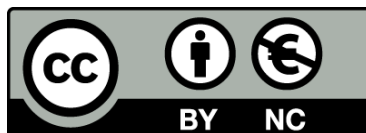




UNIVERSITAT<sub>DE</sub>  
BARCELONA

## Control social del atractivo en un sistema de elección de pareja basado en un sesgo estético

Eduardo A. García Galea



Aquesta tesi doctoral està subjecta a la llicència **Reconeixement- NoComercial 3.0. Espanya de Creative Commons.**

Esta tesis doctoral está sujeta a la licencia **Reconocimiento - NoComercial 3.0. España de Creative Commons.**

This doctoral thesis is licensed under the **Creative Commons Attribution-NonCommercial 3.0. Spain License.**

En la naturaleza observamos individuos que se comunican honestamente con otros aun cuando el engaño parece la opción más ventajosa. Esta tesis estudia mediante qué mecanismos la comunicación honesta se mantiene en uno de los escenarios donde más esperaríamos la corrupción del sistema por partes de los emisores: la elección de pareja basada en un sesgo estético por parte de las hembras. Bajo este escenario, los machos, que son los emisores de este sistema, resultan atractivos a las hembras, las receptoras, porque expresan aquellos caracteres sexuales que satisfacen un sesgo estético preexistente.

En esta tesis se estudia un mecanismo, al que llamamos “control social del atractivo”, en el que son los propios machos quienes velan por que sus competidores no expresen un atractivo mayor del correspondiente a su calidad. Para ello, se ha trabajado con el portaespada, *Xiphophorus hellerii*, al ser una especie candidata a presentar dicho mecanismo. A lo largo de sus tres capítulos, esta tesis testa una serie de hipótesis de cuya valoración conjunta se podrá argumentar si realmente el control social del atractivo podría ser un mecanismo real, y efectivo, que operase controlando la expresión honesta de aquellas señales intersexuales que explotan un sesgo estético.

Control social del atractivo

Eduardo A. García Galea

# Control social del atractivo

en un sistema de elección de pareja basado en un sesgo estético









Facultad de Biología

Departamento de Biología Animal

Programa de Doctorado en Biodiversidad (H0G01)

# **Control social del atractivo en un sistema de elección de pareja basado en un sesgo estético**

Memoria presentada por

**Eduardo A. García Galea**

para optar al grado de Doctor por la Universidad de Barcelona

Barcelona, julio de 2015

El doctorando,

Eduardo A. García Galea

La directora de tesis,

El director y tutor de tesis,

Dra. Dolors  
Vinyoles Cartanyà

Dr. José Domingo  
Rodríguez Teijeiro

Portada: Irene Jiménez Blasco.

Figura 3 (pág. 16): Compuesta a partir de fotografías distribuidas bajo licencia *creative commons* realizadas por:

- a. Antón Pérez ([flickr.com/photos/antonpm/8494955545/](https://www.flickr.com/photos/antonpm/8494955545/)).
- b. Stefano Corso ([commons.wikimedia.org/wiki/File:Larus\\_portrait.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Larus_portrait.jpg)).
- c. Mutari ([es.wikipedia.org/wiki/Circus\\_Circus\\_Las\\_Vegas#/media/File:Circus\\_Circus\\_Las\\_Vegas\\_-\\_002.jpg](https://es.wikipedia.org/wiki/Circus_Circus_Las_Vegas#/media/File:Circus_Circus_Las_Vegas_-_002.jpg)).
- d. Reza Patrana ([flickr.com/photos/rezthedoctor/3858871520/](https://www.flickr.com/photos/rezthedoctor/3858871520/)).

Resto de figuras: Eduardo A. García Galea.

*A mis abuelas Lola y Rosita.*





## Agradecimientos

Tal y como parece funcionar el universo, es muy improbable que este pequeño pedazo de información que ahora el lector sostiene haya podido aparecer aleatoriamente. ¿Cuántos monos, con su correspondiente máquina de escribir, hubiesen hecho falta? Probablemente más de los que jamás existirán. Como sospechará, el origen de toda esta información es el resultado de mucho esfuerzo tanto mío como de otros, del desgaste de muchas almohadas y de un escenario en el que fue posible la ejecución de dicho esfuerzo. Es por ello que las primeras líneas que quiero el lector lea, curiosamente las últimas que escribo, sean las de mi más sincero agradecimiento a aquellas personas que me han ido ayudando durante todo este tiempo.

Hay quien argumenta que si en este país la mayoría de adoquines aún permanecen en el suelo en lugar de sobre el cráneo de alguien, es por el apoyo y sustento que han proporcionado las familias durante estos años de incertidumbre. Doy fe de ello. Debo acordarme aquí, entonces, en primer lugar, de mi padre, mi madre y mi hermano por ser el componente basal del escenario que me ha permitido seguir andando aunque sea cojeando. También he de incluir aquí a mi abuela Lola y a mi tío Antonio con los que he vivido durante muchos años. Una proporción no menor de la materia que forma mi cuerpo a día de hoy fue no hace mucho un cocido, un salmorejo, una sopa de gato, un gazpacho o cualquier otro plato de mi abuela.

Aún fuera del componente académico, debo hacer especial mención a los doctores Oscar Gallego e Isidro Gracia, así como a todo el personal del Hospital de la Santa Creu i Sant Pau, por haber sido capaces de convencer a la Parca de que aplazase mi partida a cambio, eso sí, de una pequeña entrada.

Dentro ya del mundo académico, el primer agradecimiento sólo puede ir a mis directores Dolors y Domingo, por haber creído y confiado en mí y a Noëlle por inspirarme una visión de la realidad bastante menos turbia de la que yo suelo tener. Gracias a todos. También gracias a Toni Tomás por su ayuda totalmente desinteresada así como a Alberto Maceda, Jordi Guinea y todo el personal del estabulario húmedo de la Universidad de

Barcelona. También ha habido muchos compañeros y amigos que en algún momento me han echado una mano o simplemente acompañado. Gracias Laia, Daisy, Natalia, Julia, María, Ferran, Irene (es la autora de la portada), Inés, Víctor y a los que seguro olvido. Gracias.

# Contenidos

<b>Introducción general</b>	<b>9</b>
Qué es la comunicación animal	10
Honestidad, fiabilidad e intereses	12
La economía de una señal	15
Nuestro escenario de estudio	22
<b>Objetivos y estructura de la tesis</b>	<b>29</b>
<b>Metodología general</b>	<b>33</b>
<b>Capítulo I: Verificación de las hipótesis fundamentales del control social del atractivo</b>	<b>41</b>
Sección I.I. La intolerancia al atractivo	42
Sección I.II. Intolerancia al atractivo dependiente del tamaño	51
<b>Capítulo II: Costes en los que se fundamenta el control social del atractivo</b>	<b>59</b>
Sección II.I. El coste intrasexual de la derrota	60
Sección II.II. El coste intersexual de la derrota	68
<b>Capítulo III: Capacidad de expansión y de control de la intolerancia al atractivo</b>	<b>81</b>
Apéndice: Código de las simulaciones del capítulo III	96
<b>Discusión general</b>	<b>105</b>
Sobre la existencia de un control social del atractivo operativo en el portaespada	107
Sobre el sistema social del portaespada	112
Sobre el control social del atractivo respecto otros mecanismos de fiabilidad	116
<b>Conclusiones</b>	<b>121</b>
<b>Bibliografía</b>	<b>125</b>



# Introducción general

“¿Por qué los sistemas de señalización no son destruidos por el engaño?  
En este sentido, animales y humanos tenemos mucho en común.”

John Maynard-Smith y David Harper, 1995.

Los individuos generalmente se comunican honestamente aun en contextos en los que la mentira parece la mejor opción. ¿Por qué? ¿Nos equivocamos al pensar que mentir sería la mejor estrategia? ¿Acaso es imposible mentir? ¿Existe algún tipo de control que prevenga la deshonestidad? La presente introducción abordará estas cuestiones dentro del marco teórico de la comunicación animal evidenciando por el camino cuál es la motivación de la presente tesis. Una vez hecho esto, se presentará el organismo que usaremos como modelo de estudio, el portaespada *Xiphophorus hellerii*.

Cabe remarcar aquí que en la literatura referente a la comunicación animal, como me imagino en cualquier otra disciplina, uno puede encontrar una terminología algo variable según el autor que se lea. Este es un fenómeno habitual al intentar discretizar el continuo que nos rodea, sin embargo, más allá de las etiquetas que aquí haya podido adoptar con el fin de articular la explicación, mi objetivo último es transmitir ese sentido común que en cualquier disciplina uno termina por adquirir y le permite abordar problemas futuros, incluso aunque éstos no se puedan encorsetar perfectamente dentro de lo etiquetado hasta la fecha.

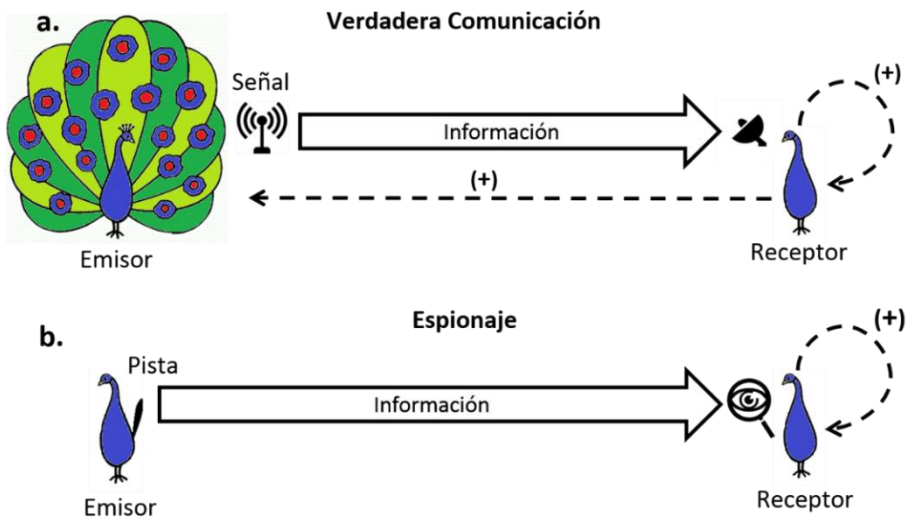
## Qué es la comunicación animal

Entendemos por comunicación toda transferencia de información derivada de la expresión de una señal, ya sea una estructura o una conducta, y su posterior recepción (figura 1a). En un evento comunicativo, entonces, existen como mínimo dos actores: un emisor que expresa una señal y un receptor que la percibe. Hablamos de una transferencia de información porque el receptor está adaptado a percibir la señal y responder a ella modificando su conducta en beneficio<sup>1</sup> propio. Es decir, la incertidumbre del receptor respecto a qué conducta es la más adecuada se ve reducida por la percepción de la señal, lo cual implica una transmisión de información. Además, en un evento de verdadera comunicación, el emisor está adaptado a expresar una señal tal que genere una respuesta sobre el receptor

---

<sup>1</sup> Entendemos por algo “beneficioso” para un individuo todo lo que incrementa su eficacia biológica y por “costoso” todo aquello que la reduzca.

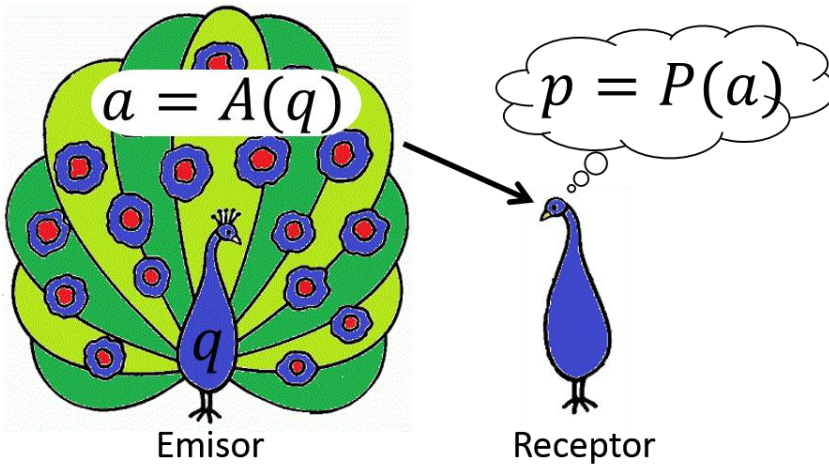
que le beneficie a él también. Para que se dé verdadera comunicación, entonces, tanto la señal del emisor como la respuesta del receptor deben ser adaptaciones dentro de este mismo contexto de comunicación [1]. Puede ocurrir, sin embargo, que el receptor responda a una estructura o conducta que el emisor no expresa a tal fin. En este caso hablamos de “espionaje” y la estructura o conducta a la que el receptor responde la denominamos “pista” [2](figura 1b). Probablemente, la mayoría de casos de comunicación deriven de un caso de espionaje a través de un proceso de ritualización [3,4]. Mediante la ritualización, el emisor experimenta una adaptación de su pista impulsada por los beneficios que se obtienen al cambiar la respuesta del receptor. A través de la ritualización las pistas se convierten en señales que suelen ser más conspicuas, redundantes y estereotipadas.



**Figura 1.** Cuando se da verdadera comunicación (a), un emisor expresa una señal que transmite cierta información a un receptor que responde alterando su comportamiento. Dicha respuesta repercute positivamente sobre la eficacia biológica de ambos individuos. De hecho, tanto el origen evolutivo de la señal como el de la respuesta a la misma se basan en estos beneficios. El espionaje (b) es un proceso algo más rudimentario y probablemente el estado precursor de la verdadera comunicación. Ocurre cuando un receptor se adapta a percibir y responder en beneficio propio a alguna estructura o conducta, la pista, que el emisor no expresa a tal fin. Terminología según Maynard-Smith y Harper [1].

## Honestidad, fiabilidad e intereses

Entendida así la comunicación, podemos pensar en el receptor como un individuo cuyo comportamiento óptimo depende de cierta información que posee el emisor, a la cual no tiene más acceso que la inferencia que pueda realizar de ella mediante la señal que el emisor le muestra [5]. En este contexto, entendemos que el emisor es honesto cuando la señal que expresa permite al receptor realizar una inferencia correcta de la información que le es oculta (figura 2). Cuando el emisor es honesto, entonces, el coste que implica para el receptor atender a la señal se ve claramente compensado por los beneficios de una correcta inferencia de la información. Evidentemente, a un receptor siempre le resultará beneficioso que el emisor sea honesto, sin embargo, dentro de una población de posibles emisores siempre podrá existir cierta proporción de individuos deshonestos siempre que éstos no sean lo suficientemente frecuentes como para provocar que el balance final del receptor sea negativo [6]. Si el receptor alcanzase dicho balance negativo, el sistema dejaría de ser fiable y en con-



**Figura 2.** Normalmente el receptor está interesado en cierta información,  $q$ , que posee el emisor a la cual no tiene acceso directo. A lo que sí tiene acceso es a la señal,  $a$ , que el emisor expresa en función de  $q$ . Mediante la percepción de  $a$ , el receptor obtiene  $p$  que es la estimación de  $q$  en la que el receptor basará su respuesta. En consecuencia, un emisor será honesto cuando  $p=q$ , es decir cuando el receptor infiera correctamente la información que le interesa mediante la percepción de la señal.



secuencia sería evolutivamente inestable [7]. Teniendo en cuenta lo importante que parece ser para la fiabilidad del sistema que los emisores deshonestos no abunden, cabe preguntarse hasta qué punto éstos se van a ver evolutivamente presionados a favor de ser deshonestos. La respuesta a ello depende de cuál sea la relación de intereses existente entre emisor y receptor, ya que es lo que determinará si el emisor se podría beneficiar, o no, de una señalización deshonestas. En este sentido, distinguimos tres escenarios con distintos tipos de intereses: comunes, divergentes u opuestos.

### ***Intereses comunes***

Cuando la respuesta más beneficiosa para el emisor es aquella que el receptor realizará ante una señal honesta, nos encontramos en un escenario de intereses comunes. Evidentemente, entonces, bajo este escenario, la fiabilidad del sistema está garantizada. La situación típica en la que encontramos intereses comunes se da en la comunicación entre individuos emparentados [7], ya que los beneficios que el receptor obtiene de una señal honesta también repercuten sobre el emisor vía eficacia inclusiva. Por ejemplo, las abejas (*Apis mellifera*) de una misma colmena están emparentadas y entre ellas existe un gran intercambio de información mediante multitud de señales [8–10]. Dado que el éxito de cada abeja depende del éxito global de la colmena, la única comunicación razonable entre ellas es la honesta. Otro escenario evidente de intereses comunes, en este caso sin parentesco entre los interlocutores, se da cuando la comunicación forma parte de un fenómeno de cooperación. Por ejemplo, el pájaro guía (*Indicator indicator*) señala honestamente la ubicación de las colmenas de abejas tanto al ratel (*Mellivora capensis*) como al humano (*Homo s. sapiens*) para así acceder a las larvas que quedarán expuestas durante la extracción de la miel [11].

### ***Intereses divergentes***

Hay divergencia de intereses cuando la respuesta del receptor que más interesa al emisor es independiente de si la señal es honesta o no. En consecuencia, cuando los intereses divergen, *a priori* podrían surgir emisores deshonestos en suficiente proporción como para impedir la fiabilidad del

sistema. El escenario de intereses divergentes por antonomasia es el de la competencia intersexual, la cual se da cuando hay comunicación entre individuos de distinto sexo durante la elección de pareja [7]. En este contexto, las hembras -aunque a veces también los machos- infieren la calidad<sup>2</sup> de sus potenciales parejas a través de la valoración de ciertas señales intersexuales que los machos expresan a tal fin<sup>3</sup> [12]. La divergencia de intereses radica en que mientras a las hembras les interesa inferir correctamente la calidad de los machos, a éstos les interesa señalar que son de la mejor calidad posible mediante el grado de atractivo, independientemente de si realmente lo son o no, para así ser escogidos [7]. Dentro de este contexto, existe una situación en donde una hipotética expansión de la deshonestidad parece especialmente plausible. Los individuos de una especie pueden mostrar una serie de sesgos estéticos, ya sean de origen sensorial o cognitivo que provocan que respondan más intensamente a un tipo o forma de estímulo concreto. En algunas especies, entonces, ocurre que los machos explotan el sesgo de las hembras expresando señales intersexuales que satisfacen dichos sesgos para así atraerlas con mayor facilidad [13]. Por ejemplo, el canto de los machos de la rana Túngara (*Engystomops pustulosus*) parece ser una adaptación para atraer a las hembras mediante la emisión de las frecuencias sonoras que más intensamente estimulan su aparato auditivo [14].

### **Intereses opuestos**

En una situación de intereses opuestos los dos individuos involucrados en la comunicación compiten por algún recurso y actúan como emisores y receptores al mismo tiempo [7]. En este contexto, ambos individuos pretenden estimar cuál es la capacidad de lucha del contrincante para decidir si luchar por el recurso o retirarse y cedérselo al contrario. Aquí hay una clara oposición de intereses ya que a cualquiera de los dos le interesa que su contrincante se retire mientras que al contrincante le interesa lo

---

<sup>2</sup> La calidad de un individuo para otro del sexo contrario hace referencia a la eficacia biológica de la descendencia que éste obtendría al aparearse con aquél.

<sup>3</sup> También nos referiremos a estas señales intersexuales como señales de atractivo o atractivas. A un emisor que exprese intensamente una señal intersexual lo llamaremos un emisor atractivo.

opuesto. En este contexto también cabría esperar la aparición de individuos deshonestos ya que *a priori* parece beneficioso señalar una mayor capacidad de lucha de la que se dispone a fin de disuadir con mayor facilidad al contrincante [15]. Uno de los escenarios de intereses opuestos más estudiado es el de la competencia intrasexual, es decir, cuando individuos de un mismo sexo compiten por el acceso a individuos del sexo opuesto [7]. Un buen ejemplo de señales expresadas en este escenario son las denominadas insignias o marcas de estatus [16,17] que los machos de algunas especies expresan para señalar su estatus jerárquico [18–20], tales como el babero negro del gorrión común (*Passer domesticus*) [21] o del lúgano (*Spinus spinus*) [22].

Parece ser, entonces, que cuando los intereses divergen o se oponen cabría esperar una expansión lo suficientemente grande de emisores deshonestos como para desestabilizar el sistema. De aquí deducimos que entre individuos con intereses divergentes u opuestos no debería existir comunicación ya que en caso de haber existido ésta habría sido corrompida por los emisores y posteriormente desatendida por los receptores. Sin embargo, esto es falso ya que no cabe duda de que sí existe comunicación entre individuos con intereses divergentes u opuestos. Una solución a esta aparente paradoja sería la existencia de algún mecanismo de fiabilidad que previniese a los emisores de ser deshonestos [4,7]. La clave para comprender estos mecanismos de fiabilidad radica en la naturaleza de las señales que los emisores expresan y en los costes a los que se exponen al hacerlo.

## La economía de una señal

Expresar una señal tiene un coste independientemente de la relación de intereses existente entre emisor y receptor. Toda señal debe ser perceptible por su receptor y en consecuencia es imprescindible para el emisor invertir en ella para que la información se transmita lo más eficazmente posible. Llamamos “coste de eficiencia” a esta inversión ineludible que el emisor debe realizar [23] (figura 3a y b). Además, añadido a éste, puede existir otro coste al que denominamos “coste estratégico” de la señal [1,5] (figura 3c y d). Este coste extra es en muchos casos fundamental para com-



**Figura 3.** Ciertas señales (a y b) no implican más coste del necesario, el denominado coste de eficiencia, para ser percibidas correctamente por los receptores. Son habituales en escenarios de intereses comunes. Sin embargo, existen señales (c y d) sobre las que recae un coste extra, el coste estratégico. Éstas son frecuentes en escenarios de intereses opuestos y sobre todo divergentes en donde los emisores compiten por la atención de los receptores.

prender la estabilidad de una señalización honesta cuando no existen intereses comunes. Entonces, teniendo en cuenta los costes que un emisor debe asumir, podemos hablar de señales sin o con un coste estratégico añadido (Tabla I).

	Señal	Intereses	Fuente de honestidad
Sin coste añadido	Índice	Cualquiera	Imposible mentir porque la señal se construye a partir de la cualidad señalizada.
	De coste mínimo	Comunes	Por definición honesta porque solo se da cuando los intereses de emisor y receptor son comunes.
Con coste añadido	Hándicap	Divergentes	Honestidad basada en los costes estratégicos inherentes a la producción, mantenimiento o uso de la señal.
	Convencional	Opuestos	Honestidad basada en los costes estratégicos que los emisores deshonestos sufren derivados de la misma respuesta de los receptores

**Tabla I:** Resumen de los cuatro tipos de señales más habituales.

## **Señales sin coste estratégico añadido**

Observamos este tipo de señales cuando la deshonestidad del emisor está prevenida por otros factores que no son el propio coste de la señal. Se dan cuando la deshonestidad es imposible dada la relación causal entre la información que se señala y la propia señal (índices) o simplemente no tiene sentido dada la relación de intereses entre los interlocutores (señales de coste mínimo).

**Índice:** En ocasiones la señal es una consecuencia directa de la información que se transmite, por lo tanto, independientemente de la relación de intereses, no es posible una señalización deshonesto [1]. El índice clásico es consecuencia de una serie de limitaciones morfológicas directamente derivadas de la característica que la señal pretende informar. Por ejemplo, la gravedad del canto de algunas ranas es un índice de su tamaño corporal ya que las ranas de menor tamaño, precisamente debido a su menor tamaño, realizan cantos más agudos [24]. Otro índice que vale la pena mencionar se basa en la ejecución de algún patrón conductual para el que se precisa una buena condición física y que, precisamente, señala dicha cualidad. Por ejemplo, la gacela de Thomson (*Eudorcas thomsonii*), y muchos otros antílopes, realizan la conducta del *stotting*: empiezan a saltar frenéticamente como si rebotasen contra el suelo y con las extremidades bien rígidas, cuando un depredador las acecha [25]. Las gacelas de Thomson sobre todo realizan el *stotting* ante depredadores cuya estrategia es perseguir a la presa hasta fatigarla como el licaón (*Lycaon pictus*), que prefieren perseguir aquellas gacelas que realizan el *stotting* a menor ritmo. Además, aquellas gacelas que son perseguidas pero finalmente huyen, realizan el *stotting* con mayor probabilidad y durante más tiempo que las que son capturadas [26]. Parece ser, entonces, que las gacelas señalizan mediante el *stotting* cuál es su condición física y en consecuencia cuán probable es para un depredador capturarlas. El *stotting* es un índice ya que sólo podrá ejecutarse adecuadamente si realmente el individuo se encuentra en buena condición. Un último, y curioso, ejemplo de índice que merece la pena mencionar se da cuando un animal señala que “conoce” cierta información mediante una señal sólo realizable si realmente se dispone de dicha información. Por ejemplo, mirar fijamente hacia la localización de un depredador que está escondido y al acecho señala sin lugar a

dudas que la presa conoce la ubicación del depredador y que probablemente será inútil proseguir con la caza porque se ha perdido el efecto de la sorpresa por parte del depredador [27].

**Señal de coste mínimo:** Este tipo de señal ocurre cuando emisor y receptor tienen intereses comunes. Bajo este escenario, ya que a ambos interlocutores desde un buen principio les beneficia una comunicación honesta, se seleccionan señales lo menos costosas posibles [4]. Los casos descritos más arriba para caracterizar un escenario de intereses comunes, como por ejemplo las señales entre abejas tales como la danza para indicar la ubicación de los parches de alimento [10], son todos ejemplos de comunicación mediante señales de coste mínimo.

### **Señales con coste estratégico añadido**

Cuando no hay intereses comunes y no estamos ante un índice, es el coste estratégico de la señal, o coste añadido, lo que finalmente mantiene la fiabilidad del sistema [4,28]. La esencia de todo coste estratégico es siempre la misma: un coste que el emisor sufre si es deshonesto que contrarresta los beneficios de mentir, lo cual hace de la honestidad la opción más eficaz [28]. Según el origen de dicho coste podemos hablar de señales con coste estratégico independiente o de coste estratégico dependiente de la respuesta del receptor.

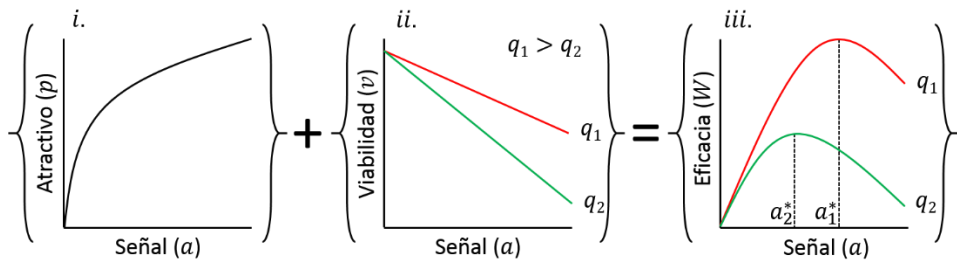
**Señales con coste estratégico independiente del receptor:** En este tipo de señales, el coste estratégico deriva de su producción y/o mantenimiento. Las señales más célebres de esta categoría son los “hándicaps” [29–31] que machos de muchas especies expresan a modo de señal de atractivo y a partir de las cuales las hembras escogen pareja. Un hándicap es una señal que implica una pérdida de viabilidad<sup>4</sup> a cualquier macho que la exprese sea honesto o no, es decir, independientemente de si su señal se corresponde o no con su calidad [5]. El deterioro de la viabilidad puede tener orígenes de muy diversa índole como por ejemplo un desmesurado coste energético de producción o porte tal y como el que deben pagar los

---

<sup>4</sup> La viabilidad de un individuo es su probabilidad de supervivencia. Las presiones selectivas que favorecen la viabilidad del individuo conforman la denominada selección funcional.

machos de la mosca *Cyrtodiopsis dalmanni* al expresar sus pedúnculos oculares [32]. Dicho coste, en lugar de energético, también puede basarse en algún tipo de incompatibilidad entre la expresión de la señal y alguna función vital. Por ejemplo, la expresión de señales de color basadas en carotenos, y también en otros tipos de pigmento [33], pueden limitar la disponibilidad de estas moléculas en el organismo y, en consecuencia, suponer un deterioro de la función inmunológica. El pico rojo del diamante mandarín (*Taeniopygia guttata*) es un buen ejemplo de ello [34]. Este tipo de señales de color, además, al incrementar la vistosidad de su portador también pueden derivar en un incremento del riesgo de detección y depredación [7]. Esto es lo que ocurre tanto en el espinosillo (*Gasterosteus aculeatus*) como en el guppy (*Poecilia reticulata*), ya que en ambas especies la coloración de los machos es más intensa en zonas libres de depredadores visuales [35,36]. Más allá del formato particular del hándicap, el mecanismo de fiabilidad subyacente es el mismo: si se incrementa la intensidad de una señal intersexual basada en un hándicap, el emisor se beneficia de un incremento de su atractivo, lo cual implica una mayor probabilidad de apareamiento, pero a la vez se ve perjudicado por una pérdida de viabilidad como en los casos anteriormente citados. La característica que hace de los hándicaps señales incorruptibles es que mientras la ganancia de atractivo al incrementar la señal es menor a mayor expresión de la señal (figura 4i), la pérdida de viabilidad se mantiene, al menos, constante y es mayor cuanto de peor calidad sea un macho [5](figura 4ii). De este modo, bajo un hándicap, el nivel de expresión óptima de una señal intersexual crece con la calidad del emisor (figura 4iii).

**Señales con coste estratégico dependiente del receptor:** Existen señales emitidas en escenarios sin intereses comunes, y que no son índices, sin ningún coste añadido a su producción o mantenimiento. Dado, entonces, que la forma que toma la señal no tiene relación ni con la información que transmite ni con sus costes estratégicos se suele hablar de “señales convencionales” [37]. Un buen ejemplo dentro de la especie humana son los cinturones de color usados para indicar el grado de experiencia en muchas artes marciales, donde qué nivel significa cada color es una mera convención. El coste estratégico que recae sobre una señal convencional es un



**Figura 4.** Síntesis gráfica de la formalización matemática que hizo Grafen [5] del modelo verbal del hándicap propuesto por Zahavi [29–31]. El beneficio de la expresión de una señal basada en un hándicap (i) es un incremento, aunque cada vez menos acusado, del atractivo. Por otro lado, también existe un coste (ii) que implica una pérdida de viabilidad que es más intensa en individuos de peor calidad ( $q$ ). Ambas partidas resultan en un atractivo óptimo ( $a^*$ ) que es mayor cuanto mayor sea la calidad del emisor (iii).

coste potencial que un individuo sufrirá como consecuencia de la respuesta del receptor a una señal deshonestas. Este coste puede interpretarse, entonces, como una reprimenda de los receptores a los emisores tramposos. Es por ello que a esta conducta se la denomina “castigo”. Dado que este mecanismo depende de la respuesta de otros individuos, habitualmente se hace referencia a él como “control social del engaño” [38]. Las señales convencionales se han considerado también como un tipo de señal de coste mínimo ya que su producción y mantenimiento son de bajo coste [4]. Sin embargo, merece la pena distinguir éstas señales de aquellas ya que la fiabilidad de un sistema basado en señales convencionales sí depende de la existencia de un coste estratégico, mientras que la de uno basado en las señales de coste mínimo descritas anteriormente, no. Un interesante ejemplo de señal convencional controlada socialmente mediante el castigo se da en un escenario de intereses opuestos: las anteriormente mencionadas marcas de estatus como las que presenta el gorrión común [21] o el lúgano [22]. Mediante esta señal los machos deciden parte de las contiendas sin llegar a la agresión [39]. Simplemente, dado un encuentro, el individuo de mayor marca decide no agredir y el de menor marca decide huir. Un individuo sólo decide agredir si el oponente ostenta una marca similar a la suya. De esta manera, a un individuo de poca capacidad de lucha por un lado le resultaría beneficioso expresar una marca mayor de la que le corresponde, ya que vencería a sus iguales sin luchar, pero al mismo tiempo incurriría en el coste de luchar contra oponentes



más fuertes que él. Si este coste es lo suficientemente alto, la honestidad se mantendrá [15](tabla II). Este es exactamente el mismo motivo por el que a ningún aprendiz de karate se le ocurrirá jamás, si es que está en su sano juicio, acudir a un campeonato luciendo un cinturón negro.

$v$ : Beneficio de la victoria.

$c$ : Coste de luchar contra un igual.

$d$ : Coste para un débil al luchar contra un fuerte.

