

## ARTÍCULO DE REVISIÓN

# Selección de pareja y comportamiento sexual de los Guppies (*Poecilia reticulata*)

## Couple selection and sexual behavior of the Guppies (*Poecilia reticulata*)

<sup>1</sup>RODRÍGUEZ P, J. A.; <sup>2</sup>CASTRO ROJAS, G. V.; <sup>3</sup>RODRÍGUEZ CASTRO, K. G.

<sup>1</sup> Biólogo MSc. Profesor Universidad de los Llanos. <sup>2</sup> Bióloga U.N. Especialista en Gestión Ambiental Sostenible

<sup>3</sup> Estudiante de Biología. Pontificia Universidad Javeriana

Recibido en: marzo 11, 2005 – Aprobado en: junio 29 de 2005

### R E S U M E N

Parte del éxito reproductivo de un individuo es lograr que sus descendientes posean todas aquellas características que le permitan adaptarse al medio fácilmente. Para conseguirlo, la selección de la pareja juega un papel fundamental con implicaciones evolutivas que determinan comportamientos complejos, que varían entre las diferentes especies.

En la naturaleza cada especie tiene una distribución establecida por un conjunto de condiciones ecológicas, debe presentar una exitosa estrategia reproductiva y por lo tanto presentar adaptaciones anatómicas, fisiológicas y etológicas muy específicas. La reproducción bisexual es la más frecuente entre los diferentes

grupos taxonómicos, la unión de gametos provenientes de una hembra y un macho asegura un aumento en la variabilidad de genes que pueden permitir la expresión de ciertos caracteres que hacen que el individuo se adapte mejor a las condiciones ambientales.

Se presenta una revisión de la información básica de aspectos de la selección de pareja por parte de la hembra de guppy (*Poecilia reticulata*) y los diferentes tipos de ornamentación del macho. Adicionalmente se describen las observaciones realizadas por parte de los autores y estudiantes a un grupo de guppies en el laboratorio de Biología de la Universidad de los Llanos.

### A B S T R A C T

Part of an individual reproductive success is to achieve its descendants possess those features that allow them to be easily adaptable to the environment. In order to get this, the selection of a couple plays a fundamental role with evolutionary implications which determinate complex behaviors, that vary between species.

In the nature, each species has a distribution settled down by a group of ecological conditions, it should present a successful reproductive strategy and therefore to present anatomical, physiologic adaptations and very specific behaviors. The bisexual reproduction is the strongest in the different taxonomic

groups. The union of gametes coming from a female and a male assures an increase in the variability of genes that can allow the expression of some features which allows the individual to be more adaptable to the environmental conditions.

A revision of the basic information of couple selection aspects is presented. From the female guppy (*Poecilia reticulata*) and the different types of male ornamentation. In addition, observations were registered from the authors and students to a group of "guppies" in the Los Llanos University biology lab.

## INTRODUCCIÓN

La teoría de la selección sexual, afirma que esta depende de las ventajas que ciertos individuos poseen sobre otros del mismo sexo y especie con respecto a la reproducción. La selección darwiniana propone esta como una forma de la selección natural (McFarland 1999).

En la selección intrasexual, los machos compiten directamente uno con otro mediante peleas o combates ritualizados. Ante el riesgo de los combates algunos machos han desarrollado características exageradas en tamaño y coloración del cuerpo en un tipo de carrera armamentista, para evitar que los rivales se aproximen. Este tipo de selección sexual se presenta en forma común en muchas especies de mamíferos, entre ellos algunos roedores como marmotas (O'Riain y Jarvis 1997), perros de pradera y ardillas de la especie *Spermophilus tridecemlineatus* donde los machos luchan por los grupos de hembras (Iwaniuk 2001). En aves de la especie *Fregata magnificans* se observa un agrandamiento del tórax como señal de superioridad e intimidación ante otros machos. En peces *Betta splendens* se realizan complejos combates entre machos (McFarland 1999) así como también defensa de un territorio *Satanoperca demon* (Franco 2002).

