

Selección sexual en machos de *Poecilia reticulata* (gupis) ante hembras emparentadas.

Nayra Espinosa Santana

Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Facultad de Ciencias del Mar, Edif. de Ciencias Básicas, 35017 Las Palmas de Gran Canaria, España.
E-mail: nayrita27@hotmail.com

RESUMEN

El éxito reproductivo de un individuo es lograr que sus descendientes posean características que les permitan adaptarse mejor al medio. En este sentido, es muy importante reducir en lo posible la endogamia, ya que se ha constatado que reduce la fecundidad de la especie y reduce la supervivencia de la progenie. Para conseguirlo, la selección de la pareja juega un papel fundamental, papel que la mayoría de los trabajos centran en las hembras. No obstante, en este trabajo se demuestra que los machos de gupi (*Poecilia reticulata*) también tiene capacidad para discriminar entre hembras estrechamente emparentadas o no, seleccionando como pareja aquellas menos familiares.

Palabras claves: selección de la pareja (selección sexual), gupi, *Poecilia reticulata*

ABSTRACT

The reproductive success of an individual is to achieve that its offspring inherit those features that allow them to a better adaptation to the environment. In this way, it is very important to reduce the endogamy because it reduces the fecundity and the survival rate of the offspring. The sexual selection plays an important role to achieve it, and the majority of works gives this selection capacity to females. However, in this paper it is demonstrated that males of guppy (*Poecilia reticulata*) are able to recognize siblings and prefer to court not related females.

Key words: Selection of the pair (sexual selection), guppy, *Poecilia reticulata*

INTRODUCCIÓN

La teoría de la selección sexual afirma que ésta depende de las ventajas que ciertos individuos poseen sobre otros del mismo sexo y especie con respecto a la reproducción (Clutton-Brock y Vincent, 1991; Maier, 2001), de modo que es uno de los mecanismos más claros de selección natural (McFarland, 1999).

Sin embargo, aún no está del todo claro los elementos que intervienen en dicho proceso selectivo. En este sentido, existen varios estudios que apuntan a que los animales tienden a reaccionar ante rasgos atractivos, tomados como parámetros fidedignos de la calidad genética y la capacidad de aportar recursos de la potencial pareja (Krebs y Davies, 1993; McFarland, 1999). Estos rasgos deben ser los suficientemente estables y difícilmente manipulables como para que los animales con escasa eficacia biológica pudieran ser capaces de imitar dichos rasgos atractivos (Maier, 2001). Por ello, es de esperar una selección natural contra la tendencia a sentirse atraído por rasgos no fidedignos (Maier, 2001).

Por otro lado, es importante que estos rasgos sean fácilmente perceptibles. A un animal no le servirá de mucho presentar rasgos que no se puedan evaluar con rapidez y precisión en las circunstancias adecuadas. Un tercer factor es la presión de predación, de modo que un rasgo muy atractivo

para el sexo opuesto pero que también lo es para los depredadores, al aumentar la conspicuidad del individuo, tiene un sobre coste obvio que puede limitar la eficacia biológica del poseedor de dicha característica (Maier, 2001).

También hay asimetrías entre sexos en el coste que supone elegir un compañero inadecuado. Una hipótesis derivada de la teoría de inversión parental de Trivers (1972) postula que siempre habrá un sexo que pagará más caro el hecho de hacer una mala elección. En la mayoría de las especies, las hembras invierten mucho más que los machos en el proceso reproductor (Eberhard, 1996; Møller y Thornhill, 1998), aunque esta diferencia es menor en los peces o incluso inversa, al ser los machos los que mayoritariamente dedican los cuidados parentales (Turner, 1993).

En los peces, una excepción a lo anterior son las especies ovovivíparas (que paren sus crías vivas con el desarrollo embriológico terminado), como es el caso de los gupis, donde las hembras deben esperar hasta después de que nazcan las crías para volver a ser fértiles. Es por ello, que éstas no pueden rectificar inmediatamente el hecho de hacer una mala elección de pareja. Sin embargo, los machos, que pueden inseminar a más de una hembra en poco tiempo, como es el caso también de los gupis, tienen mucho menos que perder por el hecho de elegir a una

hembra inadecuada. Puesto que las hembras tienen mucho más que ganar en términos de eficacia biológica siendo selectivas, es lógico que generalmente sean más sensibles que los machos a rasgos indicativos de éxito reproductor (Kodric-Brown, 1985; Houde, 1992; Brooks y Endler, 2001).

