones de su conducta como respuesta a las nuevas condiciones.

Peceras y condiciones de manutención de los peces.

En las diez peceras utilizadas para el experimento, el fondo estaba cubierto por una "alfombra" de musgo de grosor variable pero que nunca estorbaba la visibilidad en el fondo de la pecera. Adicionalmente, se colocó un filtro de esponja con manguera para la aereación en la parte trasera de la pecera, en algunas peceras ubicada en el rincón izquierdo, en las demás, en el rincón derecho.

El agua de la pecera se mantuvo a una temperatura de 23-24°C durante todo el experimento. El nivel del agua también se mantuvo constante a una altura

de 25 cm. Los peces fueron alimentados dos veces al día, a las 11:00 hrs. y a las 17:00 hrs con hojuelas de alimento comercial fabricado por Wardley Laboratories, Inc. de Nueva Jersey, USA; el alimento era colocado en la parte frontal de la pecera, y por medio de la corriente ejercida por las burbujas de aire provenientes de la bomba, éste era esparcido por toda la superficie de la pecera, de manera que se distribuyó uniformemente. El ciclo de luz/oscuridad para los peces del experimento se controló con sincronizadores automáticos marca TORK modelo 1101, encendiéndose la luz a las 08:00 hrs y apagándose a las 20:00hrs, con lo cual se mantuvo un ciclo de luz/oscuridad de 12 horas.

Registros de conducta.

Se realizaron registros de conducta de 10 minutos para cada pecera, pero las observaciones tuvieron una duración de 15 minutos, 5 de éstos para identificar a la hembra focal y para que los peces se habituaran a la presencia del observador, y los 10 restantes para el registro formal de conducta. La hembra focal se identificó en peceras sin macho, con base en las diferencias de tamaño que ya se describieron. La hembra focal en ambos tratamientos fue la primera hembra "pareada" que se pudiera encontrar dentro de la pecera al momento de iniciar el registro.

Los registros de conducta se iniciaron siete días después de haberse completado la formación de un grupo de tres individuos (ya fuera de hembras sin macho o de hembras con macho). Dado que los grupos no se formaron el mismo día, ni se siguió un orden en su formación con respecto a la numeración de las peceras (porque los peces fueron colocados en ellas de manera aleatoria), el orden de los registros también fue aleatorio. En promedio se realizaron cinco registros por día, algunos días 2 registros en peceras con macho y 3 en peceras sin macho, otros días 2 registros en peceras sin macho, y 3 en peceras con macho, hasta completar un total de tres registros por cada pecera. Dado que los grupos no se formaron el mismo día, los tres registros por pecera fueron completados después de 10 días. De los 62 registros de conducta realizados, solo uno de ellos se llevó a cabo en horas de la mañana, antes de que los peces comieran; 17 registros fueron realizados en horas de la mañana, después de la alimentación; 18 registros se llevaron a cabo en horas de la tarde antes de la alimentación, y 26 de ellos en horas de la tarde después de la alimentación. Cada pecera estuvo representada en los cuatro posibles horarios de observación por lo menos una vez.

En los registros de conducta se cuantificó la frecuencia de interacciones agresivas entre hembras: aproximaciones, persecuciones, mordidas o frente-frente (ver apéndice), y la frecuencia de interacciones no agresivas que incluyó tasa de vibración de las hembras en respuesta a conductas de cortejo de los machos y vibración entre hembras, aunque ésto sólo ocurrió en una ocasión. Se anotó la frecuencia de alimentaciones (ver apéndice para su definición). Se especificó la forma en la que las interacciones agresivas entre hembras eran interrumpidas, (si el macho intervenía, si terminaban espontáneamente o si las hembras huían unas de otras; ver apéndice).

Después de completar tres registros de conducta en cada una de las peceras, se sustituyeron los machos por hembras no pareadas, en peceras donde había machos (numeradas del 6 al 10), y hembras no pareadas por machos en peceras donde había sólo hembras (numeradas del 1 al 5). Las sustituciones de machos o hembras se llevaron a cabo utilizando individuos de la localidad de Acambay que habitaban las pozas del instituto de Ecología, excepto en dos casos de machos que habían estado en peceras con otras hembras durante la primera parte del experimento. En la medida de lo posible se usaron individuos que no hubieran estado en peceras previamente, para evitar que su conducta se viera influida por el hecho de haberse acostumbrado al ambiente dentro de una pecera. Se realizaron registros de conducta después de siete días de que se formaran los nuevos grupos, y se procedió de igual manera que en la primera parte del experimento, hasta completar tres registros por cada pecera. Los registros también fueron completados en aproximadamente 10 días.

Análisis

Para el análisis de los datos de conducta del experimento 2 se tomaron en cuenta dos tipos de interacciones entre los peces:

- Interacciones agresivas: Se consideraron como persecuciones, mordidas, enfrentamientos entre un macho y una hembra o sólo entre hembras , y aproximaciones entre un macho y una hembra o sólo entre hembras.
- Interacciones y otras conductas no agresivas: Incluyen vibración de la hembra provocada por el macho , y vibración entre hembras, despliegues de cortejo del macho y cópulas . La conducta de alimentación (definida en los metodos del capítulo 1) no fue considerada dentro de esta categoría.

Se cuantificaron las interacciones agresivas y no agresivas de dos maneras: como la tasa de interacciones y como la proporción de interacciones con respecto

al total de conductas observadas. Se calculó la tasa de interacciones agresivas y no agresivas de acuerdo con Martin y Bateson (1994) como:

$$\text{Tasa de interacciones (agresivas o no agresivas)} = \frac{\text{Frecuencia de interacciones (agr. o no agr.)}}{\text{Tiempo de registro}}$$

La tasa de alguna conducta en particular fue calculada según Martin y Bateson (1994) como:

$$\text{Tasa de la conducta} = \frac{\text{Frecuencia de la conducta}}{\text{Tiempo de registro}}$$

También se calculó la proporción de interacciones agresivas como:

$$\text{Proporción de interacciones (agresivas o no agresivas)} = \frac{\text{Frec. de interacciones (agr o noagr.)}}{\text{Total de conductas observadas}}$$

Las tasas y proporciones de interacciones agresivas y no agresivas se compararon por medio de una prueba de t de Wilcoxon, utilizando para su cálculo el programa STATISTICA para Windows. Se comparó la ocurrencia de partos prematuros y abortos, y de interrupciones de la agresión, por medio de una prueba de X^2 en los casos en que la frecuencia de estos fenómenos fuese mayor de 5. La probabilidad exacta de Fisher fue calculada cuando esta frecuencia fue menor de 5. Se manejó un nivel de significancia de $p < 0.05$.

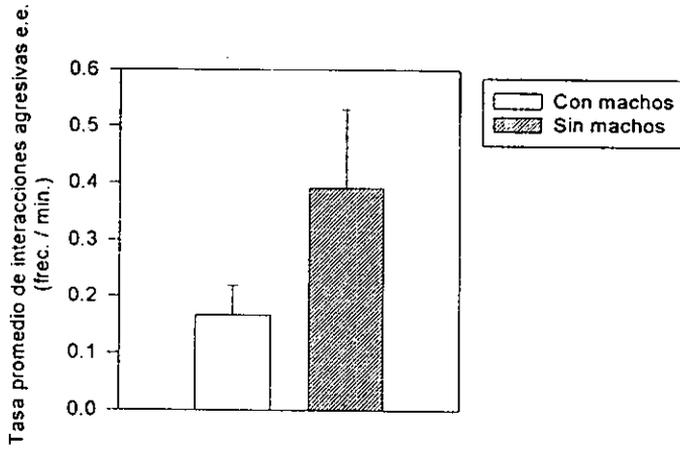
RESULTADOS

No se encontraron diferencias significativas entre la tasa de interacciones agresivas entre tratamientos ($T = 11.5$, $N=10$, $p > 0.05$). Pero la tasa de interacciones y conductas no agresivas fue mayor cuando el macho estaba presente ($X = 0.91$ interacciones/min., d.e. ± 0.45 , $N = 10$) que cuando no estaba ($X = 0.13$ interacciones/min, d.e. ± 0.12 , $N = 10$), y tal diferencia sí fue significativa ($T = 0$, $N=10$, $p < 0.01$; Fig. 4.1).

También se comparó la tasa de estas conductas para un mismo tratamiento, ya que es de utilidad conocer cuáles de estas conductas se presentan con mayor frecuencia a lo largo de un período de tiempo determinado.