	$A$	$B$
$A$	$0,5v - c$	$v$
$B$	$0$	$0,5v - c$
$A^{(B)}$	$-d$	$v$

Eficacia de  $B$ :  $0,25v - 0,5c$

Eficacia de  $A^{(B)}$ :  $0,5v - 0,5d$

$A^{(B)}$  no podrá invadir si:  $d > 0,5v + c$

**Tabla II.** Simplificación de la matriz de recompensas del juego propuesto por Enquist [15] para formalizar el funcionamiento de las señales convencionales. Se parte de una población de individuos fuertes y débiles a igual proporción en la que se conviene señalar  $A$  si se es fuerte o  $B$  si se es débil. Independientemente de la señal que se exprese, un individuo agredirá a todo contrincante que señalice lo mismo que él. Cuando se encuentren individuos que no señalizan lo mismo, el individuo que señala  $B$  huirá directamente. La posible señalización deshonestas que nos podemos plantear aquí es la de un individuo débil mostrando  $A$  en lugar de  $B$  representado en la matriz como  $A^{(B)}$ . Sin embargo, esta estrategia supone tener que asumir el coste de luchar contra individuos fuertes ( $d$ ). Si dicho coste es lo suficientemente alto, será más eficaz para un individuo débil seguir respetando la convención inicial y señalar  $B$ .

Queda claro, entonces, que la efectividad de todo coste estratégico a la hora de mantener la fiabilidad de un sistema depende dramáticamente de que la magnitud de dicho coste sea la suficiente como para contrarrestar los beneficios de la deshonestidad. Este es probablemente uno de los mayores inconvenientes a la hora de asumir con certeza que un coste estratégico es el responsable de la fiabilidad de un sistema. Efectivamente, se suelen detectar indicios a favor de la existencia de costes asociados a la

expresión de una señal, pero habitualmente no queda claro si realmente existen o si son lo suficientemente intensos como para prevenir la expansión de emisores deshonestos [40]. Esto es especialmente preocupante en aquellas situaciones donde el beneficio de mentir es particularmente suculento. Por ejemplo, según lo expuesto en la tabla II, los machos señalarán honestamente su capacidad de lucha siempre que  $d > 0.5v + c$ . Evidentemente, el beneficio de vencer ( $v$ ) dependerá del recurso por el que se compita. En consecuencia, este sistema comunicativo tiene más probabilidades de mantenerse fiable cuando se compita por un trozo de alimento que por el acceso a las hembras [39,41].

En definitiva, la búsqueda de posibles fuentes de un coste estratégico lo suficientemente intenso es el objetivo último de todo estudio sobre el porqué de la comunicación honesta, no mediada por índices, entre individuos sin intereses comunes. La presente tesis, como veremos ahora, no es excepción de ello.

## Nuestro escenario de estudio

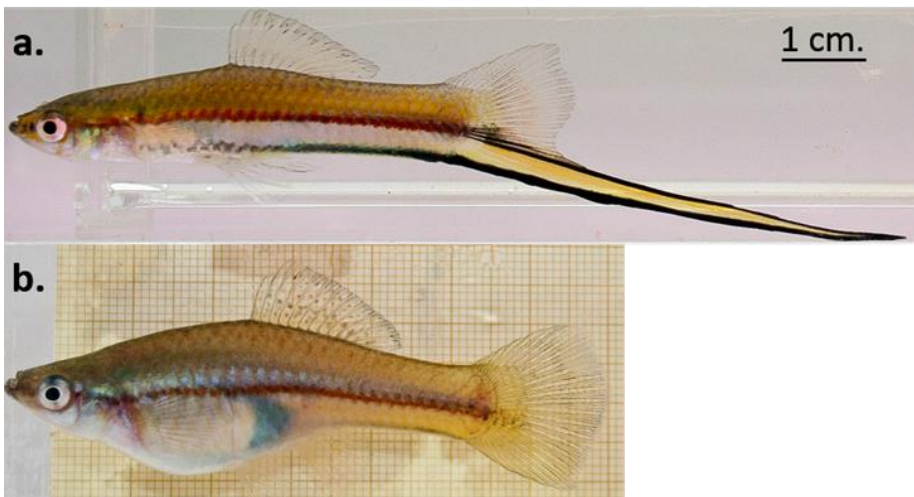
En la presente tesis estudiaremos un sistema comunicativo en un escenario de intereses divergentes cuyos emisores parecen, *a priori*, especialmente predispuestos a señalar deshonestamente. Se trata de un fenómeno de selección intersexual donde los machos expresan una señal que explota los sesgos estéticos preexistentes de las hembras para atraerlas. La explicación habitual para la fiabilidad de este tipo de sistemas es que la señal termina por convertirse en un hándicap [28], pero aquí exploraremos mecanismos alternativos. Hasta el momento, sólo hemos entendido la deshonestidad del emisor como una estrategia que no interesa en absoluto a los receptores. Sin embargo, en sistemas de selección intersexual como el que estudiaremos, es razonable pensar que los machos deshonestos (aquellos que son atractivos sin poseer la calidad que la hembra realmente prefiere), además de perjudicar a las hembras también perjudican a los machos honestos legítimamente atractivos (aquellos que además de atractivos son de calidad). Cabe plantearse, entonces, si en estas circunstancias no podría desarrollarse un control social del engaño, mediado por un castigo infligido a los machos deshonestos por parte de los honestos, al que denominaremos “control social del atractivo”. Dicho castigo derivaría

de un proceso de competencia intrasexual en el que los machos se habrían adaptado a usar la señal intersexual de sus competidores, originada fuera de este contexto intrasexual como un elemento para atraer a las hembras, a modo de pista para decidir qué rivales agredir con el fin de impedir su acceso a las hembras. De este modo, dirigiendo las agresiones preferencialmente a aquellos competidores más atractivos, únicamente los machos de mayor capacidad de lucha, es decir, los dominantes, podrían expresar los mayores atractivos sin ser castigados con una reducción de su acceso a las hembras. Para que esto garantizase la fiabilidad del sistema a ojos de las hembras, entonces, sería imprescindible que la calidad de los machos estuviese relacionada con su capacidad de lucha, hecho que lejos de ser descabellado es una situación muy común [42]. En definitiva, planteamos la existencia de un mecanismo intrasexual capaz de garantizar la fiabilidad de un sistema intersexual. Esta situación es bien conocida en aquellos casos en los que las hembras terminan por utilizar señales de origen intrasexual, tales como las marcas de estatus, a modo de pista para elegir pareja [41,43,44] como por ejemplo parece ocurrir en el espinosillo [45,46]. Dado que sobre este tipo de señales ya opera un mecanismo de fiabilidad, como el descrito para las señales convencionales, no es posible que los machos puedan ser deshonestos. Sin embargo, la situación planteada aquí es distinta: una señal genuinamente intersexual siendo *a posteriori* controlada intrasexualmente mediante un mecanismo adaptado a tal fin.

Para explorar la posibilidad del control social del atractivo requerimos, entonces, de una especie modelo que cumpla las siguientes condiciones: 1) expresión de una señal intersexual potencialmente deshonesto como las adaptadas a explotar un sesgo preexistente de la hembra, 2) existencia, además, de competencia intrasexual y 3) relación entre capacidad de lucha y calidad de los machos. En esta tesis nos hemos valido del portaespada, *Xiphophorus hellerii* Heckel, 1898 (figura 5) para testar las hipótesis que más adelante se plantean.

## **El portaespada**

El portaespada es un actinopterigio de la familia de los pecílidos que se encuentra en ríos centroamericanos de vertiente atlántica, desde el río Nautla, en Méjico, hasta Honduras [47]. Como buen pecílido, es una especie ovovivípara. El macho (figura 5a) transfiere el esperma a la hembra (figura 5b) mediante un órgano copulador, el gonopodio, derivado del tercer, cuarto y quinto radio de la aleta anal [47,48]. Las hembras pueden almacenar el esperma así transferido y utilizarlo en sucesivas gestaciones de unos treinta días tras los cuales paren entre 20 y 200 crías[47,48]. Una vez alcanzados aproximadamente los diez meses de vida, los alevines maduran sexualmente [47,48]. En este momento, los machos deceleran su crecimiento de tal modo que se estabilizan en unos 5-6 cm de longitud estándar mientras que las hembras crecen algo más [47,48]. Además de por la mencionada disminución del crecimiento, la maduración sexual de los machos está marcada por el desarrollo del gonopodio y por la aparición



**Figura 5.** Macho (a) y hembra (b) del portaespada (*Xiphophorus hellerii*). El macho destaca por presentar la espada: una prolongación de los radios inferiores de la aleta caudal rodeada por un margen negro. El abultado abdomen de la hembra es debido a los embriones en gestación que alberga en su interior, los cuales se aprecian externamente por una mácula negra en ambos flancos posteriores del abdomen. Dicha mácula además, parece estimular el cortejo de los machos [151].

del carácter que da nombre a la especie<sup>5</sup>: la espada, la cual es la señal intersexual [49–51] con la que en esta tesis se ha trabajado.

Las hembras presentan un sesgo estético que favorece a los machos de mayor “tamaño aparente” indistintamente de si dicho tamaño se debe al tamaño corporal o a la longitud de la espada [52]. Este sesgo explicaría por qué las hembras prefieren machos grandes [53,54] y de espadas largas [49]. Además, parece ser un sesgo ancestral presente antes de la aparición de la espada [55–57], lo que apoya la hipótesis de que los machos están explotando un sesgo preexistente en las hembras inicialmente desarrollado para favorecer a los machos de mayor tamaño corporal. Incluso se ha especulado sobre la posibilidad de que sesgos similares expliquen la evolución de señales intersexuales presentes en otros pecílidos que, al igual que la espada, son expansiones de alguna aleta impar [58]. La espada parece ser, entonces, una forma más económica de satisfacer el sesgo de la hembra que el propio desarrollo corporal. De hecho, en los machos mal alimentados se favorece el desarrollo de la espada en detrimento del tamaño corporal [54]. Sin embargo, a pesar de los beneficios de una espada larga, existe una correlación positiva entre el tamaño real de los machos y la extensión de ésta [59,60]. De este modo, el tamaño aparente de los machos es una buena forma de inferir el tamaño corporal de éstos. Debería existir, entonces, algún mecanismo de fiabilidad que evitara que un macho expresase una espada más larga de la que le correspondería por su tamaño. La hipótesis más apoyada en este sentido es que la espada es un hándicap para su portador. La espada impone un coste extra durante el desplazamiento [61] y el desarrollo del cortejo<sup>6</sup>[62]. Además, la espada parece incrementar el riesgo de depredación. Los machos de poblaciones con presencia de depredador tienen espadas proporcionalmente menores

---

<sup>5</sup> El género al que pertenece esta especie también es una alusión a la presencia de la espada. *Xiphophorus* del griego *xipho*: espada y *phorus*: portador.

<sup>6</sup> Para atraer a las hembras, los machos también realizan un cortejo ante ellas. El cortejo es una señal dinámica de atractivo, la intensidad del cual también influye sobre las posibilidades de ser elegido para el apareamiento. Durante el cortejo, el macho se ubica muy cerca de la hembra y perpendicular a ella, con la aleta dorsal bien extendida, y realiza un frenético movimiento hacia delante y atrás adoptando en ocasiones una postura sigmoidea. De hecho, dada la forma del cortejo, es razonable sospechar que éste también es una adaptación de los machos para aparentar un mayor tamaño ante las hembras.

[60] y el Tetra mejicano, *Astyanax mexicanus*, depredador natural del portaespada, presenta la misma preferencia por los machos de espada larga que las hembras [63]. Además, las hembras llegan a escoger en contra de la longitud de la espada cuando son expuestas a un depredador [64,65]

Además de competencia intersexual, en el portaespada también la hay intrasexual. Tanto en cautividad como en libertad, los machos –también las hembras pero mucho menos marcadamente- establecen claras y estables relaciones jerárquicas entre ellos [66,67] a través de episodios agonísticos que pueden ser agresivos o ritualizados [68]. Un individuo cuando agrede agresivamente intenta morder a su contrincante y cuando lo hace ritualizadamente despliega su aleta dorsal, adopta una postura sigmoidea y hace temblar su cuerpo en un modo que puede recordar al cortejo que realiza ante las hembras. Los encuentros agonísticos son muy frecuentes, aparentemente apenas implican daño físico y habitualmente se resuelven con la huida del lugar de uno de los contendientes (obs. per.). En ocasiones se puede observar a los individuos que ya han adoptado un rol subordinado mostrarse sumisos ante individuos de mayor rango. La sumisión tiene una forma opuesta al episodio ritualizado, consiste en replegar las aletas y ladearse ligeramente mostrando el dorso al contrincante como intentando aparentar el menor tamaño posible [68]. El factor determinante en la resolución de un episodio agonístico es el tamaño corporal [59,69], gana el más grande, y secundariamente inciden otros factores como el haber ganado o perdido previamente (efectos ganador y perdedor)[69], ser el individuo que más tiempo lleva en el lugar [70](efecto residencia) o haber tenido una buena alimentación durante el desarrollo temprano [71]. Los machos son capaces de valorar sus posibilidades de victoria si previsualizan a su oponente [72] y también observan encuentros agonísticos en los que no participan directamente [73]. Además, parecen ser capaces de cierto reconocimiento individual dado que se muestran reacios a enfrentarse con machos a los que hayan visto ganar o escalar [73], mientras que observar una contienda no tiene efecto alguno sobre futuros encuentros con machos desconocidos [74]. En este contexto de competencia intrasexual, la presencia de la espada parece ser utilizada por los machos para reconocer el sexo de los demás individuos, ya que se comportan menos agresivamente con machos a los que se les ha cortado completamente la espada [68,75]. De forma complementaria, los machos rehúyen de estar

con hembras con una espada artificial [76]. Pero en cuanto a la longitud de la espada, a pesar de estar correlacionada con el tamaño corporal, ésta no influye sobre la probabilidad de victoria [59,77]. Es decir, a diferencia de lo que ocurre en las marcas de estatus, el grado de expresión de la espada no es un predictor del rango jerárquico de su portador. Sin embargo, sí parece tener un papel secundario, ya que cuando dos machos de idéntico tamaño compiten y entre ellos existe una diferencia experimentalmente exagerada en la longitud de sus espadas, entonces el macho de espada más larga tiene más posibilidades de ganar [59]. También, la longitud de la espada influye sobre la duración de una contienda: será más corta cuanto mayor sea la longitud de la espada del macho ganador, el cual muy probablemente será el de mayor tamaño [77]. Parece ser, entonces, que la longitud de la espada no implica ningún estatus de dominancia pero sí facilita la obtención de dicho estatus por parte de aquellos machos que de todos modos lo obtendrían debido a su tamaño.

En su medio natural, machos y hembras coexisten en los ríos con una razón de sexos 1:1 [67]. Además, algunos machos, aproximadamente un tercio, se asientan en áreas de campeo de escasos metros cuadrados ubicadas en riachuelos, que son afluentes del río principal, donde la profundidad y la velocidad de la corriente son menores, y donde en el fondo se acumula lodo y hojarasca [67]. Normalmente, las áreas de campeo de unos 3 o 4 machos se solapan ampliamente y entre ellos se establece una clara y estable relación jerárquica [78]. Existe, entonces, un macho dominante en cada zona que, en un intento de monopolizarla, invierte buena parte del tiempo persiguiendo a los machos subordinados [78]. Éstos adoptan el rol de machos satélites y no cesan en su empeño de regresar de nuevo a la zona después de ser expulsados por el dominante. Por su parte, las hembras, y también los machos inmaduros, son tolerados, lo cual termina provocando una razón de sexos de 1:3 a favor de las hembras en los riachuelos. Las hembras, entonces, vagan libremente y pasan la mayor parte del tiempo alimentándose de las algas que ramonean del fondo. Parece ser, precisamente, que las zonas por las que los machos compiten son buenos lugares para alimentarse y, en consecuencia, zonas donde las hembras tienden a permanecer [78]. Esta posibilidad es congruente con el hecho de que en cautividad los machos reconocen y defienden fuentes de alimento [79-81]. Además, la competencia entre machos no parece proporcionar

un mayor acceso directo a las hembras [82]. Probablemente, la ganancia de acceso a las hembras mediante la agresión sea indirecta. Por lo tanto, la interpretación más plausible a este sistema es que los machos compitan por ocupar aquellas zonas ricas en alimento donde es más probable dar con hembras.

El portaespada, entonces, parece ser una especie candidata a presentar control social del atractivo. Primeramente, los machos expresan la espada que es una señal intersexual que dado su origen parece requerir de algún mecanismo de fiabilidad que impida su expresión deshonesta. A pesar de existir trabajos que identifican la espada como un hándicap, esto no es incompatible con el control social del atractivo. Además, no es claro que la espada efectivamente sea un hándicap ya que, como típicamente ocurre, no queda claro si los costes asociados al hándicap son lo suficientemente intensos como para impedir la deshonestidad. Aquí, sin llegar a solucionar plenamente este problema, nos preocuparemos bastante en adquirir evidencias sobre cuál sería el coste de ser ilegítimamente atractivo y si éste podría erosionar significativamente la eficacia biológica del individuo. Además, la especie presenta selección intrasexual lo cual posibilita la existencia de un coste de esta misma naturaleza, ser preferencialmente agredido y perder acceso a las hembras, como el requerido para un control social del atractivo. En este contexto, además, como hemos visto, existen evidencias que sugieren que los machos se fijan en la espada, al menos en si está presente o no, de sus potenciales oponentes. Incluso la estructura social del portaespada en la naturaleza dibuja un escenario en donde una preferencia por agredir a los subordinados más atractivos, que es la base del control social del atractivo, parece la mejor estrategia a seguir por parte de los dominantes. Y por último, la característica que probablemente la preferencia de las hembras inicialmente favorecía, el tamaño corporal de los machos, está relacionada con la capacidad de lucha. Gracias a esto, entonces, es posible que el control social del atractivo, que impediría que los machos de poca capacidad de lucha expresaran una gran espada, finalmente generara una asociación entre la longitud de la espada y el tamaño corporal del macho, tal y como lo observamos hoy en día.



# Objetivos y estructura de la tesis

El objetivo fundamental de esta tesis es testar la existencia de un mecanismo de fiabilidad, al que denominamos control social del atractivo, que mediante un ataque preferencialmente dirigido hacia los machos más atractivos sea capaz de controlar la expresión de señales genuinamente intersexuales potencialmente deshonestas. Nos hemos valido para ello de una especie candidata a presentar dicho mecanismo: el portaespada. Entorno a este objetivo hemos articulado unos experimentos científicos y una simulación computacional con la finalidad de testar una serie de hipótesis más específicas.

En el primer capítulo nos hemos centrado en testar las hipótesis en las que se fundamenta el control social del atractivo. Estas son: i) Un macho, a la hora de decidir a qué oponentes agredir, debería decantarse por aquellos que expresasen una señal intersexual mayor, en nuestro caso, una espada más larga. Es decir, ¿es un macho intolerante al atractivo de los demás machos? Además, ii), dado un determinado nivel de atractivo, el grado de intolerancia que su portador sufra debería depender de su capacidad de lucha. Un macho dominante, en consecuencia, podría expresar cualquier nivel de atractivo sin sufrir intolerancia por parte de otros machos ya que sería él mismo el responsable de ejercerla. Este primer capítulo consta, entonces, de dos secciones donde en cada una de ellas se detalla un experimento realizado para testar respectivamente las dos hipótesis expuestas.

En el segundo capítulo nos proponemos indagar sobre los costes que puede estar sufriendo un individuo al ser agredido y derrotado, ya que de ello depende que una intolerancia al atractivo realmente derive en un efectivo control social de dicho atractivo. En la primera sección de este capítulo buscaremos más evidencias a favor de la hipótesis de que en la naturaleza los machos compiten por aquellas zonas donde hay hembras. De ser cierto, ser agredido y expulsado de dichas zonas supondría un claro coste intrasexual al reducirse la probabilidad de acceder a las hembras. En la segunda sección testaremos si las hembras directamente prefieren aparearse con los machos vencedores de un episodio agonístico. Si la preferencia original de las hembras es a favor del tamaño real de los machos, esta posibilidad sería muy plausible ya que la probabilidad de victoria

también depende del tamaño real. Si esto realmente ocurriese, ser agredido y derrotado implicaría directamente una pérdida de atractivo y, en consecuencia, un más que probable coste sobre la eficacia biológica del macho.

En el tercer y último capítulo se presentará unas simulaciones computacionales a modo de complemento a las observaciones empíricas en las que hemos recreado un sistema semejante al del sistema social del portaespada. Hemos utilizado esta simulación para testar si la intolerancia al atractivo podría ser una estrategia eficaz para los machos, capaz de desplazar a la estrategia más parsimoniosa de agredir aleatoriamente. También nos hemos valido de estas simulaciones para testar si el control social del atractivo podría ser capaz de asociar positivamente la calidad con el atractivo de los machos partiendo de una población inicial donde dicha relación no existiera.

Cada una de las secciones empieza con una breve introducción que ubica la experiencia que trata dentro del estudio del control social del atractivo. Además, todas las secciones finalizan con una discusión bastante acotada en la interpretación de los resultados obtenidos. El objetivo de esta estructura es que cada sección aporte información relevante en alguno de los puntos fundamentales del control social del atractivo para así poderlo valorar en su conjunto en la discusión general.

Los cuatro experimentos que se detallarán a lo largo de los dos primeros capítulos comparten ciertos aspectos en cuanto a su logística y manejo estadístico. Dicha información se detalla en un apartado previo de metodología general para evitar su reiteración a lo largo del texto.



# Metodología general

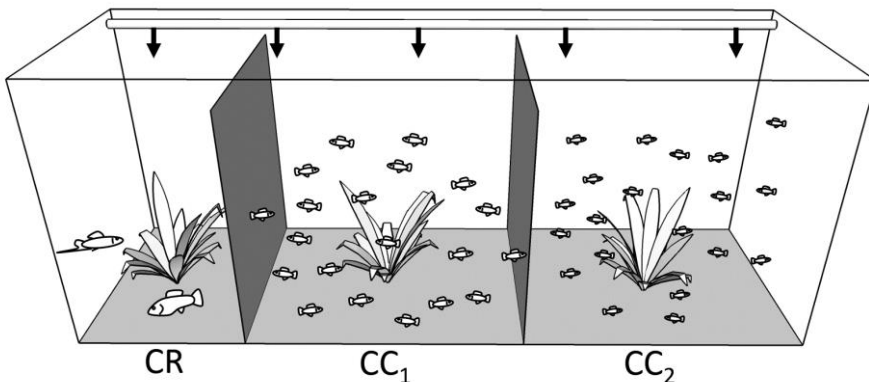
## Obtención de individuos para los experimentos y condiciones de estabulación

### *Origen de los peces*

Un buen diseño experimental requiere de un mínimo de réplicas para gozar de cierta potencia estadística, lo cual implica tener a disposición un número relativamente elevado de individuos para poderlas llevar a cabo. El portaespada es un pecílido de uso habitual en acuariofilia ya que su vistosidad contrasta con unos relativamente poco exigentes requerimientos de mantenimiento y cría. Debido a ello, en comercios especializados es muy fácil encontrar variedades del portaespada de muy diversas morfologías y coloridos. Sin embargo, se trata de variedades que acumulan ya muchas generaciones sometidas a un proceso de selección artificial (y probablemente a cruces con otras especies del género *Xiphophorus*) que puede haber alterado la conducta original de la especie modelada bajo la selección natural. Para no confundir conductas originadas colateralmente en el proceso de selección artificial con las naturales, en las que estamos interesados, necesitamos individuos de origen silvestre, lo cual hace totalmente desaconsejable el uso de individuos obtenidos comercialmente. Ante la imposibilidad logística de acudir a su hábitat natural en Centro América para directamente capturarlos, la mejor alternativa de la que dispusimos fue la cesión desinteresada por parte de un acuarista aficionado de ocho parejas de portaespada de origen silvestre. Estos individuos pertenecían a una segunda generación nacida en cautividad descendiente de individuos de origen silvestre y que habían sido capturados por la Asociación Francesa de Vivíparos ([www.francevivipares.fr](http://www.francevivipares.fr)) en el río Nautla, México.

## Plan de cría

Dado que las ocho parejas de partida suponían un número totalmente insuficiente de individuos como para realizar todos los experimentos que nos proponíamos con sus correspondientes réplicas, se puso en marcha un plan de cría. Cada una de las parejas, cuyos integrantes fueron emparejados aleatoriamente, se ubicó en un acuario de cría de 130 x 40 x 50 cm (figura 6) dividido en tres compartimentos (uno de residencia, CR, de 30 x 40 x 50 cm y dos de cría, CC<sub>1</sub> y CC<sub>2</sub>, de 50 x 40 x 50 cm) separados entre sí mediante paredes construidas con malla fina de plástico (figura 6). El compartimento de residencia estaba ubicado en un lateral del acuario y, como su nombre indica, es donde la pareja en cuestión habitualmente residía. En todos los compartimentos había una planta de plástico y suplemento de oxígeno. El fondo del acuario estaba cubierto por una capa de grava calcárea a través de la cual el sistema de filtración recogía el agua. El agua, así recogida, era sometida a filtración mecánica y biológica y posteriormente devuelta al acuario a través de las perforaciones de un tubo ubicado a lo largo del acuario (flechas en la figura 6). Cuando una hembra mostraba indicios de una gravidez avanzada<sup>7</sup>, era ubicada en uno de los



**Figura 6.** Esquema de un acuario de cría. La pareja en cuestión residía en el compartimento CR. En CC<sub>1</sub> y CC<sub>2</sub> se ubicó la hembra para que pariese en sucesivos partos.

<sup>7</sup> Además de los indicios morfológicos evidentes, recuerde la figura 5b, una hembra cuando se encuentra próxima al parto se vuelve más inactiva y busca refugio entre la vegetación.

compartimentos de cría para que pariese allí. La presencia de la planta de plástico y sobretodo el de un sustrato de grava repleto de intersticios facilitó refugio a las crías recién nacidas de una posible conducta caníbal por parte de su progenitora. Una vez el parto finalizaba, se reubicaba la hembra en el compartimento de residencia y las crías se dejaban en el compartimento donde habían nacido. Cuando la hembra volvía a estar a punto de parir, un mes después aproximadamente, se repetía el procedimiento en el segundo compartimento de cría. Finalmente, se lograron obtener dos partos de cuatro hembras y solamente uno de otra, que murió después del primer parto. Las tres hembras restantes no parieron, al menos dentro del calendario de cría marcado. Finalizado el periodo de cría, los individuos progenitores se ubicaron juntos en un acuario de 200 l con un sistema de filtración idéntico al descrito anteriormente y la descendencia permaneció en el compartimento donde había nacido hasta que empezaban a mostrar indicios de desarrollo sexual, lo que aproximadamente sucedía unos cuatro o cinco meses después del nacimiento.

Para albergar a las crías ya adultas, se prepararon 5 tanques de estabulación de 400 l cada uno. En cada uno de los tanques, una bomba recogía el agua del fondo y la vertía sobre un filtro seco-húmedo, con material filtrante mecánico y biológico, suspendido 30 cm sobre el nivel del agua. Se escogió este tipo de filtro para los tanques de estabulación al ser de los más eficientes oxidando el amonio y en consecuencia permitir una mayor carga de peces en el tanque. Cada tanque albergó la descendencia masculina de una de las cinco hembras que criaron exitosamente. En cada tanque también se ubicaron hembras en un número similar que el de machos presentes en el tanque. Dichas hembras, a diferencia de los machos, no provenían de una única progenitora sino que eran una mezcla aleatoria de hembras descendientes de las cinco progenitoras. De este modo, cada tanque albergaba machos hermanos entre sí y un número parecido de hembras de cualquiera de las cinco ascendencias. Como se verá, en cada réplica de los cuatro experimentos realizados se utilizaron dos o tres machos que interactuaron agonísticamente entre sí. Dada la estructura de nuestra provisión de machos, simplemente utilizando en cada réplica machos procedentes de distintos tanques, nos asegurábamos la utilización de individuos no hermanos.



## **Condiciones de estabulación**

Tanto la cría como la ejecución de los experimentos se efectuaron en la Sala 1 del estabulario húmedo de la Facultad de Biología. Las cinco líneas de peces con los que se efectuaron todos los experimentos estuvieron estabuladas en una sala de estabulación para peces del Departamento de Biología Animal. El agua que se utilizó era una mezcla del agua dura procedente de la red de abastecimiento y agua blanda obtenida mediante filtración por osmosis inversa para así obtener un agua resultante de unos 20 dGH de dureza. Cada adición de agua se acompañaba de una dosis de 0.25 ml/l de acondicionador de agua “Sera Aquatan” para eliminar tanto el cloro como los posibles metales pesados. Los parámetros de pH, dureza, amonio, nitratos y nitritos del agua fueron medidos semanalmente para controlar que estuviesen dentro de los rangos de tolerancia de la especie. La temperatura se controló manteniendo las salas a unos constantes 23°C durante todo el año. Luces fluorescentes colgadas encima de los acuarios los iluminaron con un ciclo de 12 h de luz y 12 h de oscuridad. Los peces comían cada día excepto los domingos. La dieta de los individuos adultos consistió en larvas rojas de quironómido por la mañana y alimento para peces en copos “TetraMin” por la tarde. Los alevines fueron alimentados con nauplios de *Artemia salina* por la mañana y con alimento triturado para alevines “TetraMin Baby” por la tarde durante aproximadamente sus tres primeros meses de vida.

Los experimentos se realizaron siempre con individuos adultos. El primero que se ejecutó fue el descrito en la sección II.I con individuos de aproximadamente 12 meses de edad, seguido del que se describe en la sección II.II cuyos individuos tenían unos 16 meses. Después de ciertos problemas ajenos a este proyecto, la experimentación se reanudó con la experiencia de la sección I.I utilizando individuos de 34 meses de edad y finalizó con el experimento de la sección I.II con individuos de 40 meses de edad. Es decir, los individuos empezaron a ser utilizados con un año de edad y terminaron su intervención en los experimentos a los 3.3 años. Teniendo en cuenta que esta especie alcanza la madurez sexual alrededor de los nueve meses y puede llegar a vivir hasta cinco años, puede considerarse que se utilizaron siempre individuos bien entrados en la edad adulta pero nunca demasiado viejos.

## Generalidades estadísticas

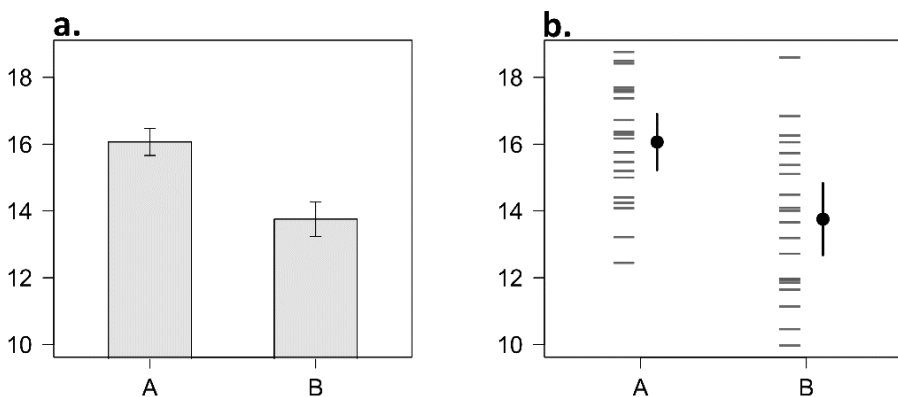
### *Análisis estadísticos*

En los experimentos realizados la mayoría de muestreos mostraron cierta estructura de agrupación. Es decir, se mide la misma variable en diversas ocasiones en un mismo individuo o en individuos distintos que han interactuado en la misma réplica. Los modelos utilizados, entonces, son modelos mixtos que incluyen factores aleatorios para reflejar dicha estructura. A parte, algunas variables tomadas son recuentos, proporciones o en general variables que no se ajustan a una distribución normal. Dadas estas peculiaridades, entonces, se optó por analizar los datos utilizando modelos lineales mixtos (LMM de sus siglas en inglés) con variables normales y modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) en el resto de casos [83,84]. Todos los análisis fueron ejecutados en R ver 3.1.1. [85]. R es un software libre de análisis estadístico y graficado que en la última década se ha convertido en una de las plataformas de análisis más utilizadas. Dada su versatilidad, uno puede adaptar el programa a sus intereses y no al revés. Dentro de R nos hemos valido de una serie de funciones disponibles en varios paquetes estadísticos para finalmente realizar los análisis deseados. Los LMM's se ejecutaron mediante la función `lme()` del paquete `nlme` [86]. Los GLMM's fueron realizados mediante la función `glmer()` excepto aquellos en los que asumimos una distribución del error del tipo negativo binomial para los que nos valimos de la función `nb.glmer()`. Ambas funciones pueden encontrarse en el paquete `lme4` [87]. La significación de los factores fijos incluidos en un modelo fue evaluada mediante un análisis de la devianza realizado con la función `Anova()` del paquete `car` [88]. Uno de los principales riesgos asociados a un modelo generalizado, sea mixto o no, es que muestre sobredispersión. Si esto ocurre, los p-valores estimados finalmente son menores de lo que realmente deberían ser, con lo cual, las hipótesis nulas se rechazan con más facilidad, lo que a su vez implica un incremento descontrolado del error de tipo I. En todos los modelos GLMM's realizados se comprobó que efectivamente no existiese sobredispersión gracias a la función `overdisp.glmer()` del paquete `RVAideMemoire` [89]. Además para cada modelo se comprobó vi-

sualmente la normalidad y homogeneidad de los residuos. Todos los intervalos de confianza (IC) que se muestran son del 95% y se calcularon mediante la función `esticon()` del paquete `doBy` [90].

