



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

Compensación morfofuncional de peces del género *Xiphophorus* asociada a un carácter sexual.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

María Isabel Rosas Hernández

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA

FACULTAD DE CIENCIAS

COMITÉ TUTOR:

DR. LUIS MEDRANO GONZÁLEZ

FACULTAD DE CIENCIAS

M. en C. HÉCTOR SALVADOR ESPINOSA PÉREZ

INSTITUTO DE BIOLOGIA

MÉXICO, D.F. JUNIO, 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

Compensación morfofuncional de peces del género *Xiphophorus* asociada a un carácter sexual.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

María Isabel Rosas Hernández

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA
FACULTAD DE CIENCIAS**

COMITÉ TUTOR:

DR. LUIS MEDRANO GONZÁLEZ

FACULTAD DE CIENCIAS

M. en C. HÉCTOR SALVADOR ESPINOSA PÉREZ

INSTITUTO DE BIOLOGIA

MÉXICO, D.F. JUNIO, 2015



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/256/15

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **23 de marzo de 2015** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno (a) **ROSAS HERNÁNDEZ MARÍA ISABEL** con número de cuenta **303315076** con la tesis titulada "**Compensación morfofuncional de peces del género *Xiphophorus* asociada a un carácter sexual**", realizada bajo la dirección del (la) **DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA**:

Presidente: DRA. MARÍA DEL CARMEN URIBE ARANZÁBAL
Vocal: DRA. ELSAH ARCE URIBE
Secretario: M. EN C. HÉCTOR SALVADOR ESPINOSA PÉREZ
Suplente: M. EN ANT. ARODI MONTSERRAT FARRERA RÍOS
Suplente: DR. LUIS MEDRANO GONZÁLEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 21 de abril de 2015


Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



MCAA/MJFM/ASR/grf*

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

A CONACyT por la beca que se me otorgó durante la maestría

Al programa de colaboración Texas A&M University-CONACyT por el financiamiento del proyecto de investigación n° 2013-010(S) gracias al cual fue posible llevar a cabo el presente trabajo. El proyecto de investigación n° 2013-010(S) estuvo a cargo de la Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia y el Dr. Gil G. Rosenthal.

A la Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia, por darme la oportunidad de unirme a su grupo de trabajo, por todo el apoyo que me dio en las situaciones más difíciles, por ser una gran maestra y por darme la inspiración para seguir adelante.

A los miembros del Comité Tutor Dr. Luis Medrano González y al M. en C. Héctor Salvador Espinosa Pérez por todos sus comentarios y disposición que enriquecieron este trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis padres, Javier y Salus por siempre confiar en mí, por ser las personas más amables y cariñosas que siempre me han dado su amor y apoyo incondicional, por ser los padres más fabulosos del universo y por darme un hermoso ejemplo a seguir, los amo.

A mi hermana Nancy por ser una de las mujeres más fuertes que conozco, por nunca rendirte y por inspirarme.

A mi hermano Javier por siempre apoyarme, contarme cosas interesantes y tenerme infinita paciencia.

A mi hermana Virginia por dejarme conocer a una de las personas más encantadoras de mi vida y por siempre escucharme cuando lo necesito.

A mi bella Lia por ser la alegría de la casa, por tu cariño, por hacerme reír tanto y porque a pesar de tu tierna edad eres una personita maravillosa llena de amor, inteligencia y una gran sensibilidad, te adoro.

A mi Carlos por ser mi mejor amigo, mi compañero de vida, mi maestro, por todo tu apoyo incondicional, por el amor y comprensión que siempre me ofreces, por dejarme ver el mundo con otra perspectiva, por nunca dejarme rendir e incitarme a seguir adelante y porque cada vez que he caído me levantas con una bella sonrisa, te amo.

A Guille por ser una de las mujeres más maravillosas e inteligentes que he conocido, por compartir tu sabiduría conmigo y por el gran apoyo que siempre me has dado, gracias por confiar en mí y por dejarme pertenecer a tu maravilloso equipo de trabajo.

A Karla por todo el apoyo que me has dado tanto en los experimentos como en valiosos comentarios, por tu disponibilidad y el cariño a tu trabajo que haces sea contagioso.

Al Jurado de examen la Dra. María del Carmen Uribe Aranzábal, a la Dra. Elisah Arce Uribe, al M. en C. Héctor Salvador Espinosa Pérez, al Dr. Luis Medrano González por todos sus comentarios que ayudaron a que este trabajo fuera finalizado exitosamente, a la M. en Ant. Arodi Monserrat Farrera Ríos por todo el apoyo recibido en el análisis de morfometría geométrica, por ayudarme a entender mejor esta herramienta, por todos tus comentarios y paciencia.

Al Dr. Eduardo Andrade Ibarra por todo el cariño y apoyo que me ha dado, por los consejos y por siempre creer en mí, gracias por tener un corazón tan grande y envolvernos a mi Carlos y a mí en su calor.

A Elia, Mari, Sergio, Judith y Víctor por siempre estar a mi lado, ofrecerme su bella amistad, apoyo y consejos, los quiero.

A Emilia, Brenda y Naty por ser las compañeras más divertidas de laboratorio, por siempre darme sus valiosos comentarios y dejarme tener su amistad, las quiero.

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Flexibilidad fenotípica	3
Estudios de <i>Xiphophorus</i>	6
Objetivos	9
Hipótesis	10
Materiales y métodos	10
Colecta, mantenimiento y aclimatación	10
Diseño y protocolo experimental	11
Descripción de los tanques de nado	12
Tasa metabólica	14
Crecimiento	15
Análisis morfológicos: morfometría tradicional	16
Análisis morfológicos: morfometría geométrica	16
Análisis estadístico.....	18
Resultados	19
Consumo de oxígeno y crecimiento	19
Morfometría tradicional.....	21
Morfometría geométrica.....	24
Discusión	30
Conclusiones	38
Literatura citada	39

RESUMEN

Los factores ambientales tanto bióticos como abióticos pueden inducir cambios reversibles en el comportamiento, la morfología y fisiología de los animales. Estos cambios se conocen como flexibilidad fenotípica. En el caso de los peces la velocidad de las corrientes de agua es uno de los factores que induce flexibilidad fenotípica tanto en el metabolismo como en la tasa de crecimiento y en la forma del cuerpo. Los peces del género *Xiphophorus* poseen una extensión de la aleta caudal (espada) la cual produce un incremento en el riesgo de depredación, un gasto energético durante el nado y una disminución en la velocidad de nado crítico. El objetivo de este estudio es conocer si los machos de *Xiphophorus nezahualcoyotl* expresan flexibilidad fenotípica morfológica y metabólica asociado a una disminución de las fuerzas de arrastre para compensar la pérdida del ornamento.

El diseño experimental se basó en la medición de la tasa metabólica estándar utilizando un sistema respirométrico de flujo semicontínuo de los peces pertenecientes a dos tratamientos (con y sin espada) al inicio y al final del periodo experimental, posteriormente los peces se colocaron en taques de nado con dos carriles cada uno, los cuales tuvieron un flujo de agua laminar, esto con el objetivo de observar los cambios metabólicos y morfológicos de los peces después de un periodo de ocho semanas.

Los peces con espada tuvieron al final del periodo experimental, un gasto energético el cual se vio reflejado en una mayor tasa metabólica estándar. El crecimiento de los peces de ambos tratamientos (con y sin espada) no se vio modificado al finalizar las ocho semanas de experimentación. La morfometría tradicional reveló que los peces pertenecientes al tratamiento con espada modificaron su forma al final del periodo experimental haciéndose más hidrodinámicos, lo cual se vio reflejado en la razón de fineza hidrodinámica (dada por la relación entre la longitud estándar y la altura máxima), La morfometría geométrica dejó ver que la parte anterior (nariz) de los peces sin espada se modificó al tener una elevación con respecto a su posición inicial, lo que indica que los peces sin espada tuvieron una compensación en la forma del rostro por la pérdida de la espada y así corregir su inclinación natural durante el nado sostenido.

ABSTRACT

The environmental factors (biotics and abiotics) may induce reversible changes in the behavior, the morphology and the physiology of the individuals. These changes are known as phenotypic flexibility. For fishes, the speed of the surrounding water is one of those factors that induce phenotypic flexibility in the metabolism, the growth rate and the shape of the body. The fishes of the *Xiphophorus* genus have an elongation in the male's caudal fin (sword) which produces an increase in the predation risk, the energetic consumption in their swim routine and a reduction in the critical swim speed. The objective of the present work is to determine if the males of the *Xiphophorus nezahualcoyotl* species show morphological and metabolic phenotypic flexibility associated with a reduction of the drag forces produced by the lost ornament.

The experimental design was based in the indirect measurement of the standard metabolic rate using a breath-meter system of semi continuous flux for the fishes in both treatments (absence or presence of the sword) in the beginning and the end of the experimental time, afterwards the fishes were changed in swim tanks with two different tracks each, both of them having a laminar flux of water, all of this with the objective of evaluating the morphologic and metabolic changes of the fishes after eight weeks.

The fishes that swam with the ornament had, by the end of the experiment, an increase in the energetic consumption, reflected in an increase of the standard metabolic rate. The growth of the fishes in both treatments (with and without the sword) wasn't modified by the end of the eight weeks of the experiment. The traditional morphometrics showed that the fishes with the sword modified their shapes by the end of the experiment becoming more hydrodynamics, which was reflected in the hydrodynamic fineness rate (given by the rate between the standard length and the maximum height). The geometric morphometrics revealed that the anterior part (nose) of the fishes without the sword was modified by having an elevation in comparison to their initial position, which indicated that these fishes had compensation in the shape of the face for the loss of the sword that helped correct their natural attack angle during continuous swimming.

INTRODUCCIÓN

Flexibilidad fenotípica

La flexibilidad fenotípica es el potencial de un organismo para producir una amplia gama de fenotipos en respuesta reversible al ambiente, (Piersma y Jan Drent, 2003). Estos cambios se observan en el comportamiento, morfología y fisiología de los individuos (Pigliucci, 2001). La plasticidad se caracteriza por presentar costos los cuales se definen como los déficits de adecuación que se encuentran asociados con los genotipos plásticos relativos a los genotipos fijos que producen el mismo fenotipo promedio en un ambiente focal. Entre los costos tenemos aquellos concernientes al mantenimiento, los de producción, de adquisición de información, de desarrollo, genéticos. (DeWitt *et al.*, 1998, DeWitt, 1998).

En el caso de los peces, la velocidad del agua es uno de los factores que inducen plasticidad fenotípica, ya que puede modificar funcional y morfológicamente a los peces en especial a los peces jóvenes (Fischer-Rousseau *et al.*, 2010). El consumo de oxígeno de los peces se incrementa con la velocidad del agua. En las formas menos hidrodinámicas, el incremento energético durante el nado se acentúa respecto a los peces con forma más hidrodinámica (Helfman *et al.*, 2009). Asimismo, como resultado de los cambios metabólicos generados bajo diferentes regímenes de nado, el crecimiento de los peces puede también modificarse. En general, la tasa de crecimiento de los peces tiende a incrementarse cuando se exponen a flujos de agua moderados 1 BL/s (largos del cuerpo por segundo); Merino *et al.*, 2007, Brown *et al.*, 2011).