Encontramos que en peceras donde había un macho, la tasa de interacciones no agresivas fue mayor ($X = 0.81$, interacciones/min d.e. ± 0.48 , $N=10$) a la tasa de interacciones agresivas ($X = 0.16$ interacciones/min, d.e. ± 0.15 , $N=10$), y ésta diferencia fue significativa ($T = 3.0$, $N=10$, $p = 0.01$). En peceras donde sólo había hembras, la tasa de interacciones agresivas ($X = 0.39$, d.e. ± 0.41 , $N=10$) fue mayor a la tasa de conductas no agresivas ($X = 0.04$, d.e. ± 0.13 , $N=10$) y esta diferencia fue significativa ($T = 0$, $N=10$, $p = 0.04$).

a)



b)

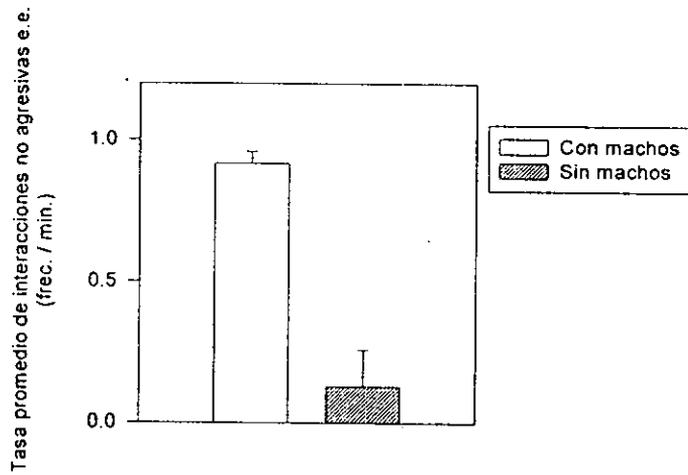


Figura 4.1. Tasas promedio de a) interacciones agresivas y b) no agresivas para cada tratamiento. Se muestra el error estándar.

Se calculó la tasa de nueve conductas observadas: 1= vibración, 2= cortejo, 3= cópula, 4= persecución, 5= mordida, 6= enfrentamiento de una hembra con un macho, 7= enfrentamiento entre dos hembras, 8= aproximación del macho a una hembra y 9= aproximación de una hembra a otra hembra (ver apéndice para las definiciones de las conductas observadas) y se compararon entre tratamientos, pero sólo en dos de éstas se encontraron diferencias significativas (Tabla 4.1). Es interesante notar que de estas dos conductas, una está relacionada a la agresión entre hembras y la otra está estrechamente relacionada a la presencia del macho, como ya se mencionó en el capítulo 2.

TABLA 4.1 Conductas que difirieron significativamente.

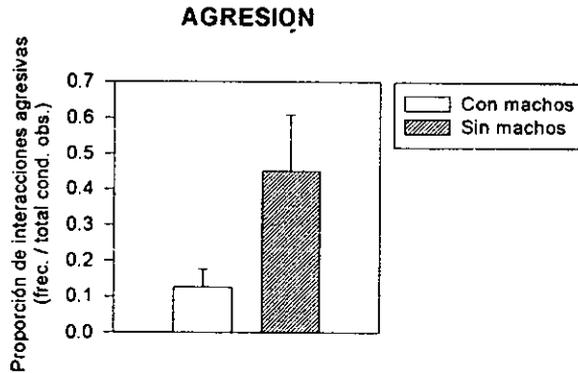
Tasa de vibración		Tasa de mordidas	
con macho	sin macho	con macho	sin macho
(X frec/min \pm d.e., N)	(X frec/min \pm d.e., N)	(X frec/min \pm d.e., N)	(X frec/min \pm d.e., N)
0.78	0.04	0.04	0.2
\pm 0.45	\pm 0.13	\pm 0.08	\pm 0.23
10	10	10	10
t = 4.91, g.l.=10, p<0.001		t = 1.93, g.l.=11, p<0.05	

La proporción de interacciones agresivas y no agresivas, calculada con base en el total de conductas observadas, es una medida indirecta de la manera en la que se distribuyeron las actividades de los peces durante nuestras observaciones. No se encontró diferencia significativa entre la proporción de interacciones agresivas cuando había macho y cuando éste estaba ausente ($T = 11, N=10, p>0.05$). Pero la proporción de interacciones y conductas no agresivas fue mayor cuando el macho estaba presente en la pecera, ($X = 0.87$ interacciones/min, d.e. $\pm 0.15, N = 10$) que cuando estaba ausente ($X = 0.04$ interacciones/min, d.e. $\pm 0.14, N = 10$) ($T = 0, N=10, p<0.01$; Fig. 4.2).

Por otra parte, al comparar la agresión de las hembras dentro de un mismo tratamiento encontramos que en peceras donde había un macho la proporción de interacciones y conductas no agresivas fue mayor ($X = 0.87$ interacciones/min, d.e. $\pm 0.15, N = 10$) que la proporción de interacciones agresivas ($X = 0.12$ interacciones/min, d.e. $\pm 0.15, N = 10$) ($T = 1.0, N=10, p<0.01$). En peceras

donde sólo había hembras, esta diferencia también fue significativa pero la proporción de interacciones agresivas fue mayor que la de conductas no agresivas (no agresión : $X = 0.04$ interacciones/min, d.e. ± 0.14 , $N = 10$; agresión : $X = 0.45$ interacciones/min, d.e. ± 0.47 , $N = 10$) ($T = 0$, $N=10$, $p=0.04$).

a)



b)

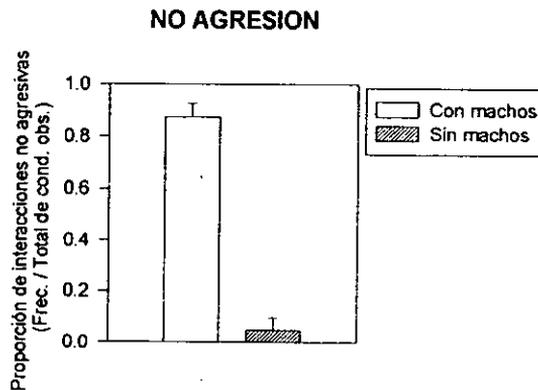


Figura 4.2. Proporción de a) interacciones agresivas y b) no agresivas para ambos tratamientos en el experimento 2. Se muestra el error estándar.

En cuanto a la regulación de las interacciones agresivas, se observó que efectivamente el macho interrumpía los encuentros agonísticos entre hembras, en algunas ocasiones, y las hembras no. Los resultados se muestran en la Tabla 4.2 (ver apéndice para una descripción de cómo eran interrumpidas las interacciones agresivas).

TABLA 4.2 Frecuencia de interrupción de la agresión por los machos.

	Con macho**	Sin macho **	Total	Comparación.
	(%)	(%)	(%)	
Interrumpió la interacción.	8 (50)	0 (0)	8 (50)	$X^2 = 6.66$, g.l.=1, $p < 0.01$
No interrumpió.	2 (13)	6 (38)	8 (50)	
Total	10 (63)	6 (38)	16 (100)	Probabilidad exacta de Fisher < 0.01

** Dado que únicamente se tenían tres individuos por pecera, en peceras con macho era éste quien interrumpía las interacciones agresivas entre hembras. En peceras sin macho por el contrario, existía la posibilidad de que alguna de las hembras interrumpiera las interacciones agresivas, sin embargo esto nunca se observó.

Se cuantificó el número de abortos, partos prematuros y muerte de las hembras en ambos tratamientos, y los resultados se compararon por medio de una prueba de X^2 . (Tabla 4.3) La mayoría de las hembras que estaban en peceras sin macho, parieron antes de terminadas las observaciones de conducta, y sólo una de ellas parió después de haber terminado esta parte del experimento. Sin embargo, la totalidad de las hembras utilizadas estaban embarazadas desde que el experimento 2 comenzó.

TABLA 4.3 Ocurrencia de abortos, partos prematuros y muerte de hembras.

	Con macho (%)	Sin macho (%)	Total (%)	Comparación
No. de réplicas en las que ocurrieron interacciones agresivas y muerte de hembra partos prematuros y/o abortos.	1 (10)	5 (50)	6 (60)	X^2 6.67, g.l.=1, $p < 0.01$
No. de réplicas en las que ocurrieron interacciones agresivas sin muerte de hembra partos prematuros o abortos.	4 (40)	0 (0)	4 (40)	
Total	5 (50)	5 (50)	10 (100)	Probabilidad exacta de Fisher < 0.05

Se realizó una prueba de X^2 para comprobar si estos eventos ocurrieron como consecuencia del orden de introducción de la hembra “no pareada” y del macho (ver Tabla 4.4).

TABLA 4.4 Distribución de abortos, partos prematuros y muerte de hembras en ambos tratamientos (con machos y sin machos) de acuerdo al orden de introducción de “hembra no pareada” y macho.

	Peceras en donde el machos se introdujo primero	Peceras en donde la hembra no pareada se introdujo primero	Total	Comparación
No. de eventos cuando el macho estaba ausente	1 muerte 1 parto prematuro	1 aborto 1 parto prematuro 1 parto prematuro	5	Probabilidad exacta de Fisher > 0.05
No. de eventos cuando el macho estaba presente	1 muerte	ningún evento	1	
Total	3	3	6	

DISCUSION

La presencia de los machos disminuyó la agresión entre hembras. Aunque no hubieron diferencias significativas en la comparación de tasas de agresión y proporción de interacciones agresivas entre tratamientos, se encontró que la tasa y proporción de interacciones y conductas no agresivas fue mayor a la de interacciones agresivas siempre que el macho estuvo presente. En cuanto a las peceras donde había un macho, tanto la tasa como la proporción de interacciones agresivas fue menor que la de interacciones no agresivas, mientras que en peceras donde sólo había hembras la tasa y la proporción de interacciones agresivas fue mayor que la de conductas no agresivas esta. Por otra parte, se comprobó que en la mayoría de los casos, el macho interrumpió las agresiones entre hembras; también se comprobó que cuando el macho estuvo ausente se elevó la probabilidad de ocurrencia de partos prematuros, abortos e incluso muerte de las hembras victimizadas.