## Gráficos

El graficado habitual a la hora de mostrar una variable en función de cierto factor fijo es el clásico gráfico de barras que normalmente muestra la media y su error estándar. Este graficado, sin embargo, dificulta una visión más amplia que nos permita no sólo ver la significación estadística de una diferencia, cosa importante, sino también su relevancia biológica. En esta tesis se ha optado por el graficado propuesto por Läärä [91] consistente en mostrar las medias, los intervalos de confianza al 95% y las observaciones directas. De este modo, de un solo vistazo se tiene acceso a la información bruta obtenida junto con las inferencias estadísticas realizadas con ésta. A modo ilustrativo, la figura 7 muestra los mismos datos graficados de las dos formas expuestas. Mediante el graficado de barras (figura 7a), sólo se observa que existe una diferencia evidente entre los valores medios de ambas poblaciones, A y B. De hecho “invita a pensar” que sería complicado dar con un valor de B al azar que superase a un valor de A al azar. Nada más lejos de la realidad, ya que según el otro gráfico (figura 7b), las observaciones de A y B muestran un gran solapamiento.



**Figura 7.** Graficado de los mismos datos obtenidos al azar de dos poblaciones A ( $\bar{X} = 16, sd = 2, n = 20$ ) y B ( $\bar{X} = 14, sd = 2, n = 20$ ). En a: media  $\pm$  es. En b: media con intervalo de confianza al 95% y los datos brutos.

## **Nota Ética**

Todos los procedimientos científicos utilizados en este proyecto fueron aprobados por el Comité Ético de Experimentación Animal de la Universidad de Barcelona (CEEA, registros Núm. 49/07, 150/12 y 363/12), el cual sigue la Directiva Europea 2010/63/UE sobre la protección de los animales utilizados con fines científicos.

# Capítulo I:

Verificación de las hipótesis  
fundamentales del control  
social del atractivo

## **Sección I.I. La intolerancia al atractivo**

### ***Introducción***

Como todo mecanismo que garantice la expresión honesta de una señal, el control social del atractivo se basa en la existencia de unos costes estratégicos, al menos potenciales, asociados a la expresión de la señal [4]. En el caso que nos ocupa, estos costes se podrían generar como consecuencia del grado de atractivo del macho, de modo que aquellos machos que expresaran una señal intersexual más intensa podrían sufrir un mayor número de episodios agonísticos. Este hecho podría ser el resultado de la existencia de una estrategia por parte de los machos, que hemos denominado “intolerancia al atractivo”, basada en una preferencia por agredir a aquellos competidores más atractivos.

En sistemas donde coexisten las selecciones intra e intersexual, como es el caso del portaespada [49,66], la competencia entre machos puede alterar las posibilidades de elección de pareja de la hembra ya que ésta sólo tendrá la oportunidad de escoger entre aquellos machos que hayan conseguido un éxito intrasexual previo y que, en consecuencia, hayan podido acceder a ella [42,44,92]. Esto permite, en algunas especies, que machos no lo suficientemente atractivos dispongan de posibilidades de apareamiento al compensan su falta de atractivo con una mayor competitividad en términos intrasexuales garantizando su acceso a las hembras y dificultando el de sus competidores más atractivos [93]. Dentro de esta misma lógica también cabe plantearse la posibilidad de que se desarrollen estrategias basadas en preferir agredir a los competidores más atractivos [94–96]. Esta estrategia mostraría claras ventajas ya que un macho dirigiendo sus agresiones preferencialmente hacia aquellos competidores más atractivos estaría optimizando su inversión intrasexual. Un macho de estas características no malgastaría energías en competir contra aquellos machos menos atractivos que de todas formas difícilmente serían escogidos por la hembra.

En esta primera sección del primer capítulo, entonces, se plantea el objetivo específico de testar si efectivamente los machos del portaespada son “intolerantes al atractivo” como paso previo al objetivo principal de

esta tesis, valorar la existencia de un control social del atractivo sobre una señal de origen intersexual potencialmente deshonestas. Para ello, a continuación se detalla el experimento realizado a tal propósito basado en la medición de la conducta agonística que un macho dirige hacia sus competidores en función de su grado de atractivo, es decir, en este caso, en función de la longitud de sus espadas.

## **Material y Métodos**

### **Diseño experimental**

En cada una de las réplicas de este experimento se observó la respuesta agonística de un macho [68], que residía en un acuario junto a una hembra, hacia dos machos intrusos que diferían en su atractivo debido a que poseían espadas de diferente longitud. Los intrusos de cada réplica fueron emparejados según su peso (P) y su longitud total sin la espada (LTSE, medida desde el extremo del hocico al margen distal de la aleta caudal). El macho residente de cada réplica era más pesado y largo que sus correspondientes intrusos para facilitar que aquél adoptase el rol de dominante hacia éstos. El atractivo de los intrusos se manipuló reduciendo la longitud de espada (LE, medida desde el extremo distal de la espada hasta el margen distal de la aleta caudal<sup>8</sup>[97]). En función de dicha reducción definimos tres tipos de intrusos a los que denominamos  $I_{30}$ ,  $I_{20}$  e  $I_{10}$  cuyas longitudes de espada, una vez reducidas, representaban el 30, 20 y 10% respectivamente de su longitud total (LT, distancia desde el extremo del hocico hasta la punta de la espada). La espada natural de los machos utilizados como intrusos representaba de media un 34% de la longitud total, con lo cual, los machos  $I_{30}$  presentaban una espada de extensión muy similar a la original. En todas las parejas de intrusos utilizadas siempre hubo un individuo del tipo  $I_{30}$  que jugaba el rol del intruso más atractivo. El macho que jugaba el rol de intruso menos atractivo, sin embargo, podía ser del tipo  $I_{20}$  o  $I_{10}$ . Esta configuración de las parejas de intrusos nos permitió no

---

<sup>8</sup> Como puede apreciarse en la figura 5a la espada, al derivar de los radios inferiores de la aleta caudal, empieza en el pedúnculo caudal del macho. La medición que tomamos de la espada, sin embargo, sólo considera la longitud de la espada que sobresale de la aleta caudal. De este modo, la medición que tomamos indica cuanta longitud añade la espada a la longitud total que el macho tendría sin ella.

sólo testar si el macho residente se decanta por agredir al intruso más atractivo sino también si esta hipotética tendencia depende de la diferencia de atractivo entre intrusos. Se ejecutaron un total de 22 réplicas, una diaria, siempre entre las 9 y 11 h durante los meses de noviembre y diciembre del 2011. En 11 réplicas escogidas al azar el macho menos atractivo fue del tipo I<sub>20</sub> y en las 11 restantes del tipo I<sub>10</sub> (Tabla III). El día anterior a cada réplica, después de haber realizado la réplica correspondiente a ese día, se escogían los individuos que iban a participar en el siguiente día y las espadas de los futuros intrusos eran manipuladas según el rol experimental que se les había asignado. La manipulación de las espadas consistía en anestesiar a los intrusos con MS-222 (metasulfonato de triclaína, 100 mg/l), retirarlos del agua un instante, alrededor de unos 10 s, y reducirles la espada a la longitud deseada con unas tijeras quirúrgicas. Luego, se desinfectaba el extremo de la espada con iodo y, después de aclarar con agua, se ubicaba cada intruso en un acuario de recuperación de 25 l al que se le añadía una dosis de 0.25 ml/l de acondicionador de agua "Sera Aquatan". Los intrusos permanecían en estos acuarios hasta el momento de ser requeridos al día siguiente para ejecutar la réplica.

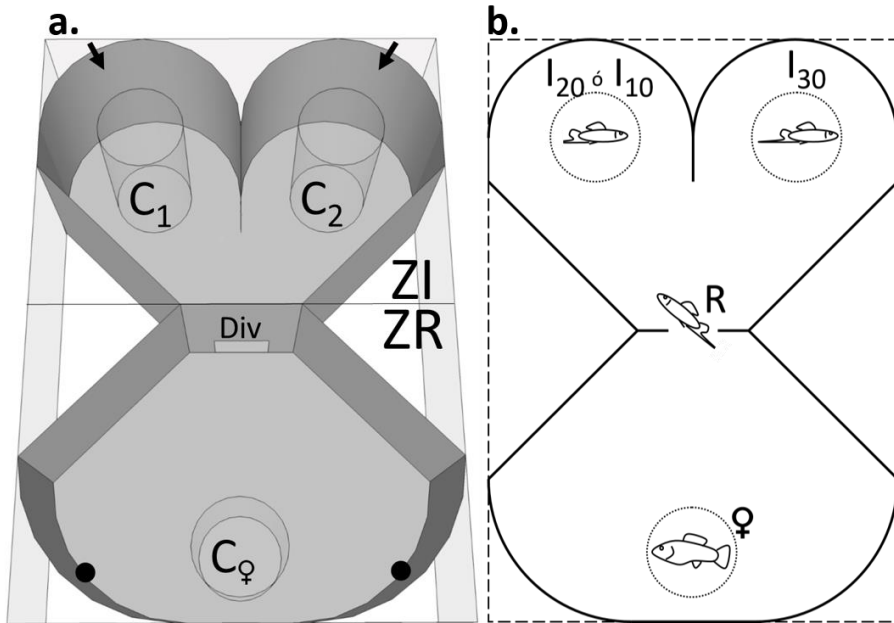
Tipo de Macho	N	P (g)	LTSE (mm)	LE <sub>1</sub> (mm)	LE <sub>2</sub> (mm)
<b>Residente</b>	22	1.64 ± 0.27	58.5 ± 3.0	35.6 ± 7.3	-
<b>Intruso más atractivo</b>					
<b>I<sub>30</sub></b>	22	1.23 ± 0.14	53.6 ± 1.9	28.8 ± 6.4	23.1 ± 1.6
<b>Intruso menos atractivo</b>					
<b>I<sub>20</sub></b>	11	1.24 ± 0.15	53.2 ± 2.1	26.4 ± 4.6	14.0 ± 1.6
<b>I<sub>10</sub></b>	11	1.22 ± 0.12	53.6 ± 2.2	26.7 ± 8.5	6.7 ± 1.0

**Tabla III.** Número de individuos (N) y media ± SD del peso (P), la longitud total sin la espada (LTSE), la longitud de la espada (LE<sub>1</sub>) y la longitud de la espada una vez manipulada (LE<sub>2</sub>) de los cuatro tipos de macho utilizados. Los tres tipos de intruso se caracterizan por cuál es el porcentaje (30, 20 o 10%) que su espada una vez manipula (LE<sub>2</sub>) representa respecto a su longitud total (LTSE + LE<sub>2</sub>).



El experimento se realizó en un acuario experimental de 100 x 70 x 30 cm (figura 8a) inspirado en el que utilizaron Pilastro *et al.* 2004 [98]. El acuario estaba dividido en dos zonas, la zona del residente (ZR) y la zona de los intrusos (ZI), ambas separadas entre sí por un divisor opaco (Div) con una puerta levadiza en el centro de 10 x 10 cm. El macho residente y una hembra se ubicaban en la zona del residente el día antes de cada réplica durante el periodo en el que los intrusos correspondientes se recuperaban de la manipulación de sus espadas en los acuarios de recuperación. En la zona del residente había un cilindro perforado de plástico semirrígido de 15 cm de diámetro ( $C_{\phi}$ ). La zona de los intrusos estaba parcialmente dividida en dos áreas con un cilindro en el medio de cada una de ellas ( $C_1$  y  $C_2$ ) de idénticas características que el cilindro  $C_{\phi}$ . El fondo estaba cubierto por una capa de grava y las paredes por un fondo fotográfico de vegetación subacuática de los que se utilizan en acuariofilia. Desde dos puntos situados en el fondo de la zona del residente (círculos negros en figura 8a) unas bombas recogían el agua, la hacían pasar por un filtro de carbono activo y la devolvían desde arriba a ambos compartimentos de la zona de los intrusos (flechas en figura 8a). Como iluminación se utilizó una luz fluorescente de 1 m de longitud ubicada en cada uno de los dos laterales largos del acuario. Esta iluminación lateral nos permitió grabar las réplicas desde arriba mediante una cámara de video Sony HDR-SR1E sin ningún reflejo de luz que dificultase el visionado. Para evitar cualquier interacción con el entorno y con el propio investigador, el acuario estaba rodeado por una cortina verde. Además, el correcto desarrollo de las réplicas se controlaba a través de un ordenador conectado a la cámara y localizado en una ubicación remota. Desde esta misma ubicación se iniciaban y detenían las grabaciones.

Las réplicas se iniciaban cogiendo los intrusos de los acuarios de recuperación y ubicándolos al azar dentro de los cilindros  $C_1$  y  $C_2$ . Desde el interior de estos cilindros, los intrusos no podían verse el uno al otro. Después, se colocaba la hembra, que estaba junto con el macho residente en la zona del residente desde el día anterior, en el cilindro  $C_{\phi}$ . Después de 5 min, la puerta que dividía ambas zonas del acuario se elevaba desde una ubicación remota mediante un cable. En cuanto el macho residente, que



**Figura 8.** Acuario (a) y diseño (b) experimentales. El acuario estaba dividido en dos zonas, la zona de los intrusos (ZI) y la zona del residente (ZR), separadas por un divisor opaco (Div) con una puerta en medio. En ZI había dos cilindros ( $C_1$  y  $C_2$ ) y en ZR sólo había uno ( $C_\ominus$ ). Cada réplica (b) consistía en presentar dos intrusos, de distinto atractivo, dentro de los cilindros  $C_1$  y  $C_2$  al macho residente (R). Un intruso del tipo  $I_{30}$  siempre jugaba el rol del intruso más atractivo mientras que el rol del intruso menos atractivo lo podía desempeñar un  $I_{20}$  o un  $I_{10}$ . La hembra ( $\ominus$ ) con la que el macho residente había estado desde el día anterior se ubicó en  $C_\ominus$  para motivar al residente a agredir a los intrusos.

se encontraba nadando libremente en la zona del residente, entraba en la zona de los intrusos por primera vez (figura 8b), se iniciaba un periodo de grabación de 15 min. Transcurrido este tiempo, se cerraba la puerta siempre y cuando el macho residente se encontrase en la zona del residente. Si aún se encontraba en la zona de los intrusos, se mantenía la puerta abierta hasta que entrase en la zona del residente. Luego, con la puerta cerrada y el macho residente en su zona, se intercambiaban las ubicaciones de los intrusos para controlar cualquier hipotético sesgo en los machos residentes que les hiciera dirigirse preferencialmente hacia un lado concreto. Transcurridos 5 min desde el intercambio de los intrusos, la puerta se volvía a abrir y se iniciaba una nueva grabación de 15 min una vez que el

residente entraba por primera vez en la zona de los intrusos. En consecuencia, de cada réplica finalmente se obtenía una grabación de 30 min.

Finalmente las 22 réplicas pudieron realizarse con éxito. Gracias a los efectos del mayor tamaño y de la residencia previa, los machos residentes siempre adoptaron un rol dominante hacia los intrusos y éstos nunca se comportaron agresivamente hacia el residente. Debido a la presencia de una hembra en el cilindro  $C_{\varnothing}$ , los machos residentes alternaban visitas a los intrusos con visitas a la hembra. De este modo, y debido al diseño del acuario, los machos residentes pudieron ver en repetidas ocasiones a los dos intrusos al mismo tiempo cada vez que entraban en la zona de los intrusos. De cada grabación realizada se registró el número de episodios agonísticos ritualizados y agresivos que el residente había dirigido hacia cada intruso. Evidentemente, estos episodios agonísticos se veían trunca- dos por la presencia del cilindro, con lo cual la duración de los mismos no se consideró una variable fiable. A pesar de la imposibilidad del macho residente de finalizar los episodios agonísticos, resultaba evidente que los iniciaba. Los episodios ritualizados se caracterizaban por el despliegue anteriormente descrito en la introducción general y los agresivos por una aceleración brusca hacia un intruso que de no ser por la presencia del cilindro hubiese terminado en contacto físico a no ser que el intruso huyese.

### **Análisis estadísticos**

Se realizó un GLMM con la proporción de los episodios agonísticos que los machos residentes dirigieron hacia el intruso más atractivo como la variable dependiente. El componente fijo del modelo consistió en los factores “tipo de intruso menos atractivo” (dos niveles: “ $I_{20}$ ” e “ $I_{10}$ ”) y “tipo de episodio agonístico” (dos niveles: “agresivo” y “ritualizado”), así como en la interacción entre ellos. Teniendo en cuenta que de cada macho residente disponíamos de dos observaciones, una por cada tipo de episodio agonístico, en el modelo se introdujo un componente aleatorio consistente en el factor “macho residente”. Al estar tratando una proporción como variable dependiente, se asumió una distribución del error binomial y una función de vínculo logit. Mediante este modelo se testó si el macho residente prefería agredir al intruso más atractivo (es decir, una proporción de episodios agonísticos dirigidos al intruso atractivo mayor que 0.5) y si

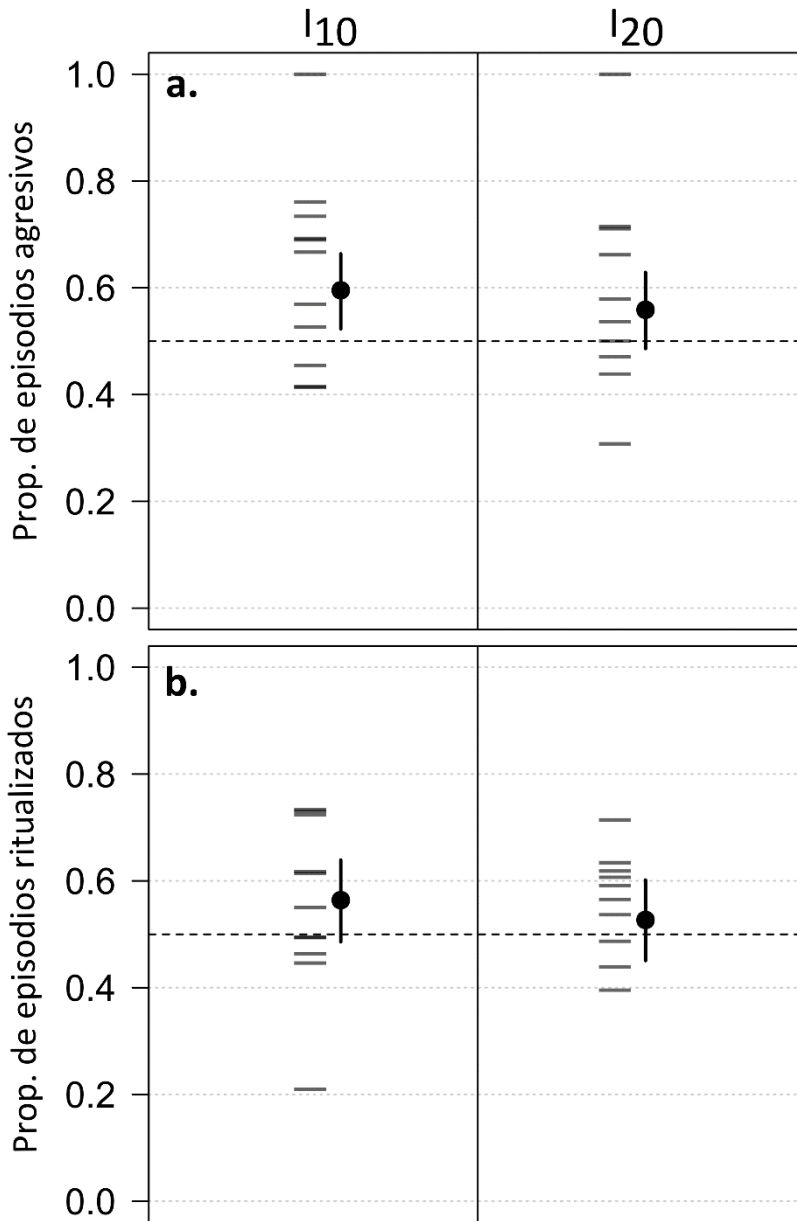
dicha preferencia se vio influenciada por el tipo de intruso menos atractivo que lo acompañaba.

## **Resultados**

La interacción entre ambos niveles fijos no resultó significativa ( $\chi^2_1 = 3.633, P = 0.057$ ), con lo cual, el modelo se reformuló descartando la interacción. Ni el factor “tipo de intruso menos atractivo” ( $\chi^2_1 = 0.378, P = 0.538$ ) ni el factor “tipo de episodio agonístico” ( $\chi^2_1 = 3.1, P = 0.078$ ) mostraron un efecto significativo sobre la variabilidad presente en la proporción de episodios agonísticos dirigidos hacia el intruso atractivo. Sin embargo, la media estimada de esta proporción superó el 0.5 cuando el intruso menos atractivo acompañante fue del tipo  $I_{10}$  (0.595, IC: 0.523 – 0.664) y no se diferenció de 0.5 cuando fue un  $I_{20}$  (0.558, IC: 0.486 – 0.629) (figura 9a). La proporción de episodios ritualizados dirigidos al intruso atractivo (figura 9b) no difirió de 0.5 en ningún caso (“ $I_{10}$ ”: 0.564, IC: 0.486 – 0.639; “ $I_{20}$ ”: 0.527, IC: 0.451 – 0.602).

## **Discusión**

Los machos intrusos utilizados en cada réplica fueron de igual tamaño y peso y a cada uno de ellos se les asignaba un rol experimental al azar. Además, a ambos intrusos se les hizo pasar por el mismo protocolo de manipulación de espadas para asegurar que el hecho de haber sido manipulado no fuese un elemento diferencial entre ellos. La única diferencia sistemática existente entre ambos intrusos, entonces, era la longitud de sus espadas. Tampoco es posible que los resultados obtenidos se hayan visto influenciados por la ubicación de los intrusos ya que ésta se decidía al azar y en mitad de cada réplica se modificaba. En consecuencia, los resultados observados muestran que los machos residentes prefirieron agredir al intruso más atractivo. Concretamente, alrededor del 60% de los ataques agresivos fueron dirigidos hacia el intruso más atractivo cuando a éste le acompañaba un intruso menos atractivo del tipo  $I_{10}$ , pero no se observó



**Figura 9.** Proporción de episodios agresivos (a) y ritualizados (b) que los machos residentes dirigieron hacia el intruso atractivo para ambos tipos de intruso menos atractivo ( $I_{10}$  o  $I_{20}$ ). Se representan la media estimada junto con el intervalo de confianza al 95% así como las observaciones reales.

una preferencia clara cuando el intruso menos atractivo fue un  $I_{20}$ . Teniendo en cuenta, además, que en todas las réplicas el intruso más atractivo siempre era un  $I_{30}$ , podemos concluir que los machos residentes distribuyeron sus episodios agonísticos en función del atractivo relativo de sus competidores potenciales. De este modo, no parece existir un nivel fijo de agresión a una longitud de espada concreta sino un nivel de agresión que dependerá también de la longitud de la espada que tengan los demás competidores. Este método de elección de oponente basado en atractivos relativos más que en absolutos se asemeja cualitativamente a la preferencia que muestran las hembras para escoger pareja [49]. Por lo tanto, los machos se decantan por agredir a aquellos competidores que con más probabilidad podrían ser escogidos por las hembras. Aquí cabe plantearse si esta tendencia agresiva de los machos obedece a una respuesta concreta a la longitud relativa de la espada o a una respuesta general al tamaño aparente, tal y como responden las hembras [52]. Parece razonable pensar que los machos deben compartir sesgo con las hembras y responder según el tamaño aparente de sus oponentes, pero con el diseño experimental aquí realizado no es posible diferenciar entre ambas posibilidades. Aun siendo este un detalle interesante, no altera en modo alguno la operatividad del control social del atractivo que estamos estudiando, ya que ambas posibilidades incluyen el requisito para que éste pueda existir: una preferencia de agresión por los oponentes de mayor señal intersexual, en este caso la longitud de la espada. Sin embargo, esto es sólo el requisito inicial, ya que además los individuos deberían sufrir la intolerancia al atractivo de tal manera que el grado de expresión de la señal que optimice la relación costes-beneficios sea precisamente la expresión honesta [4,7,28]. Este segundo requisito es el que se analiza en la próxima sección.

## **Sección I.II. Intolerancia al atractivo dependiente del tamaño**

### ***Introducción***

Como se ha dicho, la intolerancia al atractivo por sí sola no es suficiente para que los supuestos costes que de ella deriven engranen un mecanismo de fiabilidad sobre una señal intersexual como la espada. Debe existir, además, una variabilidad en la intensidad de dichos costes que cumpla con la condición que si una señal se expresa deshonestamente, los costes para el emisor sean inasumibles, es decir, mayores que los beneficios que aportaría la señal [4,7]. Esta condición la cumplen diversos escenarios [28]: se puede tratar de un coste estratégico que todos los emisores soporten, pero sufrido en mayor intensidad por los emisores deshonestos, tal y como asume el hándicap [5] o un coste potencial que sólo se imponga sobre los emisores deshonestos [99,100] como por ejemplo en el control social del engaño que opera sobre las marcas de estatus [15]. Incluso podría ocurrir que la señal no sólo no implicase costes estratégicos para los emisores honestos sino que incluso les resultase beneficiosa en términos funcionales a parte de los beneficios evidentes que les ofrecería dentro del contexto comunicativo [28].

En el caso del portaespada, existen evidencias que sugieren que la espada es una señal potencialmente deshonesto que permitiría que los machos aparentasen un tamaño mayor del que realmente tuvieran [52]. En consecuencia, la intolerancia al atractivo debería operar de tal manera que impusiese unos costes asociados a la expresión de la espada dependientes del tamaño corporal del emisor. De este modo, cuanto mayor fuese el tamaño de un macho, más larga sería la espada que éste podría asumir sin sufrir un coste estratégico que sobrepasase los beneficios de expresar una espada larga. Entonces, teniendo en cuenta la fuerte relación existente entre tamaño del macho y su estatus jerárquico [69], la intolerancia al atractivo, para que pudiese derivar en un control social del atractivo, debería estar ejercida por los machos dominantes y ser sufrida por los subordinados.

El experimento que a continuación se detalla se ejecutó con la finalidad de testar si la expresión de una espada de mayor longitud implica sufrir una mayor intolerancia y por lo tanto un mayor coste sólo para los machos subordinados.

## ***Material y Métodos***

### ***Diseño experimental***

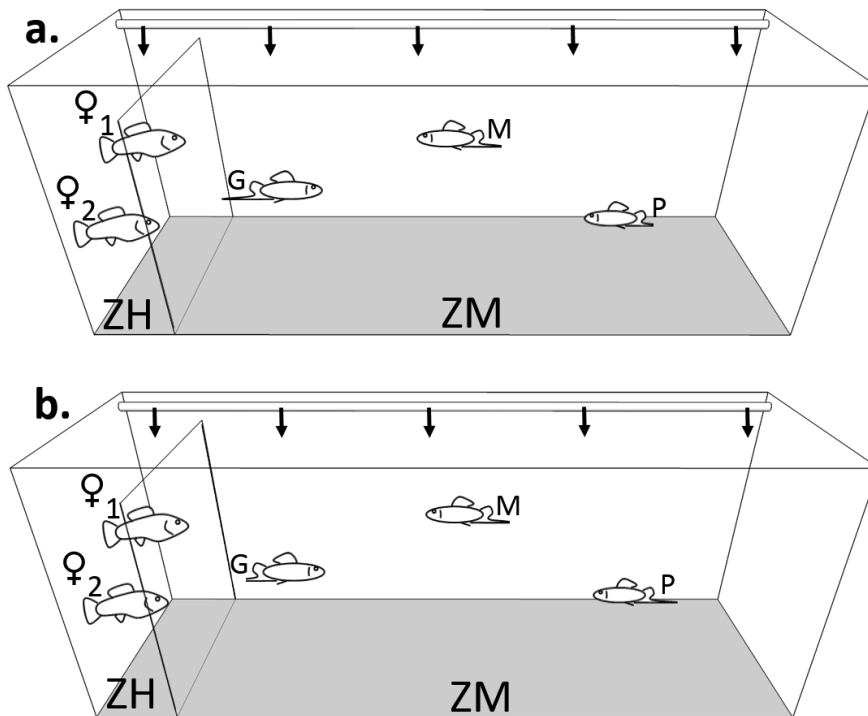
El experimento se basó en la observación de las interacciones agonísticas en tríadas de machos que difirieron tanto en el tamaño corporal como en la longitud de la espada. Se generaron dos tipos de tríada, la “honesta” y la “deshonesta” que diferían en la relación existente entre el tamaño corporal y la longitud de la espada. En una tríada honesta, existía una correlación positiva entre el tamaño corporal y la longitud de la espada, mientras que en una triada deshonestas esta correlación era negativa. Se realizaron 18 réplicas, una diaria, siempre entre las 9 y 11 h durante junio y julio de 2012. El día anterior a cada réplica, aproximadamente 20 h antes, se formaba la correspondiente tríada escogiendo un macho pequeño, uno mediano y otro grande procedentes de diferentes líneas. Una vez formada la tríada, se le asignaba un escenario experimental de forma pseudoaleatoria para de este modo asegurar nueve triadas honestas y otras nueve deshonestas. Se manipularon las espadas de los machos para conseguir la relación deseada entre el tamaño corporal y la longitud de la espada según el escenario experimental asignado. De este modo, en las tríadas honestas, la longitud de la espada en los machos grande, mediano y pequeño se reducían a un 30, 20 y 10% respectivamente respecto su longitud total mientras que en las deshonestas el patrón era el inverso (Tabla IV). La espada que naturalmente expresaban los machos representaba de media el 34% de la longitud total, con lo cual, la espada del macho más atractivo de cada tríada solo sufría una pequeña reducción. La reducción de espadas se llevaba a cabo con el macho en cuestión previamente sedado con MS-222 (metasulfonato de triclaína, 100 mg/l) y utilizando unas tijeras quirúrgicas. Después de la manipulación de las espadas, cada macho se ubicaba, junto con una hembra, en un acuario de recuperación de 25 l con 0.25 ml/l de acondicionador de agua “Sera Aquatan”.



Escenario	Tamaño	N	P (g)	LTSE (mm)	LE <sub>1</sub> (mm)	LE <sub>2</sub> (mm)
Honesto	Grande	9	1.58 ± 0.27	57.6 ± 4.7	33.3 ± 6.5	25.6 ± 2.5
	Mediano	9	1.37 ± 0.25	54.8 ± 4.0	23.7 ± 7.2	14.7 ± 1.6
	Pequeño	9	1.18 ± 0.19	52.9 ± 2.4	26.0 ± 9.3	6.7 ± 0.8
Deshonesto	Grande	9	1.65 ± 0.18	57.7 ± 3.8	31.0 ± 4.2	7.7 ± 1.0
	Mediano	9	1.40 ± 0.21	56.4 ± 3.2	29.6 ± 5.8	14.6 ± 2.2
	Pequeño	9	1.23 ± 0.19	53.1 ± 2.4	28.3 ± 4.4	21.6 ± 5.7

**Tabla IV.** Número de individuos (N), peso (P), longitud total sin la espada (LTSE) y longitudes de la espada antes (LE<sub>1</sub>) y después (LE<sub>2</sub>) de ser manipulada de todos los machos utilizados en el experimento del apartado I.II. En las nueve tríadas asignadas al escenario honesto existía una correlación positiva entre el tamaño y la longitud de la espada mientras que en restantes nueve tríadas, asignadas al escenario deshonesto, la correlación era negativa.