Aunque son muchos los factores que afectan indirectamente el nado en los peces como son la complejidad estructural ambiental, la velocidad del agua y la turbulencia (Langerhans y Reznick, 2010), la forma del cuerpo y de las aletas están fuertemente relacionados con el rendimiento locomotor. El arrastre hidrodinámico se incrementa con la velocidad relativa del pez y con el área

transversal expuesta al flujo y de aquí la importancia de la forma del cuerpo de los peces. El arrastre puede ser minimizado en los peces: a) manteniendo el cuerpo rígido, lo cual permite una buena coordinación anterior y una gran amplitud en los movimientos posteriores, b) minimización del área de la aleta anterior, c) disminución del área de la aleta caudal, d) incremento del ancho del pedúnculo y d) en cuerpos cuya razón de fineza hidrodinámica (longitud estándar del pez/altura máxima) muestra valores cercanos a 4.5 (Webb, 1982).

La velocidad del agua puede generar cambios morfológicos en los peces. Estos cambios se consideran adaptativos si la dirección de la respuesta es consistente con expectativas funcionales. A una alta velocidad se predice la modificación de la morfología de los peces de tal manera que maximice la eficiencia del nado y minimice el arrastre producido durante el nado sostenido. Por el contrario, se espera que a una baja velocidad la morfología de los peces se modifique con el fin de mejorar la maniobrabilidad (Fischer-Rousseau *et al.*, 2010).

Son varios los estudios que han demostrado una respuesta morfológica plástica de los peces ante el flujo de agua. Uno de los estudios que muestran resultados contrastantes fue realizado por Pakkasmaa y Piironen (2001) para *Salmo salar* y *S. trutta*. Estos autores realizaron experimentos en ambas especies a diferentes velocidades de flujo (2 cm/s y 10 cm/s). Los autores observaron que la velocidad del agua afecta la forma del cuerpo en ambas especies. Los salmones en el flujo rápido mostraron cambios en la forma de las aletas dorsales y caudales al hacerse más grandes, el cuerpo más alto y la cabeza larga. Los peces que nadaron en el flujo rápido, se hicieron más robustos en la forma del cuerpo comparado con los peces de flujo bajo. En cambio, las truchas se hicieron ligeramente más delgadas en la velocidad más alta. Las diferencias más marcadas se observaron en el tamaño de la aleta caudal y la longitud de la cabeza la cual incrementó su tamaño en la velocidad de agua rápida. En las truchas la altura de la cabeza y la longitud antero-anal fueron más grandes en la velocidad baja. Resultados similares que demuestran un cambio de la forma del cuerpo de los peces hacia morfologías más

hidrodinámicas han sido reportados por Fischer-Rousseau y colaboradores (2010). Estos autores hicieron una descripción de la plasticidad durante el desarrollo temprano de la trucha *Oncorhynchus mykiss* inducida por diferentes velocidades de agua (0.4, 0.8, 1.6 y 3.2 cm/s) por 100 días y observaron que conforme aumenta la velocidad el pez es menos hidrodinámico. Lo anterior contradijo varias hipótesis y hallazgos reportados pero se mostró que, en este caso en particular, las adaptaciones fisiológicas pueden compensar desventajas hidrodinámicas.

El flujo de agua también tiene efectos fisiológicos y metabólicos claros en los peces. Uno de los efectos del flujo de agua más estudiado en peces se centra en el crecimiento corporal de los organismos. En general, investigaciones previas muestran que los peces tienden a incrementar su tasa de crecimiento cuando se les hace nadar a velocidades cercanas a su velocidad óptima (velocidad donde el costo de transporte se minimiza; Brown *et al.*, 1984, Merino *et al.*, 2007, Brown *et al.*, 2011). Por lo general esta velocidad se encuentra entre 0.8 y 1.5 BL/s (Davidson y Goldspink, 1977, 1978; Ogata y Oku, 2000). Merino y colaboradores (2007) realizaron un estudio con el pez *Paralichthys californicus*, en el cual observaron el efecto de la velocidad del agua en el crecimiento de los juveniles a tres diferentes velocidades (0.5, 1.0 y 1.5 BL/s) 7 h por día en un lapso de 10 semanas. Los investigadores encontraron que el nado en las mayores velocidades no modificó el crecimiento y la alimentación de los peces, lo cual contradijo las hipótesis planteadas; sin embargo en las velocidades más bajas los peces tuvieron un buen crecimiento. Por otra parte, Yavno y Fox (2013) realizaron un trabajo con el pez *Lepomis gibbosus* de Canadá (especie nativa) y de España (no nativa). En este estudio, los investigadores hicieron comparaciones morfológicas de la longitud de la aleta dorsal, la posición de la aleta pectoral y la longitud del pedúnculo caudal, dependiendo de la velocidad del agua. En el trabajo ambas poblaciones, nativas y no nativas, presentaron plasticidad fenotípica, las poblaciones que exhibieron cambios morfológicos más evidentes fueron las nativas. Los resultados mostraron que la plasticidad fenotípica tuvo menos influencia en la morfología de los peces que los factores genéticos.

Estudios en *Xiphophorus*: antecedentes importantes para este estudio

Los miembros del género *Xiphophorus* pertenecen a la clase Actinopterygii, orden Cyprinodontiformes y Familia Poeciliidae la cual es endémica de América. Este género cuenta con 26 especies descritas que habitan en latitudes templadas y tropicales; viven en agua dulce y salobre, su distribución comprende ríos poco profundos, manantiales, costas marinas y manglares. Se localizan desde la cuenca de México, Guatemala, Belice y Honduras (Rosen y Bailey, 1963). Estos peces presentan dimorfismo sexual. Los machos del género *Xiphophorus* se distinguen entre otros poecílidos por desarrollar los radios inferiores pigmentados y alargados de la aleta caudal cuando se vuelven sexualmente maduros. A este atributo de la aleta se le denomina espada (Figura 1). La aleta dorsal de los machos es redondeada, se encuentra más desarrollada y tiene una coloración más intensa que en hembras. Los machos cuentan con un gonopodio (modificación de los radios anales 3-5) y un suspensorio gonopodial. Las hembras son de mayor tamaño (Rosen, 1960).



Figura 1. *Xiphophorus nezahualcoyotl* macho (con espada) en el centro y hembras alrededor. Fotografía Isabel Rosas.

Los peces de esta familia se caracterizan por ser vivíparos. Presentan fecundación interna, que se realiza por medio del gonopodio del macho. Las hembras pueden permanecer grávidas aún sin machos por 10 meses o más ya que expresan retención o almacenamiento de esperma (Rush *et al.*, 2009). La dieta de estos peces es variada, se alimentan de grupos mixtos de algas, de pequeños invertebrados bentónicos y en ocasiones de sus crías recién nacidas. Son peces que se caracterizan por ser de tamaño pequeño, no más de 10 cm, y la mayoría no alcanza la mitad de ese tamaño (Rosen y Bailey, 1963).

Los peces del género *Xiphophorus* son organismos accesibles para el estudio científico ya que es factible estudiarlos tanto en el laboratorio, como en condiciones naturales. Estos peces responden bien a los estímulos, lo que los hace un excelente objeto de estudio para la genética, endocrinología, embriología, etología, fisiología, etc. (Rosen 1960).

Un aspecto de gran interés en este grupo de peces es la selección sexual. En particular, la evolución de estructuras morfológicas exageradas, como la espada, que pueden interferir en el éxito reproductor de los individuos y en las habilidades funcionales de los portadores. En este género, las hembras prefieren a los machos con espadas más largas (Basolo 1995). Sin embargo, este ornamento produce una variedad de costos a los portadores, como el incremento en el riesgo de depredación (Rosenthal 2010), un gasto energético durante el nado de rutina y de cortejo (Basolo y Alcaraz, 2003) y una disminución en la velocidad crítica de nado (Kruesi y Alcaraz 2007). En general, los estudios de nado realizados en machos de este género sugieren que los costos producidos por este ornamento pueden ser explicados a través de las fuerzas de arrastre causadas por el incremento en el área superficial debida a la elongación de la aleta caudal.

Entre los estudios que describen el costo del ornamento de estos peces se encuentra el de Basolo y Alcaraz (2003), las autoras reportan los costos energéticos de la espada en las actividades de rutina y de cortejo en machos de X.

montezumae. Por su parte, Kruesi y Alcaraz (2007) demostraron que la espada en los peces *X. montezumae* genera costos en el desempeño del nado en términos de una disminución considerable en la velocidad crítica de nado a medida que la espada aumenta de tamaño. Guerrero (2007) realizó comparaciones en la tasa de crecimiento, la razón de fineza hidrodinámica y la velocidad de nado crítica entre machos con y sin espada y hembras de *X. montezumae*. Después de un periodo de 75 días, observó que la tasa de crecimiento de los machos fue menor que la de las hembras. Con respecto a la fineza hidrodinámica, tanto en hembras como en machos se estimó su velocidad crítica de nado, con lo que se pudo observar que las hembras mostraron un incremento en la razón de fineza hidrodinámica al final del experimento, mientras que los machos mantuvieron el valor de fineza hidrodinámica constante durante todo el experimento. La velocidad crítica de nado es similar en machos con espada y hembras, sin embargo, la velocidad crítica de nado de los machos se incrementa cuando se retira la espada. Por su parte Baumgartner y colaboradores (2011) encontraron que la espada de los machos de *X. helleri* no modifica la velocidad de escape de los peces.

Utilizando modelos plásticos de *X. helleri*, Gutiérrez en 2005, evaluó el arrastre hidrodinámico generado por la estructura al exponer a los modelos a distintas velocidades de corriente y distintos tamaños de espadas. El autor encontró que el arrastre aumenta de manera potencial al aumentar la velocidad del agua y la dimensión de la espada.

En cuanto a los estudios morfológicos y de crecimiento realizados en peces de este género se destaca el trabajo de Rosen en 1960. Este investigador hace referencia a dos poblaciones de *X. helleri*, una de ellas habita en grandes altitudes donde los ríos tienen una alta velocidad de corriente, y la otra habita en altitudes más bajas en zonas de poca corriente. Los resultados de este trabajo mostraron que los peces que viven en grandes altitudes tienen modificaciones adaptativas a su ambiente (alta velocidad de corriente) y se caracterizan por presentar cuerpos más delgados y aletas caudales y dorsales más cortas en comparación con

aquellos que viven en las altitudes más bajas. Por otro lado, Basolo y Wagner en 2004, realizaron un estudio en *X. helleri* en donde observan que tanto machos como las hembras que habitan en presencia de depredadores desarrollan cuerpos más largos y profundos que aquellos que habitan en ambientes en ausencia de un depredador evidente. En el año 2008, Alcaraz y Urritia realizaron experimentos con juveniles de *X. montezumae*. En este estudio mantuvieron a los peces nadando en diferentes velocidades de agua. Los resultados mostraron que el ejercicio no modificó la tasa de ingestión. Sin embargo, la tasa de crecimiento disminuyó a mayores velocidades del nado. En cuanto a la morfometría, el estudio mostró que la fineza hidrodinámica de los peces se modifica hacia una forma más hidrodinámica cuando los animales son mantenidos en una velocidad de agua moderada.

El objetivo de este estudio es conocer si los machos de *X. nezahualcoyotl* expresan flexibilidad fenotípica en la forma del cuerpo asociado a una disminución de las fuerzas de arrastre para compensar la presencia del ornamento. Asimismo, en este trabajo se estima la tasa metabólica estándar de machos con y sin espada con el fin de evaluar una posible compensación metabólica asociada a la presencia del ornamento. Finalmente, se evalúa el crecimiento corporal de peces con y sin espada como un indicador del costo energético global asociado a la estructura.

OBJETIVOS

Objetivo general

Estimar el efecto de la presencia de la espada en condiciones de actividad controlada (nado controlado) sobre el metabolismo respiratorio, el crecimiento y la morfología en machos de *Xiphophorus nezahualcoyotl*.