Es altamente probable que en ausencia de los machos se haya establecido una jerarquía de dominancia puesto que se observó vibración entre hembras en ausencia de machos. La vibración es una conducta de sumisión que generalmente se presenta entre los machos o entre una hembra y un macho (Macías García, 1991). En raras ocasiones se ha observado que las hembras realicen la vibración unas frente a otras, y cuando lo hacen es evidencia de sumisión y aparentemente, de subordinación (Macías García, 1991). Las interacciones agresivas entre hembras aumentaron a más del doble cuando el macho no estuvo presente, a pesar de que la diferencia entre la tasa y la proporción de interacciones agresivas de ambos tratamientos no fue significativa. Dado que la proporción de interacciones agresivas y no agresivas, calculada con base en el total de conductas observadas, es una medida indirecta de la manera en la que se distribuyeron las actividades de los peces durante nuestras observaciones, se puede decir que las hembras que no estuvieron con machos pasaron más tiempo involucradas en interacciones agresivas, que en conductas no agresivas. Y las hembras que estuvieron con machos pasaron más tiempo involucradas en interacciones no agresivas, que en interacciones

A pesar de que no hubieron diferencias en la tasa y la proporción de interacciones agresivas entre tratamientos, en los casos en que se dieron interacciones agresivas entre hembras (en peceras con macho), la mayoría de las veces el macho interrumpió estos eventos y provocó que cesaran las interacciones

agresivas. En cambio, en peceras donde no había machos, nunca se observó que alguna de las hembras interrumpiera las interacciones agresivas entre hembras. Tal vez el macho juega un papel como estabilizador de las interacciones agresivas entre hembras y es por eso que cuando está presente, las hembras no invierten tiempo en este tipo de interacciones. Tanto la tasa como la proporción de conductas no agresivas fue mayor cuando el macho estaba presente que cuando estaba ausente, de ahí que en ausencia del macho la tasa y proporción de interacciones agresivas sobrepase la de conductas no agresivas, puesto que no existe un “distractor” de la agresión. La función del macho como regulador de la agresión entre hembras se ha reportado para monos (Ren, 1991) pero no había evidencia de que esto ocurriera en peces.

Es probable que la disminución de las interacciones agresivas en presencia del macho se deba en gran parte a que tanto los machos como las hembras invierten mucho tiempo en conductas relacionadas con la reproducción. En el caso de los machos éstas serían: cortejo, cópula y despliegues; en el caso de la hembra, la vibración. En cambio, en peceras donde sólo había hembras, las conductas registradas tienen que ver con alimentación y agresión entre hembras y cuando se establece la jerarquía de dominancia, no todas las hembras gozan de las mismas oportunidades para alimentarse. Por lo tanto, las conductas relacionadas con la reproducción (en peceras con macho) “inhiben” de cierta manera la intensidad de la agresión entre hembras, mientras que en peceras donde sólo hay hembras no se observó ninguna conducta que tuviera este efecto sobre las interacciones agresivas. Puesto que la tasa de vibración es alta en presencia de los machos, y también se pueden dar otras interacciones de carácter no agresivo entre machos y hembras (despliegues de los machos cuando cortejan), entonces cuando el macho está presente las hembras pasan la mayor parte del tiempo realizando conductas que no están relacionadas con la agresión.

Adicionalmente observamos que en algunas peceras donde no había macho se presentaron abortos (parte de las crías o la totalidad de ellas nacieron muertas), partos prematuros (las crías recién nacidas eran pequeñas, y en algunas ocasiones presentaban una porción de trofotenia adherida todavía a su vientre) e incluso muerte de las hembras. La muerte de dos de estas hembras fue ocasionada por repetidos ataques de otras hembras, lo cual debilitó la condición física de la víctima hasta dejarla en imposibilidad de defenderse o esconderse de su agresora. En los dos casos en que ocurrió ésto, extrajimos a la hembra victimizada, y la

trasladamos a una pecera en la cual se le mantuvo aislada y con un tratamiento especial para que sus heridas sanaran. Sin embargo, estas dos hembras se encontraban muy deterioradas y murieron a los pocos días de haber sido transferidas a una pecera en aislamiento.

La agresión entre hembras puede representar un costo adicional al que ellas enfrentan por el acoso de los machos. Pero como se ha visto, las interacciones agresivas son más probables, más frecuentes y más intensas en ausencia de los machos; por lo tanto la presencia de éstos podría incluso beneficiar a las hembras en el sentido de que la probabilidad de morir a causa de daños físicos no es tan alta como cuando están aisladas de los machos. A diferencia de los costos por el cortejo intenso de los machos y la frecuencia de vibración asociada a esto, los costos por agresión entre hembras sí podrían repercutir en su adecuación, puesto que afectan de manera negativa a su sobrevivencia (alta probabilidad de muerte de las hembras) y a la sobrevivencia de sus críos (alta probabilidad de partos prematuros y abortos).

La idea para este experimento surgió de observaciones de conducta de hembras, realizadas en el campo. A pesar de que los resultados fueron obtenidos en condiciones de laboratorio, es opinión personal de la autora de este trabajo que dichos resultados aportan información valiosa acerca de las probables consecuencias de estas conductas en el campo.

ANEXO AL CAPITULO 4: USO DE ESPACIO

El patrón de movimiento de un pez indica la manera en que usa el espacio que ocupa (Wootton 1990). Tales movimientos dependen de la presencia de otros peces y la disponibilidad de los recursos aprovechables como la comida, refugios, etc. En el caso del presente trabajo, un estudio del uso de espacio serviría para enriquecer la descripción de las interacciones agresivas entre hembras, y evaluar sus consecuencias en las actividades de los demás individuos. El objetivo principal de este experimento era determinar la existencia de patrones de distribución espacial en respuesta a las condiciones experimentales descritas en el capítulo 4.

HIPOTESIS.

Basado en la interpretación de que el macho regula las interacciones agresivas entre hembras (ver capítulo 4), es posible que cuando él esté ausente, tanto las hembras subordinadas como las dominantes recurran a modificar sus patrones de uso del espacio; las subordinadas manteniéndose alejadas de las dominantes, o usando algún lugar específico como refugio.

Predicciones.

Ubicación de los individuos.

- a) En presencia de un macho, las interacciones con éste (cortejo intenso, despliegues) impediría que las hembras mostraran una distribución preferencial en alguna parte de la pecera, por lo tanto deberían distribuirse de manera aleatoria, porque la intensa actividad de los machos provocaría constantes desplazamientos de las hembras.
- b) Cuando el macho no esté presente, las hembras se ubicarán más frecuentemente en algún lugar específico dentro de la pecera.
- c) Las hembras dominantes se ubicarán un mayor número de veces en la superficie de la pecera puesto que en el laboratorio, ésta es una zona importante en donde se concentra el alimento. Por lo tanto, las hembras subordinadas ocuparán el fondo de la pecera un mayor número de veces. En general se esperaría que esta tendencia fuese más obvia en ausencia del macho, puesto que en estas condiciones la actividad de hembras dominantes no se ve limitada por sus interacciones con los machos.
- d) La distancia entre hembras será mayor en ausencia que en presencia de un macho.

Movimiento de los individuos.

- e) Cuando el macho no esté presente, las hembras subordinadas realizarán un menor número de desplazamientos dentro de la pecera que cuando el macho esté presente.
- f) Las hembras dominantes realizarán un mayor número de desplazamientos cuando no hay macho, que cuando éste está presente.

METODOS

Las observaciones que forman parte de este anexo se obtuvieron durante la realización del experimento 2, cuyos métodos han sido descritos en la primera parte de este capítulo.

Descripción del uso de espacio.

A la par de los registros de conducta realizados durante el experimento 2, se anotaron las posiciones inicial y final de los tres individuos de cada pecera en cada sesión de registro, con base en 12 posibles ubicaciones. Las peceras fueron divididas en tres posiciones: frontal, central y trasera, a través del lado más largo de la pecera, por medio de postes de plástico que se adherían por cohesión al vidrio lateral de la pecera. Cada posición se subdividió a su vez en cuadrantes, numerados del 1 al 4, de acuerdo al plano cartesiano, y dichas subdivisiones fueron marcadas únicamente en el vidrio frontal de la pecera con un plumón indeleble "Hi impact" de SANFORD, de tinta azul. De esta manera, se obtuvieron doce posibles ubicaciones de los individuos que formaban parte del registro: cuatro en la parte frontal, cuatro en la central y cuatro en la trasera (Fig 4.4).