El experimento se realizó en un acuario experimental de 130 x 40 x 50 cm (figura 10). Las paredes del acuario estaban recubiertas por un plástico blanco excepto la pared frontal para así poder grabar a los machos a través de ella. Una lámina de metacrilato transparente dividía el acuario en dos zonas: la zona de los machos (ZM) y la zona de las hembras (ZH). La zona de los machos se extendía por la mayor parte del acuario (115 x 40 x 50 cm) y en ella se ubicaban las tríadas de machos para que interactuasen. La zona de las hembras era una pequeña zona lateral del acuario (15 x 40 x 50 cm) donde durante las réplicas se ubicaban dos hembras. La finalidad de la presencia de estas hembras era motivar las interacciones agonísticas entre los machos. El suelo del acuario estaba cubierto por una capa de grava a través de la cual un sistema de filtración recogía el agua, la hacía pasar por un filtro con carbono activo y la devolvía a través de las perforaciones de un tubo ubicado a lo largo en la zona superior de la pared trasera (flechas en la figura 10). Una luz fluorescente de 130 cm de largo se ubicó suspendida 10 cm por encima del acuario. El acuario estaba ubicado dentro de una estructura formada con cortinas verdes para aislarlo visualmente del entorno. Mediante un orificio en la tela verde se realizaron las grabaciones con una videocámara (SONY HDR-SR1E).



**Figura 10.** Escenarios honesto (a) y deshonesto (b) del experimento de la sección I.II. Ambos escenarios se realizaron en el mismo acuario experimental compuesto por la zona de los machos (ZM) y la zona de las hembras (ZH) separadas entre sí por una lámina de metacrilato transparente. En los dos escenarios se ubicó en ZM un macho grande (G), uno mediano (M) y otro pequeño (P) los cuales interactuaron agresivamente motivados por la presencia de dos hembras (♀<sub>1</sub> y ♀<sub>2</sub>) en ZH. El único aspecto diferencial entre ambos escenarios es que en el honesto la espada más larga la poseía el macho grande y la más pequeña el pequeño, mientras que en el escenario deshonesto la distribución era la inversa. Un sistema de filtración recogía el agua desde la graba del fondo y la devolvía por arriba (flechas).

Antes de la realización de cada réplica, la correspondiente tríada de machos se ubicaba en la zona de los machos. Trancurridos 30 min de habituación, se colocaban dos hembras escogidas al azar en la zona de las hembras y después de 5 min más se iniciaba una grabación de la conducta de los machos por un lapso de tiempo de 1h. Las 18 réplicas se llevaron a término con éxito. Mediante la observación de las grabaciones se registró

de cada episodio agonístico observado el iniciador, el receptor, el ganador, el tipo de episodio (agresivo o ritualizado) y su duración.

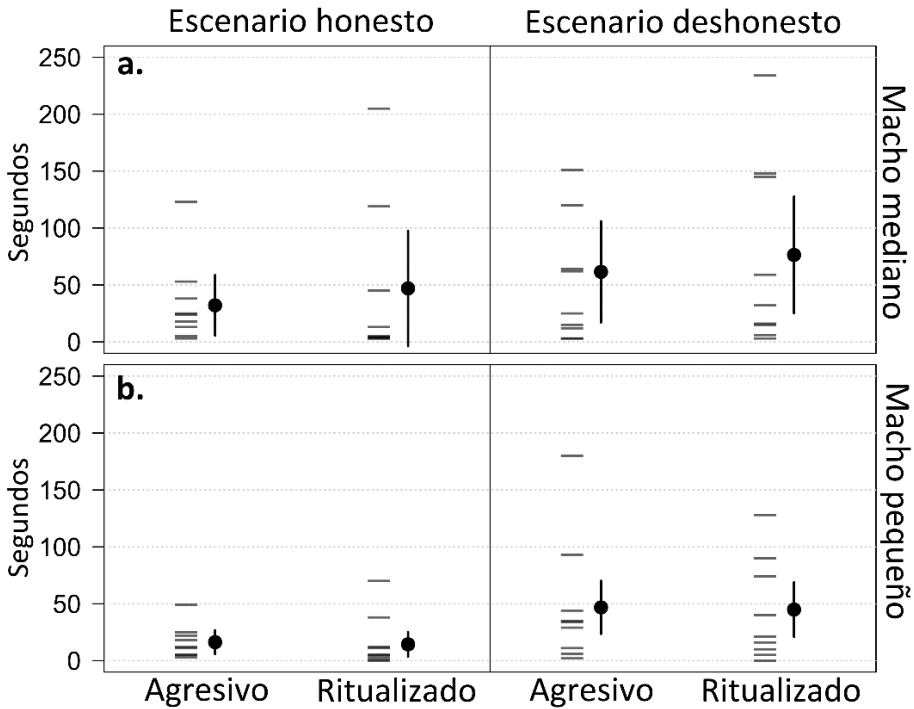
### **Análisis estadísticos**

Primeramente se testó si la probabilidad de los machos de ganar un episodio agonístico dependió de su categoría de tamaño y/o del escenario experimental. Para ello se realizó un GLMM donde la proporción de episodios agonísticos vencidos, en relación al número de episodios en el que el macho en cuestión hubiese participado, fue la variable dependiente. “Escenario” (dos niveles: “honesto” y “deshonesto”) y “tamaño de los machos” (tres niveles: “largo”, “mediano” y “pequeño”) junto con su interacción fueron los factores fijos del modelo. También se incluyó el factor aleatorio “tríada” ya que las observaciones estaban agrupadas por tríada de machos. En este modelo se asumió una distribución del error binomial y una función de vínculo logit.

También se testó si la conducta agonística sufrida por cada macho dependió del escenario experimental mediante dos tipos de modelos. Primero se realizó un GLMM para cada tamaño de macho donde el número de episodios agonísticos recibidos era la variable dependiente. Se añadieron como componente fijo los factores “escenario” (dos niveles: “honesto” y “deshonesto”), “tipo de episodio agonístico” (dos niveles: “agresivo” y “ritualizado”) y la interacción entre ambos. Se introdujo el factor aleatorio “tríada” ya que de cada macho se disponía de dos observaciones, una por cada tipo de episodio agonístico. Estos tres modelos se construyeron asumiendo una distribución del error binomial negativa y una función de vínculo log. Por último, se llevaron a cabo otros tres GLMM’s para testar para cada tamaño de macho si el tiempo total en el que sufrían episodios agonísticos diferió entre escenarios. Los componentes fijo y aleatorio de estos tres modelos eran los mismos que el de los tres modelos anteriores. Sin embargo, al estar tratando en esta ocasión con una variable dependiente continua no negativa (tiempo) se asumió una distribución del error Gamma y la identidad como función de vínculo.

## Resultados

En ninguno de los modelos planteados, la interacción entre los factores fijos resultó significativa. En consecuencia, se reformularon los modelos excluyendo la interacción. La probabilidad de vencer en un episodio agonístico no se vio afectada por el factor “escenario” ( $\chi_1^2 = 0.005, P = 0.945$ ) pero, como era esperable, sí resultó fuertemente determinada por el factor “tamaño de los machos” ( $\chi_1^2 = 19.548, P < 0.001$ ). Independientemente del escenario, los machos grandes (probabilidad de victoria: 0.999, IC: 0.946 - 1) obtuvieron una dominancia casi absoluta mientras que los machos medianos (probabilidad de victoria:  $2.861 \cdot 10^{-4}$ , IC:  $2.605 \cdot 10^{-6}$  -  $3.046 \cdot 10^{-2}$ ) y pequeños (probabilidad de victoria:  $7.294 \cdot 10^{-5}$ , IC:  $1.6 \cdot 10^{-6}$  -  $3.314 \cdot 10^{-3}$ ) mostraron un claro rol subordinado. Debido a este resultado, los siguientes modelos, que testaban si existieron diferencias entre escenarios en cuanto a los episodios agonísticos recibidos, sólo se pudieron realizar para los machos medianos y pequeños. El número de episodios agonísticos sufridos por los machos medianos no difirieron entre tipos de episodio ( $\chi_1^2 = 0.192, P = 0.661$ ) ni entre escenarios ( $\chi_1^2 = 0.186, P = 0.666$ ). Lo mismo ocurrió con los machos pequeños: no se encontraron efectos significativos de los factores “tipo de episodio agonístico” ( $\chi_1^2 = 0.342, P = 0.558$ ) y “escenario” ( $\chi_1^2 = 1.413, P = 0.235$ ). De forma similar, la duración total de los episodios agonísticos sufridos por los machos medianos (figura 11a) no varió ni entre tipos de episodio ( $\chi_1^2 = 0.357, P = 0.55$ ) ni entre escenarios experimentales ( $\chi_1^2 = 1.396, P = 0.237$ ). Por su lado, la duración total de los episodios agonísticos dirigidos a los machos pequeños no varió significativamente entre tipos de episodio ( $\chi_1^2 = 0.077, P = 0.782$ , figura 11b) pero sí entre escenarios experimentales ( $\chi_1^2 = 6.048, P = 0.014$ ). Los machos pequeños estuvieron bajo agresión durante un total de 30.6 s (IC: 13.9 - 47.2) en el escenario honesto mientras que en el deshonesto lo estuvieron durante 91.6 s (IC: 46.3 - 136.9).



**Figura 11.** Tiempo total en que los machos medianos (a) y pequeños (b) de los dos escenarios del experimento de la sección I.II estuvieron sufriendo episodios agonísticos. Se representan la media estimada junto con el intervalo de confianza al 95% así como las observaciones reales.

## Discusión

Las relaciones jerárquicas entre las tres categorías de machos no variaron entre escenarios, lo cual es congruente con lo descrito en trabajos previos [59,77] que no detectaron que la espada influyera sobre la probabilidad de vencer un episodio agonístico. Esta probabilidad, como también era de esperar [69], estuvo fuertemente determinada por el tamaño corporal del macho. Independientemente del escenario, entonces, se observó un patrón intrasexual, aparentemente motivado por la presencia de las hembras y muy similar al descrito en la naturaleza [78], consistente en la presencia de un macho dominante, el cual era el macho grande de la tríada, que perseguía a los demás individuos que adoptaron el rol de subordina-

dos. Esto implica que los machos grandes pudieron ser los de mayor longitud de espada de la tríada sin sufrir ningún coste por ello. Por el contrario, los machos de la categoría pequeña sí que sufrieron un coste extra cuando fueron presentados como los machos de espada más larga de la tríada, ya que en el escenario deshonesto estuvieron más tiempo siendo agredidos que en el escenario honesto. Una posible explicación a este hecho es que en un escenario deshonesto el macho grande, al tener una espada corta, se habría visto liberado de los costes provocados por el hándicap que la espada supuestamente le produce [61] y en consecuencia agredir a los demás le habría resultado menos costoso, permitiéndole, entonces, asumir episodios agonísticos más largos. Una segunda posible explicación sería que los machos grandes invirtieron más en agredir a los machos pequeños en un escenario deshonesto porque en él los machos pequeños presentaban una espada más larga que en el escenario honesto. El hecho de que los machos medianos, que en ambos escenarios tuvieron la misma espada, fuesen agredidos por igual tanto en el escenario honesto como en el deshonesto sugiere que esta segunda posibilidad es la cierta. Es decir, la espada más larga de los machos pequeños, y no la espada más corta de los machos grandes, parece ser la causa que provoca el mayor coste sufrido por los pequeños en un escenario deshonesto. Podemos concluir, entonces, que existe una intolerancia al atractivo ejercida por los machos dominantes y sufrida por los subordinados. De este modo, la estrategia de la intolerancia al atractivo así ejercida podría controlar la expresión de la espada en función de la capacidad de lucha (es decir del tamaño corporal) en un escenario en el que ser agredido y derrotado implique algún tipo de coste lo suficientemente intenso como para contrarrestar los beneficios de una expresión deshonesto [7,40]. Qué costes podría estar sufriendo un macho deshonesto al ser agredido y derrotado es la cuestión que se trata en el siguiente capítulo.

# Capítulo II:

Costes en los que se  
fundamenta el control  
social del atractivo

## Sección II.I. El coste intrasexual de la derrota

### *Introducción*

Los costes que podrían sustentar el control social del atractivo son los que se deriven de sufrir una agresión y ser derrotado. Es fundamental, entonces, que padecer una derrota incida de forma significativa y negativa sobre la eficacia biológica de los machos ya que la efectividad de todo mecanismo de fiabilidad de una señal depende de la existencia de algún coste significativo que contrarreste los beneficios de la deshonestidad [4,40].

En el contexto de la selección sexual, el coste más evidente que nos podemos plantear asociado al hecho de ser agredido y derrotado por un competidor es un coste de naturaleza intrasexual [12]. Es decir, un macho que es agredido y derrotado podría perder parte de su acceso a las hembras y en consecuencia perder parte de su eficacia biológica. En el portaespada el acceso a las hembras no parece ser directo [82]. La hipótesis más plausible es que dicho acceso derive del éxito en no ser expulsado, y a la vez expulsar a los demás machos, de aquellas zonas del río donde es más probable encontrar hembras [78]. Esta hipótesis se sustenta en el patrón de comportamiento de los machos observado en la naturaleza consistente en la agregación de unos cuatro individuos que compiten por la monopolización de zonas muy concretas del río [67,78] y por patrones semejantes observados en laboratorio, en donde los machos compiten por los recursos alimenticios [79]. En este contexto, una evidencia que apoyaría aún más la hipótesis de que los machos compiten por monopolizar aquellas zonas donde hay más afluencia de hembras, sería que el factor directamente desencadenante de este patrón fuese la distribución de las hembras de un modo similar a lo que propone la hipótesis del punto caliente para explicar la evolución en la formación de *leks* en algunas especies [101].

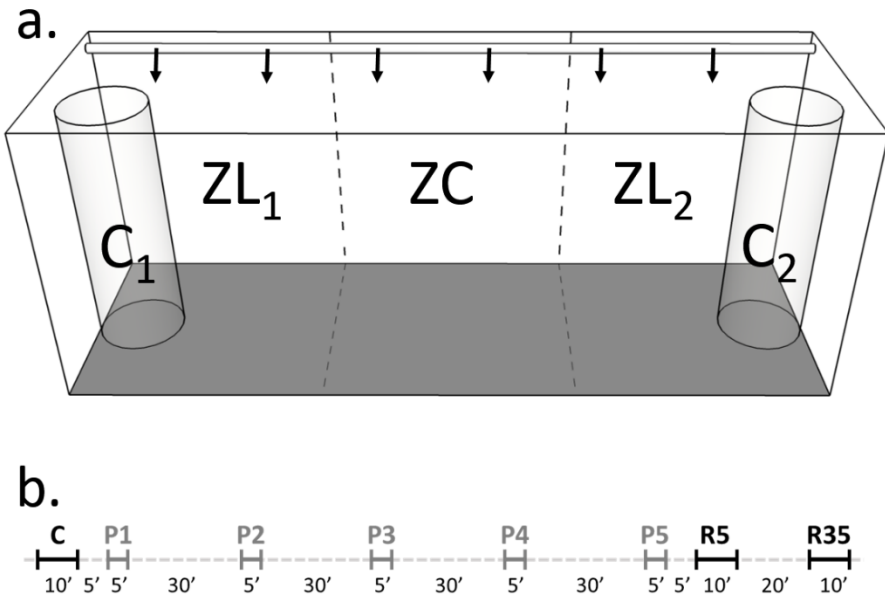
En esta sección entonces, se testará si los machos del portaespada son capaces de recordar la ubicación de las zonas donde ha habido hembras y compiten agresivamente por monopolizarlas generando un patrón espacial similar al que se presenta en la naturaleza.



## Material y métodos

### Diseño experimental

En este experimento se observó la conducta agonística de grupos de tres machos antes y después de ubicar hembras en una zona del acuario. El experimento se realizó en un acuario de 130 x 40 x 50 cm (figura 12a) dividido en tres zonas: dos laterales (ZL<sub>1</sub> y ZL<sub>2</sub>) y una central (ZC). En cada una de las zonas laterales había un cilindro (C<sub>1</sub> y C<sub>2</sub>) de plástico transparente y perforado de 15 cm de diámetro en contacto con las paredes laterales. En cada réplica se escogió uno de los dos cilindros para ubicar dos hembras en su interior según un protocolo de presentaciones que más adelante se detalla. Debido a ello, la zona lateral en donde se ubicaba el



**Figura 12.** Acuario experimental (a) y protocolo temporal (b) del experimento de la sección III.1. El acuario (a) estaba dividido en tres zonas iguales: dos laterales (ZL<sub>1</sub> y ZL<sub>2</sub>) y una central (ZC). Uno de los dos cilindros ubicados en las zonas laterales (C<sub>1</sub> y C<sub>2</sub>) se utilizaba para ubicar hembras en su interior. Las flechas marcan por donde era devuelta el agua al acuario una vez filtrada. En el protocolo temporal (b) se muestran los tres registros realizados (C, R5 y R35) y las presentaciones de hembras (P1, P2, P3, P4 y P5) así como su duración y la de los intervalos entre ellos en minutos.

cilindro en cuestión, que tanto podía ser  $ZL_1$  como  $ZL_2$ , pasaba a denominarse la zona lateral caliente. El cilindro ubicado en la otra zona lateral, la zona lateral fría, tenía como objetivo ejercer de control a la mera presencia de un cilindro para, de este modo, poder discriminar entre la respuesta provocada por las hembras y la provocada por el cilindro en sí. El fondo del acuario estaba cubierto por una capa de graba y a través de ella un sistema de filtración recogía el agua y la enviaba a un filtro mecánico con carbono activo. El agua era devuelta al acuario (flechas en la figura 12a) a través de un tubo perforado ubicado a lo largo de la zona superior de la pared trasera. El objetivo de este sistema de filtración era prevenir la difusión de cualquier pista olfatoria desde la zona caliente hacia el resto del acuario. Todo el acuario quedaba iluminado con una luz fluorescente de 130 cm de largo que colgaba 10 cm por encima de éste. Para mantener el aislamiento visual con el entorno, alrededor del acuario se construyó una estructura con telas verdes. Mediante un orificio en dichas telas se grabaron todas las réplicas con una videocámara (SONY HDR-SR1E).

Se efectuaron un total de seis réplicas en diciembre de 2009, una al día siempre por la mañana, entre las 9 am y 11 am. Cada réplica estaba compuesta por una tríada de machos, cada uno de ellos escogido aleatoriamente de diferentes tanques de estabulación. Aproximadamente a las 7 pm del día anterior de cada réplica, se colocaba la tríada correspondiente en el acuario experimental para que los peces iniciasen la habituación al lugar y se empezasen a establecer las relaciones jerárquicas entre ellos. El protocolo seguido en cada réplica (figura 12b) empezaba con la grabación de un control (C) de 10 min para conocer cuál era la ubicación y el patrón agresivo de los machos antes de presentar las hembras. 5 min después del registro control, se ubicaron dos hembras escogidas al azar de uno de los tanques de estabulación en el cilindro de la zona lateral que había sido asignada como la zona lateral caliente. Transcurridos 5 min, las hembras se retiraron. Dicho procedimiento se repitió cuatro veces más, siempre ubicando las hembras en el mismo cilindro, dejando 30 min entre presentaciones. Hubo, entonces, un total de cinco presentaciones de hembras (P1 a P5, figura 11b). Se realizaron cinco presentaciones para habituar a los machos y así conseguir que la extracción de las hembras, que se hacía con un salabre, no alterase en exceso su conducta. Al cabo de 5 min después de la última presentación, se realizó una grabación de 10 min (R5) para

poder valorar cuál había sido el efecto de la presentación sucesiva de hembras. Por último, se realizó otro registro (R35) esta vez 35 min después de la última presentación con la finalidad de valorar el efecto del paso del tiempo una vez finalizadas las presentaciones. Qué zona lateral era la caliente se decidió pseudoaleatoriamente, para así tener tres réplicas con la zona caliente en  $ZL_1$  y otras tres en  $ZL_2$ . De cada video se registró, para cada episodio agonístico observado, el iniciador, el receptor, el tipo de interacción (agresiva o ritualizada) y la zona en la que había tenido lugar (caliente, central o fría). Todas las tríadas, al llevar en el acuario unas 15 horas, enseguida mostraron una clara relación jerárquica lineal, lo que permitió clasificar a los machos de cada tríada como alfa, beta y omega. Aparte de las interacciones agonísticas, también se registró la ubicación de los machos. Concretamente se midió el grado de proximidad de los machos al cilindro de las hembras. Para ello se escogieron 30 fotogramas al azar de cada video y se midió la distancia existente entre el extremo de la cabeza y la pared lateral de la zona fría. El valor medio de estas treinta distancias dividido entre la longitud total del acuario fue el valor que se usó para definir la ubicación de los machos. Dicho valor, entonces, osciló entre 0 y 1, y cuanto mayor fue mayor proximidad al cilindro de las hembras indicó. Se utilizaron treinta fotogramas porque mediante un estudio previo se observó que el resultado no cambiaba significativamente entre lo obtenido con 30, 60 o 90 fotogramas. Con todos estos datos, entonces, se analizó la ubicación y los encuentros agresivos en las tres condiciones experimentales.

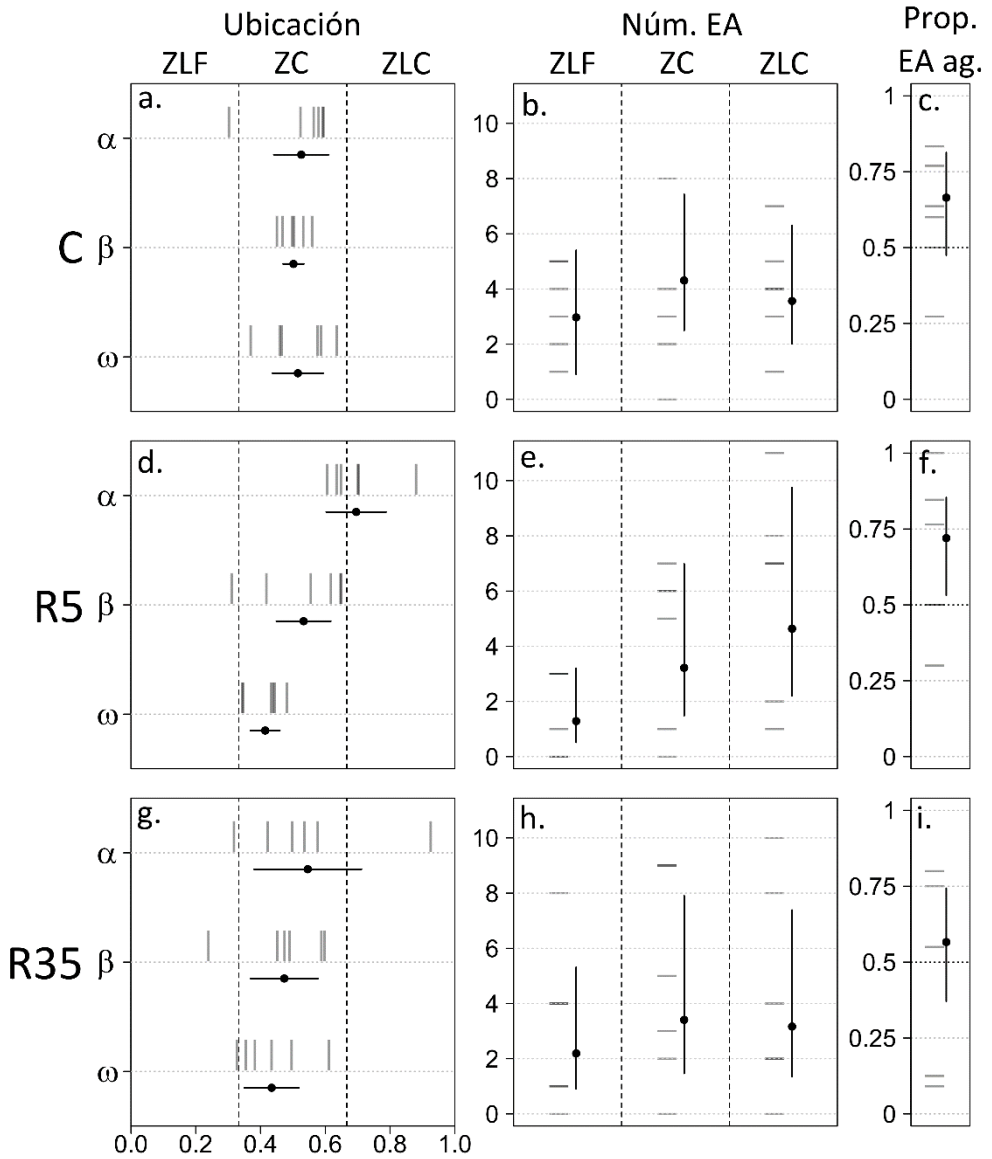
### **Análisis estadísticos**

Se realizó un LMM para cada condición experimental (C, R5 y R35) para analizar la ubicación de los machos. En los tres modelos se usó la ubicación de los machos como la variable dependiente y el factor fijo “estatus jerárquico” (tres niveles: “alfa”, “beta” y “omega”). Como los machos estaban agrupados en tríadas, se introdujo el factor aleatorio “tríada”. También se analizó el número de episodios agonísticos observados en cada condición experimental. Para ello, se realizaron GLMM’s con “zona del acuario” (tres niveles: “zona caliente”, “zona central”, “zona fría”) como factor fijo y “tríada” como factor aleatorio. La variable dependiente utilizada fue el número de episodios agonísticos observados en cada zona. En

estos modelos se asumió una distribución del error Poisson y una función de vínculo log. Por último también se analizó la proporción de ataques agresivos observados. Esto se hizo mediante un GLMM con distribución de error binomial y una función de vínculo logit. “Condición experimental” (tres niveles: “C”, “R5”, “R35”) y “tríada” fueron los factores fijos y aleatorios respectivamente.

## **Resultados**

En el registro control (C), no hubo un efecto significativo del factor “estatus jerárquico” sobre la ubicación de los machos ( $\chi^2=0.51$ ,  $P=0.776$ ; figura 13a) y los episodios agonísticos estuvieron distribuidos homogéneamente por todo el acuario (efecto no significativo del factor “zona del acuario” sobre el número de episodios agonísticos;  $\chi^2=1.64$ ,  $P=0.439$ ; figura 13b). 5 min después de las presentaciones sucesivas de hembras (R5) el factor “estatus jerárquico” mostró un efecto significativo sobre la localización de los machos ( $\chi^2=57.42$ ,  $P<0.001$ ; figura 13d), de modo que, a mayor rango jerárquico más cercanía hubo al cilindro de las hembras. Bajo esta misma condición experimental, el factor “zona del acuario” presentó un efecto significativo sobre el número de episodios agonísticos ( $\chi^2=12.89$ ,  $P=0.002$ ; figura 13e). En la zona caliente se produjeron 3.59 (IC: 1.78-7.28) veces más episodios agonísticos que en la zona fría. Sin embargo, transcurridos 35 min desde la última presentación de hembras (R35), se volvió a un patrón semejante al observado en el control: efecto no significativo del factor “estatus jerárquico” en la ubicación de los machos ( $\chi^2=1.44$ ,  $P=0.487$ ; figura 13g) y efecto no significativo del factor “zona del acuario” sobre el número de episodios agonísticos ( $\chi^2=2.29$ ,  $P=0.318$ ; figura 13h). La proporción de episodios agresivos no varió entre condiciones (efecto no significativo del factor “condición experimental”,  $\chi^2=2.84$ ,  $P=0.242$ ) pero solamente en R5 se observó una preferencia por los episodios agresivos (proporción de episodios agresivos mayor que 0.5,  $Z=2.25$ ,  $P=0.024$ ; figura 13f). Ni en el control (proporción de episodios agresivos no diferente de 0.5,  $Z=1.68$ ,  $P=0.092$ ; figura 13c) ni en R35 (proporción de episodios agresivos no diferente de 0.5,  $Z=0.65$ ,  $P=0.515$ ; figura 13i) hubo preferencia por ningún tipo de episodio agonístico.



**Figura 13.** Ubicación de los machos en el acuario (a, d y g), número de episodios agonísticos en cada zona (b, e y h) y proporción de episodios agonísticos agresivos (c, f e i) para cada una de las tres condiciones experimentales (C, R5 y R35) del experimento de la sección II.I. Se representan las medias estimadas junto con los intervalos de confianza del 95% así como las observaciones reales. (ZLC: zona lateral caliente, ZC: zona central, ZLF: zona lateral fría)

## Discusión

5 min después de la presentación de hembras, durante el denominado registro R5, los machos compitieron por monopolizar la zona lateral caliente, la zona que había contenido las hembras, generándose así una estratificación de los machos en función de su estatus jerárquico. Durante este mismo registro, el conflicto se concentró en la zona lateral caliente donde los machos alfa agredían a sus subordinados para expulsarlos de dicha zona. Esta expulsión era realizada preferencialmente mediante episodios agonísticos agresivos mientras que durante la situación control no se observó una preferencia significativa hacia ningún tipo de episodio agonístico. Este patrón es muy similar al descrito en la naturaleza, en donde los machos compiten por una zona concreta del río [78]. En el género *Xiphophorus* Las pistas olfatorias parecen ser elementos importantes en la comunicación sexual [102–104]. Sin embargo, el sistema de filtración instalado en el acuario experimental prevenía la difusión sesgada de pistas olfatorias desde la zona lateral caliente hacia el resto del acuario que pudiesen explicar el patrón observado. La presencia de algún sesgo consistente en preferir sin motivo aparente cierta zona del acuario, tampoco puede ser una explicación posible al establecimiento del patrón observado, ya que la zona por la que competían los machos siempre fue la zona lateral caliente a pesar de que la ubicación de ésta fue escogida aleatoriamente. Del mismo modo, la presencia del cilindro contendedor de las hembras tampoco pudo tener ningún efecto sobre los resultados obtenidos ya que siempre hubo otro cilindro idéntico situado en la zona lateral fría. Además, dicho patrón desapareció 35 min después de la presentación de hembras, es decir, durante el registro denominado R35, volviéndose a observar una distribución homogénea tanto de los machos como de sus episodios agonísticos muy similar a la observada durante el registro de control (C) realizado antes de iniciar la presentación de hembras. Todo esto sugiere de forma consistente que fueron las presentaciones de hembras en la zona lateral caliente las que motivaron que los machos compitiesen por ocuparla. Se realizaron un total de cinco presentaciones de hembras para habituar a los machos a la retirada de las mismas. Al carecer de registros entre presentaciones, no podemos saber si el patrón observado fue

efecto de la última presencia de hembras o de las presentaciones continuadas. Es decir, desconocemos si los machos solamente recordaron la última presencia de hembras o si llegaron a reconocer la zona lateral caliente como una zona donde periódicamente aparecían hembras. Al margen de esta imprecisión, las similitudes cualitativas existentes entre el patrón aquí observado en condiciones experimentales de laboratorio y el descrito en la naturaleza son un fuerte apoyo a favor de la hipótesis de que los machos compiten por ciertas zonas del río frecuentadas por hembras. Este sería un patrón semejante al de un *lek* formado a partir de un punto caliente en el que las hembras tienden a concentrarse [101,105,106]. Esta cuestión se abordará con más detalle en un apartado de la discusión general sobre el sistema social del portaspada. En relación al hilo principal de esta tesis, el patrón aquí observado apoya la existencia en la naturaleza de un coste intrasexual asociado al hecho de ser agredido y derrotado en el que se podría fundamentar el control social del atractivo.

## **Sección II.II. El coste intersexual de la derrota**

### ***Introducción***

Habitualmente, los individuos viven en un entorno social del que obtienen información [107] para a partir de ella estimar diversos parámetros de su entorno tales como la calidad de sus potenciales parejas [108]. En ocasiones dicha información se adquiere de forma indirecta, mediante un fenómeno de espionaje, observando la conducta de otros [109]. En otras especies de peces ya se ha observado que los individuos del sexo elector reconocen los individuos dominantes del sexo opuesto, a los que prefieren para el apareamiento, observando cómo dichos individuos interactúan agonísticamente entre ellos [110,111]. Esto implica que de una derrota no sólo puede derivarse un coste de naturaleza intrasexual, o sea perder acceso a las hembras, sino que dicha derrota también puede repercutir en un coste directamente intersexual, es decir, en perder atractivo.

En el caso que nos ocupa, estamos ante un sistema social, el del portaespada, de características muy favorables para que exista un uso de la información derivada de las agresiones entre machos [112,113]. De hecho, como se cita en la introducción, los machos del portaespada hacen uso de esta información para valorar la capacidad de lucha de sus potenciales contrincantes [73]. Las hembras, por su parte, también podrían hacer uso de ella [82] en el supuesto de que sus intereses evolutivos pasaran por aparearse con el macho de mayor capacidad de lucha. Esta es una condición que habitualmente se cumple [42] y en el portaespada parece especialmente probable, ya que la capacidad de lucha de un macho viene determinada por su tamaño [69] y parecen ser precisamente los machos de mayor tamaño los que las hembras inicialmente prefieren [53,54].

