T
639.37
V38

NO SALE A
DOMICILIO

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA AMAZONÍA PERUANA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESCUELA DE FORMACIÓN PROFESIONAL DE ACUICULTURA

ESTUDIO DEL AISLAMIENTO A LA REPRODUCCIÓN A TRAVÉS DE LA SELECCIÓN SEXUAL ENTRE POBLACIONES DE *Apistogramma agassizii* (Steindachner, 1875)

Univ. Nacional de la Amazonía Peruana
BIBLIOTECA CENTRAL
Iquitos - Perú
08

TESIS

PARA OPTAR EL TÍTULO PROFESIONAL DE:

BIÓLOGO

con mención en ACUICULTURA

PRESENTADO POR LA BACHILLER:

ANTONIA ELENA VELA DÍAZ

DONADO POR:
Antonia. E. Vela Díaz
Iquitos 11 de Julio de 2012
84P

IQUITOS – PERÚ
2011

ACTA DE SUSTENTACIÓN DE TESIS

Iquitos, 27 de octubre de 2011

En la ciudad de Iquitos, a los veintisiete días del mes de octubre de 2011 y siendo las 16:00 horas, se reunió en la Sala de Sesiones de la Facultad de Ciencias de la Educación y Humanidades, el Jurado Calificador y Dictaminador de Tesis que suscribe, designado con R.D. N° 010-2010-DEFP-B-FCB-UNAP, presidido e integrado por: **Blgo. ROGER ANGEL RUIZ FRIAS, MSc., Presidente; Blgo. HOMERO SÁNCHEZ RIBEIRO, Miembro; Blgo. JAVIER RAMÍREZ ABANTO, Miembro;** para escuchar, examinar y calificar la sustentación y defensa de la tesis titulada: **"ESTUDIO DEL AISLAMIENTO A LA REPRODUCCIÓN A TRAVÉS DE LA SELECCIÓN SEXUAL ENTRE POBLACIONES DE *Apistogramma agasizii* (Steindachner, 1875)"**, realizado por la Bachiller en Ciencias Biológicas de la FCB-Escuela de Acuicultura **Antonia Elena Vela Díaz** de la Promoción II-2007, graduada de Bachiller con R.R. N° 1643-2008-UNAP de fecha 14 de agosto del 2008.

Luego de realizada la sustentación de la Tesis, la bachiller fue sometida a un interrogatorio sobre el tema en cuestión, habiendo absuelto de manera Satisfactoria las observaciones y objeciones que fueron formuladas por los integrantes del Jurado Calificador y Dictaminador.

Después de la deliberación y votación del caso, el Jurado Calificador y Dictaminador dió como veredicto Aprobar la Tesis por Unanimidad, quedando la candidata apta para ejercer la profesión de Biólogo Acuicultor, previo otorgamiento del Título Profesional por la autoridad universitaria competente y, su correspondiente inscripción al Colegio de Biólogos del Perú.

Finalizado el acto, el Presidente del Jurado Calificador y Dictaminador levantó la sesión siendo las 17:00 horas y en fe de lo cual, todos los integrantes suscriben la presente Acta de Sustentación por triplicado.

Roger Angel Ruiz Frias
PRESIDENTE

Homero Sánchez Ribeiro
MIEMBRO

Javier Ramírez Abanto
MIEMBRO

JURADO CALIFICADOR Y DICTAMINADOR

Blgo. Angel Ruiz Frías, MSc.
Presidente

Blgo. Homero Sánchez Ribeiro
Miembro

Blgo. Javier Ramírez Abanto
Miembro

ASESORES DE TESIS

Blgo. Fernando Alcántara Bocanegra, Dr.
FCB - UNAP

Dr. Jean François Renno
IRD

Blgo. Rosa Ismiño Orbe, MSc.
AQUAREC – IIAP

Dedicatoria

A mis padres Isaura y Olmedo
quienes me apoyaron durante todos
estos años, a mi hermana Dilys
quien a la distancia siempre trató de
darme consejos e información.
GRACIAS.