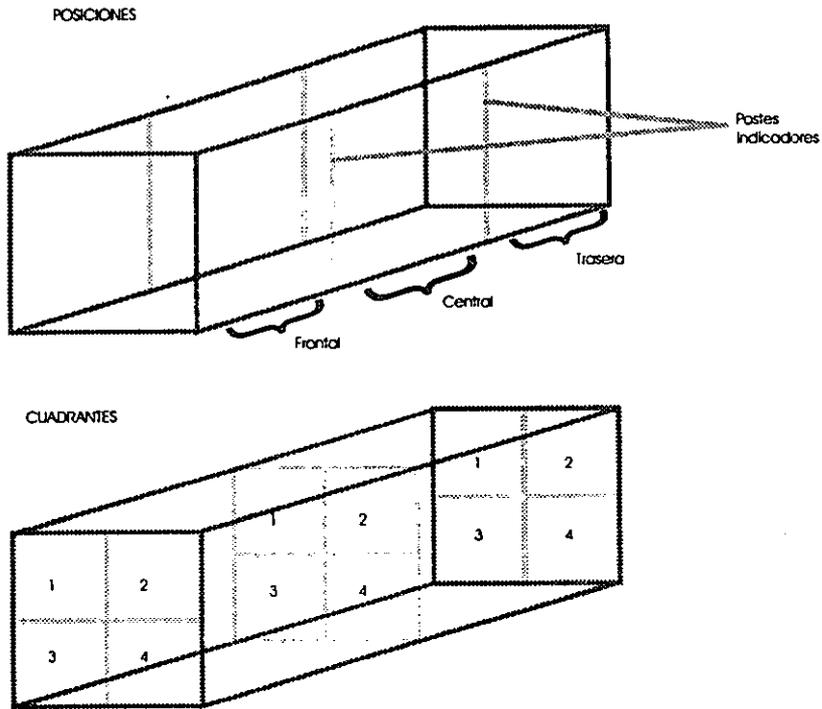


Figura 4.4 Representación de las divisiones espaciales de las peceras utilizadas en este experimento. La pecera que se muestra en la parte superior está dividida en tres posiciones, y la que se muestra en la parte inferior, está dividida en 4 cuadrantes. En el diagrama se muestran dos peceras con la finalidad de facilitar la visualización de las divisiones espaciales, pero en el experimento cada una de las peceras contenía 12 ubicaciones posibles, dada la combinación de cuadrantes con posiciones (ver métodos).

La posición inicial de los tres individuos de cada pecera fue anotada al comienzo del registro de conducta, y la posición final, a los diez minutos de haber empezado éste. (ver métodos al principio de este capítulo para más detalles sobre el registro de conducta y sobre los métodos en general). Se cuantificó el número de cambios de posición y de cuadrante, de acuerdo con la siguiente definición:

Cambio de posición: Aquel en el que la posición final del pez es distinta a la posición inicial. Esto incluye cambiar de la posición frontal a la central, de la frontal a la trasera, de la central a la frontal, de la central a la trasera, de la trasera a la frontal, y de la trasera a la central. No se consideran aquí los cambios entre cuadrantes cuando ocurren dentro de una misma posición.

Cambio de cuadrante: Aquel en el cual la ubicación final del pez es diferente a la inicial sólo en cuanto al número de cuadrante, pero no en cuanto a la posición que ocupa. No se consideran aquí los cambios de un cuadrante adyacente a otro si alguno de los dos está en una posición diferente.

En las diez peceras que se utilizaron para este experimento el espacio del fondo estaba cubierto por una cantidad variable de musgo. La parte trasera de la pecera estaba ocupada por un filtro de esponja con manguera para la aireación. Es importante mencionar que dichos objetos (más que nada el filtro) podrían constituir un refugio adecuado para los peces, dada su ubicación en la parte trasera de la pecera, y junto al cristal.

Registro de conducta.

Se obtuvieron en total 372 datos de ubicación de los individuos. Dichos datos estuvieron dados por: 62 registros de conducta en las peceras x 2 posiciones (inicial y final) x 3 individuos por pecera = 372 datos de posición.

Las observaciones de conducta iniciaron siete días después de que los grupos habían sido establecidos, para controlar el período de tiempo que los individuos habían permanecido dentro de la pecera. Al inicio del experimento las primeras cinco peceras (numeradas del 1 al 5) contenían grupos de hembras y las otras cinco (numeradas del 6 al 10) contenían parejas de hembras con un macho. Al finalizar los tres registros obligatorios por pecera, se procedió a intercambiar machos por hembras en las peceras 6 a 10 y hembras por machos en las peceras 1 a 5, de acuerdo a los métodos descritos en la primera parte de este capítulo. Durante esta segunda parte del experimento nuevamente se controló el tiempo que permanecieron los nuevos grupos dentro de las peceras, y por lo tanto las observaciones de conducta también se reanudaron siete días después de que los nuevos grupos se habían establecido.

Análisis estadísticos.

Dado que los resultados obtenidos son frecuencias y número de individuos que manifestaron una conducta en particular (ver métodos del capítulo 4, para un listado de las conductas que se registraron en este experimento), se realizaron pruebas de χ^2 . En el caso de la ubicación de los individuos dentro de las peceras y del análisis de sus movimientos, se realizaron pruebas de bondad de ajuste para comparar entre los resultados observados y los esperados con base en una distribución hipotética que no manifestara tendencias de los individuos a ubicarse frecuentemente en una parte específica de la pecera, o por un patrón de movimiento determinado. Para estos análisis se utilizó el paquete GraphPad InStat tm V2.00 (licencia propiedad de M.G. Ritchie, Univ. of St.Andrews).

RESULTADOS

Un mayor número de hembras se localizaron en la parte trasera de la pecera. ($\chi^2 = 6.65$, g.l.= 2, $p < 0.05$, $N=31$). En cuanto a los machos, se comprobó que son localizables en cualquier parte de la pecera con la misma probabilidad ($\chi^2 = 0.66$, g.l. = 2, $p > 0.05$, $N=10$; Tabla 4.5).

TABLA 4.5 Número de hembras que se ubicaron más frecuentemente en las posiciones indicadas.

	FRONTAL	CENTRAL	TRASERA	Sin preferencia
CON MACHO (N=20)*	4	4	8	4
SIN MACHO (N=20)*	4	2	9	5
Total (resultados observados)	8	6	17	9
Resultados esperados N = 10 machos	10.33	10.33	10.33	
Resultados observados	4	2	3	1
Resultados esperados	3	3	3	

* Sólo se consideraron las ubicaciones de las 20 hembras pareadas de cada tratamiento, puesto que las hembras no pareadas estuvieron en las peceras la mitad del tiempo.

De las parejas de hembras dominante/subordinada (5 parejas por cada tratamiento, N=10 hembras por cada tratamiento) la mayoría de las hembras se ubicaron frecuentemente en posiciones y cuadrantes en el fondo de la pecera (Bondad de ajuste $\chi^2 = 7.11$, g.l. = 1, $p < 0.01$, N = 17). En presencia del macho, el número de hembras que se ubicaron más frecuentemente en alguna posición dentro de la pecera no fue significativamente diferente del azar (Bondad de ajuste $\chi^2 = 2$, g.l. = 1, $p > 0.05$, N=10), pero cuando el macho estaba ausente, se comprobó que un mayor número de hembras se ubicaron frecuentemente en posiciones y cuadrantes del fondo de la pecera (Bondad de ajuste $\chi^2 = 5.44$, g.l. = 1, $p < 0.05$, N=10 ; tabla 4.6).

TABLA 4.6 Número de hembras que se ubicaron en la superficie y el fondo de la pecera más frecuentemente. (N = 10 hembras para cada tratamiento).

N=10 hembras por tratamiento.	Fondo	Superficie	Sin preferencia
Con macho (resultados observados)	6	2*	2
Resultados esperados	4	4	
Sin macho (resultados observados)	8	1*	1
Resultados esperados	4.5	4.5	
Total (resultados observados)	14	3	
Resultados esperados	8.5	8.5	

* Hembras aparentemente dominantes.

No hubieron diferencias significativas entre tratamientos en cuanto al número de hembras dominantes y subordinadas que se encontraron en cuadros adyacentes (Bondad de ajuste $\chi^2 = 0.4$, g.l. = 1, $p > 0.05$, N=10 ; tabla 4.7).

TABLA 4.7 Parejas de hembras que estuvieron en cuadrantes adyacentes. (N = 5 parejas de hembras para cada tratamiento).

	Cuadrantes adyacentes	No en cuadrantes adyacentes.
Con macho	3	2
Sin macho	3	2
Total (resultados observados)	6	4
Resultados esperados	5	5

No se encontraron diferencias significativas en el número de hembras que realizaron cambios de posición para ambos tratamientos (Bondad de ajuste $\chi^2 = 3.2$, g.l. = 1, $p = 0.07$). En cuanto a cambios de cuadrante, se encontró que un mayor número de hembras no realizaron cambios en ambos tratamientos (Bondad de ajuste $\chi^2 = 16.2$, g.l. = 1, $p < 0.0001$; Tabla 4.8).

TABLA 4.8 Hembras que realizaron cambios de posición y cuadrante más frecuentemente. (N = 5 parejas de hembras para cada tratamiento).

<u>Cambios de posición</u>	> 75% de cambios (Hembras que cambiaron de posición)	< 75% de cambios (Hembras que no cambiaron de posición)
CON MACHO (resultados observados)	3	7
SIN MACHO (resultados observados)	3	7
Resultados esperados para cada caso	5	5
	> 75% de cambios (Hembras que cambiaron de cuadrante)	< 75% de cambios (Hembras que no cambiaron cuadrante)
CON MACHO (resultados observados)	0	10
SIN MACHO (resultados observados)	1	9
Resultados esperados para cada caso.	5	5

DISCUSION

No se encontraron diferencias significativas para la distribución de las hembras dentro de las peceras en presencia o en ausencia de los machos. En cuanto a la ubicación de hembras en el frente, enmedio y atrás de la pecera, fue más probable localizar a una hembra en la parte trasera de la pecera, mientras que la distribución de los machos fue aleatoria. En cuanto al uso del fondo y la superficie, todas las hembras mostraron una tendencia a ubicarse en el fondo de la pecera, pero en presencia del macho esta tendencia no se observó. Se observó que no existió una tendencia a que las hembras dominantes se ubicaran cercanas a las subordinadas, en ausencia o en presencia de los machos. En cuanto a la movilidad de las hembras se encontró que no hubieron diferencias en el número de hembras que realizaron desplazamientos en ausencia o en presencia de machos, sin embargo se encontró que en ambos tratamientos un mayor número de hembras no realizaron desplazamientos cortos (cambios de cuadrante) a pesar de que sí se desplazaron en toda la pecera.