Objetivos particulares

■ Determinar si la tasa metabólica estándar de los machos de *X. nezahualcoyotl* se modifica en función de la presencia/ausencia de la espada.

■ Comparar el crecimiento de los machos de *X. nezahualcoyotl* con y sin espada.

■ Determinar si la morfología de los machos de *X. nezahualcoyotl* se modifica en función de la presencia/ausencia de la espada.

HIPÓTESIS

Si la presencia de la espada en los machos representa un desafío hidrodinámico para los peces y éstos pueden expresar flexibilidad fenotípica morfológica en condiciones de nado constante; entonces, los machos con espada van a desarrollar una forma más hidrodinámica que favorezca el nado sostenido, en comparación con los machos a los que les sean retiradas las espadas.

Si la espada representa para los machos un desafío energético durante el nado y éstos son potencialmente capaces de expresar flexibilidad fenotípica metabólica; entonces los machos con espada van a desarrollar una mayor tasa metabólica estándar y menor tasa de crecimiento que los machos a los que les sean retiradas las espadas.

MATERIALES Y MÉTODO

Colecta, mantenimiento y aclimatación

Se colectaron especímenes de la especie *Xiphophorus nezahualcoyotl* en el estado de San Luis Potosí, en la localidad de Tanchachin a 21° 49' 21.8" N, 99° 9'

5.3" W 80 m snm. Los peces se identificaron taxonómicamente y se utilizaron únicamente machos en los experimentos. Los experimentos se realizaron en 22 peces machos adultos. Los peces se transportaron al laboratorio de Ecofisiología en la Facultad de Ciencias de la UNAM. En el laboratorio, los peces se mantuvieron y aclimataron en tanques de 80 L, con cuatro distribuidores de aire y un filtro. El agua en la que se mantuvieron a los peces fue preparada con acondicionador para acuario y una salinidad de 0.3 g/L, a una temperatura de $23\pm 1^{\circ}\text{C}$. Se realizaron recambios de agua del 25% tres veces por semana con agua preparada. El fotoperiodo se estableció en 12 h de luz y 12 h de oscuridad. Los animales se alimentaron con hojuelas de la marca Flaked fishfood dos veces por día hasta la saciedad. Los peces permanecieron en estas condiciones 17 semanas antes de iniciar los experimentos, con el fin de minimizar el efecto de las condiciones de variables del campo en la morfología.

Diseño y protocolo experimental

Los peces utilizados para los experimentos, fueron divididos al azar en dos grupos. El primer grupo de peces contó con 11 individuos, a los cuales se les cortó la espada en el borde extremo de la aleta caudal con ayuda de un bisturí esterilizado. El segundo grupo de peces (11 individuos) se les realizó una cirugía falsa donde se les cortó 1 mm de la espada con el fin de controlar los resultados por efecto de la cirugía (Basolo y Alcaraz, 2003; Figura 2). A los peces de ambos grupos experimentales se les practicó el mismo procedimiento, se les adormeció la aleta caudal con xylocaina comercial en ungüento al 5%. Inmediatamente después se colocaron en una placa de hielo cubierta con tela. Los peces permanecieron por 48 h en un acuario de recuperación de 25 L con agua preparada con una solución de azul de metileno (2 ml) y una cápsula disuelta de medicamento de la marca Triple sulfa para evitar infecciones. Después de dos días y una vez descartado cualquier proceso de infección asociado con la cirugía, los peces fueron colocados en los canales de nado.



Figura 2. *X. nezahualcoyotl* macho, a la izquierda con la espada retirada quirúrgicamente y a la derecha con la espada intacta. Fotografía Isabel Rosas.

Posteriormente fueron colocados al azar en siete canales de nado diseñados especialmente para tener un flujo de agua laminar. Los peces se aclimataron a los tanques por cinco días antes de ser expuestos al flujo de agua. El primer día, los peces nadaron únicamente por dos horas y a una velocidad de flujo promedio de 0.61 cm/s. El tiempo de nado se incrementó una hora por día hasta alcanzar 6 horas de nado, esto para evitar estrés excesivo en los peces. Las condiciones de temperatura y velocidad se mantuvieron durante todo el experimento que tuvo una duración de 8 semanas. Al inicio y al término del experimento, se midió el metabolismo estándar de los peces, el peso y se tomaron fotografías para los análisis morfométricos, lo cual se describe más adelante.

Descripción de los tanques de nado

Los canales de nado consistieron en cuatro tanques de 65 L, los cuales fueron divididos longitudinalmente con un vidrio de 35 cm para delimitar dos carriles (Figura 3a). En cada uno de los carriles se colocó un sistema que genera un flujo laminar; este sistema consistió de una bomba de agua con una capacidad volumétrica mínima (Q) de 0.31 l/s y una velocidad de flujo promedio (v) de 1.76 cm/s (Figura 3b), un cono modificado que permite una mejor distribución del agua (Figura 3c) y un cono de mayor tamaño (Figura 3d) que dirige el agua a una red de tubos de acrílico (Figura 3e) los cuales nos ayudarán a conseguir el flujo laminar que se busca para los experimentos.

La velocidad del flujo (v) generada por la bomba se calculó utilizando la fórmula:

$$v = \frac{Q}{A_T}$$

Donde A_T simboliza el área transversal del canal. Adicionalmente la velocidad del agua se confirmó con un flujómetro.

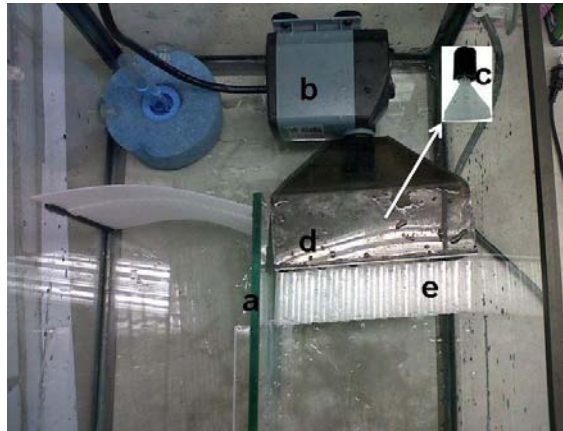


Figura 3. Tanque con sistema de nado montado a) vidrio divisor de los dos carriles, b) bomba de agua, c) cono dispersor, d) cono guizador, e) sistema de tubos. Fotografía Isabel Rosas.

Para delimitar en el carril el área de nado del pez se utilizó una malla de (16x16 cm) y una placa de acrílico de 29x16 cm que restringen el movimiento de los peces en el canal. El área de nado de los animales fue de 26 cm largo por 16 cm de ancho y 12 cm de alto. Todos los tanques fueron provistos de un sistema de aireación y dos filtros mecánicos, un filtro de caja y otro de esponja, para mantener condiciones del agua adecuadas para los peces. Para evitar el calentamiento asociado a las bombas de agua y mantener la temperatura del agua constante se instaló un sistema de enfriamiento (chiller marca mcr modelo BL 20). Se hizo circular el agua de todos los tanques por el enfriador utilizando un sistema de vasos comunicantes. El sistema se construyó utilizando tubos de PVC que

permitían regular el nivel de agua de cada uno de los tanques. Se determinó un nivel mínimo de agua en los tanques de nado y si este nivel era rebasado, el agua era dirigida a un contenedor inferior provisto de una bomba sumergible que dirigía un flujo de agua controlado al enfriador. Una vez enfriada el agua, ésta se transportó a otro contenedor con una bomba conectada a una manguera que se encarga de llevar el agua a cada una de los tanques de nado (Figura 4).



Figura 4. Sistema de recirculación de agua y enfriamiento. En la parte superior se muestran los tanques experimentales. Fotografía Isabel Rosas.

Tasa metabólica

La estimación de la tasa metabólica se realizó en los peces en condiciones de ayuno (24 horas). Los peces se introdujeron dentro de respirómetros individuales circulares translúcidos con 4.3 cm de radio y 4.8 cm de largo con una capacidad de 275 ml. Los respirómetros se sumergieron en un contenedor principal rectangular (85 x 45 x 13 cm) que les permitía el flujo de agua oxigenada del contenedor principal y mantener las condiciones de temperatura constantes. Las características del agua en las que se midió la tasa metabólica de los animales fueron similares a las utilizadas en la fase de mantenimiento.

El metabolismo estándar de los peces se midió utilizando un sistema respirométrico de flujo semicontínuo (Cech y Braunder, 2011). La concentración de oxígeno disuelto en el agua se midió utilizando un oxímetro y un sensor polarográfico (marca YSI modelo 5000). Los machos se aclimataron por dos horas al respirómetro antes de iniciar los registros. Al término del periodo de aclimatación se tomó una muestra de agua de cada respirómetro en la que se midió el oxígeno disuelto (concentración de oxígeno inicial, O_{2i}). Inmediatamente después, los respirómetros se cerraron de manera hermética, sin dejar burbujas. Los respirómetros se cerraron por 40 minutos. Transcurrido este periodo se tomó una segunda muestra de agua (concentración de oxígeno final, O_{2f}) para realizar una medición del oxígeno disuelto. Al término de esta medición se restableció el flujo de agua en los respirómetros por una hora. El consumo de oxígeno de los peces se midió una segunda vez en cada animal siguiendo el mismo protocolo descrito anteriormente. En ambas mediciones se utilizó una cámara control (sin organismo), los datos de consumo de oxígeno se corrigieron por este valor. La tasa de consumo de oxígeno (MO_2) se estimó utilizando la fórmula:

$$MO_2 = ([O_{2i}] - [O_{2f}])V/T$$

Donde O_{2i} y O_{2f} es la concentración inicial y final de O_2 , V es el volumen del respirómetro y T es el tiempo.

Crecimiento

Los peces se pesaron con una balanza Scout Pro (± 0.01). La tasa de crecimiento (C) de los individuos se calculó utilizando la siguiente fórmula:

$$C = \frac{W_2 - W_1}{T}$$

Donde W_2 y W_1 representan los pesos finales e iniciales, respectivamente. El tiempo (T) representa la duración del experimento (8 semanas).

Análisis morfológicos: morfometría tradicional

Los peces fueron fotografiados con una cámara Casio Exilim Ex-f1 en una base suave y con una regla graduada la cual se tomó como referencia de escala para el análisis de las imágenes. Las imágenes se transfirieron a la PC en donde se analizaron con el software ImageJ (<http://imagej.nih.gov/ij>). Las medidas morfométricas registradas fueron las siguientes: altura máxima, longitud estándar, longitud máxima, amplitud del pedúnculo, longitud de la extensión y extensión de la espada (Figura 5).

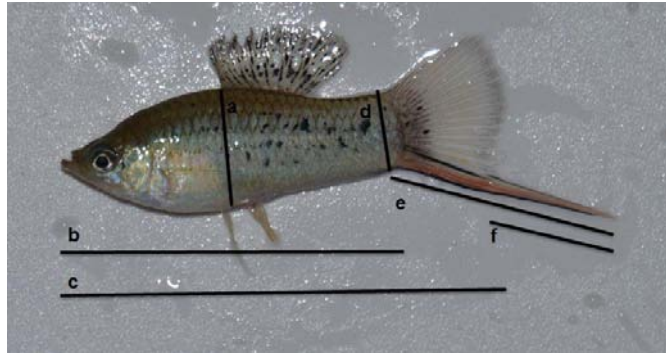


Figura 5. Medidas morfométricas que describen la talla de los organismos. Altura máxima (a), longitud estándar (b), longitud total (c), amplitud del pedúnculo (d), longitud de la extensión (e) y extensión de la espada (f).