AGRADECIMIENTOS

- ✓ Al Instituto Francés de Investigación para el Desarrollo (IRD), a través del Programa de Evolución y Domesticación de la Ictiofauna Amazónica (EDIA), por el financiamiento para la ejecución del presente estudio.

- ✓ Al Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP) a través del Programa de Investigaciones para el Uso y Conservación del Agua y sus Recursos (AQUAREC), por las facilidades brindadas en la ejecución del presente estudio. Del mismo modo al Director del AQUAREC, Ing. Salvador Tello Martín y Blgo. Fred Chu Koo, Dr., por su amistad, estímulo, consejos y valioso apoyo brindado.

- ✓ Al Laboratorio de Genética y Biología Molecular a cargo de la Blgo. Carmen Rosa Dávila, Dr., por los consejos y facilidades brindadas en la ejecución del presente estudio de investigación.

- ✓ Al Laboratorio de Histología y Esclerocronología a cargo de la Blgo. Aurea García, por las facilidades brindadas en la ejecución del presente estudio de investigación.

- ✓ A la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional de la Amazonía Peruana (UNAP), por la orientación y sólida formación profesional.

- ✓ A mis asesores Dr. Fabrice Duponchelle y Dr. Jean François Renno, por la amistad, el apoyo invalorable, orientaciones y acertados aportes durante la ejecución y redacción del presente trabajo de tesis y al investigador del IRD Dr. Jesús Núñez por los consejos dados.

- ✓ A mi asesor Blgo. Fernando Alcántara Bocanegra, Dr., por su amistad, apoyo, ejemplo y palabras de aliento e incentivo.

- ✓ A mi asesora Blgo. Rosa Ismiño Orbe, MSc., por su amistad, apoyo, consejos y sus palabras de aliento.

- ✓ A Carlos Chuquipiondo "Fishman" por su amistad, consejos y apoyo en la realización del presente trabajo de tesis y a la Ing. Catalina Díaz, docente de la Universidad Federico Villareal por apoyarme a la distancia siempre con buen animo respondiendo mis consultas y dudas.

- ✓ A Adriana iglesias por su amistad y momentos colosales que pasamos durante el proceso de colecta de los peces y en las instalaciones de los acuarios, igualmente a Kevin Jean, Liliana Serna, Christian Fernández. Y muy en especial a Astrid Dañino, por su constante ánimo, amistad y su invalorable apoyo brindado en las actividades en el presente estudio.

- ✓ Al personal Técnico y Administrativo del AQUAREC: Domingo García, Edwin Agurto, Hugo Marichin, Luis Zafra, Lamberto Arévalo, Ítalo Orbe, Arturo Flores, a la Sra. Maruja y Miguel Ríos, por las facilidades brindadas durante la ejecución del estudio.

ÍNDICE

	Pág.
Portada	i
Jurado Calificador y Dictaminador	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Índice	v
Lista de tablas	vi
Lista de figura	vi
Lista de anexos	vii
I. Introducción	1
II. Revisión bibliográfica	6
III. Materiales y métodos	16
3.1 Lugar de estudio	16
3.2 Origen de *Apistogramma agassizii*	17
3.3 Aclimatación de *Apistogramma agassizii*	19
3.4 Peceras para stock de *Apistogramma agassizii*	19
3.5 Unidades experimentales	20
3.6 Diseño experimental	21
3.7 Colecta de huevos para *Apistogramma agassizii*	26
3.8 Comportamiento	26
3.9 Alimento utilizado	27
3.10 Abastecimiento de agua	27
3.11 Calidad de agua	28
3.12 Análisis de los datos	28
IV. Resultados	29
4.1 Experimento de selección sexual	29
4.1.1 Modelo de alopatría	29
4.1.2 Modelo de micro-alopatría	29
4.1.3 Modelo de Simpatría	30
4.2 Desove y fecundidad de *Apistogramma agassizii*	31
4.2.1 Promedio de cantidad, peso, diámetro y coloración de los huevos de *Apistogramma agassizii*	31
4.2.2 Fecundidad de *Apistogramma agassizii*	35
4.3 Comportamiento reproductivo de *Apistogramma agassizii*	36
4.4 Calidad de agua	36
V. Discusión	38
5.1 Caracteres de reproducción prezigóticos	38
5.2 Caracteres de reproducción postzigóticos	39
5.3 Selección sexual	41
VI. Conclusiones	46
VII. Recomendaciones y perspectivas	48
VIII. Referencias bibliográficas	50
IX. Glosario	60
X. Anexos	63