Puesto que las hembras suelen ser más selectivas que los machos a la hora de elegir pareja, los machos invierten más energía que las hembras en las pautas de cortejo (Maier, 2001). Debido a la mayor inversión de las hembras en la reproducción, éstas son teóricamente más sensibles a los rasgos predictivos del éxito reproductor, tales como el tamaño, color, estructuras epigámicas exageradas (Kirkpatrick, 1982; Bisazza *et al.*, 1989; Turner, 1993; Kodric-Brown y Nicoletto, 2001), indicativas todas ellas de que el macho es portador de “buenos genes”. En cambio en los machos la selección se basa principalmente en el tamaño de la hembra, aunque también intervienen otros factores (Turner, 1993; Pilastro y Bisazza, 1999), como un indicador directamente relacionado con la fecundidad (Turner, 1993).

No obstante, si una hembra de gran tamaño ha sido fecundada con anterioridad, ésta es descartada directamente porque el macho gastaría energías en fecundarla sin tener la certeza de que los huevos eclosionados sean los portadores de sus genes y no los del otro macho que la ha fecundado previamente (Farr y Travis, 1986). Además del uso de pistas químicas (Miranda *et al.*, 2005), es en el cortejo donde los machos evalúan si

las hembras se han apareado previamente con otros machos o no. Si la hembra más grande ya ha sido fecundada por un macho quedará fuera de la elección de los otros machos, quienes escogerán en su lugar a una hembra virgen o de un tamaño menor pero no fecundada (Park *et al.*, 2002; Ojanguren y Magurran, 2004).

Por otro lado, existe bastante información sobre la capacidad de algunos peces de reconocer a sus crías y parientes, posiblemente a través de pistas químicas (Noakes y Barlow, 1975; Behrmann-Godel *et al.*, 2006; Gerlach y Lysiak, 2006). No obstante, al igual que en la selección sexual, actúan mecanismos que permiten reconocer a los individuos de la propia especie, por ejemplo a través de las pautas específicas del cortejo (en gupis el cortejo del macho incluye movimientos en los cuales el cuerpo se encorva en “S”, con las aletas caudales y dorsales completamente abiertas o cerradas; Kodric-Brown y Nicoletto 2001). En la literatura científica se ha documentado ampliamente la selección de pareja por las hembras de *Poecilia reticulata* basada en la ornamentación del macho (Dugatkin, 1996; Brooks y Endler, 2001).

Es de esperar que existan también mecanismos que impidan el apareamiento entre individuos muy emparentados, es decir, de reconocimiento familiar, con objeto de evitar la endogamia, tal y como ha sido documentado en ardillas (Holmes y Sherman, 1982; Maier, 2001). Así, Gerlach y Lysiak (2006) han demostrado que en el pez *Danio rerio* las preferencias por asociarse con individuos emparentados, o no, cambian con el

crecimiento, de modo que durante la fase adulta responden positivamente a las señales químicas procedentes de individuos no emparentados, al contrario que durante la fase juvenil donde dicha respuesta se inclina hacia los individuos familiarmente más relacionados. En este último sentido, el objetivo de este trabajo es el comprobar si en guppies la selección sexual de los machos está condicionada por la relación de parentesco con la potencial pareja.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para el desarrollo del experimento se utilizaron 12 machos y 2 hembras de *Poecilia reticulata*. Los machos y una de las hembras estaban emparentados a nivel de hermanos, ya que procedían de una misma puesta, mientras que la otra de las hembras no presentaba ninguna vinculación de parentesco con el resto de ejemplares usados. Ambas hembras fueron seleccionadas de manera que tuviesen el mismo color y aproximadamente el mismo tamaño corporal, con objeto de evitar que la selección del macho pudiese estar condicionada por otros parámetros distintos al parentesco.

El experimento se realizó en un acuario dividido en tres zonas, separadas entre sí por una malla mosquitera, de manera que en el centro se dispuso a un macho, y a ambos lados una de las hembras, emparentada y no emparentada con el macho. Las hembras fueron cambiadas de posición de forma regular, para evitar que factores asociados a la estructura del acuario, flujo de agua o iluminación

podiesen estar enmascarando la respuesta del macho.

Durante 12 días, en intervalos de 15 minutos, se contabilizó el tiempo que cada uno de los machos pasaba junto a una de las dos hembras disponibles, así como si éste realizaba movimientos de cortejo en la proximidad de alguna de ellas.

RESULTADOS

Se observaron diferencias significativas en el tiempo que los machos pasaban junto a la hembra hermana en relación con la no emparentada (Mann-Whitney U test; $Z=2,003$; $P=0,04$), de modo que el tiempo que dedicaban a cortejar a la hermana fue inferior a la mitad del dedicado a la hembra no emparentada (Fig. 1), mostrando una clara preferencia por esta última.