Análisis morfológicos: morfometría geométrica

El análisis de morfometría geométrica utilizó landmarks y semilandmarks (Bookstein, 1990) para delimitar la morfología, su posición fue previamente definida en los organismos con ayuda del software MakeFan 8 (<http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>). En dicho software, se asignó a cada una de las fotos un peine con un total de 18 líneas equidistantes. Posteriormente, con el software tpsDig 2 (Rohlf, 2013a; Figura 6), se digitalizaron 2 landmarks en el punto más anterior y más posterior de cada pez, y 34

semilandmarks sobre la intersección de las líneas equidistantes y el contorno de los mismos.

Las configuraciones de coordenadas obtenidas se superpusieron por medio de un análisis generalizado de Procrustes (GPA, Generalized Procrustes Analysis) en el software tpsRelw (Rohlf, 2013b). En este ajuste se trasladan las configuraciones de landmarks a una misma posición, se las escala al mismo tamaño y se las rota hasta que la suma de las distancias al cuadrado entre los landmarks correspondientes se minimiza (Adams *et al.* 2004). Debido a que el espaciado equidistante de los semilandmarks es arbitrario, el ajuste incluye el deslizamiento de los mismos hasta que la distancia de Procrustes se minimice, es decir, se deslizan a lo largo de la curva hasta que los semilandmarks coincidan con la línea perpendicular a la curva que pasa por el semilandmark correspondiente en la configuración de referencia (Gunz y Mitteroecker 2013). Las coordenadas de los especímenes alineados de esa manera fueron analizadas con estadística multivariada en el software MorphoJ (Klingenberg, 2011). Se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA, Principal Component Analysis) para observar los principales ejes de variación morfológica y, dado que el tamaño de muestra es inferior al número de variables, el PCA también se ocupó como método de reducción de dimensiones. De esta forma, para analizar si las diferencias morfológicas del cuerpo completo son significativas se realizó un análisis discriminante utilizando como variables los componentes principales con un valor acumulado del 95% de la variación explicada. Por otra parte, la comparación morfológica de la parte anterior de los peces, se realizó por medio de un análisis discriminante (DFA, Discriminant Function Analysis) con todas las variables de forma (i.e. 100% de la variación explicada en el PCA). Para asegurar que la forma de la parte anterior de la cabeza sea correcta, se tomaron dos mediciones las cuales fueron del ojo a la boca y del ojo a la parte inferior del pez.

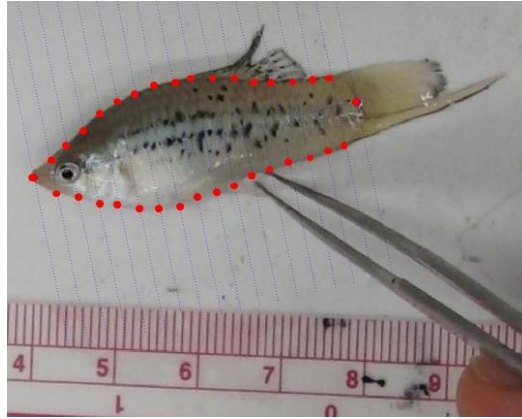


Figura 6. Puntos anatómicos (semilandmarks) utilizados para el análisis de morfometría geométrica.

Análisis estadístico

Para el análisis estadístico de la tasa metabólica, el crecimiento y la morfometría tradicional se utilizó el software STATISTICA (www.statsoft.com), con el cual se realizaron las pruebas de Mann-Whitney y Wilcoxon. Toda la estadística multivariada (i.e. PCA y DFA) del cuerpo completo y de la parte anterior de los peces se realizó en el software MorphoJ (Klingenberg, 2011), salvo el análisis discriminante de las variables reducidas para el cuerpo completo, el cual fue llevado a cabo en el software PAST (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

La mortalidad de los peces fue nula durante el periodo experimental. Sin embargo, el número de organismos probados en los diferentes tratamientos difirió debido a que se retiraron a dos de los peces del tratamiento sin espada por presentar agresividad con sus compañeros de canal.

Consumo de oxígeno y crecimiento.

El consumo de oxígeno inicial de los peces del tratamiento con espada y sin espada fue similar al inicio del experimento ($0.29 \text{ mgO}_2/\text{h} \pm 0.03 \text{ ES}$ y $0.28 \text{ mgO}_2/\text{h} \pm 0.05 \text{ ES}$; Mann-Whitney, $U = 27$; $p = 0.95$). El consumo de oxígeno de los peces sin espada fue similar al inicio y al término de las ocho semanas que duró el experimento (inicial: $0.28 \text{ mgO}_2/\text{h} \pm 0.05 \text{ ES}$, final: $0.39 \text{ mgO}_2/\text{h} \pm 0.05 \text{ ES}$; M-W, $U = 17$; $p = 0.14$). Sin embargo, el consumo de oxígeno de los peces con espada se incrementó al final del periodo experimental (inicial: $0.29 \text{ mgO}_2/\text{h} \pm 0.03 \text{ ES}$, final: $0.45 \text{ mgO}_2/\text{h} \pm 0.05 \text{ ES}$; M-W, $U = 11$; $p = 0.03$; Figura 7).

La tasa de cambio del consumo de oxígeno (y) en función del peso de los peces (x) se ajustó a un modelo potencial ($y = a * x^b$). La ecuación que describe la relación entre el consumo de oxígeno y el peso de los organismos al inicio del experimento es:

$$y = 0.21 * x^{0.87} \quad (p < 0.001; R^2 = 0.67)$$

Las ecuaciones para los peces con y sin espada al finalizar el periodo experimental, fueron las siguientes:

$$y = 0.22 * x^{1.19} \quad (p < 0.001; R^2 = 0.87)$$

$$y = 0.21 * x^{1.11} \quad (p < 0.001; R^2 = 0.89)$$

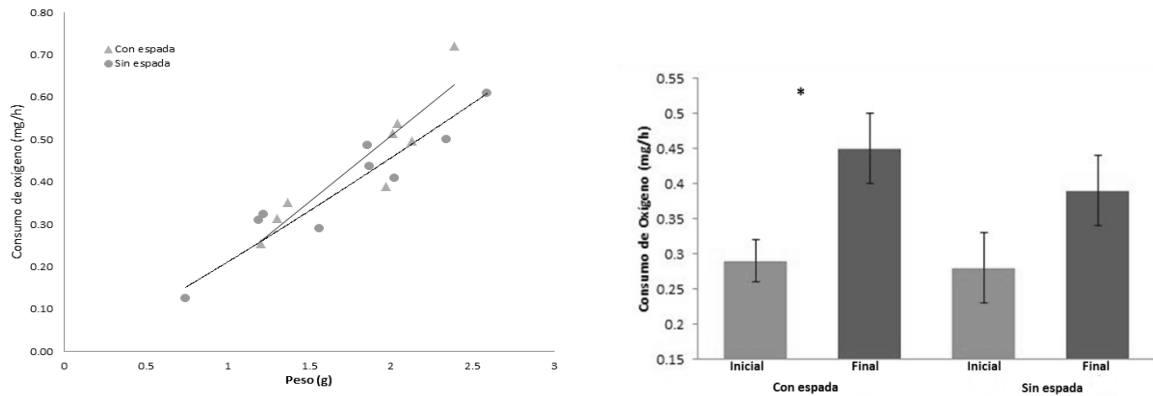


Figura 7. Consumo de oxígeno de los machos de *X. nezahualcoyotl* expuestos a los dos tratamiento experimentales al final del periodo experimental (izquierda). Consumo de oxígeno al inicio y al final de las ocho semanas de experimentación de ambos tratamientos (derecha). Se muestran valores promedio y errores estándar asociados. Las diferencias significativas se señalan con un asterisco (*).

El peso de los peces con y sin espada fue igual al inicio del periodo experimental, el peso de los peces con espada fue de $1.31 \text{ g} \pm 0.14 \text{ ES}$, para los peces sin espada fue de $1.44 \text{ g} \pm 0.22 \text{ ES}$ (M-W; $U = 43.5$; $p = 0.67$). El peso de los peces con y sin espada se mantuvo constante al inicio y al final del periodo experimental. El peso final de los peces con espada fue de $1.71 \text{ g} \pm 0.13 \text{ ES}$ y para los peces sin espada fue de $1.71 \text{ g} \pm 0.2 \text{ ES}$ (M-W; $U = 37$; $p = 0.14$; M-W; $U = 31$; $p = 0.42$; Figura 8). El crecimiento de los peces con y sin espada fue el mismo al término de las ocho semanas de experimentación ($7.19 \text{ mg/d} \pm 3.07 \text{ ES}$ para los peces con espada y $4.89 \text{ mg/d} \pm 3.01 \text{ ES}$ para los peces sin espada; M-W; $U = 47$; $p = 0.87$).

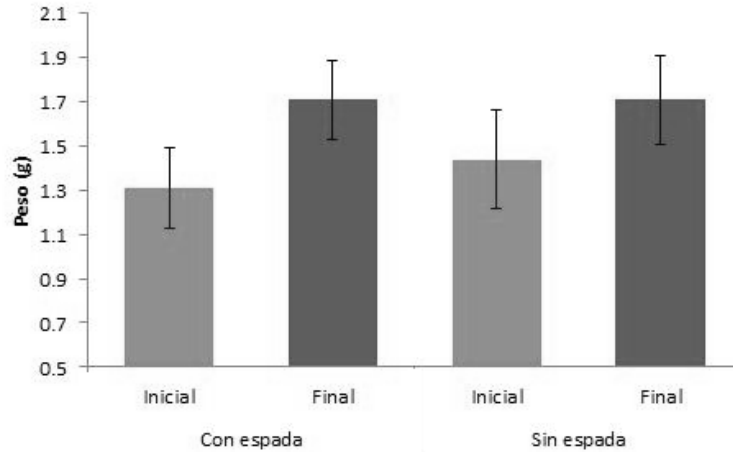


Figura 8. Peso de los machos de *X. nezahualcoyotl* expuestos a los dos tratamientos experimentales al inicio y al final de las ocho semanas de experimentación. Se muestran valores promedio y errores estándar asociados.

Morfometría tradicional

Los peces con espada y sin espada mostraron una talla similar al inicio del experimento (longitud inicial, altura máxima del cuerpo y peso) lo cual se ve reflejado en la Tabla 1. Una vez que la longitud de la extensión de la espada de los peces fue modificada experimentalmente, no se observó un crecimiento significativo en la talla del ornamento de los peces con espada y sin espada al finalizar las ocho semanas de experimentación. El cambio que se observó al final del experimento en la longitud de la extensión del ornamento de los peces con espada fue 4.5 % mayor que el cambio observado en la extensión de la espada de los peces sin espada; sin embargo la prueba estadística aplicada indica que no hay diferencias significativas ($p > 0.05$; Tabla 2).

La amplitud del pedúnculo caudal al inicio y al final del periodo experimental de los peces con y sin espada, no mostraron diferencias significativas ($p > 0.05$; Tabla 2). La longitud estándar de los peces de ambos tratamientos no se modificó significativamente al finalizar las ocho semanas de experimentación, lo mismo

ocurrió con la altura máxima de los peces al no presentar diferencias significativas ($p > 0.05$; Tabla 2). La razón de fineza hidrodinámica de los peces (proporción de la altura máxima y la longitud estándar) se incrementó respecto a los valores iniciales en los peces con espada durante el experimento ($p = 0.003$; Figura 9). En contraste, la razón de fineza hidrodinámica inicial y final de los peces a los que se le cortó el ornamento no se modificó como resultado del tratamiento experimental ($p = 0.14$; Figura 9).