LISTA DE TABLAS

N°		Pág.
1	Selección de las hembras para aparearse con un macho de su misma procedencia (quebradas).	30
2	Selección de las hembras para aparearse con un macho de su misma procedencia (cuencas)	31
3	Selección de las hembras por una variedad de machos al momento de apareamiento.	32
4	Cantidad de huevos, medidas de peso (mg), diámetro (mm) y coloración de los huevos de *Apistogramma agassizii* en el experimento del modelo de simpatría	34
5	Cantidad de huevos, medidas de peso (mg), diámetro (mm) y coloración de los huevos de *Apistogramma agassizii* en el experimento en condiciones de micro-alopatría.	36
6	Total de huevos eclosionados y el porcentaje de eclosión en los huevos de *Apistogramma agassizii*	37
7	Valores promedios de los parámetros de calidad de agua en los acuarios del experimento de selección sexual.	39

LISTA DE FIGURA

N°		Pág.
1	Mapa de lugares de extracción de *Apistogramma agassizii*	19

LISTA DE ANEXOS

N°		Pág.
1	Centro de Investigaciones Quistococha.	64
2	Colecta de *Apistogramma agassizii* en los ambientes naturales	64
3	Peceras para stock de *Apistogramma agassizii*	65
4	Ubicación de los acuarios para los experimentos de selección sexual	65
5	Acuario implementado para los experimentos de selección.	66
6	Entrada al ambiente de experimento.	66
7	*Apistogramma agassizii* macho variedad azul.	67
8	*Apistogramma agassizii* macho variedad roja.	67
9	*Apistogramma agassizii* hembra.	68
10	Distribución de la hembra y los dos machos en el modelo de simpatría	68
11	Preferencia de la hembra hacia un macho.	69
12	Distribución de la hembra y los dos machos en el modelo de micro-alopatría y alopatría.	69
13	Peceras de recuperación de *Apistogramma agassizii* utilizados en el experimento de selección sexual.	70
14	Determinar la presencia de huevos con ayuda de una linterna.	70
15	*Apistogramma agassizii* hembra cuidando sus huevos después del desove.	71
16	Colecta de los huevos para los análisis de fecundidad y talla de huevos.	71
17	Tubo con formol al 5% para conservar los huevos de *Apistogramma agassizii*	72
18	Diariamente se registraba el comportamiento en las peceras de experimentación.	72
19	Artesas de cemento cubierto con mayólicas para el cultivo de quirodomides y moina.	73
20	Bandejas de plástico de 90 litros para el cultivo de artemia.	73
21	Tanque de fibra de plástico de 1000 litros para el abastecimiento de agua.	74
22	Ficha de observaciones para el comportamiento.	75
23	Flujograma del protocolo del experimento de selección sexual.	76

I. INTRODUCCIÓN

La cuenca amazónica está entre las fuentes más importantes de peces de agua dulce en estado salvaje que son capturados para el comercio global de peces ornamentales. La región tiene una biodiversidad acuática excepcional, las estimaciones del número total de especies de peces en la cuenca amazónica tiene un rango de 1200 (GÉRY, 1984) a 3000 (HENDERSON & ROBERTSON, 1999), más grande que cualquier otro sistema fluvial en el mundo (MOREAU & COOMES, 2007).

El comercio de peces ornamentales en la Amazonía peruana se localiza principalmente en la ciudad de Iquitos. Los peces son extraídos de 21 ríos, siendo el 75% de peces admitidos en las instalaciones de los exportadores provenientes de los ríos Nanay, Itaya y Ucayali (MINISTERIO DE PESQUERÍA, 2001).