El uso del espacio puede modificarse debido a la presencia de otros miembros de la especie y a la distribución del alimento, como sucede en el pez medaka por ejemplo (Magnuson, 1962), lo cual implicaría que al establecerse una jerarquía de dominancia, se observarían cambios en los patrones de uso de espacio. Pero en este trabajo, sólo en una ocasión observamos que una hembra subordinada (en presencia de un macho) permaneció durante todo el tiempo del registro en una misma posición, "escondiéndose" de su atacante (otra hembra) detrás del filtro. En otras ocasiones, la movilidad de las hembras se vió limitada a causa del deteriorado estado físico en que se encontraron cuando fueron repetidamente victimizadas por una hembra dominante, en ausencia de un macho. Observamos ésto en dos ocasiones tanto en presencia como en ausencia del macho.

Es probable que dada la alta tasa de cortejo de los machos (1 evento por minuto, en el campo, Macías García 1991), las hembras realizaron desplazamientos con el fin de evitar las aproximaciones del macho, de ahí que fuese poco probable encontrarlas en una misma ubicación. Una explicación alternativa es que si las hembras se beneficiaran de que los machos asumieran la función de vigilancia anti-depredadores entonces tendrían libertad para

desplazarse en la pecera. En monos vervet se ha observado que el macho cumple una función de “vigilancia” anti-depredadores (Baldellou y Henzi 1992) al adoptar una posición de “centinela” y permanecer atento a las aproximaciones por parte de los depredadores.

En presencia de un macho, las hembras que se ubicaron en la superficie de la pecera eran dominantes (Tabla 4.6) pero las demás hembras se ubicaron frecuentemente en el fondo, contrario a lo esperado. Ya que los machos poseen el control de sitios en la superficie (en observaciones de campo, Macías García 1991), para las hembras permanecer en el fondo por lo menos cuando el macho está en la superficie, minimizaría los riesgos de encuentros indeseables con el macho. Una explicación alternativa a la preferencia de todas las hembras por el fondo de la pecera es que se podrían establecer asociaciones entre hembras, dirigidas a incrementar la eficacia en la vigilancia anti-depredadores cuando el macho está ausente. Tal asociación se ha reportado para hembras guppies (Griffiths y Magurran, 1997a, Griffiths y Magurran, 1997b).

En general las hembras dominantes y subordinadas no mostraron una tendencia a ubicarse cercanas unas a otras, así como no tendieron a mantenerse alejadas unas de otras. Las hembras dominantes se acercaron con frecuencia a las subordinadas para hostigarlas, lo cual invalidó sus intentos por espaciarse dentro de la pecera, y ésto explicaría por qué no se observaron tendencias a estar alejadas unas de otras. Sería necesario realizar una descripción detallada de los movimientos de hembras dominantes y subordinadas para poder afirmar si es que existe una tendencia a mantenerse alejadas, puesto que los datos de posición al inicio y al final del registro no son suficientes para aclarar este aspecto.

Las hembras en ambos tratamientos realizaron cambios de posición frecuentemente. Sin embargo, en cuanto a cambios de cuadrante, la mayoría de las hembras en ambos tratamientos no se movieron. Tal respuesta pudiera estar relacionada al hecho de que tanto en presencia como en ausencia de machos, las hembras necesitarían desplazarse a lo largo de la pecera como consecuencia de las constantes aproximaciones del macho, interacciones agresivas entre hembras subordinadas y dominantes, o por el simple hecho de trasladarse hacia la superficie para comer y regresar al fondo de la pecera y/o a la parte trasera de ésta para evitar encuentros indeseables con los demás individuos.

CAPITULO 5. DISCUSION GENERAL

Los resultados del presente estudio muestran que las hembras de *G. multiradiatus* incurrieron en costos inmediatos por el cortejo intenso de los machos, sin embargo al estar separadas de ellos, dichos costos se incrementaron debido a las interacciones agresivas que enfrentan con otras hembras. La vibración continua en presencia de los machos aparentemente no repercute en el desarrollo de los críos durante el período de gestación de las hembras, ni en la condición corporal de las hembras durante el mismo. Por lo tanto, es probable que el costo derivado del conflicto entre sexos en esta especie sea bajo. Se puede hablar de que el cortejo intenso de los machos constituye acoso sexual en tanto que las hembras no receptivas no se benefician de éste y adicionalmente enfrentan un costo por tiempo invertido en vibrar, el cual se traduce en una reducción de la tasa de alimentación. Sin embargo, en ausencia del macho los costos por agresión podrían ser más altos que los costos por acoso de los machos, puesto que la mortalidad de las hembras victimizadas fue muy alta. La presencia del macho, entonces, no sólo implica que las hembras vibren constantemente, sino que por el contrario podría beneficiarlas ya que reduce los encuentros agonísticos entre hembras.

En el caso específico de *G. multiradiatus*, las hembras no obtienen beneficio alguno de cópulas realizadas después de concluido su período de receptividad (Saborío y Macías García, no publicado); adicionalmente, las hembras no almacenan esperma (Macías García, 1991). Para una hembra que ya ha sido fertilizada y ha dejado de ser receptiva, lo mejor sería invertir su tiempo y energía en el aprovisionamiento de nutrientes a las crías, pero en la realidad las hembras se ven sometidas a invertir parte de ese tiempo y energía en la conducta de vibración. El acoso sexual ha sido también documentado para otras especies (Magurran, 1994; Clutton-Brock, 1992; Rowe, 1994) pero sólo en un estudio se han investigado las implicaciones que éste tiene sobre el éxito reproductivo de las especies (ver Clutton-Brock y Parker, 1997). En el presente trabajo se encontró que la inversión energética en la conducta de vibración asociada al acoso de los machos no influyó en la condición corporal de la hembra, a pesar de que el tiempo que invirtió en vibración redujo el tiempo que invirtió en la alimentación.

Aunque la AR entre tratamientos no fue diferente, se encontró que en presencia de machos el monto de AR influyó de manera negativa sobre la cantidad de lípidos de las hembras. Estos resultados son similares a los obtenidos en una comparación de AR entre dos poblaciones de *G. multiradiatus* (Feria y Macías García, datos no publicados). Se observó que en Zempoala, una localidad en donde no hay depredadores la asignación reproductiva fue mayor que en Acambay, la localidad que enfrenta presiones de depredación. En Acambay, la proporción de sexos está desviada hacia las hembras, puesto que el depredador natural, la culebra *Tamnophis melanogaster*, captura preferentemente a los machos (Macías García, Saborío y Berea, en revisión). En estas condiciones, el acoso de los machos no sería tan intenso como en Zempoala, y entonces las hembras se alimentarían sin restricciones; pero los bajos niveles de asignación reproductiva serían atribuibles a un incremento en interacciones agresivas entre las hembras. Feria y Macías García encontraron que las hembras de Acambay invirtieron más recursos en producir un gran número de críos (en el caso del presente trabajo, cuando las hembras estuvieron solas, aparentemente invirtieron más en producir críos con mayor contenido lipídico, aunque esta asociación fue marginalmente significativa), y en Zempoala, al invertir más recursos para la reproducción, el tamaño de las hembras se vio afectado de manera negativa por los niveles de asignación reproductiva (en el presente trabajo, cuando las hembras estuvieron con los machos, su contenido de reservas energéticas disminuyó a medida que los niveles de asignación reproductiva se incrementaron). Los resultados obtenidos en el presente trabajo son comparables al trabajo de Feria y Macías García, pero sería necesario controlar la proporción de sexos en los peces de Acambay, para poner a prueba el supuesto de que la disminución gradual en el número de machos incrementa o disminuye los niveles de asignación reproductiva de las hembras.

Las reservas lipídicas en los críos son importantes para su sobrevivencia temprana (Heulett et al., 1995). La asignación reproductiva de la hembra determina el monto de estas reservas en los críos (la cantidad de recursos que proporcionan a los críos a través de la trofotenia, según Reznick y Yang, 1993). Si el alimento es escaso, o la condición corporal de la hembra es deficiente, ella puede sacrificar la reproducción presente por la producción y manutención de una camada de buena calidad en un evento reproductivo futuro. Por otra parte, si la hembra no puede recuperar las reservas energéticas que invirtió en el desarrollo de las crías de un primer embarazo, tal vez sea poco probable que tenga éxito en producir una segunda camada. La capacidad de algunos peces de modificar

patrones de asignación reproductiva y crecimiento se conoce como plasticidad fenotípica y ya ha sido estudiada con anterioridad en las historias de vida de algunas familias de peces (Reznick, 1983). Es conveniente abordar este tema para comprender los resultados obtenidos en este trabajo.