En la selección intersexual, los machos compiten indirectamente al atraer las hembras por movimientos especiales y adornos. En numerosas especies de aves tales como *Vidua paradisaea* y *Pavo cristatus* el macho posee, durante la época de reproducción, plumas y colas ornamentadas (McFarland 1999).

La mayor parte de las interacciones entre individuos implica el uso de señales comunicativas producidas por estructuras anatómicas especializadas, las cuales influyen sobre el comportamiento del otro animal. Esta definición abarca a todas las señales biológicas y no solamente a las exhibiciones corporales y ornamentos de los animales (Redondo 1994 *apud* Carranza 1994).

Según Alcock (1998) de acuerdo con el canal sensorial empleado para su transmisión, las señales pueden clasificarse en químicas, auditivas, visuales, táctiles y eléctricas. Cada tipo de señal se adecua mejor



El Gupi pertenece a la familia Poecílidos del orden Ciprinodontoformes. Su nombre científico es *Poecilia reticulata*.

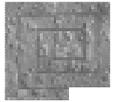
Foto: Biblioteca de Consulta Microsoft © Encarta © 2005. © 1993-2004.

a un ambiente determinado y posee propiedades diferentes que determinarán sus costos y beneficios de acuerdo con el gasto energético que se requiere para producirlas y el tipo de receptores que pueden recibirlas. El gallo de las artemisas de las praderas de Norteamérica, *Centrocercus urophasianus*, es una especie poligínica en la que los machos se exhiben en leks para atraer a las hembras. La exhibición de cortejo consiste en una postura erguida en la que estos inflan un saco faríngeo y una relajación brusca acompañada de la emisión de un potente sonido.

En peces es muy común encontrar cortejos que describen movimientos especiales y que exhiben la vistosidad del macho; en el bacalao (*Gadus morhua*) la hembra observa en el fondo a los machos mientras que estos dan vueltas a su alrededor, al parecer la selección de la hembra obedece a la inspección física del cuerpo de los machos, al contacto, a la liberación de hormonas y la producción de sonidos por parte del macho. De acuerdo con Hutchings *et al* (1999), estos sonidos cambian en intensidad y amplitud según el desarrollo de la vejiga hidrostática y su dotación muscular que es proporcional al tamaño del cuerpo del macho, como también ha sido observado en nuestro laboratorio en *caracidos* y *pimelonidos*.

La coloración nupcial del macho es determinante en la selección que lleva a cabo la hembra en peces como *Gobiomorphus breviceps* (Hamilton y Poulin 1999). La selección de la pareja por parte de la hembra es reconocida en *Mileus rubipinis*, *Satanoperca demon* y en poecilidos.

Según Bradbury (1981) *apud* Carranza 1994; Balmford 1991 en el sistema de apareamiento tipo *lek* los machos no defienden ni recursos ni hembras. En lugar de esto establecen pequeños territorios desde los cuales llaman la atención de las hembras tratando de atraerlas hacia ellos. Los territorios no contienen recursos que las hembras puedan obtener, de modo que estas van a ellos únicamente para copular y los machos no proporcionan recursos ni cuidado parental, sino únicamente genes.



## SELECCIÓN SEXUAL EN GUPPIES

*Poecilia reticulata* es un pez de origen suramericano con amplia distribución, su biología reproductiva incluye aspectos tan peculiares como en los machos la fecundación interna por medio de su aleta anal modificada (gonopodio) y en las hembras el nacimiento de larvas vivas (Alcock 1998).

Dentro de una población los machos varían en caracteres sexuales secundarios, tamaño del cuerpo y cola, manchas de pterina y carotenoides (rojo, anaranjado y amarillo), melanina (negro) y colores estructurales (azul iridiscente, verde y plateado). Los componentes del color de las manchas varían en tamaño, forma y posición.

El cortejo del macho incluye movimientos en los cuales encorva su cuerpo en forma de "S", con las aletas caudales y dorsales completamente abiertas o cerradas; tales movimientos se llevan a cabo por espacio de tres segundos. La hembra selecciona al macho por su ornamentación y movimientos vigorosos de cortejo (Braun y Harper 1993, Kodric-Brown y Nicoletto 2001).