Se estima que en la región Loreto cerca de 10,000 personas entre pescadores, intermediarios, exportadores y personal adicional reciben ingresos a través del comercio de peces ornamentales (MINISTERIO DE PESQUERÍA, 2001).

En el año 2001 se registró que la mayor parte de las exportaciones internacionales estaban destinadas a USA (68 %), el restante fue para Hong Kong SAR (9.3 %), Alemania (9 %) y Japón (7.4 %) (MINISTERIO DE PESQUERÍA, 2001). El mercado europeo tiene una

fuerte preferencia por especies nuevas, particularmente en los géneros corydoras y apistogramas (MOREAU & COOMES, 2007).

El género *Apistogramma* pertenece a la gran familia de los cíclidos sudamericanos o también denominados cíclidos enanos (MORA *et al.*, 2007). Este género cuenta con 69 especies ya descritas y, se estima en 250 el número de especies potenciales del género *Apistogramma* (RÖMER, 2006), pero el parecido entre ellos hace difícil su identificación. En apistogramas, los machos tienen mayor valor económico, ya que presentan colores vistosos que van variando dependiendo de la especie.

La gran diversidad a nivel de especies y variedades del género *Apistogramma* nos hace recordar los lagos africanos y las múltiples investigaciones realizadas sobre selección sexual en cíclidos, con el fin de encontrar la respuesta sobre la diversidad de cíclidos en esos lagos, así como entender los mecanismos involucrados en la formación de tantas especies (SEEHAUSSEN *et al.*, 1997, 2008; PANHUIS *et al.*, 2001; KOCHER, 2004; GENNER & TURNER, 2005; TURNER, 2007).

A través de los estudios en cíclidos africanos se ha demostrado que, las hembras son capaces de reconocer los colores de los machos y aparearse de manera selectiva con machos de un color particular. Esto permite el aislamiento a la reproducción entre variedades de color de

una misma especie y puede llevar a la formación de varias nuevas especies (especiación). Este mecanismo de elección de características particulares de machos por las hembras es denominado "selección sexual" y es en parte, responsable de la excepcional diversidad de especies de cíclidos en los grandes lagos de África (SEEHAUSSEN & VAN ALPHEN, 1998, 1999; SEEHAUSSEN, 2000, KNIGHT & TURNER, 2004).

En comparación con los cíclidos africanos, los cíclidos neotropicales han recibido muy poca atención. Sin embargo, algunos trabajos recientes sugieren que los mecanismos descritos en África podrían ocurrir también en los cíclidos neotropicales, cuya diversidad podría ser fuertemente sub-estimada. RÖMER & BEISENHERZ (2005), realizaron un estudio con *Apistogramma cacatuoides* donde se registró que al momento del cortejo, las hembras son capaces de reconocer al macho de su especie rápidamente, a través de sus colores y morfología, cuando se le dio la oportunidad de aparearse con machos de varias especies emparentadas y morfológicamente muy similares (*A. juruensis*, *A. martini*, *A. pandurinii* y *A.* sp. 'brustband'). El estudio mostró que las hembras de *A. cacatuoides* prefieren machos (*A. cacatuoides)* silvestres, que machos (*A. cacatuoides)* reproducidos en cautiverio a pesar que estos presentaban colores más intensos.

READY *et al.* (2006), mostraron que hembras de poblaciones geográficamente aisladas de *A. caetei* de la amazonía oriental (Brasil), escogían preferentemente aparearse con machos de su misma población (los machos de cada población tienen colores distintos); generando un aislamiento a la reproducción el cual combinado con el aislamiento geográfico se traduce en diferencias genéticas significativas. Concluyendo que estas variedades geográficas son en realidad especies diferentes.

La especie de *Apistogramma agassizii*, está distribuida en toda la cuenca amazónica del Perú y Brasil, esta especie presenta diferentes variedades de color (RÖMER, 2006). El *A. agassizii* también puede tener variedades de color dentro de una misma quebrada (en simpatría), frecuentemente una variedad rojo-amarillento y una variedad azul.