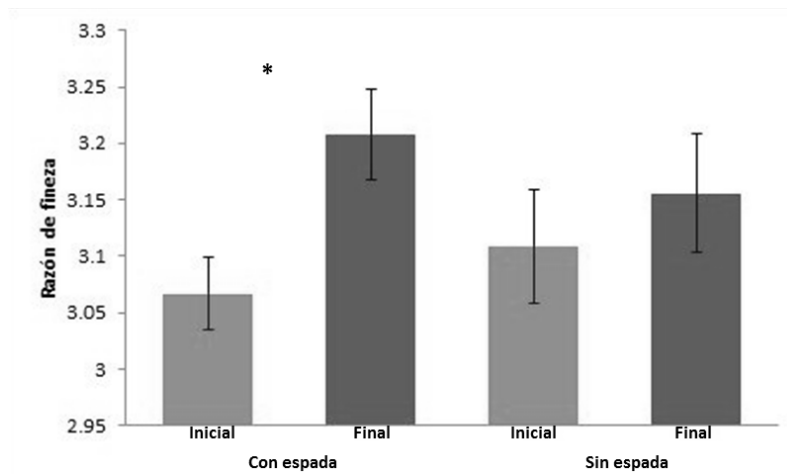


Figura 9. Razón de fineza hidrodinámica de los machos de *X. nezahualcoyotl* con y sin espada al inicio (i) del experimento y después de 8 semanas de experimentación (f). Se presentan valores promedio y su error estándar asociado.

Tabla 1. Valores y parámetros estadísticos de las pruebas de Mann-Whitney realizadas para comparar las medidas morfométricas iniciales de los peces expuestos a los dos tratamientos experimentales “con espada” y “sin espada”. Se muestran valores promedio y el error estándar asociado entre paréntesis.

	Peso	Longitud estándar	Altura máxima	Razón de Fineza	Amplitud del pedúnculo	Longitud de la extensión	Extensión de la espada
Con espada	1.31 (0.14)	4.03 (0.10)	1.32 (0.04)	3.07 (0.03)	0.79 (0.04)	2.98 (0.21)	1.69 (0.18)
Sin espada	1.44 (0.22)	3.99 (0.12)	1.29 (0.06)	3.11 (0.05)	0.79 (0.04)	2.50 (0.29)	1.22 (0.25)
Mann-Whitney	43.5	44.5	42	42.5	47	34	27.5
p	0.67	0.73	0.59	0.61	0.88	0.25	0.10

Tabla 2. Valores métricos iniciales y finales de los peces del tratamiento “con espada” (C.E.) y “sin espada” (S.E.). Se presentan valores promedio y errores estándar asociados (en paréntesis).

		Longitud estándar	Altura máxima	Amplitud del pedúnculo	Longitud de la extensión	Extensión de la espada
C. E.	Inicial	4.03 (0.10)	1.32 (0.04)	0.79 (0.04)	2.98 (0.21)	1.69 (0.18)
	Final	4.04 (0.09)	1.26 (0.04)	0.76 (0.03)	3.12 (0.23)	1.78 (0.24)
	Cambio	0.01 (0.09)	-0.05 (0.03)	-0.02 (0.04)	0.14 (0.28)	0.09 (0.26)
	Wilcoxon	0.36	1.69	1.17	0.8	0.27
	p	0.72	0.09	0.24	0.42	0.79
S. E.	Inicial	3.99 (0.12)	1.29 (0.06)	0.79 (0.04)	2.50 (0.29)	1.22 (0.25)
	Final	0.3 (0.14)	1.26 (0.06)	0.79 (0.04)	2.46 (0.14)	1.07 (0.12)
	Cambio	-0.03 (0.05)	-0.03 (0.02)	-0.003 (0.01)	-0.04 (0.22)	-0.15 (0.23)
	Wilcoxon	0.3	1.13	0.35	0.41	0.65
	p	0.77	0.26	0.73	0.68	0.51

Morfometría geométrica

La forma del cuerpo de los peces de ambos tratamientos, con y sin espada, fue comparada al finalizar el periodo experimental. Por un lado, el análisis de componentes principales (PCA) realizado para analizar la forma de todo el cuerpo de los organismos con y sin espada al final del experimento arrojó 19 componentes principales, de los cuales, el primero explicó el 38.27% y el segundo el 30.48% de la variación morfológica de los peces. (Figura 10). En este análisis exploratorio no se observaron diferencias en la forma del cuerpo entre grupos, lo cual se pudo corroborar a través del análisis discriminante (Tabla 3A; Hotelling = 125.2, $F = 2.48$, $p = 0.16$; Figura 11A). Sin embargo, la forma del cuerpo de los peces con espada se modificó a lo largo del periodo experimental. El análisis discriminante indicó que sí existen diferencias en la forma del cuerpo de los peces con espada al inicio y al final del experimento (Tabla 3B; Hotelling = 569.81, $F = 8.9$, $p = 0.012$; Figura 11B). Finalmente, el análisis discriminante mostró que la forma del cuerpo de los peces sin espada no se modificó a lo largo de las ocho semanas del periodo experimental (Tabla 3C; Hotelling = 684, $F = 2.67$, $p = 0.45$; Figura 11C).

El análisis morfológico de la parte anterior de los animales (cabeza) indica que los peces con espada y sin espada difirieron al final del experimento (Tabla 4A; Análisis de componentes principales, Figura 12; distancia de Mahalanobis = 2.15, $T = 22.93$, $p = 0.05$; Figura 13A). Por otro lado, el análisis discriminante indicó que los peces con espada al inicio y al final del experimento cambiaron la forma de su parte anterior significativamente (Tabla 4B; Distancia de Mahalanobis = 2.55, $T = 35.74$, $p = 0.008$; Figura 13B). Así también, el los peces sin espada tuvieron diferencias morfológicas al inicio y al final del experimento (Tabla 4C; Distancia de Mahalanobis = 2.73, $T = 33.51$, $p = 0.02$; Figura 13C).

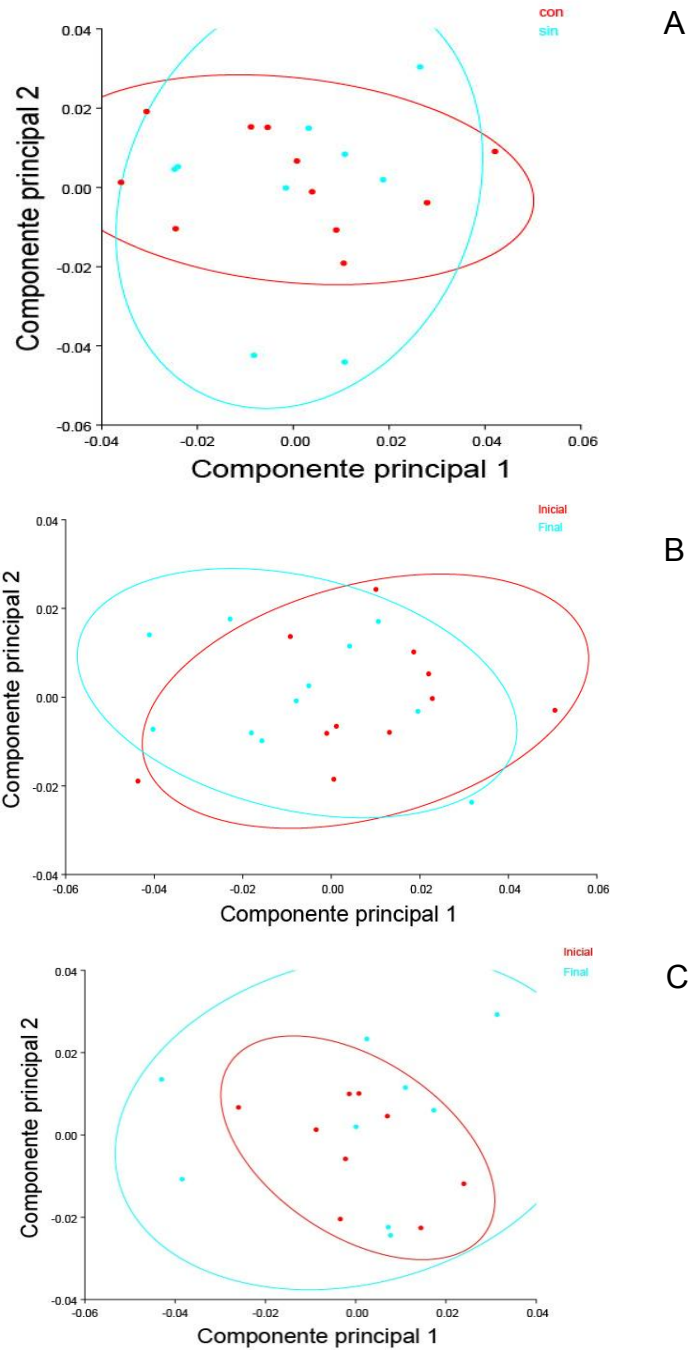


Figura 10. Análisis de los dos primeros componentes principales realizado para los peces de ambos tratamientos al final de las ocho semanas de experimentación (A), para los peces del tratamiento con espada al inicio y al final del periodo experimental (B) y para los peces del tratamiento sin espada al inicio y al final del periodo experimental (C).

Tabla 3. Resultados de la validación cruzada del análisis discriminante del cuerpo completo de los peces para los peces con y sin espada al final del experimento (A), para la forma del cuerpo al inicio y al final del experimento de los peces del tratamiento con espada (B) y sin espada (C).

A

Grupo	Con espada	Sin espada	Total
Con espada	5	6	11
Sin espada	6	3	9

B

Grupo	Inicio	Final	Total
Inicio	8	3	11
Final	5	6	11

C

Grupo	Inicio	Final	Total
Inicio	4	5	9
Final	6	3	9

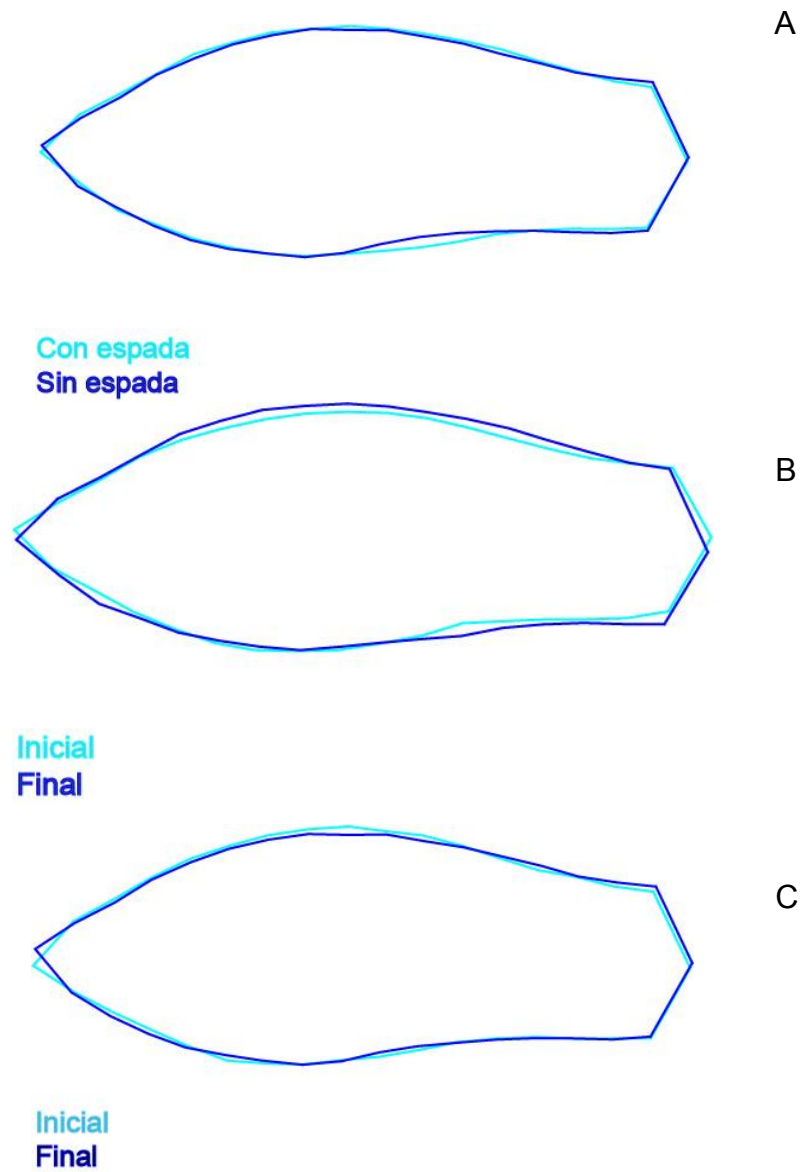


Figura 11. Diferencia en la forma anterior de los peces (escala 2X). Se muestra la forma de los peces con espada y sin espada al final del periodo experimental (A), la forma de los peces con espada al inicio y al final del experimento (B) y la forma de los peces sin espada al inicio y al final del experimento (C).