La plasticidad fenotípica se ha documentado para los guppies basándose en que los recursos destinados a la reproducción provienen en parte de la calidad de la alimentación de los mismos. Reznick y Yang (1993) comprobaron que al someter a hembras guppis a distintos niveles de disponibilidad de alimento, los gastos de reproducción se balanceaban a lo largo de varios eventos reproductivos, de tal manera que si por un período de tiempo se alimentaban de manera deficiente, las hembras podían compensar una baja en recursos alimenticios durante el primero y segundo embarazos, produciendo críos más pesados en el tercero. Los mismos autores observaron que las hembras respondían a una escasez de recursos alimenticios retrasando el inicio de un segundo embarazo, lo cual les permitía tener mayores probabilidades de alimentarse para incrementar sus reservas energéticas. Las hembras guppis almacenan esperma (Constanz, 1989) y por eso pueden ejercer control sobre el inicio de su embarazo. Sin embargo, no se ha comprobado que las hembras del amarillo almacenen esperma (Mendoza, 1962) y al no tener la capacidad de controlar el inicio de su período de gestación tal vez no pudieran ajustar sus niveles de AR. Alternativamente, el almacenamiento de energía en forma de lípidos de reserva (a largo plazo) en estos peces, podría constituir una respuesta adaptativa a la reducción en la tasa de alimentación de las hembras que son acosadas por los machos. Dado que en el presente estudio no se realizó un análisis de las variaciones en los patrones de asignación reproductiva, tal afirmación es hipotética. Convendría en el futuro llevar a cabo un estudio similar al de Reznick y Yang (1993), para determinar si las hembras del amarillo son capaces de ajustar sus niveles de asignación energética a lo largo de varios eventos reproductivos.

Las hembras del amarillo producen huevos matrotroáficos (Hollenberg y Wourms, 1994), es decir que contienen una pequeña cantidad de reservas aportadas por la hembra antes de la fertilización. Por lo tanto las crías dependen del constante aprovisionamiento de nutrientes de la madre a lo largo del embarazo, para completar su desarrollo (Wourms, 1981, en Constanz, 1989). Es muy probable que las hembras nutran a los críos en desarrollo, a partir de sus

propias reservas energéticas, según lo observado por Reznick y Yang (1993). Pero dada la producción de huevos matrotrofos en esta especie, la asignación reproductiva para la camada en desarrollo también depende de la disponibilidad de recursos alimenticios durante el proceso de gestación. En este trabajo se demostró que el acoso de los machos reduce las oportunidades de alimentación de la hembra, ya que ésta invierte más tiempo en la vibración que en otras actividades. Si en estas condiciones las hembras invierten una gran cantidad de recursos en el desarrollo de los críos (altos niveles de asignación reproductiva), sus propias reservas energéticas podrían estar sujetas a una reducción. Si las hembras no recurrieran a sus reservas energéticas para la nutrición de los críos, y sólo utilizaran la energía proveniente del alimento que consumen, la cantidad de lípidos de los críos se habría visto afectada de manera negativa. Por el contrario, lo que se observó es que la cantidad de lípidos de los críos no fue muy variable, pero la cantidad de lípidos de las hembras se redujo a medida que los niveles de asignación reproductiva se incrementaron.

En el caso de las hembras que no estuvieron con machos, su tasa de alimentación fue menor pero la asociación entre asignación reproductiva y cantidad de lípidos de los críos fue marginalmente significativa. A pesar de que no se observó una relación evidente entre las variables mencionadas, se ofrece una explicación alternativa : Reznick y Yang (1993) observaron que en respuesta a una baja disponibilidad de alimento, las hembras guppis producen críos más pesados. Es probable que en ausencia de machos las hembras del amarillo concentren todos sus recursos en producir críos más pesados en vez de producir camadas numerosas. Una ventaja adicional de producir críos grandes, es que se reduce la competencia intraespecífica y los riesgos de depredación de las crías son menores (Wourms et al., 1988).

Para el caso en el que las hembras convivieron con machos, la cantidad de lípidos de los críos se mantuvo constante a pesar de que la tasa de alimentación de las hembras fue mayor. Una posible explicación a esto es que la energía requerida para la conducta de vibración provenga de los eventos de alimentación que se dieron durante el embarazo, y que la energía requerida para la asignación reproductiva se obtenga directamente a partir de las reservas energéticas de la hembra (Hirshfield, 1980; Wooton, 1990; Reznick y Yang, 1993).

Uno de los objetivos importantes de este trabajo consistía en poner a prueba que las oportunidades de alimentación de hembras que sufrieran acoso de los machos serían sustancialmente menores a las de hembras que pasaran cierto tiempo en ausencia de machos (Magurran y Seghers, 1994a). Esto ocurriría debido a que las hembras en presencia de machos pasan más tiempo vibrando que alimentándose. A partir de este hecho esperábamos que al aislar a un grupo de hembras y mantenerlas en esas condiciones durante su período de gestación, se alimentarían frecuentemente y sus niveles de asignación reproductiva serían más altos al no haber invertido en conductas energéticamente costosas como la vibración. Un experimento similar a éste fue realizado por Magurran y Seghers (1994a); en él se encontró que efectivamente las hembras en presencia de machos se alimentan menos que cuando están aisladas de ellos. En el presente trabajo, sin embargo, observamos que en presencia de machos se alimenta un mayor número de hembras que cuando ellos están ausentes. Para explicar la discrepancia de estos resultados nos basamos en las observaciones hechas por Magurran y Seghers (1994a) en el mismo experimento; ellos descubrieron que la frecuencia de alimentación de las hembras guppies disminuía cuando estaban con machos, pero también cuando estaban en un grupo numeroso de hembras. Ellos observaron que esto se debía principalmente a un incremento en las interacciones agresivas entre hembras en esas condiciones. Con base en éste descubrimiento y en observaciones de conductas agresivas entre hembras del amarillo en el campo (Macías García, com.pers), fue posible evaluar la relevancia de este fenómeno para los individuos de *G. multiradiatus*.

Dado que los requerimientos alimenticios son muy similares para miembros de una misma especie, pueden ocurrir interacciones competitivas entre ellos por el aprovechamiento del recurso alimenticio (Wooton, 1990). Se reconocen dos tipos de competencia intraespecífica: de concurso y de arrebatinga (Hassell, 1976; Lomnicki, 1988, en Wooton, 1990), y para el caso de las hembras del amarillo es probable que se trate de competencia de concurso. Este tipo de competencia se da cuando el recurso (en este caso, el alimento, el acceso a sitios para "asolearse" en la superficie, y/o el acceso a refugios) no es equitativamente aprovechado por todos los miembros del grupo (Wooton, 1990), al formarse una jerarquía de dominancia entre ellos, la cual determina el acceso diferencial al recurso. En el caso del amarillo, se pueden establecer relaciones de dominancia-subordinación entre hembras (Macías García, comunicación personal); las hembras dominantes acaparando el acceso al recurso alimenticio, por ejemplo.

En el presente trabajo se observó que cuando las hembras no estuvieron con los machos algunas de ellas se vieron afectadas por las interacciones agresivas con hembras dominantes. En algunas ocasiones se observó vibración entre hembras, lo cual es indicador de que la hembra que vibra está demostrando subordinación (Macías García, 1991) y es posible que se forme una jerarquía de dominancia entre ellas. Contrariamente a lo que se esperaba, las hembras en ausencia de machos no se alimentaron frecuentemente, debido probablemente a que invirtieron más tiempo en enfrentamientos de naturaleza agresiva con otras hembras y a que sus oportunidades de alimentación estuvieron limitadas por estas interacciones. Una baja en la disponibilidad de alimento, ejemplificada en este caso por las pocas oportunidades de alimentación de las hembras subordinadas, puede conducir a una reducción en las reservas energéticas destinadas a la reproducción (Reznick, 1983), puede afectar de manera negativa su asignación reproductiva (Reznick y Yang, 1993), y puede provocar una reducción en la fecundidad (Wooton, 1990). En este trabajo se comprobó que la incidencia de abortos, partos prematuros y muerte de las hembras ocurrió con más frecuencia cuando los machos no estuvieron con ellas. Esto se debió probablemente a que las interacciones agresivas entre hembras provocaron un rápido deterioro físico de algunas de ellas, o a que la baja tasa de alimentación pudo haber interferido con su éxito reproductivo. Adicionalmente, la deficiencia alimenticia puede provocar que un pez sea más vulnerable al parasitismo (Wooton, 1990), por lo tanto también puede influir en una mayor probabilidad de muerte del individuo.

Por último, se encontró que el macho podría estar estabilizando las agresiones entre hembras, ya que se observó que en el laboratorio éste interrumpía los encuentros agonísticos entre ellas. De esta manera la presencia del macho pudiera incluso beneficiar a las hembras al disminuir la probabilidad de que las interacciones agresivas entre ellas culminen en la muerte del individuo victimizado. El breve análisis de uso de espacio sugiere que la presencia del macho fue importante en este aspecto, ya que cuando las hembras estuvieron solas, los individuos aparentemente subordinados se ubicaron frecuentemente en el fondo de la pecera, además en una ocasión recurrieron a "refugios" artificiales (como los filtros) en donde se escondían de las hembras atacantes. Esto se ve reforzado por el hecho de que en presencia de los machos las hembras fueron localizables tanto en el fondo como en la superficie de la pecera.