El género *Apistogramma* presenta características como: a) alta diversidad específica, b) Variedades intra-específicas (polimorfismo de color), c) Alto nivel de endemismo, d) Sedentarismos elevado, e) Reproducción tipo K (pocos huevos, cuidado parental), f) Tiempo corto de generación; haciéndolo un modelo para explicar el fenómeno de especiación.

Por ello, este trabajo conforma uno de los resultados de un proyecto de investigación más amplio que viene realizando el Instituto Francés de Investigación para el Desarrollo (IRD), que además involucra estudios de genética que se desarrollaron paralelamente y otros nuevos trabajos genéticos que se realizarán a partir de los resultados obtenidos en el presente estudio de investigación.

Considerando la importancia tanto comercial y evolutiva de los cíclidos del género *Apistogramma*, este estudio tiene como objetivo comprobar la existencia de una selección sexual intra-específica entre variedades de *Apistogramma agassizii* a varias escalas geográficas: entre sub-cuencas hasta dentro de una misma quebrada.

II. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

A. El género *Apistogramma*

Los cíclidos en el Perú del género *Apistogramma*, están distribuidos a lo largo del Neotrópico en la región este de los Andes (REGAN, 1909; KULLANDER, 1980, 1986; SCHMETTKAMP, 1982; KOSLOWSKI, 1985; RICHTER, 1988; KULLANDER & NÍJSSEN, 1989; FREY, 1990; ZENNER & HOHL, 1990; LINKE & STAECK, 1995).

Dentro de su rango de distribución, la mayoría habita en regiones pluviales del bosque de la Amazonía, Orinoco y sistemas fluviales de Paraguay. Las aguas de las sabanas abiertas en Argentina y Venezuela también son habitadas por esta especie (RÖMER, 2000).

Se ha identificado 24 especies del género *Apistogramma* (RÖMER, 2000 y 2006), las cuales presentan diferencias morfológicas tanto en la estructura de la cabeza como en los patrones de color (incluso los patrones melánicos) y en el dimorfismo sexual.

Los machos de apistograma desarrollan algunas características particulares, como los patrones de color y longitud, así como aletas más desarrolladas. Las hembras, a diferencia de los machos, presentan características uniformes en color (generalmente gris o marrón, pero al momento de reproducirse se intensifica al máximo el color amarillo en todo el cuerpo) como en forma, pero difieren en o patrones de

melanina entre especies. Por lo general son peces tímidos y pacíficos, aunque casi siempre se comportan agresivos en la etapa reproductiva.

El género *Apistogramma* presenta cuerpo alto, oblongo o alargado, piel cubierta de escamas ásperas, con coloraciones variadas iridiscentes. La línea lateral está dividida generalmente en dos porciones, la anterior desde el opérculo hasta los radios de la aleta dorsal y la posterior desde la base de la dorsal hasta el pedúnculo caudal.

Poseen boca terminal protráctil con dientes cónicos en dos o más hileras, localizados en los maxilares y un solo orificio nasal a cada lado de la cabeza; la aleta dorsal presenta espinas usualmente más largas que los radios, aleta anal con tres o más espinas, aleta ventral con una espina y cinco radios, aleta anal nunca bifurcada, (RÖMER, 2000).

Al momento del cortejo, las hembras son capaces de reconocer al macho de su especie rápidamente en base a sus colores y su morfología, al contrario de los machos (RÖMER, 2000; RÖMER & BEISENHERZ, 2005; READY *et al.*, 2006).

Las especies del género *Apistogramma* tienen en común un tamaño pequeño, en comparación con los demás cíclidos, midiendo entre 3 y 8 cm. Sin embargo, en Brasil se encontró una especie con una longitud mayor a los 20 cm. (RÖMER, comentario personal).

B. *Apistogramma agassizii*

Pueden ser identificados por rasgos específicos: El cuerpo es relativamente largo y delgado, con la aleta dorsal que en la parte inferior es oscura y carente de membranas.