A continuación se presenta un experimento en el que se testó si las hembras de portaespada prefieren a los machos dominantes y si, además, los reconocen mediante la observación de las interacciones agonísticas entre los machos. De ser cierto, esto supondría la existencia de un coste intersexual asociado a la derrota, lo cual facilitaría la efectividad del control social del atractivo que es el principal objeto de estudio de esta tesis.

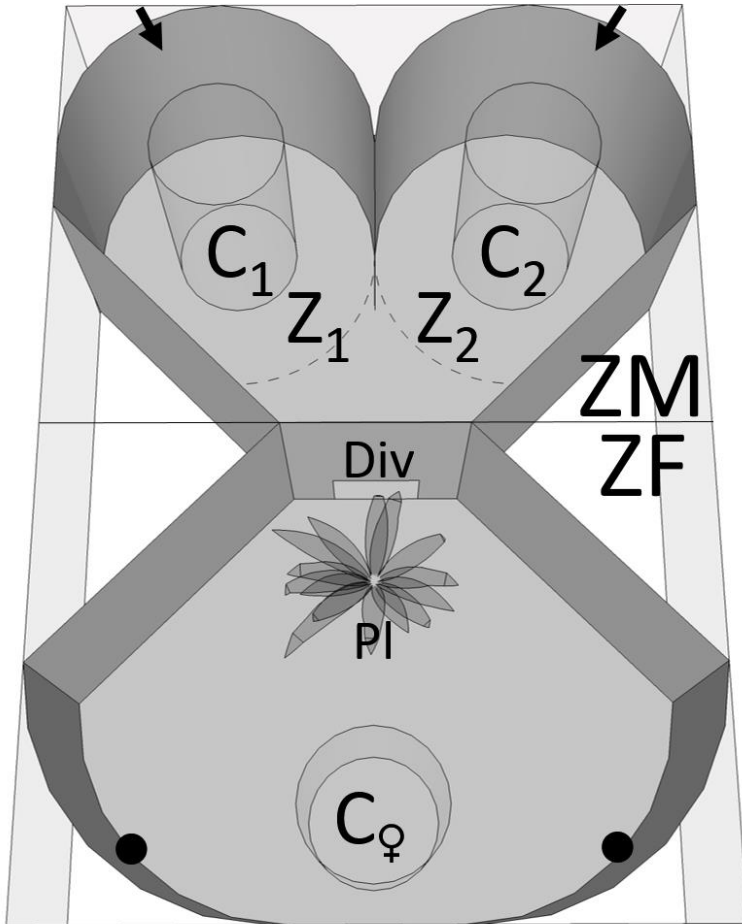


## **Material y métodos**

### **Diseño experimental**

El experimento se basó en la realización de dos tests de elección de pareja a hembras. Uno se efectuaba antes y otro después de ver interactuar agresivamente a los dos machos que se les mostraron para elegir. Se usaron un total de ocho pares de machos emparejados según su peso (peso de los machos,  $\bar{X} \pm SE = 1.45 \pm 0.01$  g,  $N=16$ ; diferencia de peso entre machos de una pareja,  $\bar{X} \pm SE = 0.06 \pm 0.02$  g,  $N=8$ ) y la longitud de la espada (longitud de espada de los machos,  $\bar{X} \pm SE = 39.9 \pm 0.2$  mm,  $N=16$ ; diferencia de longitud de espada entre machos de una pareja,  $\bar{X} \pm SE = 2.8 \pm 0.6$  mm,  $N=8$ ). Antes de iniciar la experiencia, cada par de machos se ubicó en un acuario de 50 l con grava en el fondo y una planta de plástico junto con una hembra durante una semana. Este periodo relativamente largo sirvió para garantizar el establecimiento de una clara jerarquía entre los machos de cada par a pesar de ser del mismo tamaño. En consecuencia, en cada par había un macho alfa, iniciador y vencedor de todos los episodios agonísticos, y un macho beta, receptor y perdedor de todos los episodios agonísticos. Una vez transcurrida esta semana previa, se inició el experimento de elección de pareja.

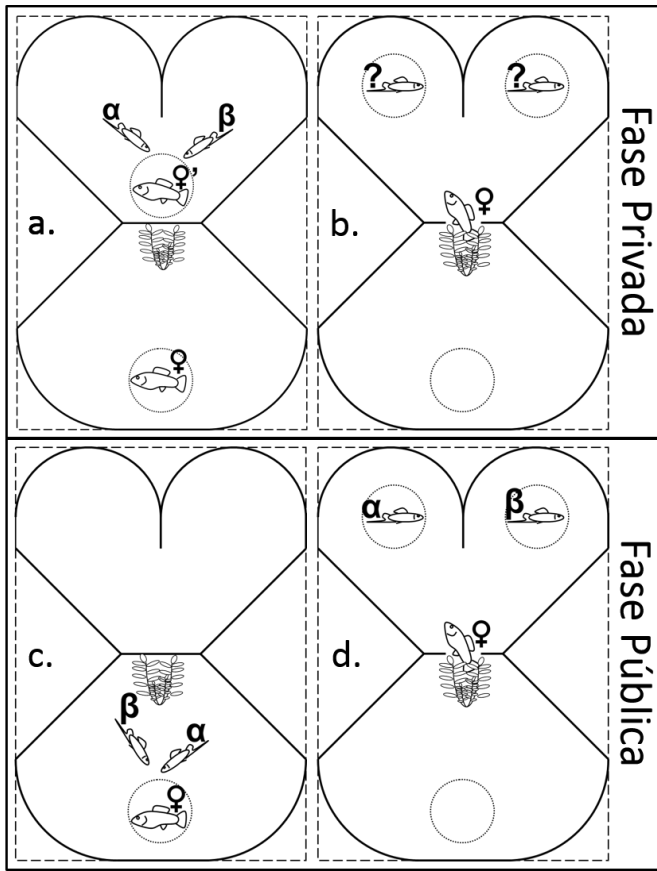
Las réplicas de este experimento se realizaron en un acuario experimental de 100 x 70 x 30 cm estructuralmente idéntico al utilizado en la sección I.I. (figura 14). El acuario estaba dividido en dos zonas: la zona masculina (ZM) y la zona femenina (ZF). Dentro de la zona masculina, se definieron dos áreas en forma de anillo de 10 cm de grosor ( $Z_1$  y  $Z_2$ ) ambas con un cilindro perforado y transparente de 15 cm de diámetro en el centro ( $C_1$  y  $C_2$ ). En la zona femenina no existía zonación alguna y sólo había un cilindro ( $C_3$ ) junto con una planta de plástico (Pl). Ambas zonas estaban separadas por un divisor opaco (Div) con una puerta levadiza de 10 x 10 cm en el centro. Las paredes estaban recubiertas por un fondo fotográfico de plantas de los utilizados en acuariofilia. El fondo del acuario se cubrió con grava. Dos filtros con carbono activo recogían el agua del fondo de la zona femenina (círculos en la figura 14) y la devolvían por detrás de los cilindros de la zona masculina (flechas en la figura 14). Esto provocaba un leve



**Figura 14.** Acuario utilizado en el experimento de la sección II.II. Éste estaba dividido en dos zonas: la zona femenina (ZF) y la zona masculina (ZM) ambas separadas entre sí por un divisor opaco (Div) con una puerta levadiza en el centro. Durante los tests de elección de pareja, se ubicó un macho en cada cilindro de la zona masculina ( $C_1$  y  $C_2$ ). Entorno a ambos cilindros se marcó una zona en forma de anillo ( $Z_1$  y  $Z_2$ ). Cuando una hembra estaba en una de estas zonas se asumía que estaba visitando al macho ubicado en el cilindro de dicha zona. Había una planta de plástico (PI), estratégicamente ubicada en la zona femenina justo en frente de la puerta, desde la cual las hembras podían visualizar ambos machos a la vez. Un tercer cilindro ubicado en la zona femenina ( $C_{\text{♀}}$ ) se utilizó para ubicar a las hembras en su interior durante los periodos del experimento en los que la pareja de machos interactuaba agresivamente. Los círculos y las flechas marcan los puntos por donde el sistema de filtración recogía y devolvía el agua respectivamente.

flujo del agua de los cilindros de la zona masculina hacia la zona femenina. En ambos lados del acuario había una luz fluorescente de 1 m de largo inclinada hacia el interior de acuario para así iluminarlo lateralmente. De este modo las réplicas se pudieron grabar desde arriba con la videocámara (SONY HDR-SR1E) sin ningún reflejo que impidiese una correcta visualización. Durante las réplicas, el acuario estuvo rodeado por una cortina verde. Desde una localización remota se iniciaban o detenían las grabaciones y se elevaba o bajaba la puerta levadiza según los requerimientos del protocolo. Cada hembra utilizada para los tests de elección se escogió aleatoriamente de los diferentes tanques de estabulación y se aisló en un acuario de 50 l entre cinco y siete días antes de la experiencia. Todas las hembras eran adultas y supuestamente con experiencia sexual, pero, tal y como se recomienda para este tipo de ensayos [49], en apariencia ninguna presentaba estado de gravidez. Se realizaron un total de 21 réplicas, una diaria entre las 9 am y 11 am en mayo-junio de 2010. Durante la tarde anterior a cada réplica se ubicaba una hembra en la zona femenina del acuario y uno de los ocho pares de machos en la zona masculina con la puerta del divisor cerrada para impedir cualquier contacto previo entre la hembra y los machos. Esto facilitó la habituación de los individuos. Cada réplica consistió en dos fases, a las que denominamos fase “privada” y fase “pública”, ambas compuestas por un periodo de interacción intrasexual seguido de un periodo interacción intersexual. En los periodos intrasexuales los machos se peleaban entre sí y en los periodos intersexuales se le practicaba un test de elección de pareja a la hembra. La diferencia entre ambas fases radicaba en que las peleas del periodo intrasexual no eran visibles para la hembra durante la fase privada y sí lo eran durante la fase pública.

**Fase privada:** Cada réplica empezaba con la ubicación de una hembra estímulo (♀, figura 15a), distinta de la utilizada para la réplica, en un cilindro en la zona masculina. En cuanto los machos, que llevaban nadando libremente en la zona masculina desde la tarde anterior, mostraban el primer episodio agonístico, se iniciaba el periodo intrasexual de la fase privada por un intervalo de 10 min. Los encuentros agonísticos solían tener lugar casi inmediatamente después de ubicar a la hembra estímulo y



**Figura 15.** Secuencia temporal del experimento de la sección II.II. Cada réplica estaba compuesta por una fase privada (a y b) seguida de una fase pública (c y d). Ambas fases empezaban con un periodo intrasexual (a y c) donde los machos interactuaban agresivamente mientras la hembra (♀) permanecía en el cilindro de la zona femenina. Durante el periodo intrasexual de la fase privada (a) las interacciones agresivas tenían lugar en la zona masculina, ocultas a la hembra, motivadas por la presencia de otra hembra estímulo (♀'). Sin embargo, las interacciones agresivas del periodo intrasexual de la fase pública (c) tuvieron lugar en la zona femenina a la vista de la hembra (♀). Después de cada uno de ambos periodos intrasexuales, tenía lugar un periodo intersexual (b y d) en el que se le practicaba un test de elección de pareja a la hembra. El objetivo último era comparar entre sí las preferencias femeninas observadas en ambas fases para así dilucidar si las hembras hacen uso del resultado de las peleas de los machos como criterio de elección.

mayormente consistían en persecuciones por parte del macho alfa dirigidas contra el macho beta. Durante este periodo intrasexual de la fase privada, la hembra que iba a ser utilizada en los tests de elección posteriores (♀, figura 15a) permanecía en el cilindro de la zona femenina aparentemente ajena a lo que ocurría en la otra zona del acuario. Al término del periodo intrasexual, se retiraba la hembra estímulo y el cilindro que la contenía. Además, cada macho se ubicaba, aleatoriamente, en uno de los cilindros de la zona masculina y la hembra era liberada dentro de la zona femenina. Una vez transcurridos 5 min de habituación, la puerta que dividía ambas zonas del acuario se elevaba y tenía lugar el periodo intersexual de la fase privada (figura 15b) en el momento en que la hembra entraba por primera vez en la zona masculina. Durante este periodo, la planta de plástico era utilizada por las hembras como refugio y desde allí tenían acceso visual a ambos machos al mismo tiempo. Transcurridos los primeros 10 min de este periodo, si la hembra se encontraba en la zona femenina la puerta se cerraba, y si no lo estaba se esperaba hasta que libremente entrase en ella para cerrar la puerta. Una vez cerrada la puerta, y con la hembra aislada en la zona femenina, los machos se intercambiaban de lugar para controlar cualquier sesgo de lateralidad que pudieran presentar las hembras y que pudiera influir sobre los resultados. Pasados 2 min después del intercambio, tenía lugar la segunda parte del periodo intersexual de la fase privada, también de 10 min de duración, una vez la hembra volvía a acceder a la zona masculina.

**Fase pública:** Al término de la fase privada, la puerta se cerraba, la hembra se ubicaba en el cilindro de la zona femenina y los machos eran liberados en la zona masculina. Después de dejar pasar 10 min para que la hembra se habituase a estar dentro del cilindro, la puerta volvía a abrirse para permitir el acceso de los machos a la zona femenina. Cuando ambos machos habían entrado en la zona femenina, la puerta se cerraba y tenía lugar el periodo intrasexual de la fase pública (figura 15c) siguiendo el mismo procedimiento que el descrito para la fase privada. Al finalizar el periodo intrasexual de esta fase, cada macho se ubicaba en uno de los cilindros de la zona masculina y la hembra era liberada dentro de la zona femenina. Transcurridos 5 min, tenía lugar el periodo intersexual, también compuesto por dos partes de 10 min cada una, de la fase pública (figura 15d) siguiendo el mismo protocolo descrito para la fase privada.

Acabada la fase pública, la réplica correspondiente llegaba a su fin, el par de machos era devuelto a su acuario pre-experimental a la espera de volver a ser utilizado en otra réplica y la hembra se colocaba en un acuario post-experimental para evitar volver a usarla en réplicas posteriores. En todas las réplicas, las relaciones jerárquicas entre los machos de cada par fueron siempre las mismas que las previamente establecidas en los acuarios pre-experimentales. Una triada era cancelada si la hembra tardaba más de 10 min en entrar en la zona masculina al inicio de los periodos intersexuales o si no visitaba a ambos machos un mínimo de una vez. Una réplica también se cancelaba si los machos entraban en la zona femenina, al inicio del periodo intrasexual de la fase pública, con una diferencia de tiempo superior a los 5 min. Finalmente se realizaron exitosamente 18 de las 21 réplicas iniciadas. Uno de los pares de machos se utilizó en cuatro ocasiones, otro par en tres, cinco pares en dos y un último par se utilizó una sola vez. A partir de la observación de las grabaciones realizadas de las dos partes que compusieron los periodos intersexuales de ambas fases, se calcularon las siguientes variables: 1) la preferencia según las primeras visitas, 2) la preferencia según la duración de las visitas y 3) la diferencia de motivación entre machos. La preferencia según las primeras visitas se definió como la proporción de primeras visitas realizadas al macho alfa. Asumimos como primeras visitas todas aquellas que las hembras realizaron justo después de entrar a la zona masculina desde la zona femenina. Simplemente, entonces, se contabilizó el número de primeras visitas a cada macho y se calculó la proporción anteriormente descrita. Debido al diseño del acuario, las primeras visitas tenían lugar justo después de que las hembras hubiesen visto simultáneamente a ambos machos. La preferencia según la duración de las visitas se calculó como la duración media de las visitas al macho alfa menos la duración media de las visitas al macho beta. Para calcular esta preferencia, entonces, se midió la duración de todas las visitas a ambos machos para posteriormente calcular la media. Se asumió que una hembra estaba visitando a un macho concreto si el extremo anterior de su cabeza se encontraba dentro de la zona periférica (zona Z1 o Z2 en la figura 14) que rodeaba el cilindro donde dicho macho estaba. El tiempo de asociación en experimentos de elección de pareja dicótomos como el aquí descrito es una variable asociada a la probabilidad

de apareamiento en esta especie [114]. La tercera y última variable tomada durante los periodos intersexuales, la diferencia de motivación entre machos, se definió como el tiempo que el macho alfa pasó interactuando con la hembra menos el tiempo que el macho beta pasó interactuando con la hembra. Esta variable se tomó porque cuando la hembra estaba visitando un macho, éste solía intentar interactuar con ella cortejándola, pudiendo influenciar la preferencia de ésta. Mediante esta variable, entonces, se pretendía controlar cualquier cambio en la motivación de los machos durante la realización del experimento que pudiese confundir los resultados. Un último fenómeno candidato a generar confusiones en la interpretación fue el hecho de que, durante el periodo intrasexual de la fase pública, los machos no sólo se peleaban entre sí sino que también intentaban cortejar a la hembra. Para controlar si había habido diferencias en cuanto al cortejo realizado por ambos machos que pudiesen constituir explicación plausible a la preferencia mostrada por las hembras se calculó la diferencia de cortejo entre machos. Esta variable simplemente era el tiempo invertido cortejando por el macho alfa menos el tiempo de cortejo del macho beta. El objetivo a alcanzar con toda esta información fue, entonces, comparar la preferencia de las hembras antes y después de que éstas observasen pelear a sus pretendientes así como ser capaces de descartar posibles causas alternativas a la mera observación de las peleas que también pudiesen explicar un hipotético cambio de preferencia.

### **Análisis estadísticos**

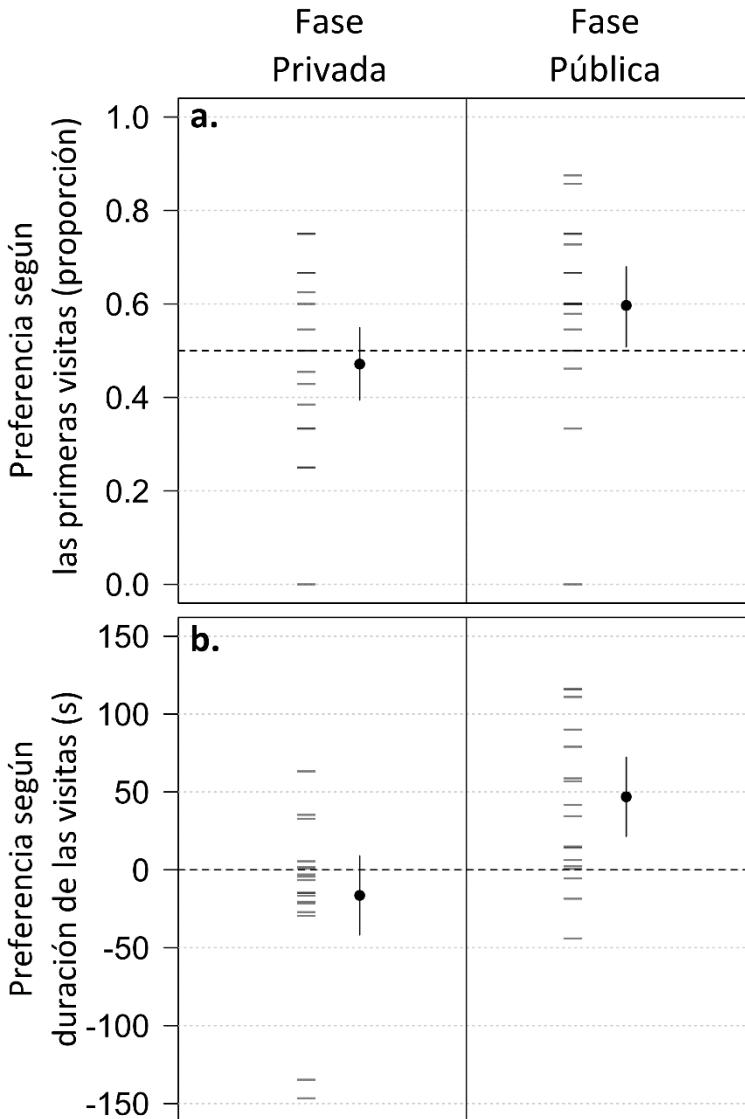
La preferencia según las primeras visitas se analizó utilizándola como variable dependiente de un GLMM e introduciendo como factor fijo “fase” (dos niveles: “pública” y “privada”). Al tratar con una variable proporción, se asumió una distribución del error binomial y una función de vínculo logit. Dado que se disponía de un valor de preferencia para cada una de las dos partes que compuso cada periodo intersexual, también se introdujo el factor “parte” (dos niveles: “primera” y “segunda”) para controlar si a lo largo del transcurso de los periodos intersexuales las hembras modificaron su preferencia. Por último, se introdujo el factor “ubicación” (dos niveles: “alfa a la derecha” y “alfa a la izquierda”) ya que los machos se intercambiaron de lugar entre las dos partes de cada periodo. En un inicio también se consideraron las interacciones de primer orden entre estos

tres factores. La estructura de muestreo de este experimento fue algo compleja, se utilizaron pares de machos en varias réplicas y se obtuvieron cuatro valores de preferencia para cada hembra (uno para cada una de las dos partes de cada uno de los dos periodos intersexuales). Dicha estructura quedó reflejada en el modelo mediante la inclusión del factor aleatorio “hembra” anidado dentro del factor aleatorio “par de machos”. La preferencia según la duración de las visitas se analizó mediante un LMM con exactamente la misma estructura que el modelo anterior. Para controlar posibles diferencias en la motivación de los machos, se testó si la predisposición por interactuar con la hembra no difirió entre machos de un mismo par. Para ello se realizó un LMM con la variable diferencia de motivación entre machos como variable dependiente y “fase” como factor fijo. Teniendo en cuenta que un macho sólo podía interactuar con la hembra cuando ésta se encontraba visitándolo, se añadió como covariable la diferencia total de tiempo que la hembra estuvo con machos. El componente aleatorio de este modelo también fue el factor “hembra” anidado dentro del factor “par de machos”. Ya por último se analizó la diferencia de cortejo entre machos durante el periodo intrasexual de la fase pública mediante un LMM. Este modelo sólo estaba compuesto por el factor aleatorio “par de machos” y carecía de componente fijo. Simplemente se utilizó para testar si la diferencia de cortejo entre machos difirió de 0.

## **Resultados**

En los dos modelos realizados para analizar la preferencia de las hembras, ni el factor “parte” ni el factor “ubicación” ni sus interacciones mostraron un efecto significativo. En consecuencia los modelos finales sólo incluyeron el factor fijo “fase” (dos niveles: “pública” y “privada”) y los valores de preferencia se recalcularon conjuntamente para ambas partes de cada periodo intersexual para así tener un sólo valor de preferencia por fase. La preferencia según las primeras visitas resultó depender de la fase ( $\chi^2_1=4.35, P<0.037$ ; figura 16a). Durante la fase privada, las hembras mostraron un patrón aleatorio en cuanto al primer macho visitado (la





**Figura 16.** Preferencia según las primeras visitas (proporción de primeras visitas al macho alfa, a) y preferencia según la duración de las vistas (duración media de una visita al macho alfa, en segundos, menos la duración media de una visita al macho beta) antes (fase privada) y después (fase pública) de que las hembras vieses interactuar agresivamente a los machos. Valores por encima de 0.5 en a y valores positivos en b indican una preferencia por el macho alfa y lo contrario una preferencia por el beta. Se representan las media estimadas junto con el inervalo de confianza al 95% así como las observaciones reales.

preferencia según las primeras visitas no difirió de 0.5, IC: 0.39 – 0.55), sin embargo, en la fase pública las hembras prefirieron visitar primero al macho alfa (la preferencia según las primeras visitas fue mayor de 0.5, CI: 0.51 – 0.68). La preferencia según la duración de las visitas mostró un patrón similar, ya que también varió entre fases ( $\chi^2_1=15.23$ ,  $P<0.001$ ; figura 16b). Durante la fase privada, la duración de las visitas fue la misma para ambos machos (la preferencia según la duración de las visitas no difirió de 0, IC: -41.7 - 8.91 s) pero durante la fase pública el macho preferido fue el alfa (la preferencia según la duración de las visitas fue mayor que 0, IC: 21.56 – 72.19 s). Como era de esperar la diferencia de motivación entre machos mostró una fuerte relación positiva con la diferencia total de tiempo que las hembras estuvieron con macho ( $\chi^2_1=39.94$ ,  $P<0.001$ ). Esto significa que cuanto más tiempo estuvo la hembra con uno de los machos más tiempo estuvo este macho interactuando con la hembra. Además, la intersección del modelo no varió entre fases ( $\chi^2_1=0.002$ ,  $P=0.966$ ) y fue igual a 0 ( $t_{16}=0.45$ ,  $P=0.658$ ). Es decir, el modelo predice que cuando una hembra está el mismo tiempo con los dos machos, éstos interactuarán con ella el mismo tiempo. Por último, la diferencia de cortejo entre machos durante el periodo intrasexual de la fase pública no fue significativamente distinta de 0 ( $t_{10}=1.17$ ,  $P=0.269$ ).

## **Discusión**

Durante el periodo intersexual de la fase privada, las hembras no mostraron ninguna preferencia significativa hacia ninguno de los dos machos pero, sin embargo, dentro de este mismo periodo en la fase pública sí se observó una tendencia de las hembras a asociarse con el macho alfa. Gracias al diseño experimental ejecutado, podemos descartar una serie de posibles explicaciones a lo aquí observado. Primero, el haber participado recientemente en una contienda puede alterar el comportamiento posterior de los individuos [115]. Sin embargo, que el cambio de preferencia mostrado por las hembras se haya debido a un cambio comportamental de los machos como consecuencia de haber participado recientemente en interacciones agresivas, además con resultado contrario (uno siempre venciendo y el otro siempre perdiendo), es muy improbable ya que ambos periodos intersexuales estuvieron precedidos por un periodo intrasexual

de contiendas. Además, al no haber encontrado diferencias significativas en cuanto a la motivación por interactuar con las hembras tanto entre machos como entre periodos intersexuales apoya la hipótesis de que no hubo cambios de comportamiento en los machos que pudiesen explicar el cambio de preferencia observado. Otra posible explicación es que durante el periodo intrasexual de la fase pública el macho alfa hubiese cortejado durante más tiempo a la hembra y ésta lo hubiese preferido posteriormente por este motivo. Sin embargo, los cortejos fueron raros y ambos machos, alfa y beta, cortejaron por igual. Por otro lado, podría argumentarse que la elección de las hembras por dirigirse hacia un macho u otro fuera debida a un sesgo de lateralidad que las hiciese dirigirse preferencialmente hacia un lado concreto del acuario. Esta posible confusión también fue prevenida mediante el diseño experimental ya que los machos se ubicaron al azar en los tubos y se intercambiaron en las dos partes de cada periodo intersexual. Además, los análisis posteriores no detectaron lateralidad alguna. Una última alternativa podría ser el simple transcurso del tiempo. Es decir, las hembras podrían requerir de cierto tiempo para finalmente poder distinguir al macho alfa. Debido ello, durante el primer periodo intersexual las hembras aún no habrían sido capaces de distinguir al macho alfa y en consecuencia no mostraron preferencia alguna. Un diseño ideal para poder descartar esta posibilidad hubiese sido realizar réplicas en las que la hembra hubiese observado durante el periodo intrasexual de la fase pública las interacciones agonísticas de una pareja de machos distinta a la utilizada para los periodos intersexuales. Sin embargo, con el diseño actual también disponemos de información suficiente como para, por lo menos, considerar la alternativa del transcurso del tiempo como improbable. Cada periodo intersexual estuvo compuesto por dos partes entre las cuales no hubo cambios en la preferencia de la hembra. Es decir, durante el primer periodo intersexual las hembras mostraron una falta de preferencia que se mantuvo constante durante los 20 min que duró el periodo. Sin embargo, transcurridos 10 min de periodo intrasexual, ya en el periodo intersexual de la fase pública, las hembras mostraron una preferencia hacia el macho alfa que también se mantuvo constante durante los 20 min que duró este periodo. Esto sugiere que el simple transcurso del tiempo no tuvo efecto sobre la preferencia de las hembras. Dado todo lo argumen-

tado, podemos concluir que lo que más plausiblemente explica lo aquí observado es que las hembras inicialmente no detectaron diferencia alguna entre los dos machos y en consecuencia no mostraron ninguna preferencia. Sin embargo, al verlos pelear pudieron identificar quién era el macho alfa y quién el beta. De este modo, gracias a la observación de las interacciones agonísticas, las hembras pudieron posteriormente escoger al macho alfa. El uso por parte de las hembras de información pública obtenida mediante la observación de las contiendas entre machos para escoger pareja es un fenómeno ya descrito en varias ocasiones. En función de los posibles costes (acoso sexual, un mal cuidado parental...) y beneficios (buenos genes, recursos...) asociados al apareamiento con un macho dominante, tanto encontramos casos en que las hembras los prefieren [110,111] como casos en los que son rechazados [115–121]. En la especie que aquí tratamos los machos parecen no aportar nada más que sus genes a la próxima generación, situación totalmente compatible con el desarrollo de una preferencia hacia los machos dominantes [42]. Esta preferencia aquí observada es también coherente con el sesgo que presentan las hembras a favor del tamaño aparente de los machos [52] ya que la dominancia está fuertemente determinada por el tamaño corporal de los machos [69], el cual es uno de los componentes, junto con la espada, del tamaño aparente final de un macho. Una futura investigación de interés sería comparar la intensidad de la preferencia por los machos a los que se ha visto vencer con la propia preferencia a favor de la espada. Si la espada es una señal intersexual cuyo origen es incrementar engañosamente el tamaño aparente de los machos, cabría esperar que las hembras diesen más peso a lo observado durante las contiendas que a la misma espada. En relación a la existencia de un coste intersexual asociado a la derrota, lo aquí observado sugiere de forma consistente que éste existe y que, en consecuencia, junto con el coste intrasexual tratado en la sección anterior, podría contribuir a la existencia de un control social del atractivo sobre la expresión de la espada.

# Capítulo III:

Capacidad de expansión y  
de control de la intolerancia al  
atractivo

## Introducción

En los capítulos anteriores hemos buscado evidencias empíricas a favor de la existencia de los requisitos necesarios para que supuestamente pueda tener lugar un control social del atractivo efectivo. Estos requisitos, en esencia, son una intolerancia al atractivo ejercida por los machos dominantes y una pérdida de eficacia biológica cuando un individuo es agredido y derrotado. En este capítulo simularemos una población donde estos requisitos se cumplen, y cuyos machos expresan una señal intersexual inicialmente desvinculada de su calidad real, con la intención de ver si de ellos emerge un control social del atractivo. En concreto, nos preguntamos si en esta población la intolerancia al atractivo se expandiría desplazando la estrategia inicial de agredir aleatoriamente y si, en el supuesto de que ya estuviese fijada en la población, dicha estrategia sería capaz de controlar una expresión honesta del atractivo.

Se realizaron una serie de simulaciones en el lenguaje de programación R [122] en las que unos individuos, caracterizados por una serie de variables “biológicas” interactuaban entre sí según unas leyes estipuladas. Probablemente debido a lo sensato de este enfoque, exista un buen maremágnum de simulaciones amparadas en esta filosofía, pero cuya caracterización es complicada ya que cada simulación fue diseñada bajo las motivaciones específicas de un problema concreto [123]. En general, cuando una simulación se basa puramente en cómo interaccionan los individuos con el ambiente y entre sí, sin ninguna imposición a niveles superiores, se suele hablar de un modelo basado en el individuo o en agentes (MBI). Sin embargo, hay simulaciones, como será aquí el caso, que no son plenamente un MBI, ya que incluyen en su programación estamentos a un nivel superior al del individuo. En este caso se propone hablar de un modelo orientado al individuo (MOI)[123]. En este capítulo, entonces, presentaremos un MOI muy sencillo que no pretende ser más que un complemento *in silico* a las aportaciones empíricas de los capítulos anteriores. Su motivación última es ilustrar la lógica que hay detrás de la capacidad de expansión y control de la intolerancia al atractivo dentro de un sistema de control social del atractivo.