CONCLUSION

Las hembras de *G. multiradiatus* incurrieron en costos inmediatos por acoso sexual, en presencia de machos, y en caso de ser hembras subordinadas, en costos por agresividad con hembras dominantes, cuando no están con machos. Los costos por agresión entre hembras son mayores que los costos derivados del acoso de los machos, puesto que influyen directamente en las probabilidades de sobrevivencia y reproducción de las hembras que son víctima de las agresiones.

En presencia de machos, las interacciones agresivas entre hembras se redujeron, e incluso se observó que la mayoría de las veces, el macho intervino para interrumpirlas. Sin embargo tal beneficio implica un costo, el cual está representado por la alta tasa de vibración en respuesta a las constantes aproximaciones de los machos, lo cual redujo el tiempo invertido por las hembras en la alimentación.

La presencia del macho, podría beneficiar a las hembras al distraerlas de encuentros agresivos con otros individuos. Cuando las hembras no estuvieron con machos, los costos por acoso de los machos fueron nulos para todas las hembras, pero los costos por agresividad entre hembras se incrementaron para los individuos subordinados. En este caso las interacciones agresivas provocaron la muerte de dos hembras al no haber interferencia en estas interacciones por parte de los demás individuos. El macho sí interrumpió los encuentros agresivos entre hembras, por lo tanto es factible proponer que juega un papel como regulador de la agresión entre las hembras. Como se observó, la incidencia de abortos, partos prematuros y muerte de hembras fue mayor cuando el macho no estuvo presente. Esto es atribuible tanto a la intensidad de las agresiones entre hembras como a la frecuencia de las mismas. Por el contrario, las hembras que adoptan el papel de individuos dominantes, podrían tener mayor éxito reproductivo que las subordinadas al producir gran número de críos de buena calidad y al mantener una condición corporal óptima para volver a reproducirse.

En estudios de la conducta de *G. multiradiatus* en el campo, se ha observado que algunas hembras se aíslan de los sitios en los que se congregan los grupos de machos y hembras, y pueden permanecer alejadas de los grupos mixtos

durante todo el período de gestación (Macías García, comunicación personal). A pesar de que los datos de conductas agresivas entre hembras provienen de observaciones dentro del laboratorio, considero que representan una información sólida para evaluar los costos que enfrentan las hembras de *G. multiradiatus* en el campo. El hecho de que la mayoría de los individuos de esta especie se encuentren en grupos mixtos y que sólo en algunas ocasiones se observen hembras solitarias, no implica que los encuentros agonísticos entre hembras no ocurran también en el campo. Con base en esta idea es de importancia haber considerado el papel de la agresión hembra-hembra dentro del conflicto entre sexos que caracteriza a esta especie.

Los resultados sugieren que si las hembras que se aislan de los grupos mixtos adoptan un papel dominante en la jerarquía podrán ser exitosas en la reproducción al no incurrir en costos por acoso sexual. Las hembras que se queden en los grupos mixtos pueden o no adoptar el papel dominante, pero la presencia de los machos diluye los efectos de las interacciones agresivas. Es probable que para una hembra dominante lo más conveniente sea alejarse del grupo mixto para evitar el acoso sexual de los machos, y que para una hembra subordinada lo mejor sea permanecer dentro del grupo mixto.

De acuerdo a la lista de componentes del éxito reproductivo propuesta por Brown (1988) como: sobrevivencia del individuo hasta la edad reproductiva, período de vida reproductiva, media de la fecundidad por año durante la vida reproductiva y, sobrevivencia de las crías entre el nacimiento y la edad de madurez sexual, podemos afirmar que en el presente trabajo se encontró que el acoso de los machos no tuvo efecto detectable sobre el éxito reproductivo del amarillo (*G. multiradiatus*) pero la agresividad entre hembras sí podría influir de manera negativa en él, ya que muchas veces conduce a la muerte de las crías por abortos, o por partos prematuros, y también puede provocar la muerte del individuo reproductivo. Por lo tanto, los costos por agresión entre hembras (conflicto intrasexual) son más altos que el costo asociado al acoso de los machos (conflicto entre sexos).

El estudio del conflicto entre sexos, y de sus implicaciones en cuanto a los costos, el grado del conflicto y a su relevancia en la reproducción, debería incluir además una evaluación de las mismas implicaciones a nivel del conflicto intrasexual, y una aproximación a la descripción de cómo están relacionados ambos tipos de conflicto.

APENDICE 1

DESCRIPCION DE CONDUCTAS AGRESIVAS ENTRE HEMBRAS

(Algunas definiciones fueron tomadas de Macías García, C.J. 1991. Sexual behavior and trade-offs in the viviparous fish *Girardinichthys multiradiatus*. Ph.D diss., Univ. of East Anglia, Norwich, England.)

Aproximaciones entre hembras:

Definición: La hembra X se acerca a la hembra Y, y provoca que ésta interrumpa sus actividades (generalmente comer o buscar comida). La hembra Y voltea y orienta su cuerpo a la hembra X y se mantiene en tal estado.

Contexto: Puede ocurrir antes de una pelea, persecución o mordidas entre hembras.

Frente-Frente:

Definición: Es un tipo de aproximación entre hembras, en la cual dos hembras se observan mutuamente, colocándose una enfrente de la otra.

Contexto: Ocurre como preludeo a interacciones agresivas.

Mordidas:

Definición: Una hembra se aproxima a otra, a gran velocidad, y trata de arrancar porciones de las aletas o el cuerpo del pez atacado, con la boca.

Contexto: Ocurre durante peleas entre individuos, y también en persecuciones.

Persecuciones:

Definición: Un pez nada velozmente hacia otro o detrás de él.

Contexto: Se manifiesta entre un individuo dominante y un subordinado.

Vibración:

Definición: La hembra, con su cuerpo inclinado hacia adelante realiza rápidos movimientos laterales ondulatorios del cuerpo, el cual permanece casi inmóvil, o se mueve ligeramente hacia abajo y hacia arriba si la vibración es intensa. Las aletas impares permanecen plegadas.

Contexto: Cortejo, generalmente, aunque también puede ocurrir entre hembras como muestra de sumisión. Cuando ocurre entre hembras, generalmente esta conducta no tiene el mismo efecto “apaciguante” que cuando se manifiesta dirigido a un macho.

Despliegue de aletas:

Definición: Despliegue de las aletas dorsal, ventral y caudal, en el cual las aletas pélvicas están separadas del cuerpo, y las pectorales son utilizadas para maniobras lentas.

Contexto: Conducta mostrada por los machos durante el cortejo, y antes de iniciar una pelea.

Cópula:

Definición: El macho se aproxima a la hembra lateralmente en una posición paralela a ella, y dobla la aleta dorsal y ventral sobre el lomo y el vientre de la hembra, respectivamente. De esta forma la pareja se mantiene unida durante unos instantes, nadando de manera azarosa. Durante esta conducta los rayos anteriores de la aleta ventral del macho (su espermatopodio) se adhieren al orificio anal de la hembra con lo que se construye un canal a través del cual el esperma es conducido hacia el conducto reproductivo de la hembra. Termina con una separación ejercida por la hembra.

Contexto: Ocurre como resultado del cortejo de un macho hacia la hembra. El cortejo incluye despliegue de aletas.

Alimentación:

Definición: El individuo mastica con la boca algún material que previamente encontró .

Contexto: Puede ocurrir en cualquier situación, siempre que haya alimento disponible

Interrupción de la agresión entre hembras por un macho:

Definición: El macho se aproxima a la pareja de hembras y con esto la agresión entre ellas termina, ya sea porque el macho se interpone entre ellas o porque realiza despliegues de cortejo hacia una de ellas, provocando que la otra hembra se aleje.

Contexto: Interacciones agresivas entre hembras.

Interrupción de la agresión de manera espontánea:

Definición: La hembra agresora se retira del lugar o simplemente deja de atacar a la víctima.

Contexto: Ocurre en interacciones agresivas entre hembras.

Interrupción de la agresión por huida:

Definición: La hembra que ha sido atacada se aleja de la agresora y después de esto la agresión no se reanuda de inmediato.

Contexto: Interacciones agresivas entre hembras.

LITERATURA CITADA

- Alexander, R.D. y Borgia, G. 1979. On the origin and basis of the male-female phenomenon. En: *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects* (M.S. Blum y N.A. Blum, eds.), New York: Academic Press.
- Baldellou, M. y Henzi, S.P. 1992. Vigilance, predator detection and the presence of supernumerary males in vervet monkey troops. *Anim. Behav.*, **43**, 451-461.
- Brown, D. 1988. Components of lifetime reproductive succes. En: *Reproductive Success: Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. (T.H. Clutton-Brock, ed.), pp. 439-453. Chicago: University of Chicago Press.
- Clutton-Brock, T.H. y Parker, G.A. 1995. Sexual coercion in animal societies. *Anim. Behav.*, **49**, 1345-1365.
- Clutton-Brock, T.H. y Langley, P. 1997. Persistent courtship reduces male and female longevity in captive tsetse flies *Glossina morsitans morsitans* Westwood (Diptera: Glossinidae). *Behav. Ecol.* **8**, 392-395.
- Clutton-Brock, T.H., Price, O.F. y MacColl, A.D.C. 1992. Mate retention, harassment, and the evolution of ungulate leks. *Behav. Ecol.*, **3**, 191-193.
- Conrad, M. 1983. *Adaptability. The Significance of Variability from Molecule to Ecosystem*. New York: Plenum Press.