La aleta caudal es lanceolada en los machos pero redonda en las hembras y juveniles, presenta una banda submarginal de color blanco y a menudo presenta un borde negro o rojo; la banda lateral se extiende desde el ojo hasta la aleta caudal, presentando de una escama a una escama y media de ancho; los machos viejos ocasionalmente carecen de pequeñas manchas gruesas en la parte lateral y banda abdominal.

Estos rasgos se definen particularmente bien en las poblaciones de Perú y Amazonía del sudoeste, por ejemplo, lago Tefé y parte superior del río Madeira. Los machos carecen de la mancha en el pedúnculo caudal, pero en la unión de la línea abdominal está presente en algunas hembras durante el periodo de cuidado maternal; además, casi siempre está presente una mancha pectoral pequeña, que a menudo se pasa por alto. El margen exterior del labio superior lleva una mancha azul metálica.

El colorido del cuerpo del *A. agassizii* es sumamente inconstante y por consiguiente de poco uso al momento de la identificación (RÖMER, 2006).

a) Dimorfismo sexual

Los machos son aproximadamente dos veces el tamaño de las hembras. En los machos, la cantidad de radios blandos de las aletas dorsales y anales a menudo terminan en filamentos alargados; las aletas ventrales de esta especie son puntiagudas, blanquecinas, translúcidas y usualmente alargadas a menudo, hasta tal punto que, las puntas se extienden más allá de la base de la aleta caudal; los machos adultos tienen una visible aleta caudal en forma lanceolada, pigmentada con azul, blanco o bandas rojizas; al contrario, la aleta caudal de la hembra es redondeada, o en algunos casos raros, ligeramente truncada, pero nunca lanceolada. Las aletas dorsales y anales así como también las aletas ventrales son redondeadas y ocasionalmente ligeramente punteadas, pero nunca alargadas como en los machos. Además, la mitad anterior proximal de las aletas ventrales llevan a menudo un patrón grisáceo a negro (RÖMER, 2006).

b) Sistemática

El *A. agassizii* ocupa una posición especial entre las especies de la Amazonía. La plasticidad fenológica de esta especie puede ser explicada por su distribución sumamente amplia (es decir, virtualmente toda la longitud del río Amazonas y cuenca del río Ucayali). Hay varias poblaciones que están completamente aisladas entre sí, produciendo características diferentes entre poblaciones de diferentes regiones, sobre

todo con respecto al colorido y forma. A pesar de las diferencias y los esfuerzos para declarar nuevas especies, se debe reconocer que ninguno es suficientemente diferente en forma y color para garantizar el estado de la especie (RÖMER, 2006).

c) Distribución

A. agassizii tiene un amplio rango de distribución, más que cualquier otra especie de este género. Se reportó a lo largo del río Amazonas, con excepción de los afluentes de agua blanca, cercanos a los tributarios peruanos del río Ucayali, como sucede en la mayoría de los tributarios sureños de los ríos Solimóes y Amazonas de la zona brasileña. RÖMER (2000), estableció que la densidad de la población de especímenes en crecimiento por metro cuadrado en la captación del río Cueiras fue de 5 a 50 individuos.

El conocimiento de la biología de esta especie en la naturaleza está incompleto, particularmente con respecto a su distribución, densidad de población y biología reproductiva (RÖMER, 2000).

d) Biología en cautiverio:

El *A. agassizii* se ha establecido firmemente durante mucho tiempo en los aficionados de acuarios. Hoy, una multitud de linajes criados y especímenes atrapados de manera salvaje de diversos sitios está disponible. Conservar un *A. agassizii* es fácil en un acuario grande con abundantes escondites. El agua muy blanda y ácida es preferida, pero el

agua medio-dura y ligeramente alcalina también es tolerada. Bajo estas últimas condiciones, la mayoría de los linajes provenientes de reproducciones en acuario tienen igual esperanza de vida, a diferencia de los capturados del medio natural que son muy sensibles cuando provienen de agua ácida y blanda.