El comportamiento de selección intersexual es claro, sin embargo, algunos autores han profundizado en algunos aspectos de la selección de la pareja por parte de la hembra. Kodric-Brown y Nicoletto (2001) estudiaron los efectos de la edad, controlando la experiencia y su efecto en las hembras de guppy al momento de seleccionar pareja, encontrando que las hembras mayores seleccionan en menor tiempo al macho.

En los modelos de elección se debe tener en cuenta el hecho de que las hembras en muchas especies simulan el comportamiento de las otras cuando tienen que elegir pareja. Si los criterios de elección no son independientes para cada hembra y una hace lo que ve en las otras, la varianza del éxito reproductivo de los machos se hace aún mayor y el funcionamiento de los modelos puede cambiar (Pruett-Jones 1992 *apud* Carranza 1994). Evidencia de que las hembras copian la elección de otras se ha encontrado en el guppy (Dugatkin y Godin 1993).

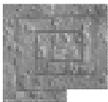
Existe una gran variación en las tasas de reproducción y mortalidad que los distintos grupos animales presentan en determinada edad a lo largo del ciclo vital. Carranza (1994) reporta para el caso específi-

co de las poblaciones de guppys que viven en poblaciones aisladas, cada una de estas poblaciones convive con predadores que se especializan en peces de distintas edades. En poblaciones en las que los predadores se alimentan de individuos maduros, los individuos empiezan a reproducirse a edades más tempranas, los intervalos entre puestas sucesivas son más cortos, el esfuerzo reproductivo es mayor, y en cada puesta producen un mayor número de crías de menor tamaño, que los individuos de poblaciones donde los predadores prefieren individuos jóvenes (Reznick *et al.* 1990)

Por otra parte, Brooks y Endler (2001) han estudiado la variación de modelos de ornamentación en machos de una misma población, determinando la relación genética entre sus componentes, ornamentos, caracteres atractivos para la hembra y éxito de emparejamiento; cuando se seleccionan poblaciones de Guppys, las que están sometidas a baja o nula predación, se presenta mayor coloración en los machos.

En la determinación de ciertas características asociadas a la selección de pareja, se han planteado diseños experimentales en los que se miden las preferencias de las hembras a la hora de escoger un macho, lo cual se cuantifica por la cantidad de tiempo que gastan las hembras observando, una imagen, o un macho en un compartimiento contiguo. Los machos experimentales se caracterizan por tener diferente tipo de ornamentación, desde muy vistosa (manchas que cubren 30-50%), hasta manchas que solo cubren un área pequeña del cuerpo (10%). Así, Brooks y Endler (2001), no sólo registraron el éxito del emparejamiento de los machos con relación a su atractivo (cantidad de ornamentos), sino que cuantificaron estos ornamentos por el color, brillo, contraste y número de manchas en el cuerpo de los machos. Con estas características ha sido posible determinar la heredabilidad de las mismas y sus correlaciones genéticas.

En goldfish (*Carassius auratus*) un factor importante en el proceso de selección es la extraordinaria sensibilidad a esteroides, prostaglandinas y sus metabolitos que al liberarse en el agua reflejan la concentración sanguínea de estas hormonas siendo indicadores relevantes de su estado biológico (Wyatt 2003)



## PREDACIÓN Y SELECCIÓN

En la literatura científica se ha documentado ampliamente la selección de pareja por las hembras de *Poecilia reticulata* basada en la ornamentación del macho. Esta ornamentación incluye un conjunto de caracteres tales como: tamaño del cuerpo, tamaño de la cola, áreas negras, áreas iridiscentes, áreas punteadas, áreas naranjas y caracteres compuestos como: número de manchas, brillo, contraste del brillo, el color y contraste del color (Brooks y Endler 2001).