## **Estructura de las simulaciones**

Las simulaciones se realizaron en una población dónde los machos expresaban una señal intersexual que podía ser usada por las hembras para decidir con qué macho aparearse, y por los machos para decidir a qué macho agredir. De forma iterada, una serie de eventos (episodios agonísticos, nacimientos, muertes...) iban teniendo lugar, de tal forma que con el paso de las iteraciones, la unidad de tiempo de la simulación, las características de la población iban cambiando puesto que todos los individuos, antes de morir, habrían podido dejar descendencia en función del éxito reproductor que adquirieron. Al final de este capítulo se adjunta un apéndice donde se detalla el código utilizado. Aquí se proporciona una descripción que resulta suficiente para la comprensión sin necesidad de conocimientos previos del lenguaje de programación R.

### **Población inicial**

La simulación parte de una **matriz poblacional,  $P$** , de tantas filas como individuos, y de una serie de columnas que contienen las variables que caracterizan a cada uno de ellos:

- i. **Individuo ( $i$ ):** Esta primera columna simplemente etiqueta a cada individuo con un número único.
- ii. **Sexo ( $S$ ):** Dado que simulamos una población con reproducción sexual, necesitamos esta columna para caracterizar el sexo de cada individuo. Esta es, entonces, una variable binaria que identifica a cada individuo como macho,  $M$ , o como hembra,  $H$ .
- iii. **Calidad genética ( $Q$ ):** Columna con valores comprendidos entre 0 y 1 asignados a los individuos iniciales de forma aleatoria. Esta característica es heredable, de tal modo que el valor  $Q$  de los individuos que posteriormente nazcan dependerá del valor de sus progenitores.
- iv. **Atractivo ( $A$ ):** Al igual que  $Q$ , esta columna se obtiene asignando valores aleatorios comprendidos entre 0 y 1. Esto implica que en la población inicial, las variables  $A$  y  $Q$  son independientes. El

atractivo es heredable, al igual que la calidad genética, y las hembras lo portan pero no lo expresan. Es decir, el valor de  $A$  no influye directamente sobre la eficacia de una hembra pero sí indirectamente, al ser heredado por su descendencia masculina.

- v. **Edad ( $E$ ):** La última columna es un simple recuento del número de iteraciones en las que cada individuo ha participado.

Aparte de la matriz poblacional, existe una segunda matriz, la **matriz de machos**,  $M$ , que contiene información sólo aplicable a los machos:

- i. **Individuo ( $i$ ):** Columna que contiene el número de identificación de cada macho. Evidentemente, coincide con los números de la primera columna de la matriz poblacional correspondientes a individuos masculinos.
- ii. **Intolerancia al atractivo ( $I$ ):** Esta variable especifica si un macho es intolerante al atractivo (valor 1) o no lo es (valor 0). La descendencia masculina hereda directamente el valor de su progenitor masculino.
- iii. **Zona ( $Z$ ):** En esta simulación existen zonas calientes por las que los machos compiten, similar a lo observado en los experimentos con el portaespada. Esta columna marca en qué zona se encuentra cada macho. Cada zona caliente está etiquetada mediante un número entero empezando por el 1. Un valor 0 indica que el macho está en la zona fría desde la cual no se puede acceder a las hembras. Al inicio de la simulación se definen cuántas zonas calientes hay y por cuántos machos puede ser ocupada. En la población inicial se escogen de forma aleatoria los machos que empiezan en las zonas calientes. Los machos restantes, no escogidos, empiezan desde la zona fría.

### ***Toma de decisiones***

Las simulaciones se basan en una serie de eventos que se repiten iteradamente y que son protagonizados cada vez por algún individuo de la población. Estos eventos, entonces, parten de la decisión a partir de la cual se elige qué individuo protagonizará el evento en cuestión. Dichas decisiones pueden realizarse según uno de los siguientes criterios.



- i. **Decisión aleatoria:** En ciertas ocasiones el individuo en cuestión será escogido de forma aleatoria de entre todos los posibles candidatos.
- ii. **Decisión según una variable:** La mayoría de veces los individuos se escogen en función del valor de alguna o algunas de sus características (calidad genética, atractivo o edad), en relación al valor presente en los demás individuos candidatos, según uno de los siguientes criterios.
  - a. **Elección del máximo:** El individuo escogido es aquél que tenga el valor más alto de la variable en cuestión. Utilizaremos el término  $\max(X)$  para referirnos a una elección del máximo según la variable  $X$ .
  - b. **Elección aleatoria ponderada:** El individuo es escogido al azar, pero las probabilidades de cada uno de ellos se ponderan según los valores de alguna de las variables. Concretamente, si  $\mathbf{X} = \{X_1, X_2, \dots, X_n\}$  es la variable de interés, se calcula el vector  $\mathbf{P} = \{P_1, P_2, \dots, P_n\}$ , que contiene las probabilidades de elección, según la fórmula:

$$P_i = \frac{X_i}{\sum_{j=1}^n X_j} \quad (1)$$

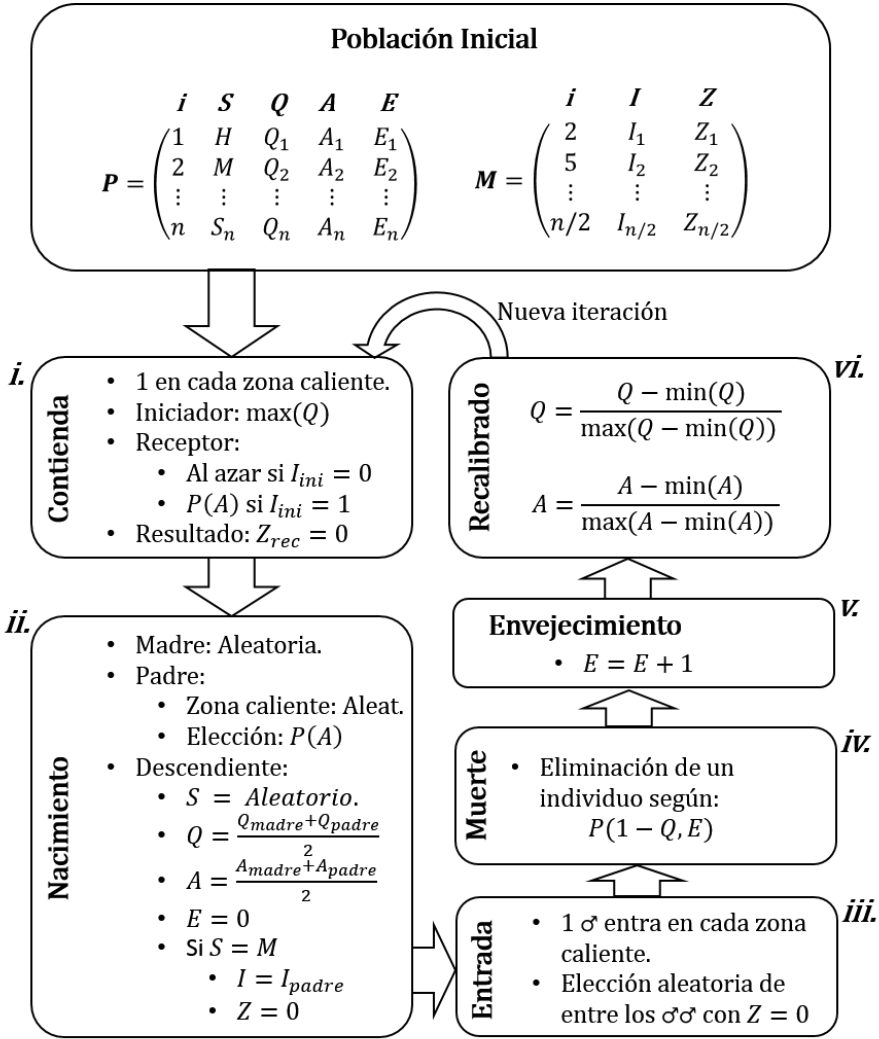
Si la decisión debe tomarse teniendo también en cuenta los valores de una segunda variable  $\mathbf{Y} = \{Y_1, Y_2, \dots, Y_n\}$ , el cálculo del vector de probabilidades es:

$$P_i = \frac{X_i Y_i}{\sum_{j=1}^n X_j Y_j} \quad (2)$$

Nos referiremos a una elección aleatoria ponderada en función de la variable  $X$  como una elección del tipo  $P(X)$ .

### **Eventos de cada iteración**

En la figura 17 se resumen los eventos que acontecen en cada iteración, que van modificando la población inicial, y que a continuación se detallan.



**Figura 17.** Diagrama de flujo de eventos en el que se basaron las simulaciones realizadas. La población inicial es iteradamente modificada mediante una contienda (i), un nacimiento (ii), una entrada de nuevos machos a las zonas calientes (iii), una muerte (iv), envejecimiento (v) y un recalibrado de  $Q$  y  $A$  (vi).

- i. **Contienda:** Las contiendas tienen lugar entre los machos dentro de cada zona caliente. En cada una de estas zonas, en cada iteración, el iniciador de la contienda es el macho de mayor  $Q$  ( $\max(Q)$ ). El receptor del mismo se decide al azar si el iniciador es tolerante al atractivo ( $I_{ini} = 0$ ) o bien se decide en función del

atractivo,  $(P(A))$ , si es intolerante ( $I_{ini} = 1$ ). El macho receptor siempre pierde, ya que tiene menor  $Q$  que el agresor, lo que implica que es expulsado de la zona caliente para pasar a estar en la zona fría ( $Z_{rec} = 0$ ). Del mismo modo que en el portaespada la dominancia se encuentra fuertemente vinculada al tamaño, en estas simulaciones se encuentra totalmente vinculada a  $Q$ . Es por ello que el iniciador y vencedor de las contiendas deriva de una elección del máximo  $Q$  y no de una elección aleatoria ponderada en función de  $Q$ . Este patrón pretende emular la existencia de un macho claramente dominante en cada zona caliente cuya intención es expulsar a sus competidores tal y como parece ocurrir entre los machos del portaespada en nuestros experimentos. Cuando el macho agresor es intolerante al atractivo, se ha resuelto cuál es el agredido mediante una elección aleatoria ponderada por el atractivo, y no escogiendo siempre al más atractivo, buscando la máxima semejanza con la intolerancia al atractivo observada en el capítulo I.

- ii. **Nacimiento:** Una vez expulsado un macho de cada zona caliente, tiene lugar la adición de un nuevo individuo a la población mediante un nacimiento. Para ello es preciso la elección de un macho progenitor y de una hembra progenitora. Esto se resuelve simulando que en cada iteración una de las hembras encuentra una de las zonas calientes y elige a uno de los machos allí presentes para aparearse con él. Primero, entonces, se escogen de forma aleatoria tanto la hembra progenitora como la zona caliente a la que acudirá para aparearse. Luego, con los machos presentes en la zona caliente finalmente escogida, se realiza una elección aleatoria ponderada por su atractivo para resolver qué macho será el progenitor ( $P(A)$ ). A modo de control, como más adelante se verá, excepcionalmente en una de las simulaciones realizadas las hembras escogieron pareja al azar. Con los progenitores así determinados, se genera un nuevo individuo de sexo aleatorio con unos valores de  $Q$  y  $A$  iguales a la media de los valores de sus progenitores. Se optó por esta fórmula ya que es la forma más sencilla de emular que  $Q$  y  $A$  son caracteres cuantitativos cuyos valores en un individuo son intermedios respecto a

los de sus progenitores. Existen algoritmos genéticos que simulan de una manera más realista este tipo de procesos (por ejemplo con un vector binario en donde cada posición del mismo es un gen) [124,125] pero añaden un grado de complejidad innecesario para los propósitos de esta simulación. Independientemente de qué sexo sea, se le asigna un número identificativo y es añadido, como una fila más, en la matriz poblacional con un valor  $E$  igual a cero. Si resulta ser macho, además, heredará directamente el valor  $I$  de su padre y será añadido a la matriz de machos asignándole un valor  $Z$  de cero. Es decir, los machos responden al atractivo de los demás exactamente como lo hacía su padre y al nacer empiezan desde la zona fría, lo cual implica que no tendrán oportunidad de aparearse hasta que no den con una zona caliente.

- iii. **Entrada de machos:** Todas las zonas calientes perdieron un integrante durante la fase de contienda. En esta fase entra un nuevo individuo en cada zona caliente para reemplazarlo. Los nuevos machos se escogen aleatoriamente de entre los que se encuentran en la zona fría ( $Z = 0$ ).
- iv. **Muerte:** Alcanzado este punto de la iteración, con la finalidad de mantener una población constante, es eliminado un individuo de la población. El individuo que debe morir se decide mediante una elección aleatoria ponderada según  $1 - Q$  y  $E$ . Es decir, cuanto menor sea la calidad de un individuo y más edad tenga, más probable será que sea eliminado de la población. Dado que con este método de elección el individuo de  $Q = 1$  es inmortal, si un individuo alcanzaba las 1000 iteraciones era directamente eliminado. Si el individuo retirado resultaba ser un macho ubicado en una zona caliente, se le buscaba un reemplazo de entre los machos ubicados en la zona fría.
- v. **Envejecimiento:** Simplemente se suma uno a los valores de  $E$  de los individuos para dejar constancia del paso de una iteración más.

- vi. **Recalibrados de  $Q$  y  $A$ :** El paso de las iteraciones implica una reducción de la variabilidad en estas variables. El mantenimiento de un grado de variabilidad genética suficiente a lo largo de las generaciones como para que la elección de las hembras siga reportando beneficios (la paradoja del *lek*) es ya de *per se* un problema que merece ser tratado [121,126–128] pero que queda fuera del abasto de esta tesis. Debido a ello, para mantener constante el rango de valores de  $Q$  y  $A$ , éstos se recalcularon restándoles su valor mínimo y, una vez restado el valor mínimo, dividiéndolos entre el valor máximo. De esta forma ambas variables siempre oscilaron entre 0 y 1. Esto no modifica la relación relativa existente entre  $Q$  y  $A$ , de tal manera que no afecta al objetivo de valorar qué relaciones finalmente se establecen entre ellas.

## ***Simulaciones realizadas***

### ***Capacidad de expansión de la intolerancia al atractivo***

Como ya se comentó anteriormente, el primer objetivo de estas simulaciones era testar si la intolerancia al atractivo es una estrategia capaz de invadir en una población. Para ello, se ejecutó una simulación con una población inicial donde la mitad de los machos eran intolerantes al atractivo y la otra mitad no. La hipotética expansión de la intolerancia al atractivo se debería a la ventaja que se obtiene de excluir preferencialmente a los mejores competidores intersexuales. Para tener certeza de ello, se realizó una segunda simulación control en donde las hembras escogían al azar en lugar de hacerlo en base al atractivo. Para seguir la evolución de estas simulaciones, se registró en cada iteración la proporción de intolerantes al atractivo.

### ***Capacidad de control de la intolerancia al atractivo***

El segundo objetivo era testar si la intolerancia al atractivo podría provocar que finalmente calidad ( $Q$ ) y atractivo ( $A$ ) terminen por asociarse. Para ello se realizó una simulación donde todos los machos eran intolerantes al atractivo para ver cuál era la evolución de la relación, inicialmente inexistente, entre estas dos variables. A modo de control para esta

última simulación, se ejecutó una cuarta y última simulación donde todos los machos eran tolerantes al atractivo. La evolución de estas simulaciones se controló calculando en cada iteración la pendiente de la recta, que inicialmente era 0, en un modelo lineal con  $A$  como variable dependiente y  $Q$  como independiente.

Las siguientes variables fueron fijas para todos los tipos de simulación.

- i. **Tamaño poblacional:** La población utilizada fue de 1000 individuos en una razón de sexos 1:1. Se optó por este tamaño ya que es un número lo suficientemente elevado pero sin implicar una lentitud computacional excesiva.
- ii. **Zonas calientes:** En la naturaleza se han descrito grupos de hasta cuatro machos de portaespada compitiendo por un territorio. En nuestras simulaciones la capacidad de las zonas calientes fue de 5 machos. De este modo, durante la fase de nacimiento, justo después de la fase de contienda en la que un macho es expulsado de cada zona caliente, la hembra progenitora se encuentra con 4 machos. En la naturaleza, aproximadamente un tercio de los machos se encuentran compitiendo por las zonas del río [67] por lo que para mantener esta proporción en las simulaciones, se construyeron 30 zonas calientes.
- iii. **Número de simulaciones e iteraciones:** Se realizaron 200 simulaciones, de 20000 iteraciones cada una, de cada uno de los cuatro tipos de simulaciones. Estos valores se decidieron después de, mediante pruebas, comprobar que el número de simulaciones era suficiente como para observar cuáles eran las tendencias y si el número de iteraciones se correspondía con un tiempo suficiente para que dichas tendencias pudieran evolucionar.

Los cuatro tipos de simulaciones se ejecutaron a la vez en un ordenador con Windows 7 Enterprise de 64 bits, 16GB de memoria RAM y un procesador Intel® Core™ i7-3930k de 6 núcleos de hasta 3.8GHz de frecuencia. Las simulaciones tardaron aproximadamente 4 días en completarse. Para comparar resultados se ha optado por una sencilla opción. Simplemente, mediante tests de una cola de la  $t$  de Student, se ha buscado a partir de qué

iteración la variable de interés (proporción de intolerantes o pendiente de la relación  $A \sim Q$ ) superaba significativamente cierto valor.

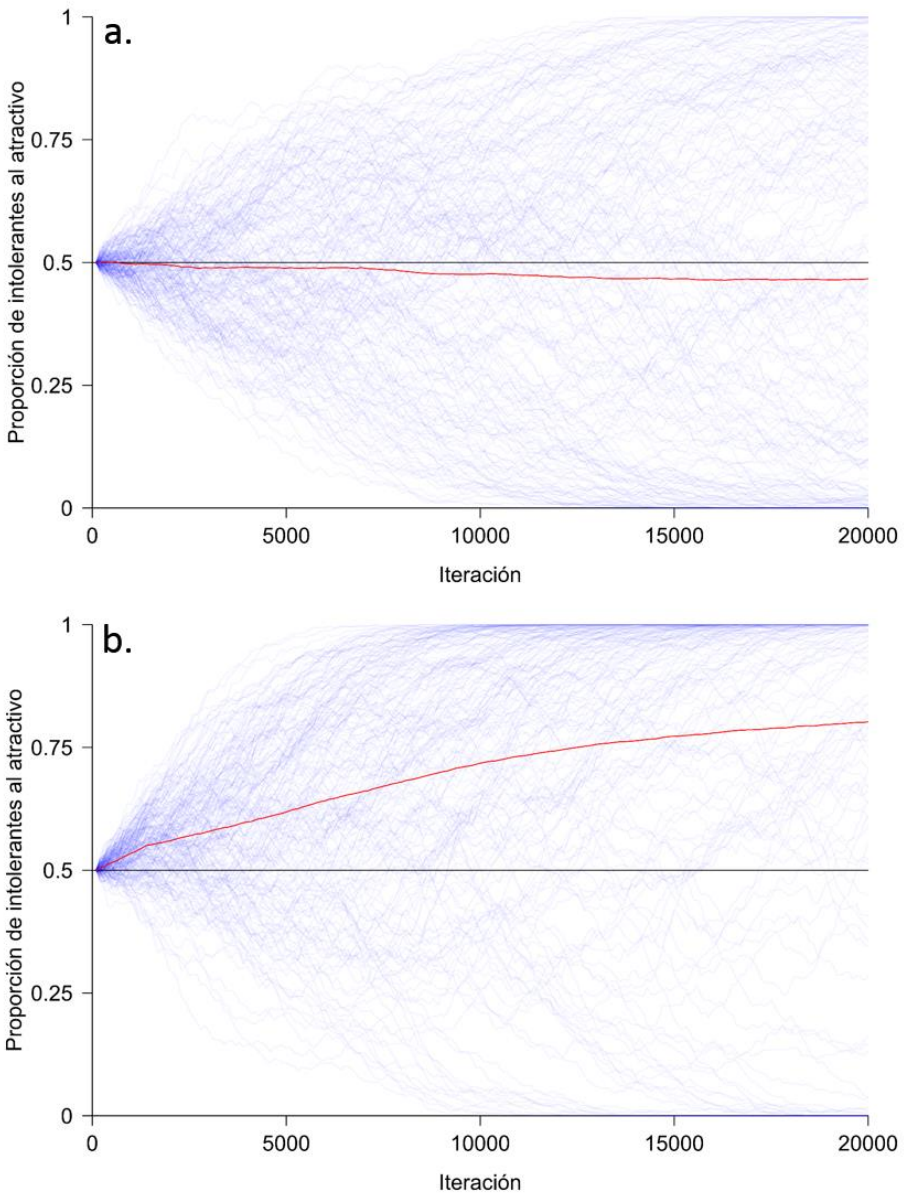
## **Resultados**

### **Capacidad de expansión de la intolerancia al atractivo**

En la simulación control, con las hembras escogiendo pareja de forma totalmente aleatoria, la población tanto pudo evolucionar hacia la extinción como hacia la fijación de la estrategia intolerante (figura 18a). De hecho, la evolución media de la proporción de intolerantes (línea roja en figura 18a) nunca se separó significativamente del 0.5. Cuando las hembras escogieron en función del atractivo, sin embargo, el resultado fue bien distinto. Aunque aún siguió siendo posible la extinción fortuita de la estrategia intolerante, hubo una clara tendencia hacia la fijación de la misma. La proporción media de intolerantes (línea roja en figura 18b) superó ya significativamente el 0.5 a partir de la iteración 16 ( $t_{199} = 1.739$ ,  $p = 0.042$ ) y el 0.75 a partir de la iteración 17717 ( $t_{199} = 1.653$ ,  $p = 0.049$ ).

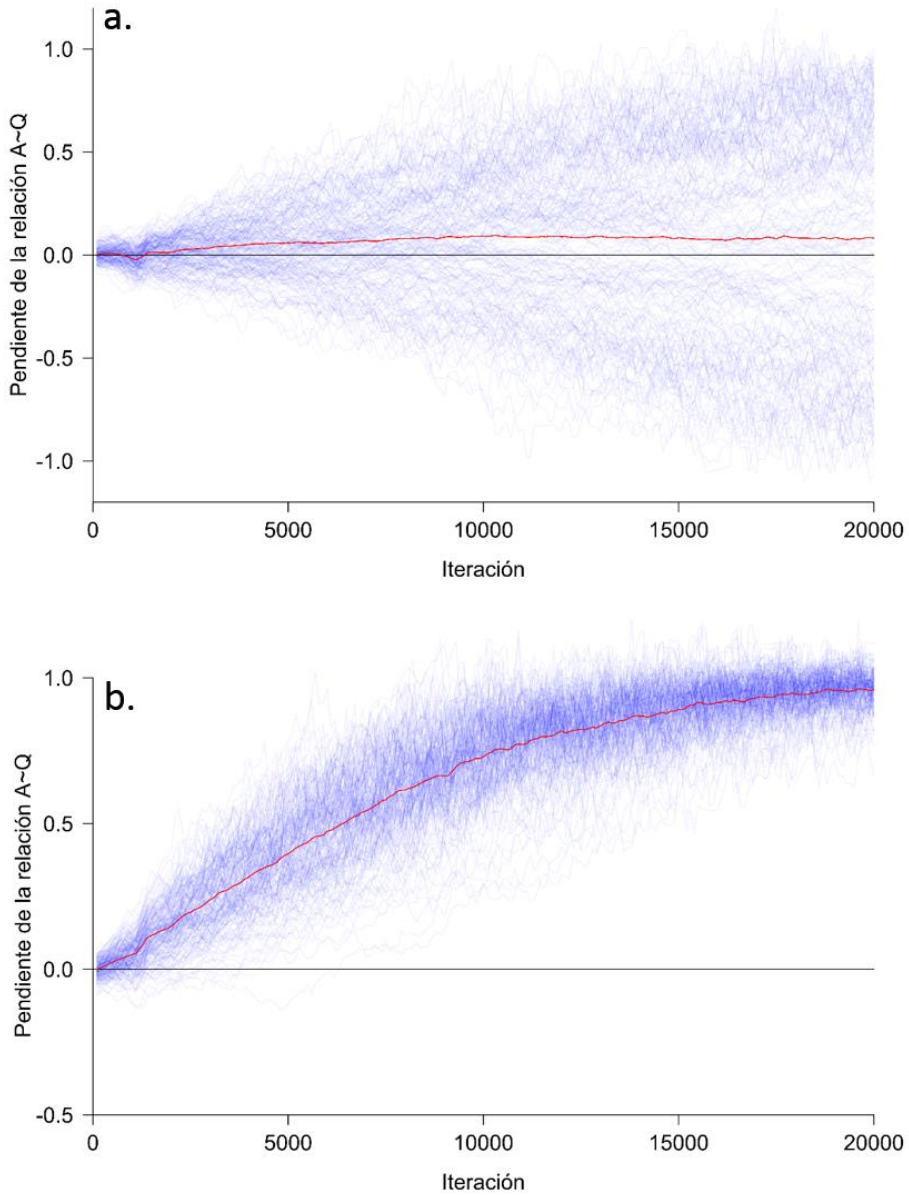
### **Capacidad de control de la intolerancia al atractivo**

Cuando todos los machos de la población fueron tolerantes al atractivo, la relación entre  $A$  y  $Q$  siguió un patrón muy errático ya que tanto se produjeron correlaciones positivas, negativas o inexistentes (figura 19a). Sí se apreció, sin embargo, a pesar del caos general, la aparición significativa de pendientes positivas a partir de la iteración 80 ( $t_{199} = 1.682$ ,  $p = 0.047$ ) pero que nunca llegaron a superar el valor de 0.1. Esta tendencia basal a la asociación entre calidad y atractivo es muy débil si la comparamos con lo acontecido en las simulaciones en las que todos los machos eran intolerantes al atractivo (figura 19b). En este caso se observó una clara tendencia a sistemáticamente evolucionar hacia una asociación positiva entre calidad y atractivo. A partir de la iteración 82, la pendiente media obtenida fue significativamente mayor a 0 ( $t_{199} = 1.684$ ,  $p = 0.047$ ) y ésta fue creciendo hasta que en la iteración 18592 la pendiente superó significativamente el valor 0.95 ( $t_{199} = 1.661$ ,  $p = 0.049$ ).



**Figura 18.** Evolución a lo largo de las iteraciones de la proporción de intolerantes al atractivo cuando las hembras escogieron pareja totalmente al azar (a) y en función del atractivo de los machos (b). En azul claro se ha dibujado el resultado de las 200 simulaciones y en rojo el valor medio de éstas.





**Figura 19.** Evolución a lo largo de las iteraciones de la pendiente de la relación  $A = a + bQ$  cuando todos los machos son tolerantes (a) o intolerantes (b) al atractivo. En azul claro se ha dibujado el resultado de las 200 simulaciones y en rojo el valor medio de éstas.

## **Discusión**

En las simulaciones referentes a la capacidad de expansión de la intolerancia al atractivo, esta estrategia sólo mostró una clara tendencia a desplazar la estrategia “decidir aleatoriamente a quién agredir” cuando las hembras realmente basaron su elección en el atractivo de los machos. Esto es congruente con la idea de que cuando existen selecciones intra e intersexuales, dirigir preferencialmente las agresiones a aquellos competidores más atractivos es una estrategia que maximiza el éxito intrasexual de los machos. Esto también significa que la conducta en la que se basa el control social del atractivo, la intolerancia al atractivo, puede expandirse como una respuesta adaptativa ante la presencia de una señal intersexual independientemente de cuál sea su formato.

En relación a la evolución de la relación de la calidad y el atractivo en función de la presencia o no de intolerantes al atractivo, aun no existiendo intolerantes al atractivo, se observó una leve tendencia a la asociación positiva entre ambas variables. Esta ligera asociación entre calidad y atractivo podría deberse a una presión a favor del atractivo creciente con la calidad, ya que los individuos de mayor calidad se podrían beneficiar más de ser atractivos [129,130]. Es decir, dado que los individuos de mayor calidad sobreviven durante un mayor número de iteraciones y, además, más difícilmente son expulsados de las zonas calientes, gozan de un mayor número de oportunidades en las que poderse beneficiar de ser atractivo. Sin embargo, de poco le sirve el atractivo a un individuo de muy poca calidad ya que probablemente muera sin apenas haber tenido oportunidades para aparearse. A pesar de esto, las simulaciones muestran claramente como la intolerancia al atractivo ya fijada en la población puede crear una asociación entre calidad y atractivo mucho más intensa. Esto se debería al hecho de que expresar un gran atractivo implica la asunción de un mayor riesgo de ser expulsado por el macho dominante. En consecuencia, cuanto más probable sea, para un macho, ser el macho dominante de la zona en la que está, mayor es el atractivo que éste puede asumir.

Todas estas simulaciones se han inspirado en el sistema de apareamiento del portaespada [67,78] con lo cual cabe plantearse cuán específi-

cas son las características de estas simulaciones como para considerar razonable su generalización. En esencia, sin embargo, las simulaciones simplemente han recreado un escenario con selecciones intra e intersexual. Es decir, en el fondo, la lógica mediante la que se ha simulado la competencia entre machos basada en zonas calientes es fundamentalmente la misma que la de cualquier proceso intrasexual. En definitiva, estas simulaciones ilustran como la intolerancia al atractivo es una estrategia más eficaz que el ataque aleatorio y que, una vez fijada en la población, podría controlar la expresión honesta de una señal intersexual cualquiera.

## Apéndice:

### Código de las simulaciones del capítulo III

---

Aunque lo descrito en el capítulo III resulta suficiente para comprender las simulaciones realizadas sin necesidad de entrar en el código específico, a continuación éste se presenta a modo de complemento para quien pudiera interesarle. Dicho código está escrito en lenguaje R que es extremadamente parecido al lenguaje S en el cual se inspira. En la dirección web [cran.r-project.org/doc/manuals/r-release/R-lang.pdf](http://cran.r-project.org/doc/manuals/r-release/R-lang.pdf), se encuentra disponible la definición de este lenguaje. Sin conocimientos básicos respecto este lenguaje, probablemente leer este apéndice resulte una pérdida de tiempo y/o cordura.

El programa utilizado no es más que una gran función que ensambla otras funciones que desempeñan cada paso básico de la simulación. Primero se muestra el código de dichas funciones básicas para posteriormente mostrar el código de la función de la simulación propiamente dicha. Cada función está precedida de una breve descripción y una definición de los argumentos que utiliza. Entre el código expuesto, hay comentarios para facilitar la comprensión precedidos del símbolo #.

## Funciones básicas

### *Población inicial*

La población con la que cada simulación empieza se crea a partir de la siguiente función que genera tanto la matriz poblacional, *M.pob*, como la matriz de machos, *M.m*, ambas descritas en detalle en el capítulo III.

**Argumentos:** *pob*: Tamaño poblacional; *hot.spots*: número de zonas calientes; *tam.hotspots*: capacidad de las zonas calientes; *prop.I1*: proporción de machos intolerantes en la población.

```
Poblacion<-function(pob,n.hotspots,
tam.hotspots,prop.I1)
{
  #individuos
  ind<-1:pob
  #Sexado
  S<-sample(rep(c('H','M'),pob/2))
  #Calidades (0-1)
  Q<-round(recalib(runif(pob)),3)
  #Atractivos (0-1)
  A<-round(recalib(runif(pob)),3)
  #E=1 para todos los individuos al inicio.
  M.pob<-data.frame(ind,S,Q,A,E=1)
  #Distribucion de la intolerancia
  num.intol<-round((pob/2)*prop.I1,0)
  num.nointol<-(pob/2)-num.intol
  I<-sample(c(rep(1,num.intol),rep(0,num.nointol)))
  #Vector zona.
  #Z=0 es la zona neutra. Z>0 indica la zona ca-
  #liente correspondiente.
  Z<-sample(c(rep(1:n.hotspots,each=tam.hotspots),
              rep(0,(pob/2)-
              (n.hotspots*tam.hotspots))))
  M.m<-data.frame(ind=ind[S=='M'],I,Z)
  list(M.pob,M.m)
}
```

## Toma de decisiones

### Elección aleatoria

Simplemente se aplica la función `sample()` implementada en el paquete básico de R. Esta función, fijando su argumento `size` en 1, escoge al azar uno de los elementos del vector que se le suministre.

### Elección del máximo

La función busca qué individuo tiene el valor más alto de la variable **X** en cuestión. Si hay más de un individuo con el valor máximo, el resultado final se escoge al azar de entre éstos.

**Argumentos:** `ind`: vector con las identificaciones de los individuos candidatos; `prop`: vector con los valores de la variable en cuestión de cada uno de los individuos candidatos.

```
Elec.max.uni<-function(ind,prop)
{
  ind.max<-which(prop==max(prop))
  if(length(ind.max)>1){ind.max<-sample(ind.max,1)}
  ind[ind.max]
}
```

### Elección aleatoria ponderada:

La función `sample()` tiene el argumento `prob`, no definido por defecto, mediante el cual puede controlarse con qué probabilidad será escogido cada uno de los elementos. En las elecciones ponderadas simplemente se calcula un vector con las probabilidades de elección ponderadas según la variable o variables de interés. La elección finalmente se realiza con dicho vector introducido como argumento `prob` en la función `sample()`.