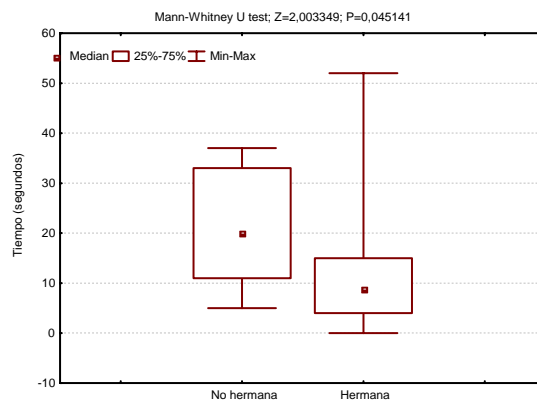


Figura 1. Tiempo que pasan los machos ante cada una de las hembras, en función de si es o no su hermana.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran que los machos de *Poecilia reticulata* muestran una

selección positiva hacia hembras con las que no están directamente emparentados, posiblemente como un modo de evitar en lo posible la endogamia. Este resultado pone de manifiesto que los machos evalúan otras características de las hembras más allá del tamaño corporal, color, etc. (Turner, 1993; Herdman *et al.*, 2004; Navarro del Toro, 2007), así como que, en esta especie, el proceso de selección sexual es bidireccional entre ambos individuos. Además, pone en evidencia la capacidad de estos peces para reconocer el nivel de parentesco de la posible pareja, tal y como se ha observado en invertebrados sociales, otros peces y vertebrados terrestres (Brown y Brown, 1996; Sherman *et al.*, 1997; Maier, 2001; Gerlach y Lysiak, 2006). No obstante, el trabajo de Gerlach y Lysiak (2006) muestra que la capacidad de discriminación entre individuos estrechamente emparentados o no, es una capacidad exclusiva de las hembras adultas de *Danio rerio*, no siendo evidente dicha capacidad en los machos de esta especie. No obstante, los escasos trabajos hechos con peces (Quinn y Busack, 1985; Olsén, 1989; Winberg y Olsén, 1992; Brown *et al.*, 1993 entre otros) no permiten establecer esta diferencia entre sexos, así como los cambios ontogenéticos expuestos, como algo generalizable.

Se asume, de forma casi general, que son las hembras las que, al incurrir en un mayor coste reproductivo, llevan el peso de la selección sexual, y por ello los machos presentan estructuras corporales conspicuas que den muestra de su capacidad de proporcionar recursos, como indicadores fidedignos de sus buenos genes (Maier, 2001). Sin

embargo, aquí se muestra que los machos de gupi también intervienen directamente en los procesos de selección de la pareja, cortejando preferentemente a las hembras con las que no están directamente emparentados.

Por otro lado, los menos frecuentes galanteos que se desarrollaron ante las hembras hermanas podrían también estar orientados a influir de alguna manera en la decisión de la hembra no emparentada. En este sentido, se ha sugerido que en algunas especies de peces las hembras pueden copiar la elección del apareamiento de otras hembras (Witte y Ryan, 2002; Witte y Ueding, 2003), es decir, eligen a los machos simplemente porque son preferidos por otras hembras. Concretamente, se ha demostrado que las hembras de algunos poecílidos, como es el caso de *Poecilia reticulata*, en determinadas condiciones, copian con frecuencia la elección del apareamiento realizada por otras hembras, incluso de especies relacionadas como el molly, *P. latipinna* (Dugatkin, 1996, 1998; Witte y Ryan, 2002). Este comportamiento es aparentemente ventajoso para las hembras puesto que reduce el tiempo utilizado en la elección de pareja.

Aunque existen muchas tácticas posibles de elección por parte de ambos sexos, basadas, por ejemplo, en comparaciones secuenciales de machos u otras que requieren decisiones extremas, en cualquier caso, la táctica más favorable depende, entre otras cosas, de la variación existente entre los machos y del costo de la elección (Luyten y Liley, 1991).

Todas las hembras de una población o especie, no necesariamente tienen que mostrar las mismas preferencias (Dugatkin, 1996). Si existe variación entre hembras de una misma población en sus preferencias por caracteres en los machos, esa variación puede afectar a la evolución y mantenimiento de esos caracteres (Widemo y Sæther, 1999).