De acuerdo con las observaciones de Kodric-Brown y Nicoletto (2001), la mayoría de hembras exhibieron una preferencia visual por los machos más vistosos. De manera similar Brooks y Endler (2001) observaron que los machos más atractivos para las hembras tenían más éxito de emparejamiento que los poco atractivos. El atractivo se correlacionó positiva y significativamente con el área de la cola, el contraste de color y el área anaranjada a nivel fenotípico. Al analizar el éxito del emparejamiento se encontró que está positivamente asociado con el área anaranjada, el área de color, el contraste y el número total de manchas, ya que machos con muchas manchas son más brillantes y más cromáticos pues tienen una mayor porción del cuerpo cubierta con pigmentación. Si esta pigmentación son manchas de diferentes colores tendrá alto contraste visual en brillo y color.

Se ha podido establecer que la presencia de manchas anaranjadas está controlada por diferentes *loci*, ya que son muchos los factores que causan diferencias en la síntesis de carotenoides. La baja heredabilidad de la intensidad del color de las manchas anaranjadas puede ser debido a baja varianza genética aditiva o a alta varianza ambiental. La baja repetición de la composición cromática debido a las diferencias entre manchas en un mismo individuo sugiere alta varianza ambiental en este carácter y/o efectos de diferente *loci* en la determinación de la síntesis de carotenoides. Adicionalmente el color anaranjado es sensible a la varianza ambiental debido a la dieta (Reznick *et al.* 1990; Hamilton y Poulin 1999; Brooks y Endler 2001).

Se han encontrado incidencias de éxito de emparejamiento entre hermanos de 25% y entre medios hermanos (por parte paterna) de 19,3%; mientras que para machos no relacionados fue del 17%. El éxito de emparejamiento, al igual que el atractivo son moderadamente heredables (Brooks y Endler 2001).

Por otro lado, los cambios predictivos en los caracte-

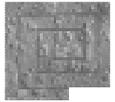
res de la ornamentación del macho sugieren que la selección sexual indirecta influencia todas las respuestas de la ornamentación de los machos, tanto o más que la selección sexual directa, lo que puede tener consecuencias en todas las respuestas de selección.

Aunque los datos encontrados sugieren que la selección indirecta es débil u opuesta a la elaboración de muchos caracteres individuales, esta selección aparece opuesta solo al incremento de color entre los caracteres compuestos. Así, otros caracteres compuestos se favorecerán por selección indirecta cuando estos estén directamente seleccionados. Para cada medida del *fitness* (atractivo/éxito de emparejamiento), cuatro de cinco caracteres compuestos experimentan en los valores predictivos, direcciones opuestas de la selección directa e indirecta.

Trabajando con reproductores de guppys, Kodric-Brown y Nicoletto (2001) encontraron que las hembras de *Poecilia reticulata* seleccionan su pareja por la ornamentación, pero existen algunos factores como la edad y la experiencia de la hembra que influyen en esta selección, así, hembras vírgenes de 6 meses de edad, gastan mucho más tiempo observando machos vistosos que los no vistosos, en relación con hembras vírgenes de 12 meses de edad y con hembras experimentadas que han producido descendientes. Las hembras vírgenes más viejas (12 meses) y las experimentadas gastan un tiempo similar en la observación de machos vistosos y no vistosos.

La selección sexual es relativamente débil en grupos monógamos mientras que en sociedades polígamas es altamente intensa. La poligamia se presenta normalmente en ambientes donde los recursos se encuentran distribuidos desigualmente. Así, algunos individuos son capaces de controlar una mayor cantidad o mejor calidad del recurso. Además, prevalece cuando un sexo ha sido liberado del cuidado parental. Miembros de este sexo pueden gastar más energía en la competencia intrasexual por recursos y parejas (Emlen y Oring 1977).

En el caso de los guppys el ambiente acuático es altamente heterogéneo en cuanto a distribución de los recursos, lo que ha condicionado con el tiempo un emparejamiento polígamo donde el macho solo tiene como función proveer el esperma en la producción de descendientes. Por su parte, las hembras ofrecen como cuidado parental el llevar los huevos en su vientre hasta el nacimiento de larvas vivas.