**Argumentos:** `X` e `Y`: Variables de interés; `z`: parámetro que puede valer 0 o 1.

Cuando `z=1` la función `P.uni` aplica exactamente la fórmula (1) del capítulo III. Cuando `z=0`, la probabilidad de elección es la misma para cada

individuo independientemente de su valor X. De este modo, sin modificaciones más complejas de código, se pueden realizar simulaciones donde decisiones que habitualmente son ponderadas sean totalmente aleatorias. Concretamente, en las simulaciones habituales las hembras escogen pareja según el atractivo de los machos ( $z=1$ ) pero hay una simulación de control donde la elección es aleatoria ( $z=0$ ).

Los vectores de probabilidad basados en una sola variable se calculan mediante la siguiente función:

```
P.uni<-function(X,z)
{
  (X^z)/sum(X^z)
}
```

Los vectores basados en dos variables se calculan mediante la función:

```
P.bi<-function(X,Y)
{
  (X*Y)/sum(X*Y)
}
```

## ***Eventos de cada iteración***

### ***Contienda***

Esta función resuelve quién es el iniciador y receptor de cada zona caliente. Esta información la suministra dentro de la matriz M. cont.

**Argumentos:** M.pob: Matriz poblacional; M.m: matriz de machos; n.hotspots: número de zonas calientes.

```

Contienda <- function(M.pob,M.m,n.hotspots)
{
  hot.spots<-1:n.hotspots
  M.cont<-cbind(hot.spot=hot.spots,
ini=rep(0,length(hot.spots)),
rec=rep(0,length(hot.spots)))
  for (i in 1:n.hotspots)
  {
    #decision de iniciador
    ini.candidatos<-M.m$ind[M.m$Z==i]
    Q.candidatos<-M.pob$Q[M.pob$S=='M'][M.m$Z==i]
    ini<-Elec.max.uni(ini.candidatos,Q.candidatos)
    #decision de receptor
    rec.candidatos<-ini.candidatos
    [-which(ini.candidatos==ini)]
    A.candidatos<-M.pob$A[M.pob$S=='M'][M.m$Z==i]
    [-which(ini.candidatos==ini)]
    P.rec<-P.uni(A.candidatos,M.m$I[M.m$ind==ini])
    rec<-sample(rec.candidatos,1,prob=P.rec)
    M.cont[i,2:3]<-c(ini,rec)
  }
  M.cont
}

```

### **Nacimiento**

La función `Nacimiento()` escoge los progenitores y crea un nuevo individuo según las características de éstos. La información que finalmente suministra es un vector fila con padre, madre, sexo del descendiente y  $Q$  y  $A$  del descendiente. Si éste es macho, también suministra el valor  $I$ .

**Argumentos:**  $M.pob$ : matriz poblacional;  $M.m$ : matriz de machos;  $a$ : parámetro  $z$  de la elección que realiza la hembra.

Con  $a=1$  la hembra progenitora escoge al macho progenitor en función del atractivo, con  $a=0$  lo hace totalmente al azar.



```

Nacimiento<-function(M.pob,M.m,a)
{
  #Progenitora aleatoria
  Madre<-sample(M.pob$ind[M.pob$S=='H'],1)
  #zona donde la hembra se aparea.
  hot.spot<-sample(1:max(M.m$Z),1)
  #Elección del padre.
  candidatos<-M.m$ind[M.m$Z==hot.spot]
  atr.cand<-numeric(length(candidatos))
  for (i in 1:length(candidatos)){atr.cand[i]<-
M.pob$A[M.pob$ind==candidatos[i]]}
  P.elec<-P.uni(atr.cand,a)
  Padre<-sample(candidatos,1,prob=P.elec)
  #Resolución de las características del hijo/a.
  sexo<-sample(c('H','M'),1)
  Q.hijo<-mean(M.pob$Q[M.pob$ind==Madre |
M.pob$ind==Padre])
  A.hijo<-mean(M.pob$A[M.pob$ind==Madre |
M.pob$ind==Padre])
  if(sexo=='M')
  {hijo<-data.frame(Padre=Padre,Madre=
Madre,S=sexo,Q=Q.hijo,
A=A.hijo,I=M.m$I[M.m$ind==Padre])}
  else{hijo<-data.frame(Padre=Padre,
Madre=Madre,S=sexo,Q=Q.hijo,A=A.hijo)}
  hijo
}

```

### **Muerte**

Esta función elimina un individuo en función de la calidad y la edad. Hay un tope de edad en las 1000 iteraciones.

**Argumentos:** M.pob: Matriz poblacional.

```

Muerte<-function(M.pob)
{
#Siempre que nadie supere las mil iteraciones, se
escoge el muerto según 1-Q y E.
if(length(M.pob$ind[M.pob$E>1000])==0)
  {P.muerte<-P.bi(1-M.pob$Q,M.pob$E)
  sample(M.pob$ind,1,prob=P.muerte)}
else
  {M.pob$ind[M.pob$E>1000][1]}
}

```

### **Recalibrado**

La función recalib() garantiza que las variables Q y A siempre tengan un valor mínimo de 0 y un máximo de 1.

**Argumentos:** X: La variable en cuestión que se quiere recalibrar.

```

recalib<-function(X)
{
  if(sum(X==X[1])==length(X)) {rep(1,length(X))}
else
  {(X-min(X))/max(X-min(X))}
}

```

## Función de la simulación

Todas las funciones básicas descritas, participan en la simulación tal y como indica la función general de la simulación. Esta función itera tantas veces como se le indique la sucesión de eventos.

**Argumentos:** *iter*: número de iteraciones; *pob*: tamaño poblacional; *n.hotspots*: número de zonas calientes; *tam.hotspots*: capacidad de las zonas calientes; *prop.I*: proporción inicial de machos intolerantes al atractivo; *a*: parámetro *z* de la elección de pareja de las hembras.

```

simulacion<-
function(iter,pob,n.hotspots,tam.hotspots,prop.I,a)
{
#Población inicial
pob.ini<-Poblacion(pob,n.hotspots,tam.hotspots,prop.I)
M.pob<-pob.ini[[1]]
M.m<-pob.ini[[2]]
final.matrix<-matrix(0,iter,2)
for (i in 1:iter) #iteración de eventos.
{
#Contienda
contienidas<-Contienda(M.pob,M.m,n.hotspots)
salientes<-contienidas[,3] #machos expulsados.
for (j in 1:n.hotspots) #recolocación
{M.m$Z[M.m$ind==salientes[j]]<-0}
#Nacimiento.
nuevo<-Nacimiento(M.pob,M.m,a)
ind<-max(M.pob$ind)+1
fila.pob<-
data.frame(ind,S=nuevo[3],Q=nuevo[4],A=nuevo[5],E=0)
M.pob<-rbind(M.pob,fila.pob)
if (nuevo$S=='M')
{fila.m<-data.frame(ind,I=nuevo[6],Z=0)
M.m<-rbind(M.m,fila.m)}
#Llegada de nuevos machos a cada zona caliente
entrantes<-sample(M.m$ind[M.m$Z==0],n.hotspots)
for (j in 1:n.hotspots) #recolocación
{M.m$Z[M.m$ind==entrantes[j]]<-j}
}
}

```

```

#Muerte
muerto<-Muerte(M.pob)
zona.muerto<-0
if (M.pob$S[M.pob$ind==muerto]=='M'){zona.muerto<-
M.m$Z[M.m$ind==muerto]}
#extraccion del muerto
M.pob<-M.pob[M.pob$ind!=muerto,]
M.m<-M.m[M.m$ind!=muerto,]
#si el muerto es un macho en una zona caliente, otro
macho ocupa su lugar
if (zona.muerto!=0)
{reemplazo<-sample(M.m$ind[M.m$Z==0],1)
M.m$Z[M.m$ind==reemplazo]<-zona.muerto}
#Envejecimiento
M.pob$E<-M.pob$E+1
#Recalibrado de A y Q
M.pob$Q<-recalib(M.pob$Q)
M.pob$A<-recalib(M.pob$A)
#Al final de cada iteración se guarda la pendiente
de la relación A~Q y la proporción de intolerantes
real.Q.A<-coef(lm(M.pob$A~M.pob$Q))[2]
current.prop.I<-sum(M.m$I==1)/nrow(M.m)
final.matrix[i,]<-c(current.prop.I,real.Q.A)
}
final.matrix
}

```

# Discusión general

“Nadie puede apartarse de la verdad sin dañarse a uno mismo.”

Félix Lope de Vega y Carpio, allá a principios del siglo XVII.

La primera reflexión que aquí debe hacerse, antes de entrar en la discusión, se refiere a cuán extrapolables son los resultados que hemos obtenido. Al fin y al cabo, los experimentos se han realizado bajo unas condiciones de laboratorio en las que se ha pretendido aislar elementos del sistema original. Este es el problema pero a la vez la virtud de los experimentos en cautividad. Por un lado, aislar elementos concretos permite hacer un estudio de los mismos con poco ruido de fondo, y si además el diseño experimental es lo suficientemente bueno permite deducir relaciones de causa-efecto a partir de las asociaciones estadísticas que observemos. Es decir, en el laboratorio es relativamente sencillo diseñar experimentos con validez interna [131]. Sin embargo, lo que con tanta claridad se está observando podría ser un artefacto de laboratorio y además se estará obviando cualquier interacción significativa del elemento aislado en cuestión con el resto del sistema. Puede resultar complicado, entonces, conocer el nivel de validez externa de un experimento ya que para que ésta se dé, la validez interna es condición necesaria pero no suficiente [131]. Es por ello que los resultados de este tipo de experimentos tienen un valor cualitativo y apenas cuantitativo. Es decir, en el laboratorio observaremos, por ejemplo, que un individuo es sensible a un estímulo dado y podremos concluir que en efecto dicho estímulo afecta al individuo. Además, lo más parsimonioso será pensar que en condiciones naturales dicha sensibilidad también existe. Sin embargo, sin observaciones en la naturaleza que complementen los experimentos realizados en el laboratorio, poco se podrá decir sobre la incidencia real de la respuesta a dicho estímulo en la vida del individuo. Con esto en mente, el primer tema que se discutirá es la existencia o no de un control social del atractivo en el portaespada que dé una explicación satisfactoria a la expresión honesta de la espada. Además, los experimentos realizados para este propósito también aportan información sobre el sistema social del portaespada lo cual permite ubicar el control social del atractivo dentro de un contexto social donde valorar en qué medida éste se ve condicionado por aquél, y viceversa. Desde esta perspectiva se centrará la discusión del segundo apartado. Por último, la forma más razonable de cerrar esta tesis parece ser la de discutir sobre el control social del atractivo en sí mismo, en términos de cuáles son sus peculiaridades y similitudes en relación a otros mecanismos de fiabilidad ya conocidos.

## **Sobre la existencia de un control social del atractivo operativo en el portaespada**

El primer objetivo de esta tesis fue testar si efectivamente los machos del portaespada muestran el comportamiento adecuado como para que pueda existir un control social del atractivo. Los resultados obtenidos en la primera sección del primer capítulo sugieren con claridad que los machos del portaespada distribuyen su esfuerzo intrasexual entre sus competidores en función del atractivo relativo de éstos. Es la estrategia que hemos denominado “intolerancia al atractivo”. Pero un simple coste asociado a la expresión de una señal no es suficiente para justificar la honestidad de ésta [4]. Sin embargo, a la luz de lo observado en la segunda sección del primer capítulo, la intolerancia al atractivo parece presentar la peculiaridad de estar supeditada al estatus jerárquico de los machos. Es decir, un individuo ejerce la intolerancia sobre sus subordinados y la sufre de sus superiores. Esto implica, evidentemente, que cuanto más arriba esté un individuo en el escalafón jerárquico, de menos intolerantes deberá preocuparse y viceversa. Es decir, sólo los machos dominantes podrán expresar el máximo atractivo sin sufrir castigo alguno. De este modo, es razonable asumir que debe existir una relación negativa entre el estatus de los machos y el supuesto coste que un atractivo dado implica. Esta dependencia, lejos de ser un mero matiz secundario, es fundamental para comprender el control social del atractivo ya que en última instancia sería la responsable de que una señal intersexual, una espada larga en este caso, derive en un balance de beneficios-costes positivo sólo para los machos de jerarquías superiores. Este argumento se apoya, entonces, en que un individuo deshonesto, expresando una espada mayor de lo correspondiente según su estatus (o, en definitiva, según su tamaño corporal), sufrirá un mayor número de agresiones (y derrotas) que derivarán en un coste extra que llegará a contrarrestar los beneficios resultantes de expresar una señal mayor. En esta afirmación se está haciendo una asunción crucial: ser agredido y derrotado implica un coste real sobre algún componente de la eficacia biológica del individuo. Valorar la veracidad de esta asunción es fundamental, más aún sabiendo que, tal y como se dijo en la introducción, uno de los mayores inconvenientes a este tipo de estudios

es no aportar evidencias que apoyen la existencia de unos costes asociados a la deshonestidad lo suficientemente intensos como para justificar de ellos un mecanismo de fiabilidad operativo [40]. Es por esto que en esta tesis se ha dedicado un capítulo entero, el segundo, a la búsqueda de evidencias empíricas que apoyen que, efectivamente, un macho al ser derrotado sufre una pérdida de eficacia biológica. Dentro de la especie que nos ocupa esto resulta especialmente necesario ya que las interacciones agonísticas del portaespada, a pesar de ser frecuentes, no suponen aparentemente un deterioro físico significativo ni directamente una pérdida de acceso a las hembras [79]. En lugar de costes que deterioren la viabilidad del individuo o el acceso directo a las hembras, en el segundo capítulo de esta tesis se testó, y corroboró, la existencia de costes de naturaleza intrasexual indirectos e intersexuales directos asociados a una derrota.

Los costes de naturaleza intrasexual indirectos derivan del hecho de que un macho de portaespada al ser derrotado pierde acceso a las zonas donde es más probable encontrar hembras. Esta conclusión se fundamenta en la experiencia de la primera sección del segundo capítulo en la que se demostró que los machos compiten por aquellas zonas donde hubo hembras. Dicha competencia resulta en la expulsión de la zona en cuestión de aquellos individuos que son agredidos y derrotados. Este patrón, además, es muy similar al observado en la naturaleza donde grupos de machos compiten por zonas determinadas donde la razón de sexos es 1:3 a favor de las hembras [78]. Todo esto hace más que razonable pensar que en la naturaleza los machos realmente estén compitiendo por el acceso a las hembras y que de una derrota en este contexto se derive una pérdida de oportunidades de acceder a ellas. Un coste de tipo intrasexual es el que más evidentemente esperaríamos de una derrota dentro de un contexto de selección sexual, pero también se detectó, en la segunda sección del segundo capítulo, otro de naturaleza intersexual: un macho derrotado, directamente pierde atractivo respecto al macho que lo ha vencido. Este coste intersexual contextualizado dentro del sistema social del portaespada tiene muchas posibilidades de en efecto ser un coste significativo ya que dicho sistema, basado en la agregación de machos en lugares concretos donde interactúan agresivamente [67,78], facilita que las hembras puedan observar las interacciones agonísticas que se establecen entre ellos. De este modo, aunque un macho que haya sido expulsado lograra regresar



inmediatamente, seguiría teniendo una probabilidad de apareamiento reducida ya que su atractivo se habría visto reducido, como mínimo respecto al macho que lo venció, para aquellas hembras que lo hubiesen visto ser expulsado. A la luz de lo observado, entonces, parece razonable asumir que realmente dentro del sistema social del portaespada las derrotas repercuten negativamente sobre la eficacia biológica del individuo al menos en sus componentes intra e intersexuales y además lo hacen de forma significativa. La doble naturaleza del coste asociado a la derrota es una interesante alternativa para explicar la operatividad de un sistema de fiabilidad. Es decir, la expresión deshonesto de una señal no tiene porqué repercutir en un coste lo suficientemente intenso, sino que alternativamente podría repercutir en varios costes que juntos resultasen en una intensidad suficiente.

Si unimos la intolerancia al atractivo, observada en el primer capítulo de esta tesis, con los costes que implica ser derrotado, evidenciados en el segundo, tendremos ante nosotros un mecanismo que provoca que la espada óptima para un individuo dado dependa de su estatus jerárquico o lo que es equivalente, de su tamaño real. De este modo, cuanto mayor tamaño tenga un macho, al ostentar un estatus mayor, mayor será la espada que pueda expresar sin que los costes de ser agredido por ello sobrepasen los beneficios que la espada le confiere al otorgarle más atractivo. La lógica de esto se manifiesta en las simulaciones realizadas en el tercer capítulo diseñadas para valorar la capacidad de control de la intolerancia al atractivo. En dicho capítulo se pone de manifiesto como la existencia de una intolerancia al atractivo, junto con un coste asociado a la derrota, genera una asociación entre la calidad de un individuo y la expresión de su atractivo. De este modo, las hembras, al escoger pareja en función del atractivo, incrementan las posibilidades de aparearse con machos de buena calidad. Estas simulaciones también ilustran otra asunción fundamental que debe cumplirse para que finalmente podamos hablar de un control social del atractivo en el portaespada. En las simulaciones, la calidad de los machos, que por definición determina cuan beneficioso es para una hembra aparearse con ellos, también determina su capacidad de lucha. Gracias a ello, la intolerancia al atractivo, que inicialmente asocia atractivo con capacidad de lucha (es decir, con el estatus jerárquico), deriva en un control social del atractivo que provoca la asociación final entre

atractivo y calidad. En consecuencia, en el caso del portaespada, el último requisito crucial para poder hablar de un control social del atractivo como un mecanismo de fiabilidad desde la perspectiva de las hembras es que a éstas realmente les resulte más beneficioso aparearse con los machos de mayor capacidad de lucha, es decir, los dominantes. Dicho de otro modo, la capacidad de lucha de un macho ha de ser componente fundamental de su calidad a ojos de las hembras. En el portaespada, lo más plausible es que este sea el caso. Tal y como se expuso en la introducción, existen evidencias que sugieren que el sesgo que las hembras muestran a favor de un mayor tamaño aparente, y que los machos explotan mediante la expresión de la espada, tenía la función inicial de poder discriminar a los machos según su tamaño real [52,55,56]. Es decir, en ausencia de espada, que es en las condiciones en las que aparentemente se desarrolló el sesgo de las hembras, dicho sesgo habría permitido a las hembras escoger a los machos de mayor tamaño, los cuales a su vez son los de mayor capacidad de lucha [59,69]. Además, en el segundo capítulo de esta tesis se demuestra una preferencia de las hembras no ya por el tamaño real de los machos sino directamente por el vencedor de una contienda. La aparición de dos preferencias que mediante informaciones distintas lleven a las hembras a finalmente decantarse por los machos de mayor capacidad de lucha (los de mayor tamaño, los dominantes), tiene difícil explicación a no ser que las hembras hayan sufrido una presión selectiva a favor de preferir aparearse con este tipo de machos, lo cual sólo podría ocurrir si en efecto fuese beneficioso aparearse con ellos [132].

Por todo lo aquí expuesto podemos concluir que el control social del atractivo es un mecanismo de fiabilidad que muy probablemente esté operando sobre la expresión honesta de la espada. Esto no excluye, evidentemente, que otros mecanismos de fiabilidad coexistan con él. De un modo similar al hecho que un mecanismo de fiabilidad puede basar su efectividad en la existencia de varios costes que se suman, la fiabilidad final de un sistema de elección de pareja como el aquí estudiado podría basarse en la presencia de varios mecanismos de fiabilidad. En el caso de la espada, el mecanismo de fiabilidad más considerado hasta la fecha es el del hándicap. Son diversos los trabajos que detectan costes asociados a la expresión de la espada sobre la viabilidad del individuo tales como costes de depre-

dación o natación [60,61,63,64]. Sin embargo, también los hay que no detectan coste alguno [133] o incluso encuentran ventajas funcionales [77,134]. Además, no es evidente que dichos costes sean lo suficientemente intensos y tampoco se muestra que dicha intensidad sea dependiente de la calidad del emisor. Así, aun existiendo estos costes, no está claro que en efecto sean responsables de un mecanismo del tipo hándicap. Estos costes, sin embargo, independientemente de si son o no responsables de un hándicap, complementarían al control social del atractivo en un aspecto en el que éste no ofrece explicación alguna: el grado de expresión específica de la espada. El control social del atractivo predice una asociación entre longitud de la espada y capacidad de lucha (o el tamaño) de tal modo que la espada más larga recaerá sobre los machos dominantes. Sin embargo, no valora la longitud máxima que la espada puede tener. Este valor podría explicarse entonces por las limitaciones impuestas por los costes funcionales anteriormente citados.

En definitiva, el control social del atractivo es un mecanismo con claras evidencias de ser el responsable de la expresión honesta de la espada. Este mecanismo, entonces, estaría detrás de la asociación que se observa en la naturaleza entre longitud de la espada y tamaño del cuerpo [59,60]. En última instancia el control social del atractivo garantizaría que la espada funcionase a modo de amplificador<sup>9</sup> del tamaño. En el caso del portaespada, la expresión de una espada mayor por parte de aquellos individuos de mayor tamaño acentuaría aún más las diferencias de tamaño entre machos. De este modo, el sesgo estético de las hembras a favor de un mayor tamaño aparente no solo seguiría siendo un criterio de elección válido para discriminar a favor de los machos de mayor tamaño real sino que sería un criterio más eficaz que la elección basada directamente en el propio tamaño real.

---

<sup>9</sup> Entendemos por amplificador toda estructura o conducta que facilita la discriminación entre dos intensidades de señal [148].

## Sobre el sistema social del portaespada

Las experiencias aquí realizadas aportan información que también es relevante para comprender el funcionamiento del sistema social del portaespada. En la interpretación inicial de este sistema ya se ponen de manifiesto las similitudes que éste presenta con un *lek* [78] ya que los machos forman agregaciones pero, sin embargo, a diferencia de lo que ocurre en un *lek* tradicional, éstas parecen estar motivadas por la distribución del alimento [79]. Las observaciones realizadas en el capítulo dos dibujan una similitud aún más estrecha con un *lek* al sugerir que estas agregaciones podrían desencadenarse a causa de una motivación sexual dado que, en condiciones de laboratorio, la propia distribución heterogénea de las hembras en el espacio de las hembras desencadena un patrón similar. Más específicamente, estas observaciones revelan similitudes con un *lek* que evolucionó bajo la hipótesis del punto caliente la cual afirma que los machos se agregan en aquellos lugares donde es más frecuente dar con hembras, como por ejemplo en zonas donde se solapan áreas de campeo de diversas hembras [101]. A favor de esta hipótesis existen trabajos que detectan una relación entre la ubicación de las agregaciones de machos y la distribución de las hembras u otros factores que explicarían la distribución de éstas [135–138], aunque sin manipulación experimental resulta imposible determinar si la agregación de machos es efecto o causa de la distribución de las hembras [105,106]. En una aproximación experimental realizada con el sisón, *Tetrax tetrax*, no se detectó que grupos de hembras señuelo fueran las que atrajesen machos a la zona, quedando en este caso descartada la hipótesis del punto caliente [139]. En el caso del portaespada, sin embargo, queda demostrada una relación causa efecto entre la distribución de las hembras y la ubicación de la zona de disputa entre machos al menos en condiciones de laboratorio. Las similitudes de lo observado en cautividad con el patrón descrito en la naturaleza, junto con el hecho de que en el río parece existir una mayor probabilidad de encuentro de hembras en las zonas disputadas por los machos [78], sugieren que esta relación de causalidad también podría darse en la naturaleza. En relación a esta distribución heterogénea de las hembras en el espacio, se ha propuesto que probablemente esté provocada por la distribución de los recursos alimenticios [78] con lo cual, esperaríamos una distribución de

las hembras cambiante en función de la disponibilidad trófica. Esto es congruente con la desaparición del patrón de disputa por la zona caliente ante el cese de la presentación de hembras. De este modo, los machos podrían actualizar la ubicación de las zonas por las que competir en función de los cambios de distribución de las hembras. Otro hecho relevante para la interpretación del sistema social del portaespada es la preferencia de las hembras por los machos vencedores de las contiendas. Esto hace razonable pensar que una vez establecida una zona de disputa por los machos, las hembras podrían preferir acudir a ellas para escoger pareja ya que en ella habría una información disponible, el resultado de las contiendas, que fuera de estas zonas supuestamente es más difícil obtener. Esta posibilidad se vería apoyada si experimentalmente observásemos una preferencia de las hembras por acercarse a grupos de machos antes que a machos solitarios. Acudiendo a estas zonas, además, las hembras podrían permitirse ser más selectivas<sup>10</sup> al verse reducidos sus costes asociados a la búsqueda de machos tal y como parece ocurrir en la especie *Xiphophorus birchmanni* [140]. En definitiva, hemos observado como los flujos de información social parecen ser fundamentales dentro del sistema social del portaespada. Primeramente, la información pública de la ubicación de las hembras parece ser un factor desencadenante del propio sistema, el cual a su vez genera un nuevo canal de información, el resultado de las contiendas, que potencialmente puede ser utilizado por las hembras para escoger pareja. Estas observaciones apoyan la idea de que el flujo de información social es un elemento clave dentro de la familia de los pecílidos [113,141,142], lo que debe tenerse muy en cuenta a la hora de interpretar sus sistemas de apareamiento.

Este contexto social dibuja un escenario donde la intolerancia al atractivo sería una estrategia óptima a la hora de distribuir los episodios agnósticos por parte de los machos dominantes ya que éstos parecen ser incapaces de obtener un control total sobre las zonas de disputa. Dicha incapacidad se ha observado tanto en la naturaleza [78] como en el primer experimento del segundo capítulo. Además, el hecho de que las hembras

---

<sup>10</sup> La selectividad hace referencia a cuan estrictamente un individuo se ciñe a sus criterios de elección [149]. Es un parámetro que tiende a decrecer cuando el coste asociado a la búsqueda de parejas crece [150].

prefieran directamente a los vencedores de una contienda, fenómeno observado en la segunda sección del segundo capítulo, sólo es comprensible si a ellas tuviesen acceso más machos a parte de los dominantes. Si el acceso a las hembras fuese exclusivo de los machos dominantes de cada zona, no hubiesen podido existir presiones selectivas a favor de preferir a los machos potencialmente dominantes. De este modo, la mejor opción para los machos dominantes podría ser invertir más energía en expulsar a los machos más atractivos. De hecho excluir por la vía intrasexual a aquellos competidores ya excluidos por la vía intersexual, dado su poco atractivo, es una redundancia evitable. Esta idea se ve corroborada por las simulaciones realizadas en el tercer capítulo, en el que se ha ensayado la capacidad de expansión de la intolerancia al atractivo. Esta estrategia mostró una clara tendencia a la propagación en el transcurso de las generaciones. La expansión de esta estrategia surgió por resultar más eficaz que la de decidir aleatoriamente a quién agredir.

Ante un sistema complejo, como el del portaespada, podrían darse tácticas reproductivas alternativas. Cuando existen diversas presiones selectivas (funcionales, intra e intersexuales) que determinan la eficacia biológica de un macho, pueden generarse caminos evolutivos paralelos especializados en algún componente relevante de la eficacia de éste [143] dando lugar, por ejemplo, a morfotipos especializados en un gran éxito intrasexual o intersexual e incluso a morfotipos adaptados a saltarse ciertas presiones [93]. Dentro del género *Xiphophorus* existe cierta variabilidad, determinada genéticamente, en la edad a la que se alcanza la madurez sexual y, en consecuencia, en el tamaño corporal que alcanzará un macho adulto [144,145] (los machos, al madurar sexualmente, deceleran drásticamente su crecimiento). Esta variabilidad sólo podría existir si los machos más pequeños obtuviesen realmente una eficacia biológica equiparable a la de los grandes, los cuales gozan tanto del éxito intra como intersexual [146]. Supuestamente, el éxito de los machos pequeños surgiría de una mayor probabilidad de sobrevivir hasta la edad adulta, ya que la alcanzan antes, y de una conducta alternativa basada en forzar cópulas en un intento de romper la barrera intersexual impuesta por su bajo atractivo [145,146]. La intolerancia al atractivo, en este contexto, también contribuiría al éxito de los machos pequeños dado que por su bajo atractivo resultarían ser los individuos más tolerados por parte de los dominantes. En el supuesto de

que esto fuese así, se genera la duda de, entonces, si tanto machos pequeños como grandes terminan teniendo la misma eficacia, ¿por qué las hembras prefieren a los machos dominantes y de mayor tamaño? Sin embargo, aunque la eficacia de una hembra derivada de su descendencia masculina pueda no variar según el tamaño del padre, queda la posibilidad de que el tamaño del padre sí determine su eficacia derivada de su descendencia femenina. A parte de la edad de madurez, el tamaño de un macho también se ve determinado por el grado de alimentación [71]. Asumiendo que la capacidad de alimentarse depende de características heredables, es razonable pensar que a una hembra le resultará beneficioso engendrar hijas con machos con una buena capacidad por encontrar alimento ya que así éstas alcanzarían un mayor tamaño y por ende una mayor fecundidad. Lo fundamental que es para las hembras la alimentación se ve reflejado en el hecho de que ocupan la mayoría de su tiempo a este propósito cuando los machos no lo hacen [78]. Si esto es cierto, una forma de escoger a machos que han sido capaces de encontrar alimento es escoger a los de mayor tamaño, ya que un macho pequeño tanto podría ser un macho que sexualmente maduró pronto como uno que lo hizo más tarde pero no se alimentó adecuadamente. Sin embargo, de un macho grande cabe pensar que sexualmente maduró tarde y de que fue capaz de alimentarse.

## Sobre el control social del atractivo respecto otros mecanismos de fiabilidad

En el portaespada, parecen existir presiones opuestas de naturaleza intra e intersexuales sobre un mismo carácter sexual tal y como se ha descrito en otras especies como por ejemplo en el tordo sargento, *Agelaius Phoenicus* [94]; la cucaracha langosta, *Nauphoeta cinerea* [120] o el notonéctido *Sigara falleni* [121]. En el caso del portaespada sin embargo, hemos demostrado que las presiones intrasexuales en contra de la longitud de la espada dependen del tamaño corporal, de tal manera que los machos más grandes no la sufren, generándose así un control social sobre la expresión de la espada. El control social del atractivo, entonces, es un mecanismo basado en la competencia intrasexual que puede garantizar la fiabilidad de un sistema de elección de pareja. Como ya se apuntó en la introducción, la competencia intrasexual también está detrás de la fiabilidad de aquellos sistemas de elección de pareja basados en señales intersexuales originadas previamente en un contexto intrasexual como en el conocido caso del espinosillo [41,43,44]. Es decir, cuando, por ejemplo, las hembras prefieren aparearse con los machos dominantes y basan su elección en marcas de estatus también controladas socialmente por los machos. Esta es una situación, sin embargo, que pertenece a un escenario evolutivo que directamente no presenta ninguna duda respecto a su fiabilidad ya que es un caso en el que las hembras han adaptado su preferencia a señales ya existentes, las marcas de estatus inicialmente dirigidas a los propios machos. Dicha adaptación sólo se entiende si en efecto el carácter por el que se desarrolla la preferencia es verdaderamente honesto. Por el contrario, el sistema estudiado aquí sí presenta *a priori* serias dudas respecto al porqué de su fiabilidad, ya que nos encontramos ante un caso en el que son los machos los que se han adaptado a expresar una señal que se ajusta al sesgo estético de las hembras. Sí es cierto, sin embargo, que en ambos casos el coste surge en un contexto intrasexual, aunque en relación al origen del comportamiento que genera este coste las diferencias parecen ser notorias. En el caso de las marcas de estatus, el control deriva del hecho de que un macho busca tener contiguas con contrincantes de marcas de intensidad similar a la suya, tolera a los que tienen marcas menores y huye de los de marcas mayores. Así, un macho que se hace pasar por



dominante es castigado por los verdaderos dominantes por el hecho de parecerse a ellos. Parece ser, entonces, que este castigo es una consecuencia indirecta del mecanismo que usan los machos para decidir el resultado del mayor número de contiendas posible sin pelear [4]. Por el contrario, el control social del atractivo se basaría en una intolerancia al atractivo desarrollada como una respuesta adaptativa de los machos, ya que les resulta más eficaz agredir a los competidores más atractivos.