Brooks y Endler (2001) han encontrado, en guppies, que hay variación en las preferencias por algunos caracteres, pero no por otros, y que esa variación puede tener un efecto importante en la intensidad de la selección sexual, aunque para algunos de los caracteres que han estudiado no es así.

Los datos aquí expuestos confirman que la selección de la pareja no es unidireccional, sino que en *P. reticulata* el macho también interviene en la selección de forma activa, eligiendo aparearse con hembras no emparentadas antes que con aquéllas con las que comparte gran parte de sus genes. Esto da indicios de que existe una cierta capacidad de reconocimiento del parentesco en estos peces, lo que hasta ahora se ha descrito mayormente en especies con cuidados parentales (Neff y Sherman, 2003, 2005), ya que se sabe que el emparejarse con familiares muy estrechamente emparentados puede resultar en una reducción de la fecundidad y reducir la tasa de supervivencia de

las crías (Mrakovcic y Haley, 1979; Keller y Waller, 2002). Sin embargo, tampoco hay que olvidar que el emparejarse con parientes no directamente relacionados es también una forma de evitar los efectos negativos de la exogamia excesiva (Thünken *et al.*, 2007). Esto no quita que en la naturaleza pueda existir un determinado nivel de endogamia dentro de una población, así Brooks y Endler (2001) observaron que los guppies machos más atractivos para las hembras tenían más éxito de emparejamiento. Encontraron que el emparejamiento entre hermanos ocurrió en un 25% de los casos, mientras que entre medios hermanos (por parte paterna) este fue del 19,3%. El emparejamiento con machos no relacionados fue sólo del 17%. Además, este éxito de emparejamiento, al igual que el atractivo pueden ser heredables (Brooks y Endler, 2001; Maier, 2001).

BIBLIOGRAFÍA

Behrmann-Godel, J., G. Gerlach y R. Eckmann. 2006. Kin and population recognition in sympatric Lake Constance perch (*Perca fluviatilis* L.): can assortative shoaling drive population divergence? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 59(4):461-468.

Bisazza, A., A. Marconato y G. Marin. 1989. Male competition and female choice in *Padogobius martensis* (Pisces: Gobiidae). *Anim. Behav.*, 38(3):406-413.

- Brooks, R. y J.A. Endler. 2001. Direct and indirect sexual selection and quantitative genetics of male traits in guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*, 55(5):1002-1015.
- Brown, G.E., J.A. Brown y A.M. Crosbie. 1993. Phenotype matching in juvenile rainbow trout, *Anim. Behav.*, 46:1223-1225.
- Brown, G.E. y J.A. Brown. 1996. Kin discrimination in salmonids, *Rev. Fish Biol. Fish.*, 6:201-219.
- Clutton-Brock, T.H. y A.C.J. Vincent. 1991. Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature*, 351:58-60.
- Dugatkin, L.A. 1996. Interface between culturally based preferences and genetic preferences: Female mate choice in *Poecilia reticulata*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93:2770-2773.
- Dugatkin, L.A. 1998. A comment on Lafleur *et al.*'s re-evaluation of mate-choice copying in guppies. *Anim. Behav.*, 56:513-514.
- Eberhard, W.G. 1996. Females control: Sexual selection by cryptic female choice. Monographs in behaviour and ecology. Princeton University Press. Princeton.
- Farr, J.A. y J. Travis. 1986. Fertility advertisement by female sailfin mollies, *Poecilia latipinna* (Pisces: Poeciliidae). *Copeia*, 1986:467-472.
- Gerlach, G. y N. Lysiak. 2006. Kin recognition and inbreeding avoidance in zebrafish, *Danio rerio*, is based on phenotype matching. *Anim. Behav.*, 71(6):1371-1377.
- Herdman, E.J., C.D. Kelly y J-G. J. Godin. 2004. Male mate choice in the guppy (*Poecilia reticulata*): Do males prefer larger females as mates? *Ethology*, 110:97-111.
- Holmes, W.G. y P.W. Sherman. 1982. The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels. *Am. Zool.*, 22:491-517.
- Houde, A.E. 1992. Sex-linked heredability of a sexually selected character in a natural population of *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae) (guppies). *Heredity*, 69:229-235.
- Keller, L.F. y D.M. Waller. 2002. Inbreeding effects in wild populations, *Trends Ecol. Evol.*, 17:230-241.
- Kirkpatrick, M. 1982. Sexual selection and the evolution of females choice. *Evolution*, 36(1):1-12.
- Kodric-Brown, A. 1985. Female preference and sexual selection for male coloration in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17(3):199-205.
- Kodric-Brown, A. y P.F. Nicoletto. 2001. Female choice in the guppy (*Poecilia reticulata*): the interaction between males colour and display. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 50:346-351.
- Krebs, J.R. y N. Davies. 1993. Sexual conflict and sexual selection. En: *An introduction to Behavioural Ecology*. Blackwell, Oxford.
- Luyten, P.H. y N.R. Liley. 1991. Sexual selection and competitive mating success of males guppies (*Poecilia reticulata*) from four Trinidad populations. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 28:329-336.
- Maier, R. 2001. *Comportamiento animal, un enfoque evolutivo y ecológico*. McGraw-Hill. Madrid. 582 pp.