Los modelos de comportamiento resultan de estímulos externos y condiciones internas. Así, las hembras de *Poecilia reticulata* muestran cambios en la preferencia de pareja, lo cual tiene una base fisiológica, como lo argumentan Kodric-Brown y Nicoletto (2001). Los autores afirman que existen dos posibles razones para la disminución de la selectividad por parte de la hembra con la edad: primero, por un deterioro en la capacidad sensorial y por tanto en la habilidad de discriminar. Segundo, una disminución en la motivación. El análisis a partir de las hembras experimentadas muestra un comportamiento similar, lo que determina que la edad más que la experiencia determina la selectividad de la hembra.

Las hembras más jóvenes son más selectivas a la hora de escoger altas cualidades en sus parejas, esto sin copiar el comportamiento de las hembras más experimentadas como sucede en otros grupos de vertebrados. La corta duración del período receptivo (24–48 horas) puede influenciar estas tácticas reproductivas especialmente en hembras vivíparas capaces de almacenar esperma viable para inseminar múltiples crías. Esta característica puede determinar que las hembras jóvenes sean altamente selectivas (Kodric-Brown y Nicoletto 2001)

Algunos trabajos (McFarland 1999 y Nicoletto 2001) determinaron que las hembras más viejas muestran preferencias por movimientos vigorosos de cortejo por parte del macho, así, se podría concluir que los criterios de selección de las hembras cambian con la edad, alterando la selección de caracteres sexuales secundarios en los machos, incluyendo las tácticas de cortejo.

Estos caracteres sexuales secundarios en los machos, específicamente los que hacen parte de la ornamentación presentan covariaciones genéticas complejas. Los datos del trabajo de Brooks y Endler (2001) sugieren que los ornamentos están parcialmente asociados al cromosoma Y. Cada macho hereda y transmite a sus descendientes el supergen unido al cromosoma Y, que incluye los alelos responsables de los modelos de color (al menos 20) situados muy cerca de la sección no recombinante.

Existe una covariación positiva y negativa entre ornamentos lo cual puede tener complejos efectos en la evolución de los ornamentos debido a la selección indirecta. No se encontró una relación directa entre la ornamentación del macho y las cualidades genéticas debido a que diferentes ornamentos no actúan como un set completo de señales redundantes de cualidades

genéticas, pero es posible que actúen como señales de diferentes aspectos que se encuentran interrelacionados (Brooks y Endler 2001).

Aún no se puede establecer con certeza por qué las hembras pueden beneficiarse al escoger machos con características que pueden ser irrelevantes a la sobrevivencia y pueden ser una desventaja desde el punto de vista de la selección natural, pues esta pigmentación de los machos hace que sean mucho más visibles a los predadores.

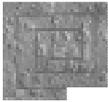
El atractivo para la hembra y el éxito de emparejamiento no son lo mismo, ya que el atractivo es solo un factor que influencia el éxito del emparejamiento y por lo tanto influye la selección sexual determinando el atractivo del macho, su competitividad y virilidad. Estos dos caracteres están genéticamente asociados. La selección sexual indirecta contribuye a la variación genética de los ornamentos entre machos de una población de guppies.

En general se puede establecer que las hembras que seleccionan a su pareja basándose en su atractivo sexual, tendrán hijos atractivos, consecuentemente el carácter atractivo será heredado. Así mismo, una hembra que escoge a su pareja con base al atractivo sexual tendrá más nietos que otras hembras y por lo tanto asegurará su éxito reproductivo (McFarland 1999).

Kodric-Brown y Nicoletto (2001) y Brooks y Endler (2001) han trabajado con poblaciones sometidas a una presión de predación baja a nula, por lo tanto el comportamiento sexual ha implicado un cortejo y una selección por parte de la hembra, mientras que en poblaciones de guppies sometidas a altas tasas de predación este comportamiento se ha disminuido.

La predación pasa a ser fuerza selectiva que influencia la evolución de características, una de ellas el comportamiento del cortejo que implica una selección sexual donde altos niveles de cortejo (movimientos y ornamentación) incrementan el éxito de emparejamiento pero también incrementan el riesgo de predación ante la vistosidad visual y posiblemente química.