En definitiva, entonces, la elección de pareja basada en marcas de estatus implica un traspaso de señales intrasexuales a un contexto intersexual, mientras que el caso aquí estudiado ocurre lo opuesto, el traspaso de una señal intersexual a un contexto intrasexual. Este camino evolutivo ya ha sido descrito en el caso de las barras verticales que muestran los machos de algunas especies de *Xiphophorus* [147]. Sin embargo, este carácter es utilizado por los machos como marca de estatus. Parece ser, entonces, que las barras verticales, mediante algún mecanismo desconocido no vinculado con la competencia intrasexual, son una señal honesta asociada con la capacidad de lucha de los machos. Debido a ello, éstos la utilizan secundariamente a modo de marca de estatus. El control social del atractivo, sin embargo, implica el paso de una señal intersexual a un contexto intrasexual no para hacer uso de ella en este contexto (la espada, por ejemplo, no es utilizada como marca de estatus entre los machos) sino para ser sometida a un mecanismo de control que garantizará su fiabilidad dentro del contexto intersexual original.

Cuando no estamos ante señales intersexuales con un origen intrasexual, sino ante señales que parecen haber tenido su origen evolutivo directamente en la atracción de las hembras, como en los casos de explotación de un sesgo estético femenino por parte de los machos, el mecanismo más ampliamente sugerido para interpretar la honestidad de éstas es el principio del hándicap [7]. Este mecanismo y el control social del atractivo presentan dos diferencias remarcables. Primero, un hándicap implica un coste que todo emisor debe sufrir, en menor o mayor medida, independientemente de su honestidad. Sin embargo, el control social del atractivo no implica ningún coste extra para los emisores honestos. Es decir, bajo este sistema, si un macho expresa una señal acorde a su tamaño no deberá

asumir más que el número de episodios agonísticos ya esperables en función de dicho tamaño. Sin embargo, al expresar un atractivo que en realidad legítimamente correspondería a machos de mayor tamaño, un individuo se ve obligado a tener que asumir también el esfuerzo intrasexual propio de dicho tamaño. Este hecho es interesante al poner de manifiesto que no son necesarios costes reales pagados incluso en el equilibrio tal y como propone el hándicap sino que con la existencia de costes potenciales que sólo sufrirán los emisores deshonestos ya puede existir un mecanismo de fiabilidad [28,99,100]. No obstante, la diferencia más remarcable entre ambos sistemas radica en el origen de los costes estratégicos. En un hándicap estos costes son una pérdida de viabilidad consecuencia de la expresión física de la estructura o comportamiento que contiene dicha señal. Es decir, los costes en un hándicap derivan del formato específico de la señal, el cual dependerá de los detalles biológicos de cada sistema [28]. Esto significa que el desarrollo de un mecanismo de fiabilidad basado en un hándicap no es ningún proceso evolutivo predecible sino más bien un fruto del azar. En el caso del control social del atractivo la situación parece distinta. Bajo este mecanismo, el formato de la señal no es importante ya que el control social del atractivo surgirá como una respuesta adaptativa a la existencia del atractivo en sí mismo, sin importar la estructura que lo contenga. De este modo, así como la interpretación de la fiabilidad de un sistema bajo la hipótesis del hándicap necesita realizar asunciones sobre cómo es el formato de la señal, el control social del atractivo no requiere de dichas asunciones. En contrapartida, sin embargo, el control social del atractivo sólo puede operar en aquellos casos donde la calidad de los machos dependa de su capacidad de lucha mientras que en un hándicap esta relación no es necesaria. Esta condición, de todos modos es muy habitual que se cumpla [42].

Para finalizar, en el portaespada podemos concluir que se han aportado evidencias suficientes como para considerar muy plausible la existencia de un control social del atractivo capaz de operar sobre la expresión honesta de la espada, la señal intersexual que expresan los machos. Además, se trata de un mecanismo que no implica ningún coste sobre señales expresadas honestamente y que emerge directamente como una respuesta adaptativa al propio atractivo. Estas propiedades hacen de este meca-

nismo una explicación muy interesante para uno de los escenarios de comunicación más problemáticos en cuanto a la comprensión de su fiabilidad: los sistemas de elección de pareja basados en un sesgo estético por parte de la hembra.



# Conclusiones

“Al clavo salido le toca siempre el martillazo.”

Proverbio japonés.

1. El macho del portaespada se basa en el atractivo de sus competidores, la longitud de la espada, para decidir a cuál agredir. A esta estrategia la hemos denominado "intolerancia al atractivo".
2. La intolerancia al atractivo se basa en el atractivo relativo de los competidores y no el absoluto. De este modo, cuanto más atractivo sea un individuo en relación a los demás, más probable es que sea agredido. Este criterio es muy similar al que utilizan las hembras para escoger pareja.
3. La longitud de la espada no incide sobre el rango jerárquico de los machos y éstos ejercen la intolerancia al atractivo sólo sobre los competidores de rango jerárquico inferior al suyo propio. En consecuencia, el coste asociado a la expresión de la espada, ser agredido y derrotado por machos de rango mayor, decrece con el rango jerárquico de los machos.
4. Los machos son capaces de recordar durante unos minutos un lugar que contuvo hembras y de competir agresivamente por monopolizarlo. De esta competencia resulta un grado de proximidad a la zona en cuestión dependiente del rango jerárquico del macho. Este patrón de comportamiento es muy semejante al observado en la naturaleza y sugiere que sufrir derrotas repercute negativamente sobre la eficacia biológica del macho en términos intrasexuales, es decir, en el grado de acceso a las hembras.
5. Las hembras muestran una preferencia a favor de aquellos machos que resultan ganadores de las contiendas. Este comportamiento es congruente con la preferencia que las hembras parecen mostrar a favor de machos de mayor tamaño ya que de esta variable, el tamaño corporal, depende también la capacidad de lucha de un macho. Además, esto pone de manifiesto que un macho, al ser derrotado, está sujeto a una segunda reducción de eficacia biológica, esta vez de componente intersexual, al haber sufrido directamente una pérdida de atractivo.

6. La intolerancia al atractivo optimiza la inversión energética de los machos en escenarios duales, en donde operan simultáneamente las selecciones intra e intersexual, como así ocurre en el portaespada. Esta estrategia, en consecuencia, podría expandirse como respuesta adaptativa a la presencia de una señal intersexual deshonestas.
7. La intolerancia al atractivo de los machos, junto con los costes que se derivan de una derrota, engranan un mecanismo que resulta en la existencia de un atractivo óptimo que es mayor a mayor rango jerárquico, lo que termina asociando positivamente capacidad de lucha con atractivo. En aquellos casos, que son los más, donde existe una relación entre capacidad de lucha y calidad de los machos, este mecanismo dará lugar a lo que se ha denominado “control social del atractivo”.
8. En el portaespada se dan las condiciones para que el control social del atractivo opere significativamente sobre la expresión honesta de la espada, es decir, una expresión en función del tamaño corporal real del individuo. Estas condiciones son: 1) existencia de una intolerancia al atractivo ejercida por los machos dominantes a los subordinados, 2) costes significativos asociados a la derrota y 3) preferencia de las hembras por los machos de mayor capacidad de lucha.
9. El control social del atractivo es un mecanismo con la potencialidad de poder terminar controlando la fiabilidad de sistemas de elección de pareja basados en señales potencialmente deshonestas, tales como los basados en un sesgo estético preexistente por parte de las hembras, sin imponer costes extra a los emisores honestos y sin importar el formato de la señal.





# Bibliografía

1. Maynard-Smith, J. & Harper, D. G. C. 1995 Animal Signals: Models and Terminology. *J. Theor. Biol.* **177**, 305–311.
2. Hasson, O. 1994 Cheating Signals. *J. Theor. Biol.* **167**, 223–238.
3. Tinbergen, N. 1952 Derived activities; their causation, biological significance, origin, and emancipation during evolution. *Q. Rev. Biol.* **27**, 1–32.
4. Maynard-Smith, J. & Harper, D. 2003 *Animal signals*. New York: Oxford University press.
5. Grafen, A. 1990 Biological signals as handicaps. *J. Theor. Biol.* **144**, 517–546.
6. Johnstone, R. A. & Grafen, A. 1993 Dishonesty and the handicap principle. *Anim. Behav.* **46**, 759–764.
7. Nowicki, S. & Searcy, W. A. 2005 *The Evolution of Animal Communication: Reliability and Deception in Signaling Systems*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
8. Seeley, T. D. 1998 Thoughts on information and integration in honey bee colonies. *Apidologie* **29**, 67–80.
9. Sandeman, D., Tautz, J. & Lindauer, M. 1996 Transmission of vibration across honeycombs and its detection by bee leg receptors. *J. Exp. Biol.* **199**, 2585–94.
10. Dornhaus, A. & Chittka, L. 2004 Why do honey bees dance? *Behav. Ecol. Sociobiol.* **55**, 395–401.
11. Isack, H. A. & Reyer, H.-U. U. 1989 Honeyguides and honey gatherers: Interspecific communication in a symbiotic relationship. *Science* **243**, 1343–1346.
12. Andersson, M. 1994 *Sexual Selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
13. Endler, J. A. & Basolo, A. L. 1998 Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* **13**, 415–420.

14. Ryan, M. J. & Rand, A. S. 1990 The sensory basis of sexual selection for complex calls in the tungara frog, *Physalaemus pustulosus* (sexual selection for sensory exploitation). *Evolution (N. Y.)* **44**, 305–314.
15. Enquist, M. 1985 Communication during aggressive interactions with particular reference to variation in choice of behaviour. *Anim. Behav.* **33**, 1152–1161.
16. Rohwer, S. 1975 The social significance of avian winter plumage variability. *Evolution (N. Y.)* **29**, 593–610.
17. Rohwer, S. 1982 The evolution of reliable and unreliable badges of fighting ability. *Integr. Comp. Biol.* **22**, 531–546.
18. Shreeve, T. G. 1987 The mate location behaviour of the male speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*, and the effect of phenotypic differences in hind-wing spotting. *Anim. Behav.* **35**, 682–690.
19. Rand, M. 1990 Polymorphic sexual coloration in the lizard *Sceloporus undulatus erythrocheilus*. *Am. Midl. Nat.* **124**, 352–359.
20. Martin, F. D. & Hengstebeck, M. F. 1981 Eye colour and aggression in juvenile guppies, *Poecilia reticulata* peters (Pisces: Poeciliidae). *Anim. Behav.* **29**, 325–331.
21. Møller, A. 1987 Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: evidence for status signalling. *Anim. Behav.* **03**, 1637–1644.
22. Senar, J., Camerino, M., Copete, J. & Metcalfe, N. 1993 Variation in black bib of the Eurasian siskin (*Carduelis spinus*) and its role as a reliable badge of dominance. *Auk* **110**, 924–927.
23. Guilford, T. & Dawkins, M. S. 1993 Receiver psychology and the design of animal signals. *Trends Neurosci.* **16**, 430–436.
24. Gerhardt, H. C. 1994 The Evolution of Vocalization in Frogs and Toads. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **25**, 293–324.

25. Walther, F. R. 1969 Flight Behaviour and Avoidance of Predators in Thomson's Gazelle (*Gazella thomsoni* Guenther 1884). *Behaviour*. **34**, 184–220.
26. FitzGibbon, C. D. & Fanshawe, J. H. 1988 Stotting in Thomson's gazelles: an honest signal of condition. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **23**, 69–74.
27. Hurd, P. L. & Enquist, M. 2005 A strategic taxonomy of biological communication. *Anim. Behav.* **70**, 1155–1170.
28. Számadó, S. 2011 The cost of honesty and the fallacy of the handicap principle. *Anim. Behav.* **81**, 3–10.
29. Zahavi, A. 1974 The Value of the Handicap Principle in the Evolution of Communication Systems between Rivals. *Isr. J. Zool.* **23**, 201–202.
30. Zahavi, A. 1975 Mate selection - A selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* **53**, 205–214.
31. Zahavi, A. 1977 The cost of honesty (Further remarks on the Handicap Principle). *J. Theor. Biol.* **67**, 603–605.
32. David, P., Bjorksten, T., Fowler, K. & Pomiankowski, A. 2000 Condition-dependent signalling of genetic variation in stalk-eyes flies. *Nature* **406**, 186–188.
33. McGraw, K. J. 2005 The antioxidant function of many animal pigments: Are there consistent health benefits of sexually selected colourants? *Anim. Behav.* **69**, 757–764.
34. McGraw, K. J. & Ardia, D. R. 2003 Carotenoids, immunocompetence, and the information content of sexual colors: an experimental test. *Am. Nat.* **162**, 704–712.
35. Moodie, G. E. E. 1972 Predation, natural selection and adaptation in an unusual threespine stickleback. *Heredity (Edinb.)*. **28**, 155–167.
36. Endler, J. A. 1983 Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes. *Environ. Biol. Fishes* **9**, 173–190.

37. Guilford, T. & Dawkins, M. S. 1995 What are conventional signals? *Anim. Behav.* **49**, 1689–1695.
38. Møller, A. P. 1987 Social control of deception among status signalling house sparrows *Passer domesticus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **20**, 307–311.
39. Maynard Smith, J. & Harper, D. G. 1988 The evolution of aggression: can selection generate variability? *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **319**, 557–570.
40. Kotiaho, J. S. 2001 Costs of sexual traits: a mismatch between theoretical considerations and empirical evidence. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **76**, 365–376.
41. Johnstone, R. A. & Norris, K. 1993 Badges of status and the cost of aggression. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **32**, 127–134.
42. Qvarnström, A. & Forsgren, E. 1998 Should females prefer dominant males? *Trends Ecol. Evol.* **13**, 498–501.
43. Berglund, A., Bisazza, A. & Pilastro, A. 1996 Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biol. J. Linn. Soc.* **58**, 385–399.
44. Wong, B. B. M. & Candolin, U. 2005 How is female mate choice affected by male competition? *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **80**, 559–571.
45. Candolin, U. 2000 Male-male competition ensures honest signaling of male parental ability in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **49**, 57–61.
46. Candolin, U. 2000 Increased signalling effort when survival prospects decrease: male-male competition ensures honesty. *Anim. Behav.* **60**, 417–422.
47. Rosen, D. E. & Bailey, R. M. 1963 The Peciliid fishes (cyprinodontiformes), their structure, zoogeography and systematics. *Bull. Am. Museum Nat. Hist.* **126**.
48. Wischnath, L. 1993 *Atlas of livebearers of the world*. TFH Publications.

49. Basolo, A. L. 1990 Female preference for male sword length in the green swordtail, *Xiphophorus helleri* (Pisces: Poeciliidae). *Anim. Behav.* **40**, 332–338. (doi:10.1016/S0003-3472(05)80928-5)
50. Trainor, B. C. & Basolo, A. L. 2006 Location, location, location: stripe position effects on female sword preference. *Anim. Behav.* **71**, 135–140.
51. Basolo, A. L. & Trainor, B. C. 2002 The conformation of a female preference for a composite male trait in green swordtails. *Anim. Behav.* **63**, 469–474.
52. Rosenthal, G. G. & Evans, C. S. 1998 Female preference for swords in *Xiphophorus helleri* reflects a bias for large apparent size. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **95**, 4431–4436.
53. Basolo, A. L. 1998 Evolutionary change in a receiver bias: a comparison of female preference functions. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **265**, 2223–2228.
54. Basolo, A. L. 1998 Shift in investment between sexually selected traits: tarnishing of the silver spoon. *Anim. Behav.* **55**, 665–671.
55. Basolo, A. L. 1990 Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science* **250**, 808–810.
56. Basolo, A. L. 1995 A further examination of a pre-existing bias favouring a sword in the genus *Xiphophorus*. *Anim. Behav.* **50**, 365–375.
57. Basolo, A. L. 1995 Phylogenetic Evidence for the Role of a Pre-Existing Bias in Sexual Selection. *Proc. R. Soc. London B* **259**, 307–311.
58. MacLaren, R. D. 2006 The effects of male proximity, apparent size, and absolute size on female preference in the sailfin molly, *Poecilia latipinna*. *Behaviour* **143**, 1457–1472.
59. Benson, K. E. & Basolo, A. L. 2006 Male–male competition and the sword in male swordtails, *Xiphophorus helleri*. *Anim. Behav.* **71**, 129–134.

60. Basolo, A. L. & Wagner Jr., W. E. 2004 Covariation between predation risk, body size and fin elaboration in the green swordtail, *Xiphophorus helleri*. *Biol. J. Linn. Soc.* **83**, 87–100.
61. Basolo, A. L. & Alcaraz, G. 2003 The turn of the sword: length increases male swimming costs in swordtails. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **270**, 1631–1636.
62. Rosenthal, G. G., Evans, C. S. & Miller, W. L. 1996 Female preference for dynamic traits in the green swordtail, *Xiphophorus helleri*. *Anim. Behav.* **51**, 811–820.
63. Rosenthal, G. G., Flores Martinez, T. Y., García de León, F. J. & Ryan, M. J. 2001 Shared preferences by predators and females for male ornaments in swordtails. *Am. Nat.* **158**, 146–154.
64. Johnson, J. B. & Basolo, A. L. 2003 Predator exposure alters female mate choice in the green swordtail. *Behav. Ecol.* **14**, 619–625.
65. Pilakouta, N. & Alonzo, S. H. 2014 Predator exposure leads to a short-term reversal in female mate preferences in the green swordtail, *Xiphophorus helleri*. *Behav. Ecol.* **25**, 306–312.
66. Beaugrand, J. P., Caron, J. & Comeau, L. 1984 Social organization of small heterosexual groups of Green swordtails (*Xiphophorus helleri*, Pisces, Poeciliidae) under conditions of captivity. *Behaviour* **91**, 24–60.
67. Franck, D. & Ribowski, A. 1993 Dominance hierarchies of male green swordtails (*Xiphophorus helleri*) in nature. *J. Fish Biol.* **43**, 497–499.
68. Hemens, J. 1966 The ethological significance of the sword-tail in *Xiphophorus helleri* (Haekel). *Behaviour* **27**, 290–315.
69. Beaugrand, J., Goulet, C. & Payette, D. 1991 Outcome of dyadic conflict in male green swordtail fish, *Xiphophorus helleri*: Effects of body size and prior dominance. *Anim. Behav.* **41**, 417–424.
70. Beaugrand, J. & Beaugrand, M. 1991 Prior residency and the stability of dominance relationships in pairs of green swordtail fish *Xiphophorus helleri* (Pisces, Poeciliidae). *Behav. Processes* **24**, 169–175.

71. Royle, N. J., Lindström, J. & Metcalfe, N. B. 2005 A poor start in life negatively affects dominance status in adulthood independent of body size in green swordtails *Xiphophorus helleri*. *Proc. Biol. Sci.* **272**, 1917–1922.
72. Earley, R. L., Tinsley, M. & Dugatkin, L. A. 2003 To see or not to see: does previewing a future opponent affect the contest behavior of green swordtail males (*Xiphophorus helleri*)? *Naturwissenschaften* **90**, 226–230.
73. Earley, R. L. & Dugatkin, L. A. 2002 Eavesdropping on visual cues in green swordtail (*Xiphophorus helleri*) fights: a case for networking. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **269**, 943–952.
74. Earley, R. L., Druen, M. & Alan Dugatkin, L. 2005 Watching fights does not alter a bystander's response towards naïve conspecifics in male green swordtail fish, *Xiphophorus helleri*. *Anim. Behav.* **69**, 1139–1145.
75. Franck, D. & Hendricks, R. 1973 Zur Frage der biologischen bedeutung des Schwertfortsatzes von *Xiphophorus helleri*. *Behaviour* **44**, 167–185.
76. Basolo, A. L. & Delaney, K. J. 2001 Male biases for male characteristics in females in *Priapella olmecae* and *Xiphophorus helleri* (family poeciliidae). *Ethology* **107**, 431–438.
77. Prenter, J., Taylor, P. W. & Elwood, R. W. 2008 Large body size for winning and large swords for winning quickly in swordtail males, *Xiphophorus helleri*. *Anim. Behav.* **75**, 1981–1987.
78. Franck, D., Klamroth, B., Taebel-Hellwig, A. & Scharl, M. 1998 Home ranges and satellite tactics of male green swordtails (*Xiphophorus helleri*) in nature. *Behav. Processes* **43**, 115–123.
79. Magellan, K. & Kaiser, H. 2010 The function of aggression in the swordtail, *Xiphophorus helleri*: Resource defence. *J. Ethol.* **28**, 239–244.
80. Magellan, K., Richardson, T., Filmlalter, J. D., Forget, F., Midgley, C. & Kaiser, H. 2011 Competitor density influences resource defence in a Poeciliid fish. *J. Appl. Ichthyol.* **27**, 912–915.



81. Kaiser, H., Orford, R., Thornycroft, R., Naylor, M., Field, R., Sheppard, J. & Magellan, K. 2013 The effects of competitor density on aggressive behaviour and resource defence in a Poeciliid fish. *J. Appl. Ichthyol.* **29**, 1264–1268.
82. Magellan, K. & Kaiser, H. 2010 Male Aggression and Mating Opportunity in a Poeciliid Fish. *African Zool.* **45**, 18–23.
83. Pinheiro, J. C. & Bates, D. M. 2000 *Mixed-Effect Models in S and S-PLUS*. Springer.
84. Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., Smith, G. M. & Ebooks Corporation. 2009 *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer.
85. R Core Team 2014 R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.Rproject.org/>.
86. Pinheiro, J. C., Bates, D. M., DebRoy, S., Sarkar, D. & Team, R. D. C. 2013 nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-105.
87. Bates, D. M., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. 2014 lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.0-6.
88. Fox, J. & Weisberg, S. 2011 *An R Companion to Applied Regression*. Second. Thousand Oaks CA: Sage.
89. Hervé, M. 2014 RVAideMemoire: Diverse basic statistical and graphical functions. R package version 0.9-40.
90. Højsgaard, S., Halekoh, U., Robison-Cox, J., Wright, K. & Leidi, A. A. 2013 doBy: doBy - Groupwise summary statistics, LSmeans, general linear contrasts, various utilities. R package version 4.5-10.
91. Läärä, E. 2009 Statistics: reasoning on uncertainty, and the insignificance of testing null. *Ann. Zool. Fennici* **46**, 138–157.

92. Reichard, M., Bryja, J., Ondracková, M., Dávidová, M., Kaniewska, P. & Smith, C. 2005 Sexual selection for male dominance reduces opportunities for female mate choice in the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Mol. Ecol.* **14**, 1533–1542.
93. Hurtado-Gonzales, J. L. & Uy, J. A. C. 2010 Intrasexual competition facilitates the evolution of alternative mating strategies in a colour polymorphic fish. *BMC Evol. Biol.* **10**, 391.
94. Yasukawa, K., Butler, L. K. & Enstrom, D. A. 2009 Intersexual and intrasexual consequences of epaulet colour in male red-winged blackbirds: an experimental approach. *Anim. Behav.* **77**, 531–540.
95. Yasukawa, K., Enstrom, D. a., Parker, P. G. & Jones, T. C. 2009 Epaulet Color and Sexual Selection in the Red-Winged Blackbird: A Field Experiment. *Condor* **111**, 740–751.
96. Olendorf, R., Getty, T., Scribner, K. & Robinson, S. K. 2004 Male red-winged blackbirds distrust unreliable and sexually attractive neighbours. *Proc. Biol. Sci.* **271**, 1033–1038.
97. Kallman, K. D. & Bao, I. Y. 1987 Female heterogamety in the swordtail, *Xiphophorus alvarezi* Rosen (Pisces, Poeciliidae), with comments on a natural polymorphism affecting sword coloration. *J. Exp. Zool.* **243**, 93–102.
98. Pilastro, A., Simonato, M., Bisazza, A. & Evans, J. P. 2004 Cryptic female preference for colorful males in guppies. *Evolution (N. Y.)* **58**, 665–669.
99. Hurd, P. L. 1995 Communication in discrete action-response games. *J. Theor. Biol.* **174**, 217–222.
100. Lachmann, M., Szamado, S., Bergstrom, C. T. & Számádó, S. 2001 Cost and conflict in animal signals and human language. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **98**, 13189–13194.
101. Höglund, J. & Alatalo, R. V 1995 *Leks*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
102. McLennan, D. A. & Ryan, M. J. 1999 Interspecific recognition and discrimination based upon olfactory cues in northern swordtails. *Evolution (N. Y.)* **53**, 880–888.

103. McLennan, D. A. & Ryan, M. J. 2008 Female swordtails, *Xiphophorus continens*, prefer the scent of heterospecific males. *Anim. Behav.* **75**, 1731–1737.
104. Rosenthal, G. G., Fitzsimmons, J. N., Woods, K. U., Gerlach, G. & Fisher, H. S. 2011 Tactical release of a sexually-selected pheromone in a swordtail fish. *PLoS One* **6**.
105. Bradbury, J. W., Gibson, R., Tsai, I. M., Diego, S. & Jolla, L. 1986 Hotspots and the dispersion of leks. *Anim. Behav.* **34**, 1694–1709.
106. Beehler, B. M. & Foster, M. S. 1988 Hotshots, hotspots, and female preference in the organization of lek mating systems. *Am. Nat.* **131**, 203–219.
107. Bonnie, K. E. & Earley, R. L. 2007 Expanding the scope for social information use. *Anim. Behav.* **74**, 171–181.
108. Valone, T. 2007 From eavesdropping on performance to copying the behavior of others: a review of public information use. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **62**, 1–14.
109. Danchin, É., Giraldeau, L., Valone, T. & Wagner, R. 2004 Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science* **305**, 487–491.
110. Berglund, A. & Rosenqvist, G. 2001 Male pipefish prefer dominant over attractive females. *Behav. Ecol.* **12**, 402–406.
111. Doutrelant, C. & McGregor, P. K. 2000 Eavesdropping and mate choice in female fighting fish. *Behaviour* **137**, 1655–1669.
112. Earley, R. L. 2006 *Xiphophorus*: carving a niche towards a broader understanding of aggression and dominance. *Zebrafish* **3**, 287–298.
113. Earley, R. L. & Dugatkin, L. A. 2005 Fighting, mating and networking: pillars of poeciliid sociality. In *Animal Communication Networks* (ed P. McGregor), pp. 84–113. Cambridge: Cambridge University Press.
114. Walling, C. a., Royle, N. J., Lindström, J. & Metcalfe, N. B. 2010 Do female association preferences predict the likelihood of reproduction? *Behav. Ecol. Sociobiol.* **64**, 541–548.

115. Bierbach, D., Sassmannshausen, V., Streit, B., Arias-Rodriguez, L. & Plath, M. 2013 Females prefer males with superior fighting abilities but avoid sexually harassing winners when eavesdropping on male fights. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **67**, 675–683.
116. Ophir, A. G. & Galef, B. G. 2003 Female Japanese quail that 'eavesdrop' on fighting males prefer losers to winners. *Anim. Behav.* **66**, 399–407.
117. Ophir, A. G. & Galef, B. G. 2004 Sexual experience can affect use of public information in mate choice. *Anim. Behav.* **68**, 1221–1227.
118. Fisher, H. S. & Rosenthal, G. G. 2007 Male swordtails court with an audience in mind. *Biol. Lett.* **3**, 5–7.
119. Forsgren, E. 1997 Female sand gobies prefer good fathers over dominant males. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **264**, 1283–1286.
120. Moore, A. J. & Moore, P. J. 1999 Balancing sexual selection through opposing mate choice and male competition. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **266**, 711–716.
121. Candolin, U. 2004 Opposing selection on a sexually dimorphic trait through female choice and male competition in a water boatman. *Evolution (N. Y.)* **58**, 1861–1864.
122. Jones, O., Maillardet, R. & Robinson, A. 2009 *Introduction to Scientific Programming and Simulation Using R*. Boca Raton, FL: CRC Press
123. Grimm, V. & Railsback, S. F. 2005 *Individual-based Modeling and Ecology*. Woodstock, Oxfordshire: Princeton University Press.
124. Luke, S. 2009 *Essentials of metaheuristics*. Lulu. Second Edition
125. Haupt, R. & Haupt, S. 2004 *Practical genetic algorithms*. Hoboken, NJ: John Wiley and Sons, Inc. Second Edition.
126. Kotiaho, J. S., Simmons, L. W. & Tomkins, J. L. 2001 Towards a resolution of the lek paradox. *Nature* **410**, 684–686.

127. Kokko, H., Brooks, R., Jennions, M. D. & Morley, J. 2003 The evolution of mate choice and mating biases. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **270**, 653–664.
128. Kotiaho, J. S., LeBas, N. R., Puurtinen, M. & Tomkins, J. L. 2008 On the resolution of the lek paradox. *Trends Ecol. Evol.* **23**, 1–3.
129. Green, A. J. 1992 Positive allometry is likely with mate choice, competitive display and other functions. *Anim. Behav.* **43**, 170–172.
130. Petrie, M. 1992 Are all secondary sexual display structures positively allometric and, if so, why? *Anim. Behav.* **43**, 173–175.
131. Calder, B. J., Phillips, L. W. & Tybout, A. M. 1982 The Concept of External Validity. *J. Consum. Res.* **9**, 240.
132. Candolin, U. 2003 The use of multiple cues in mate choice. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **78**, 575–595.
133. Baumgartner, A., Coleman, S. & Swanson, B. 2011 The cost of the sword: Escape performance in male swordtails. *PLoS One* **6**.
134. Royle, N. J., Metcalfe, N. B. & Lindström, J. 2006 Sexual selection, growth compensation and fast-start swimming performance in Green Swordtails, *Xiphophorus helleri*. *Funct. Ecol.* **20**, 662–669.
135. Gibson, R. M. 1996 A re-evaluation of hotspot settlement in lekking sage grouse. *Anim. Behav.* **52**, 993–1005.
136. Wescott, D. A. 1997 Lek locations and patterns of female movement and distribution in a Neotropical frugivorous bird. *Anim. Behav.* **53**, 235–247.
137. Apollonio, M., Festa-Bianchet, M., Mari, F., Bruno, E. & Locati, M. 1998 Habitat manipulation modifies lek use in fallow deer. *Ethology* **104**, 603–612.
138. Loyau, A., Jalme, M. Saint & Sorci, G. 2007 Non-defendable resources affect peafowl lek organization: A male removal experiment. *Behav. Processes* **74**, 64–70.

139. Jiguet, F., Jaulin, S. & Arroyo, B. 2002 Resource defence on exploded leks: do male little bustards, *T. tetraz*, control resources for females? *Anim. Behav.* **63**, 899–905.
140. Willis, P. M., Ryan, M. J. & Rosenthal, G. G. 2011 Encounter rates with conspecific males influence female mate choice in a naturally hybridizing fish. *Behav. Ecol.* **22**, 1234–1240.
141. Plath, M., Kromuszczyński, K. & Tiedemann, R. 2008 Audience effect alters male but not female mating preferences. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **63**, 381–390.
142. Plath, M., Blum, D., Schlupp, I. & Tiedemann, R. 2008 Audience effect alters mating preferences in a livebearing fish, the Atlantic molly, *Poecilia mexicana*. *Anim. Behav.* **75**, 21–29.
143. Oliveira, R. F., Taborsky, M. & Brockmann, H. J., editors 2008 *Alternative reproductive tactics*. New York: Cambridge University Press.
144. Kallman, K. D. & Borkoski, V. 1978 A sex-linked gene controlling the onset of sexual maturity in female and male platyfish (*Xiphophorus maculatus*), fecundity in females and adult size in males. *Genetics* **89**, 79–119.
145. Rosenthal, G. G. I. L. G. & De León, F. J. G. 2006 Sexual Behavior, Genes, and Evolution in *Xiphophorus*. *Zebrafish* **3**, 85.
146. Ryan, M. J., Pease, C. M. & Morris, M. R. 1992 A Genetic Polymorphism in the Swordtail *Xiphophorus nigrensis*: Testing the Prediction of Equal Fitnesses. *Am. Nat.* **139**, 21.
147. Morris, M. R., Tudor, M. S. & Dubois, N. S. 2007 Sexually selected signal attracted females before deterring aggression in rival males. *Anim. Behav.* **74**, 1189–1197.
148. Gualla, F., Cermelli, P. & Castellano, S. 2008 Is there a role for amplifiers in sexual selection? *J. Theor. Biol.* **252**, 255–271.
149. Widemo, F. & Sæther, S. A. 1999 Beauty is in the eye of the beholder: causes and consequences of variation in mating preferences. *Trends Ecol. Evol.* **14**, 26–31.

150. Burley, N. T. & Foster, V. S. 2006 Variation in female choice of mates: condition influences selectivity. *Anim. Behav.* **72**, 713–719.
151. Benson, K. E. 2007 Enhanced female brood patch size stimulates male courtship in *Xiphophorus helleri*. *Copeia* **2007**, 212–217.