- McFarland, D. 1999. Animal behaviour. Psychobiology, ethology and evolution. Longman Scientific & Technical. Singapore. 576 pp.
- Miranda, A., O.G. Almeida, P.C. Hubbard, E.N. Barata y A.V.M. Canário. 2005. Olfactory discrimination of female reproductive status by male tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *J. Exp. Biol.*, 208:2037-2043.
- Møller, A.P. y R. Thornhill. 1998. Male parental care, differential parental investment by females and sexual selection. *Anim. Behav.*, 55(6):1507-1515.
- Mrakovcic, M y L.E. Haley. 1979. Inbreeding depression in the zebra fish *Brachiodanio rerio* (Hamilton Buchanan), *J. Fish Biol.*, 15:323–327.
- Navarro del Toro, M.J. 2007. Selección sexual en gupis (*Poecilia reticulata*) (Pisces: Poeciliidae). *An. Univ. Etol.*, 1:80-84.
- Neff, B.D. y P.W. Sherman. 2003. Nesting recognition via direct cues by parental male bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Anim. Cogn.*, 6:87-92.
- Neff, B.D. y P.W. Sherman. 2005. In vitro fertilization reveals offspring recognition via self-referencing in a fish with parental care and cuckoldry. *Ethology*, 111(4):425-438.
- Noakes, D.L. y G.W. Barlow. 1973. Cross-fostering and parent-offspring responses in *Cichlasoma citrinellus* (Pises, Cichlidae). En: Thorson, T.B. (ed). *Investigations of the ichthyofauna of Nicaraguan lakes*. *Z. Tierpsychol.*, 33:147-152.
- Olsén, K.H. 1998. Sibling recognition in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). *J. Fish Biol.*, 34: 571–581.
- Ojanguren, A.F. y A. Magurran. 2004. Uncoupling the links between male mating tactics and females attractiveness. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 271 (suppl. 6):427-429.
- Park, D., C.R. Propper y S.A. Schaefer. 2002. Pheromones from female mosquitofish at different stages of reproduction differentially affect male sexual activity. *Copeia*, 2002(4):1113-1117.
- Pilastro, A. y A. Bisazza. 1999. Insemination efficiency of two alternative male mating tactics in the guppy *Poecilia reticulata*. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 266: 1887-1891.
- Quinn, T.P. y C.A. Busack. 1985. Chemosensory recognition of siblings in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*), *Anim. Behav.*, 33:51–56
- Sherman, P.W., H.K. Reeve y D.W. Pfennig. 1997. Recognition systems. En: Krebs J.R. y N.B. Davies (eds), *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*, Blackwell Scientific, Oxford , p. 69–96.
- Thünken, T., T.C.M. Bakker, S.A. Baldauf y H. Kullmann. 2007. Active inbreeding in a cichlid fish and its adaptive significance. *Cur. Biol.*, 17(3):225-229.
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. En: Campbell, B. (ed.) *Sexual selection and the descent of man*, 1871-1971. Chicago, Aldine, p. 136-179.
- Turner, G.F. 1993. Teleost mating behaviour. En: T.J. Pitcher (ed). *Behaviour of teleost fishes* (2nd ed.)

Chapman & Hall. Fish and Fisheries Series, 7. London.

Widemo, F. y S.A. Sæther. 1999. Beauty is in the eye of the beholder: causes and consequences of variation in mating preferences. *TREE*, 14:26-31.

Winberg, S. y K.H. Olsén. 1992. The influence of rearing conditions on the sibling odour preference of juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Anim. Behav.*, 44:157–164.

Witte, K. y M.J. Ryan. 2002. Mate choice copying in the sailfin molly, *Poecilia latipinna*, in the wild. *Anim. Behav.*, 63(5):943-949.

Witte, K. y K. Ueding. 2003. Sailfin molly females (*Poecilia latipinna*) copy the rejection of a male. *Behav. Ecol.*, 14(3):389-395.