Braun y Harper (1993) observaron que ante la presencia de predadores los machos de *Poecilia reticulata* eliminan el cortejo y aumentan las copulaciones forzadas, con la consecuente formación de menor cantidad de cigotos. Clint *et al* (2000) señalan cambios en



la alometría del gonopodio en poblaciones sometidas a altos niveles de predación como adaptación para facilitar la transferencia de espermatozoides ante copulaciones forzadas.

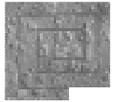
En general, los genes pueden influenciar el comportamiento en poblaciones de guppys mas no determinarlo, ya que son muchas las condiciones externas, como la predación, que interactúan.

## CONCLUSIONES

- En la selección intrasexual hay una carrera armamentista de los machos por conformar las mejores faneras que puedan permitir su elección como reproductores, para lo cual algunos machos se establecen en sistemas de apareamiento (leks), desde donde se exhiben llamando la atención de las hembras posibilitando el paso de sus genes.
- Componentes ornamentales en el macho y éxito de emparejamiento están asociados a la selección que de la pareja hace la hembra quien busca aumentar las probabilidades de éxito de su progenie.
- La selección sexual reviste mayor importancia en grupos polígamos y con baja presión de predación o igualmente depende de la edad de la hembra que selecciona.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALCOCK, J. 1998. Animal Behavior and evolutionary approach. Sixth edition. Sinaver associates, Inc. Publishers sunderland, Massachussets 444, 510-511
- BALMFORD, A. P. 1991. Mate choice on leks. *Trend Ecol Evol.* 6:87-92
- BRAUN, K. & HARPER, G. 1993. Effects of predator size and female receptivity on courtship behavior of captive-bred male Guppies. *Transactions of the Illinois State Academy of Science* 86(3): 127 – 132.
- BROOKS, R. & ENDLER, J. 2001. Direct and indirect sexual selection and quantitative genetics of male traits in Guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution* 55(5): 1002-1015.
- CARRANZA, J. 1994. Etología, Introducción a la ciencia del comportamiento. Universidad de Extremadura. Cáceres. Madrid España.
- CLINT, K.; JEAN-GUY, G.; GHADA, A. 2000. Geographical variation in the male intromitten organ of the trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*). *Canadian Journal of Zoology* 78(9): 1674-1680.
- DUGATKIN, L.A. & GODIN, J.J. 1993. Female mate copying in the guppy (*Poecilia reticulata*) age dependent effects. *Behav Ecol* 3: 289-292.
- EMLLEN, S. & ORING, L. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- FRANCO, K. 2002. Manejo en cautiverio de *Satanoperca demom*. Facultad de Ciencias Universidad de los Andes (tesis de pregrado).
- HAMILTON, W. & POULIN, R. 1999. Female preference and male nuptial colouration in the freshwater fish *Gobiomorphus breviceps*. Geographic variation among populations. *Canadian Journal of Zoology* 77(3): 463-469.
- HUTCHINGS, J.; BISHOP, T., MCGREGOR-SHAW, C. 1999. Spawning behaviour of Atlantic cod, *Gadus Morhua*: evidence of mate competition and mate choice in a broadcast spawner. *Canadian J. of Fish. and Aqua. Sci.* 56(1):97-104.
- IWANIUK, A. 2001. Interspecific variation in sexual dimorphism in brain size in Neartic ground skirrels (*Spermophilus spp*). *Canadian journal of Zoology* 79(5):759-765.
- KODRIC-BROWN; NICOLETTO, P. 2001. Age and experience affect female choice in the Guppy (*Pecilia reticulata*). *The American Naturalist* 157(3): 316-323.



McFARLAND, D. 1999. Animal behaviour. Psychobiology, ethology and evolution . Ed. Longman. 3ra edition. England. pag.103 – 124.

O' RIAIN, M. J & JARVIS, J. U. M. 1997. Colony member recognition and xenophobia in the naked mole.rat. Animal behaviour 53, 487-498

REZNICK, D.A.; BRYGA, H.; ENDLER, J. A. 1990. Experimental induced life- history evolution in natural population. Nature 346; 357-359.

WYATT, T. D. 2003. Pheromones and animal behaviour. Cambridge University Press 9