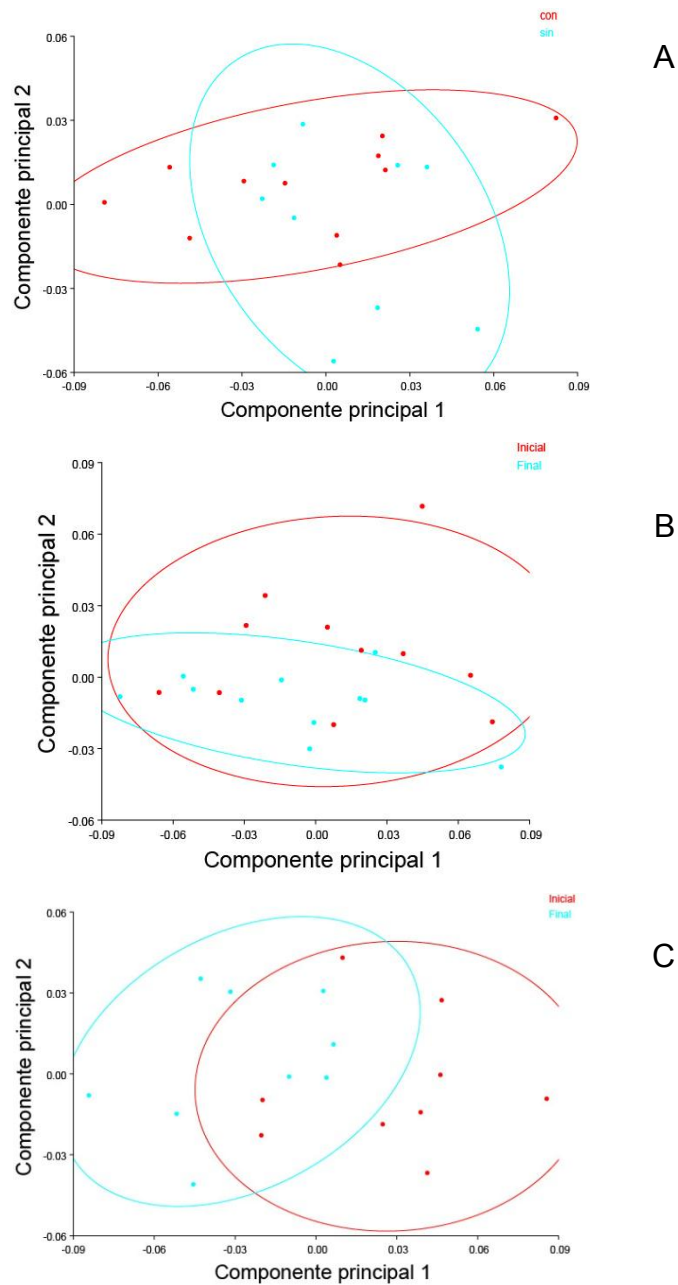


Figura 12. Análisis de los primeros dos componentes principales. Para la parte anterior de los peces de ambos tratamientos al final del periodo experimental (A). Para la parte anterior de los peces con espada al inicio y al final de las ocho semanas de experimentación (B) y para la parte anterior de los peces sin espada al inicio y final del periodo experimental (C).

Tabla 4. Resultados de la validación cruzada del análisis discriminante de la nariz de los peces para los peces con y sin espada al final del experimento (A), para la forma del cuerpo al inicio y al final del experimento de los peces del tratamiento con espada (B) y sin espada (C).

A

Grupo	Con espada	Sin espada	Total
Con espada	8	3	11
Sin espada	5	4	9

B

Grupo	Inicio	Final	Total
Inicio	9	2	11
Final	3	8	11

C

Grupo	Inicio	Final	Total
Inicio	6	3	9
Final	2	7	9

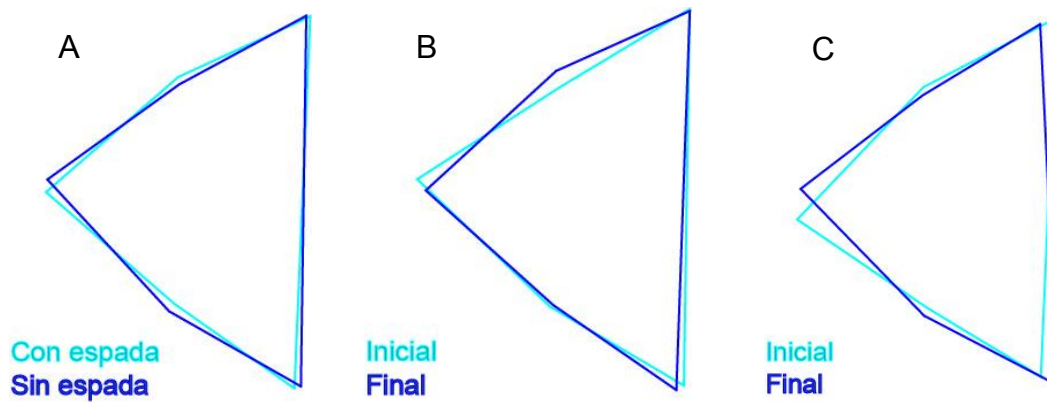


Figura 13. Diferencia en la forma anterior de los peces (escala aumentada 2X). Se muestra la forma de los peces de ambos tratamientos al final del periodo experimental (A), la forma de los peces con espada al inicio y al final de las ocho semanas de experimentación (B) y la forma de la parte anterior de los peces sin espada al inicio y al final de las ocho semanas de experimentación (C).

DISCUSIÓN

De acuerdo con la hipótesis general planteada en este estudio, la morfología y el metabolismo de los peces son caracteres plásticos que responden a la presencia del ornamento en los machos de *Xiphophorus nezahualcoyotl*. Los análisis realizados a partir de las técnicas de análisis morfométrico tradicional y geométrico brindaron resultados que muestran patrones morfológicos similares y complementarios. De manera general, los resultados muestran que los peces con espada presentan al final del periodo experimental una forma corporal más hidrodinámica que los peces a los cuales se les cortó la espada. El medio acuático otorga una resistencia al movimiento debido a su viscosidad y a las diferentes fuerzas de arrastre que se generan entre el pez y el agua. Estas fuerzas constituyen una limitación mecánica para el movimiento, presentándose así ciertas restricciones a la morfología de un pez que ha de moverse eficientemente. El movimiento de un cuerpo en un fluido requiere vencer la fuerza de arrastre generada, es por esto que la forma del cuerpo determina en gran parte el costo energético de nado en peces. En particular, la razón de fineza hidrodinámica,

determinada por la relación del largo y la altura máxima del cuerpo de los peces, afecta el gradiente de presión sobre el cuerpo sumergido y con ello la dinámica de los flujos en la capa límite, así como la magnitud de la fuerza de arrastre de fricción (William, 1998). En peces, la razón de fineza hidrodinámica está más relacionada con el arrastre de presión de manera que el valor teórico óptimo de esta relación que describe un volumen máximo con una superficie mínima es 4.5 (Blake, 1983). Los peces del género *Xiphophorus*, incluyendo a *X. nezahualcoyotl* están lejos de tener una forma hidrodinámica con valores de fineza de 4.5. Sin embargo, la tendencia de los peces con espada fue a adquirir una proporción corporal más cercana al valor teórico. En particular, los peces que mantuvieron la espada mostraron, al final del experimento, una forma más hidrodinámica que los peces a los que se les cortó el ornamento. Así, la modificación de la forma del cuerpo de los peces con espada se puede interpretar como un cambio fenotípico adaptativo (plástico) que permite disminuir el arrastre total generado por el cuerpo del organismo. Una modificación similar en el cuerpo de los peces en condiciones de nado ha sido reportada para juveniles de *X. montezumae* (Alcaraz y Urrutia, 2008). En estos peces, la razón de fineza se modificó por efecto de la velocidad de nado; los autores observaron una clara diferencia en la razón de fineza hidrodinámica al obtener un valor inicial de 3.18 y un valor final de 3.5. El cambio de la fineza hidrodinámica en *X. nezahualcoyotl* (de 3.07 a 3.21) fue menor al reportado por Alcaraz y Urrutia (2008). Esto podría explicarse por la diferencia en el largo del ornamento entre las dos especies, donde el cambio más evidente se observa en la especie con mayor longitud de espada (*X. montezumae*) y el menor en la especie con espada más corta (*X. nezahualcoyotl*) considerando la influencia directa de esta estructura en el arrastre más grande (Gutiérrez, 2005; Royle *et al.* 2006; Guerrero, 2007; Kruesi y Alcaraz, 2007).

Los análisis de morfometría geométrica muestran que la plasticidad en la forma del cuerpo de los peces relacionada a la razón de fineza hidrodinámica parece asociarse a cambios en la altura de los peces más que a cambios en el largo del cuerpo de los mismos. En este estudio, los resultados obtenidos a partir de ambos

métodos de análisis (morfometría tradicional y geométrica) sugieren que la altura del cuerpo es la medida que se modifica para generar formas más hidrodinámicas en los peces con la espada, dado que el largo relativo de los animales parece modificarse en menor grado. Es importante señalar que aunque no se observan diferencias significativas en el análisis de la altura máxima del cuerpo de los peces (morfometría tradicional), el valor de la significancia no queda muy lejos de ser significativo ($p = 0.09$). Este valor podría considerarse cercano al límite de significancia considerando los valores obtenidos de la comparación de las otras medidas consideradas en este análisis ($p = 0.51$ a 0.77 ; Tabla 2). Es importante señalar que una limitante de este estudio se asocia al tamaño de muestra. Este estudio incluyó un total de 22 organismos experimentales (todos machos) de los cuales dos tuvieron que ser retirados de los tanques debido a la agresividad excesiva que mostraban con los otros organismos. Estos machos realizaban persecuciones y ataques antagónicos a sus compañeros de tanque lo cual representa un factor potencial de estrés resultando en una disminución de su alimentación (observación personal). Motivo por el cual se decidió retirar a estos organismos. Es importante señalar que no fue posible capturar un mayor número de organismos. Aunque *X. nezahualcoyotl* no se encuentra en peligro de extinción tampoco es abundante y su colecta implica dificultades de captura.