- Constanz, G.D. 1984. Sperm competition in poeciliid fishes. En: *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. (R.L. Smith, ed.), pp. 465-485. London: Academic Press.
- Constanz, G.D. 1989. Reproductive biology of poeciliid fishes. En: *Ecology and Evolution of Livebearing Fishes*. (G.K. Meffe y F.F. Snelson, eds.), pp. 33-50. New Jersey: Prentice-Hall.
- Cook, S.E., Vernon, J.G., Bateson, M. y Guilford, T. 1994. Mate choice in the polymorphic African swallowtail butterfly, *Papilio dardanus*: male-like females may avoid sexual harassment. *Anim. Behav.*, **47**, 389-397.
- Darwin, C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London: John Murray.
- Emlen, S.T. y Oring, L.W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, **197**, 215-223.
- Endler, J.A. 1987. Predation, light intensity and courtship behaviour in *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae). *Anim. Behav.*, **35**, 1376-1385.
- Fitzsimons, J.M. 1972. A revision of two genera of goodeid fishes. (Cyprinodontiformes, Osteichthyes) from the Mexican Plateau. *Copeia*, **1972**, 728-756.
- Griffiths, S.W. y Magurran, A.E. 1997a. Familiarity in schooling fish: how long does it take to acquire?. *Anim. Behav.*, **53**, 945-949.
- Griffiths, S.W. y Magurran, A.E. 1997b. Schooling preferences for familiar fish vary with group size in a wild guppy population. *Proc. R. Soc. Lond.*, **B 264**, 547-551.

- Gross, M.R. y Sargent, R.C. 1985. Female fecundity increases more with size. *Am. Zool.* **25**, 807-822.
- Halliday, T.R. 1994. Sex and evolution. En: *Behaviour and Evolution*. (P.J.B. Slater y T.R. Halliday, eds.), pp. 150-192. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hammerstein, P. y Parker, G.A. 1987. Sexual selection: Games between the sexes. En: *Sexual Selection: Testing the Alternatives*. (J.W. Bradbury y M.B. Andersson, eds.), pp. 119-142. Chichester: John Wiley and Sons.
- Heulett, S.T., Weeks, S.C. y Meffe, G.K. 1995. Lipid dynamics and growth relative to resource level in juvenile Eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*: Poeciliidae). *Copeia*, **1995**, 97-104.
- Hirshfield, M.F. 1980. An experimental analysis of reproductive effort and cost in the japanese medaka, *Oryzias latipes*. *Ecology*, **61**, 282-292.
- Hollenberg F. y Wourms, J.P. 1994. Ultrastructure and protein uptake of the embryonic trophotaeniae of four species of goodeid fishes (Teleostei: Atheriniformes). *J. Morphology*, **219**, 105-129.
- Huntingford, F. y Turner, A. 1987. *Animal Conflict*. London: Chapman & Hall.
- Krebs, J.R. y Davies, N.R. 1993. *An Introduction to Behavioural Ecology*. 3a edición. London: Blackwell Scientific Publications.
- Le Boeuf, B.J. y Mesnick, S.L. 1991. Sexual behaviour of male northern elephant seals: I. Lethal injuries to adult males. *Behaviour*. **116**, 143-162.
- Lehninger, A.L., Nelson, D.L. y Cox, M.M., 1993. *Principios de Bioquímica*. 2a edición. Barcelona: Omega.

- Liley, N.R. 1966. Ethological isolating mechanisms in four sympatric species of poeciliid fishes. *Behaviour*. (Supl.), **13**, 1-197.
- Macías García, C. 1989. Amarillos - livebears with a difference. *Aquarist and Pondkeeper*, **jan. 1989**, pp. 30-31.
- Macías García, C. 1991. Sexual behaviour and trade-offs in the viviparous fish *Girardinichtys multiradiatus*. Tesis de doctorado., Univ. de East Anglia, Norwich.
- Macías García, C. 1994a. Social behaviour and operational sex ratios in the viviparous fish *Girardinichtys multiradiatus*. *Copeia*, **1994**, 919-925.
- Macías García, C., Jimenez, G. y Contreras, B. 1994b. Correlational evidence of a sexually-selected handicap. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **35**, 253-259.
- Macías García, C., Saborio, E. y Berea, C. 1996. Male-biased predation, extreme female choice and biogeography of viviparous fish. Sometido a *J. of Fish. Biol.*
- Magurran, A.E. y Seghers, B.H. 1994a. A cost of sexual harassment in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Proc. R. Soc. London*, **B 258**, 92-99.
- Magurran, A.E. y Seghers, B.H. 1994b. Sexual conflict as a consequence of ecology: evidence from guppy, *Poecilia reticulata*, populations in Trinidad. *Proc. R. Soc. Lond.* **B255**, 31-36.
- Magnuson, J.J. 1962. An analysis of aggressive behaviour, growth and competition for food and space in medaka (*Oryzias latipes* (Pisces, Cyprinodontidae)). *Can. J. Zool.*, **40**, 313-363.

- Martin, P. y Bateson, P. 1993. *Measuring Behaviour. An Introductory Guide*. 2a. ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mendoza, G. 1962. The reproductive cycles of three viviparous teleosts, *Allophorus robustus*, *Goodea luitpoldii* and *Neoophorus diazi*. *Biol. Bull.*, **123**, 351-365.
- Mesnick, S.L. y Le Boeuf, B.C. 1991. Sexual behaviour of male northern elephant seals II. Female response to potentially injurious encounters. *Behaviour*, **117**, 262-280.
- Mestel, R. 1994. Seamy side of sea otter life. *New Scient.* **1913**, 5-6.
- Nelson, G.C. 1975. Anatomy of the male urogenital organs of *Goodea atripinnis* and *Characodon lateralis* (Atheriniformes: Cyprinodontoidei), and *G. atripinnis* courtship. *Copeia*, **1975**, 475-482.
- Ren, R., 1991. The reconciliation behaviour of golden monkeys (*Rhinopithecus roxellanae roxellanae*) in small breeding groups. *Primates* **32**:321-327.
- Reznick, D. 1983. The structure of guppy life histories: the trade-off between growth and reproduction. *Ecology*, **64**, 862-873.
- Reznick, D. 1992. Measuring the costs of reproduction. *TREE*, **7**, 42-45.
- Reznick, D. y Yang, A.P. 1993. The influence of fluctuating resources on life history: patterns of allocation and plasticity in female guppies. *Ecology*, **74**, 2011-2019.
- Rowe, L., Arnqvist, G. Sih, A. y Krupa, J.J. 1994. Sexual conflict and the evolutionary ecology of mating patterns: water striders as a model system. *TREE*, **9**, 289-293.

- Schwarzkopf, L. 1993. Costs of reproduction in water skinks. *Ecology*, **74**, 1970-1981.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1995. *Biometry*. 3a. edición. Nueva York: W.H. Freeman and Company.
- Stone, G.N. 1995. Female foraging responses to sexual harassment in the solitary bee *Anthoptora plumipes*. *Anim. Behav.* **50**, 405-412.
- Thornhill, R. y Alcock, J. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Cambridge: Harvard University Press.
- Townshend, T. J. y Wootton, R. J. 1985. Adjusting parental investment to changing environmental conditions: the effect of food ration on parental behaviour of the convict cichlid, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Anim. Behav.* **33**, 494-501.
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. En: *Sexual Selection and the Descent of Man*. (B. Campbell, ed.), pp. 136-179. Chicago: Aldine.
- Turner, B.J. 1983. Does matrotrophy promote chromosomal evolution in viviparous fishes?. *Amer. Nat.*, **122**, 152-154.
- Uyeno, T.R., Miller, R. y Fitzsimons, J.M. 1983. Karyology of the Cyprinodontoid fishes of the mexican family Goodeidae. *Copeia*, **1982**, 497-510.

- West-Eberhard, M.J., Bradbury, J.W., Davies, N.B., Gouyon, P.H., Hammerstein, P., König, B., Parker, G.A., Queller, D.C., Sachser, N., Slagsvold, T., Trillmich, F. y Vogel, C. 1987. Conflicts between and within the sexes in sexual selection. Group report. En: *Sexual Selection: Testing the Alternatives*. (J.W. Bradbury, y M.B. Andersson, eds.), pp. 180-195. Chichester: John Wiley and Sons.
- Wootton, R.J. 1977. Effect of food limitation during the breeding season on the size, body components and egg production of female sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *J. Anim. Ecol.*, **46**, 823-834.
- Wootton, R.J. 1990. *Ecology of Teleost Fishes*. London: Chapman y Hall.
- Wourms, J.P., Grove, B.D. y Lombardi, J.L. 1988. The maternal-embryonic relationship in viviparous fishes. En: *Fish Physiology*. Vol. XI. The Physiology of Developing Fish. Part B. Viviparity and Posthatching Juveniles. (W.S. Hoar y D.J. Randall, eds.), pp. 1- 134. San Diego: Academic Press.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. 2a. edición. Nueva Jersey: Prentice-Hall Inc.