Respecto a la agresividad de los peces observada durante el experimento, es interesante destacar que este tipo de conductas también son observadas en peces salmónidos. En estos peces, la agresividad de ciertos individuos (con mayores tasas metabólicas) disminuye la alimentación de los subordinados y con ello su tasa de crecimiento (Metcalfe, 1998, Metcalfe *et al.*, 1995).

Por otro lado, si la disminución del alto del cuerpo relativo al largo del pez se asocia con una disminución en las fuerzas de arrastre, se esperaría que todos los machos con y sin espada disminuyeran su razón hidrodinámica cuando viven en condiciones de velocidades de corriente. Sin embargo, únicamente los peces con el ornamento desarrollaron este tipo de cambios. Esto puede explicarse a partir de

la importancia que tiene la altura del cuerpo de los peces en diferente tipo actividad de nado. La altura del cuerpo de los peces favorece la velocidad explosiva de nado durante el escape (Domenici *et al.*, 2008), la protección contra depredadores dado que desafía la apertura de la mandíbula de éstos (Pettersson y Brönmark, 1999) y la habilidad de maniobra (Langerhans y Reznick, 2010). Sin embargo, la altura está ligada a una disminución en la velocidad de nado sostenido y a un incremento en los costos energéticos de nado (Pettersson y Hedenström, 2000). El cambio en la forma del cuerpo (altura) de los peces que mantuvieron la espada y el conservar la forma corporal de los peces sin la espada (ambos expuestos a una velocidad moderada de corriente) parece hacer evidente una disyuntiva (trade-off). De acuerdo con la teoría de la forma, esta disyuntiva estaría asociada a los beneficios de tener una mayor razón de fineza en términos de nado sostenido y a los beneficios de una menor razón de fineza (mayor altura del cuerpo) relacionados con la protección contra los depredadores y mejores habilidades de maniobra. Así, es probable que la presencia de la espada y su efecto compensatorio (para disminuir el arrastre) en la forma disminuyan las habilidades de maniobra de los machos e incrementen el riesgo de ser depredados. Este sería un costo adicional asociado al ornamento de los peces del género *Xiphophorus*.

Otro aspecto importante en la hidrodinámica de los peces que se vio modificado por efecto del tratamiento experimental es la parte anterior del cuerpo o “nariz”. La importancia de la parte anterior del cuerpo radica en que es la que enfrenta (ataca) en primera instancia el flujo de agua. Aunque existe poca información sobre las consecuencias de la parte anterior del cuerpo de los peces sobre la generación de arrastre, se reconoce que esta parte del cuerpo afecta principalmente el arrastre de presión. La suma de las fuerzas de arrastre de fricción y arrastre de presión que actúan en una sección del perfil hidrodinámico es referida como el perfil de arrastre. En general en cuerpos con mayores ángulos de incidencia, la estela detrás de la sección de ataque se ensancha y el arrastre por presión se vuelve dominante (Blake, 1983). Si bien los efectos de la parte anterior del cuerpo de los

peces interactuando con un fluido no han sido estudiados en detalle, los ángulos de ataque han sido estudiados ampliamente en proyectiles, aeronaves y sus superficies de sustentación (alas). Los resultados de este estudio muestran que la parte anterior del cuerpo de los peces con espada y la de los peces a los que se les cortó el ornamento difirió al final del experimento. Esto implica que la presencia/ausencia de la espada genera cambios en la morfología de la cabeza de los peces.

Los cambios en los peces con y sin espada se pueden observar claramente comparando la forma inicial respecto a la forma final de ambos grupos (Figura 14). Estos resultados sugieren que tanto la presencia del ornamento, como los efectos del flujo de agua a los que fueron expuestos los peces determinaron la forma del cuerpo. El desplazamiento relativo de la nariz hacia la parte superior en los peces sin espada (con el respectivo incremento en el ángulo de ataque) sugiere una compensación de las fuerzas de sustentación (lift) (Webb, 2002) de la parte anterior del cuerpo como una compensación a la pérdida del ornamento. Dicha compensación le otorga estabilidad al pez al incrementar el valor de la torca generada por la fuerza de elevación en la parte anterior del pez (T_{lift}) con respecto a su centro de gravedad (CG) de modo que contrarreste el efecto de la torca generada por la fuerza de flotación ($T_{flotación}$) aplicada en el centro de flotación (CF) y permita que la suma de las torcas en el plano representado en la Figura 14 sea cero y pueda alcanzarse el equilibrio rotacional (Weihs, 2002). Los machos de peces espada del género *Xiphophorus* desarrollan y presentan de manera natural durante su crecimiento el ornamento. La elongación de la aleta caudal (espada) en los peces ejerce una fuerza vertical (F_o) que cambia el equilibrio de los peces (generando una torca T_o) tendiendo a una inclinación donde la cabeza se muestra por encima de la aleta caudal (véase parte de la derecha de la Figura 14). Al cortar la espada de los peces (tratamiento sin espada), esta fuerza vertical desaparece (F_o), lo que parece verse compensado por la elevación de la nariz (boca) y el cambio del ángulo de ataque que en la forma de la cabeza tiende a empujar la parte anterior del pez hacia arriba generando una inclinación (Liao y Lauder, 2000)

(Figura 14 centro). El arrastre y las fuerzas de elevación en peces son comúnmente reducidos por compensaciones en la postura (Arnold y Weihs, 1978; Gerstner, 1998; Gerstner y Webb, 1998). De tal manera que el cambio en la forma de la parte anterior de los machos sin espada (elevación del ángulo de ataque) podría cambiar la postura de los animales (inclinándolo al elevar la parte anterior respecto a la posterior) lo cual compensaría la ausencia del ornamento por medio del incremento de T_{lift} .

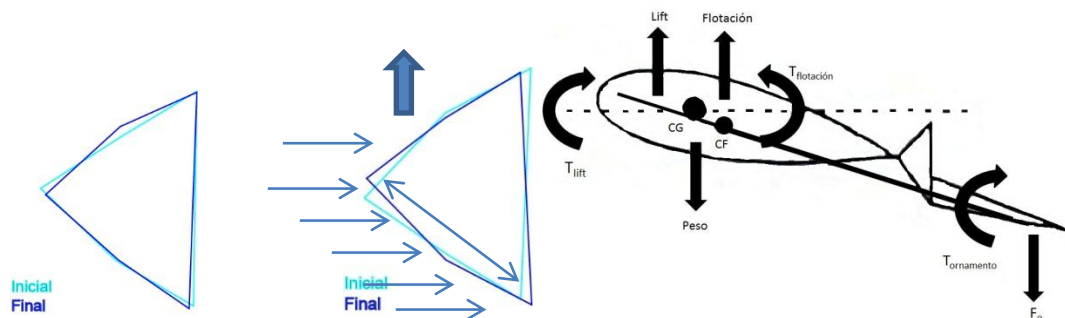


Figura 14. Cambios en la forma de la parte anterior del cuerpo de los machos con espada (izquierda) y sin espada (centro). En la figura del centro se señalan los efectos potenciales que podría ejercer el flujo de agua sobre parte anterior de los peces sin espada y su efecto de inclinación en los animales. En la figura de la derecha están señaladas las torcas y las fuerzas presentes en el pez con espada, en el caso de la ausencia del ornamento el valor de T_{lift} se incrementa para mantener el equilibrio rotacional.

La conducta de inclinación de los peces se asocia con la velocidad del nado. La inclinación durante el nado a bajas velocidades incrementa el control de la estabilidad, esta inclinación compensa a la reducción de las fuerzas de control que se presentan a bajas velocidades (Webb, 1993). La inclinación del cuerpo aumenta cuando la velocidad del agua se incrementa, por lo que se eleva el área total que genera elevación en el pez (He y Wardle 1986; Wilga y Lauder, 1999; 2000; Ferry y Lauder, 1996), lo cual se asocia con una estabilización de la postura que minimiza los costos energéticos de orientación del cuerpo para minimizar el arrastre (Weihs, 1993). Para asegurar que el movimiento de la nariz se dio por efecto del flujo del agua, se tomaron mediciones de un punto homólogo (el ojo) a

la nariz y a la parte inferior del pez, con las que se pudieron observar con claridad que la distancia entre el ojo y la nariz en ambos tratamientos va de 0.33 a 0.36 cm y la distancia entre el ojo y la parte inferior del pez fue de 0.18 a 0.21 cm, lo que indica que al presentar una pequeña variación, el ojo en ambos tratamientos no se movió por lo que la inclinación de la nariz de los peces sin espada es un efecto de la velocidad del flujo al que fueron puestos a nadar.

Por otro lado, el incremento de la tasa metabólica estándar de los peces que nadaron con espada, en comparación con los machos sin espada, sugiere que los primeros requirieron incrementar su tasa metabólica para compensar los costos generados por el ornamento durante el nado. La tasa metabólica estándar representa la capacidad de maquinaria metabólica global de los animales (Claireaux y Lefrancois, 2007). El incremento de la tasa metabólica en peces expuestos a condiciones de nado se ha reportado en diferentes especies de peces y se interpreta como un costo de la natación. Un ejemplo puede apreciarse en el trabajo de Ohlberger *et al.* (2005) quienes trabajaron con *Cyprinus carpio* y *Rutilus rutilus*. Estos autores reportan que la tasa metabólica de estas especies tiende a incrementarse cuando los peces son puestos a nadar a un flujo constante.

Cuando los peces son puestos a nadar constantemente se espera que sucedan varias cosas, una de ellas es que a velocidades moderadas los peces crezcan por un ahorro metabólico, como por ejemplo, la energía que se ahorra al no tener encuentros agonísticos (Brown *et al.*, 1984; Merino *et al.*, 2007; Brown *et al.*, 2011). Otra opción es que los peces que son puestos a nadar a altas velocidades suelen no crecer lo que indica que hubo un gran gasto energético y no crecen para compensarlo sin importar que tan buena sea su alimentación. Ejemplos sobre crecimiento se muestran en la investigación de Davison y Goldspink (1977) quienes trabajaron con la trucha marrón *Salmo trutta* y observaron que a velocidades moderadas de nado, las truchas crecieron favorablemente, mientras que las truchas que nadaron a las velocidades más altas no crecieron y tuvieron una reducción en su tasa de crecimiento. En el trabajo de Alcaraz y Urrutia (2008)

se observó una disminución en la tasa de crecimiento de los peces *X. montezumae* a mayores velocidades de nado. En el caso particular de *X. nezahualcoyotl*, la tasa de crecimiento al inicio y al final del periodo experimental se mantuvo en ambos tratamientos, lo cual contradujo lo que se esperaba en la hipótesis. Si bien el crecimiento de *X. nezahualcoyotl* no se modificó como en el caso de *X. montezumae*, probablemente se deba a que *X. montezumae* nadó a una velocidad más alta. Los peces *X. nezahualcoyotl* de ambos tratamientos al no aumentar ni disminuir su tasa de crecimiento indica que el gasto energético que tuvieron durante el periodo experimental se vio compensado con el aumento del consumo de oxígeno y este gasto energético no fue tan grande como para reducir la tasa de crecimiento de los peces. Al no haber una compensación energética no hubo un aumento evidente en la tasa de crecimiento de los peces de ambos tratamientos.

Los resultados de este estudio muestran que la espada de *X. nezahualcoyotl* es un carácter con un costo energético y de desempeño en el nado, que resulta en un incremento de la tasa metabólica de los animales. Sin embargo, los machos de esta especie demostraron tener la capacidad de responder a este costo a través de modificar su morfología. De acuerdo con la hipótesis general de este estudio, los machos con espada mostraron una forma más hidrodinámica que los machos sin el ornamento. Este estudio hace evidente la importancia de la flexibilidad fenotípica morfológica y metabólica de los machos de esta especie, la cual compensa la fuerza de arrastre generada por el ornamento. Los resultados globales de la compensación morfológica y funcional se hicieron evidentes a través de la ausencia del crecimiento de los animales. A pesar del arrastre generado por la espada, los machos con y sin ornamento asignaron una cantidad similar de energía a sus funciones catabólicas.

CONCLUSIONES

La presencia de la espada incrementa el costo energético durante el nado de *X. nezahualcoyotl*. De acuerdo con los resultados del consumo de oxígeno, los peces que nadaron con el ornamento mostraron un aumento en su consumo. En contraste con los machos a los que se les cortó la espada, el consumo de oxígeno se mantuvo durante el periodo experimental.

Los peces con y sin espada no presentaron un cambio significativo en su tasa de crecimiento a lo largo de las ocho semanas de experimentación. Esto se debió a que no hubo un costo metabólico en el crecimiento por el nado constante y tampoco hubo una compensación metabólica.

De acuerdo con las hipótesis de este trabajo, los peces que conservaron su espada durante el periodo experimental mostraron al final del experimento una forma más hidrodinámica que los peces a los que se les retiró la estructura.

La parte anterior “nariz” de los peces con espada al inicio y al final del experimento, se modificó pero en poca medida en comparación con la nariz de los peces sin espada, lo cual se observa en la elevación de la nariz, la cual es una modificación plástica para compensar la estabilidad del pez por el retiro del ornamento y así poder compensar los efectos rotacionales de la fuerza de elevación.

LITERATURA CITADA

- Adams, D.C., F.J. Rohlf y D.E. Slice. 2004. Geometric morphometrics: Ten years of progress. *Italian Journal of Zoology* 71: 5-16.
- Alcaraz, G., y V. Urrutia. 2008. Growth in response to sustained swimming in young montezumae swordtails, *Xiphophorus montezumae*. *Marine and Freshwater Behavior and Physiology* 41(1): 65-72.
- Arnold, G.P. y D. Weihs. 1978. The hydrodynamics of rheotaxis in the plaice (*Pleuronectes platessa*). *The Journal of Experimental Biology* 75:147–169.
- Basolo, A.L. 1995. A further examination of a pre-existing bias favoring a sword in the genus *Xiphophorus*. *Animal Behavior* 50: 365-375.
- Basolo, A.L. y G. Alcaraz. 2003. The turn of the sword: length increases male swimming cost in swordtails. *Proceedings of the Royal Society B* 270: 1631-1636.
- Basolo, A.L. y W.E Wagner. 2004. Covariation between predation risk, body size and fin elaboration in the green swordtail, *Xiphophorus helleri*. *Biological Journal of the Linnean Society* 83: 87-100.
- Baumgartner, A., S. Coleman y B. Swanson. 2011. The cost of the sword: Escape performance in male swordtails. *Plos One* 6(1): 1-8.
- Blake, R.W. 1983. Fish locomotion. *Cambridge University Press*. 228 p.
- Bookstain, F.L. 1990. Introduction to methods for landmark data. En: *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. Rohlf F.J. y F.L. Bookstain (eds). The University of Michigan Museum of Zoology.
- Brown, J.A., A. Jones y A. Matty. 1984. Oxygen metabolism of farmed turbot (*Scophthalmus maximus*) I. The influence of fish size and water temperature on metabolic rate. *Aquaculture* 36: 273–281.
- Brown, J.E., M. Bruce, S. Pether y N.A. Herbert. 2011. Do swimming fish always grow fast? Investigating the magnitude and physiological basis of exercise-induced growth in juvenile New Zealand yellowtail kingfish, *Seriola lalandi*. *Fish Physiol Biochem* 37: 327-336.

- Cech, Jr. J.J., y C.J. Braunder. 2011. Techniques in whole animal respiratory physiology. 846-853. En: 2011. (edt) Farrel, A.P. *Fish physiology from genome to environment* Vol 2. *Academic Press*. 791-1177p.
- Claireaux, G. y C. Lefrancois. 2007. Linking environmental variability and fish performance: integration through the concept of scope for activity. *Philos. Trans. R. Soc. B* 362: 2031-2041.
- Davison, W., y G. Goldspink. 1977. The effect of prolonged exercise on the lateral musculature of the brown trout (*Salmo trutta*). *The Journal of Experimental Biology* 70:1-12.
- Davison, W., y G. Goldspink. 1978. The effect of training on the swimming muscles of the goldfish (*Carassius auratus*). *The Journal of Experimental Biology* 74: 115-122.
- DeWitt, T.J., A. Sih y D.S. Wilson. 1998. Costs and limits of a phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 13(2):77-81
- DeWitt, T.J. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity: Tests with predator-induced morphology and life history in a freshwater snail. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 465-480.
- Domenici, P., H. Turesson, J. Brodersen y C. Brönmark. 2008. Predator-induced morphology enhances escape locomotion in crucian carp. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 195-201.
- Ferry, L. y G. Lauder. 1996. Heterocercal tail function in leopard sharks: A three-dimensional kinematic analysis of two models. *The Journal of Experimental Biology* 199: 2253-2268.
- Fischer-Rousseau, L., K.P. Chu y R. Cloutier. 2010. Developmental plasticity in fishexposed to a water velocity gradient: a complex response. *Journal of Experimental Zoology (Molecular and developmental evolution)* 314B: 67-85.
- Gerstner, C.L. 1998. Use of substratum ripples for flow refuging by Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Environmental Biology of Fishes* 55:455-460.

- Gerstner, C.L. y P.W. Webb. 1998. The station-holding by plaice, *Pleuronectes platessa* on artificial substratum ripples. *Canadian Journal of Zoology* 76:260–268.
- Guerrero, F. J.P. 2007. Crecimiento y desempeño de nado en el pez cola de espada (*Xiphophorus montezumae*). *Tesis de licenciatura UNAM*. 42 p.
- Gunz, P., P. Mitteroecker. 2013. Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 24(1): 103-109.
- Gutiérrez, B.D. 2005. Arrastre generado por un ornamento en machos del género *Xiphophorus*. *Tesis de licenciatura UNAM*. 74 p.
- Hammer, O., D.A.T. Harper y P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9 p.
- He, P. y C.S. Wardle. 1986. Tilting behavior of the Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, at low swimming speeds. *Journal of Fish Biology* 29: 223-232.
- Helfman, G.S., B.B. Collete, D.E. Facey y B.W. Bowen. 2009. The diversity of fishes Biology, Evolution, and Ecology. *Wiley-Blackwell*. 693 p.
- Klingenberg, C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11: 353-357.
- Kruesi, K. y G. Alcaraz. 2007. Does a sexually selected trait represent a burden in locomotion?. *Journal of Fish Biology* 70: 1161-1170.
- Langerhans, R.B. y D.N. Reznick. 2010. Ecology and evolution of swimming performance in fishes: Predicting evolution with biomechanics. 200–248. En: *Fish Locomotion an Eco-ethological perspective*. 2010. (Eds) Domenici. P. y B.G. Kapoor. 529 p.
- Liao, J., y G.V. Lauder. 2000. Function of the heterocercal tail in white sturgeon: flow visualization during steady swimming and vertical maneuvering. *The Journal of Experimental Biology* 203: 3585-3594.
- Matthews, W.J. 1998. Patterns in freshwater fish ecology. Springer-Science+Business Media, B.V. 756 p.

- Metcalfe, N.B. 1998. The interaction between behavior and physiology in determining life history patterns in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 93-103.
- Metcalfe, N.B., A.C. Taylor y J.E. Thorpe. 1995 Metabolic rate, social status and life-history strategies in Atlantic salmon. *Animal Behaviour* 49: 431-436.
- Merino, G.E., R.H. Piedrahita y D.E. Conklin. 2007. Effect of water velocity on the growth of California halibut (*Paralichthys californicus*) juveniles. *Aquaculture* 271: 206-215.
- Ogata, H.Y., H. Oyu. 2000. Effects of water velocity on growth performance of juvenile Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*. *Journal of the World Aquaculture Society* 31(2): 225-231.
- Ohlberger, J., G. Staaks, P.L.M. Van Dijk y F. Hölker. 2005. Modelling energetics cost of fish swimming. *Journal of Experimental Zoology* 303A: 657-664.
- Pakkasmaa, S. y J. Piironen. 2001. Water velocity shapes juvenile salmonids. *Evolutionary Ecology* 14: 721-730.
- Pettersson, L.B., y C. Brönmark. 1999. Energetic consequences of an inducible morphological defense in crucian carp. *Oecologia* 121: 12-18.
- Pettersson, L.B., y A. Hedenström. 2000. Energetics, cost reduction and functional consequences of fish morphology. *Proceedings of The Royal Society B* 267: 759-764.
- Piersma, T. y J. Drent. 2003. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *TRENDS in Ecology and Evolution* 5(12): 228 - 233
- Pigliucci, M. 2001. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. *The Johns Hopkins University Press*. Baltimore, Maryland 328 p.
- Rohlf, F.J. 2013a. tpsDig. Department of Ecology and Evolution, State Univ. New York, Stony Brook.
- Rohlf, F.J. 2013b. tpsRelw. Department of Ecology and Evolution, State Univ. New York, Stony Brook.
- Rosen, D.E. 1960. Middle-American Poeciliid fishes of the genus *Xiphophorus*. *The bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 5(4): 59-229 p.

- Rosen, D.E. y R. M. Bailey. 1963. The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), their structure, zoogeography, and systematics. *Bulletin of the American museum of natural history* 126: 176 p.
- Rosenthal G.G. 2010. Swordtails and Platyfishes. En: Breed M.D. y Moore J., (eds.) Oxford: Academic Press. *Encyclopedia of Animal Behavior* 3: 363-367 p.
- Royle N.J., J. Lindström y N.B. Metcalfe. 2006. Effect of growth compensation on subsequent physical fitness in green swordtails *Xiphophorus helleri*. *Biology letters* 2: 39-42.
- Rush, M.R., W.L. Minckley y S.M. Norris. 2009. Peces Dulceacuícolas de México. *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. Sociedad Ictiológica Mexicana, A.C. El Colegio de la Frontera Sur, México. Consejo de los Peces del Desierto, México-Estados Unidos* 545 p.
- Webb, P.W. 1982. Locomotor patterns in the evolution of Actinopterygian fishes. *American Zoology* 22: 329-342.
- Webb, P.W., 1993. Is tilting at low swimming speeds unique to negatively buoyant fish: Observations on steelhead trout, *Oncorhynchus mykiss* and bluegill, *Lepomis macrochirus*. *Journal of Fish Biology* 43: 687-694.
- Weih, D. 1993. Stability of aquatic animal locomotion. *Contemporary Mathematics* 141: 443-461.
- Weih, D. 2002. Stability Versus Maneuverability in Aquatic Locomotion. *Integrative and Comparative Biology* 42: 127-134.
- Wilga, C.D. y G.V. Lauder. 1999. Locomotion in sturgeon: Function of the pectoral fins. *The Journal of Experimental Biology* 202: 2413-2432.
- William, J.M. 1998. Patterns in freshwater fish ecology. *Springer Science+Business Media Dordrecht* 756 p.
- Wilga, C.D. y G.V. Lauder. 2000. Three-dimensional kinematics and wake structure of the pectoral fins during locomotion in the leopard shark, *Triakis semifasciata*. *The Journal of Experimental Biology* 203: 2261-2278.

Yavno, S. y M.G. Fox. 2013. Morphological change and phenotypic plasticity in native and non-native pumpkinseed sunfish in response to sustained water velocities. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 2383-2395.