Contrariamente a lo que se oye a menudo, esta especie tiene un requisito espacial relativamente grande. Ellos también necesitan un ambiente estructurado nocturno. Además, la madera muerta y hojas en proceso de descomposición, la vegetación densa e incluso peces pequeños como los tetras en la comunidad del acuario, son también una decoración apropiada. Por regla el *A. agassizii* es un reproductor de caverna.

La hembra limpia meticulosamente el sitio antes del desove, deposita hasta 200 huevos en pequeñas cantidades que inmediatamente son fertilizados por el macho. El desove normalmente dura de una a dos horas, durante este tiempo el macho defiende ferozmente los alrededores del sitio de desove de otros machos; una vez que el desove está completo, el macho es ahuyentado de la proximidad del sitio de puesta y la hembra cuida sola los huevos (RÖMER, 2000).

Dependiendo de la temperatura, las larvas salen de los huevos en 36 a 60 horas del post-desove; en ocho a diez días después las crías nadan libres. Por lo general, de cada desove se obtienen entre 50 y 70 crías viables (MORA *et al.*, 2007).

Las crías son guiadas y protegidas solamente por la hembra. Cuando la hembra está lista para desovar nuevamente o ya ha desovado, es al macho al que se le permite el cuidado de las crías, ahuyentando a otras hembras, las cuales no han desovado o cuyas larvas aún no han desarrollado la fase de libre natación. Las crías crecen rápidamente, mientras alcanzan la madurez sexual aproximadamente al cuarto mes de edad y de 4 cm de longitud total (RÖMER, 2000).

e) Importancia económica

En los últimos años el aprovechamiento del recurso hidrobiológico para el comercio de peces ornamentales se ha convertido en una actividad importante en la región Loreto, la cual ha venido incrementando las exportaciones a los diferentes continentes como Asia y Europa (LANDINES *et al.*, 2007).

Esta especie, fue importada por primera vez por la compañía de SIGGELKOW (Hamburgo, Alemania) en 1909; y desde entonces se ha mantenido presente en el comercio de peces ornamentales amazónicos (RÖMER, 2000).

C. Especiación y selección sexual en cíclidos

Se ha demostrado en cíclidos de los grandes lagos de África, que la selección sexual, vía la elección de las hembras por ciertas características de los machos (generalmente el color), puede llevar muy rápidamente a un aislamiento a la reproducción entre variedades de color de una

misma especie; y subsecuentemente, a la formación de especies distintas (proceso de especiación), en condiciones de simpatría (SEEHAUSSEN & VAN ALPHEN, 1998 y 1999; SEEHAUSSEN, 2000; KNIGHT & TURNER, 2004); es decir, la separación de una especie en dos o más especies nuevas sin que existan barreras físicas entre ellas (ARITA, 1998). El estatus de especie entre variedades de color alopátricas (donde las poblaciones de una especie se ven separadas por algún tipo de barrera física que limita los encuentros entre los individuos) en los cíclidos africanos es un tema muy discutido y todavía no resuelto (TURNER *et al.*, 2001; GENNER *et al.*, 2004). En este caso, los marcadores moleculares todavía no permiten delimitar las fronteras entre especies porque las radiaciones en estos lagos son muy recientes (KORNFIELD & SMITH, 2000).

Varios modelos matemáticos, han propuesto el soporte teórico de la existencia de una especiación simpátrica a través de la unión selectiva o selección sexual (LANDE & KIRKPATRICK, 1986; TURNER & BURROWS, 1995; PAYNE & KRAKAUER, 1997; VAN DOORN *et al.*, 1998; HIGASHI *et al.*, 1999; KAWATA & YOSHIMURA, 2000; VAN DOORN & WEISSING, 2001).

Se considera que la selección sexual, es uno de los mecanismos más importantes en la explicación de la especiación explosiva observada en los cíclidos africanos (SEEHAUSSEN, 2000; TURNER *et al.*, 2001). El

dimorfismo sexual marcado y los patrones masculinos de diversos colores son prueba que la selección sexual es muy importante en la evolución en las poblaciones de estas especies (KOCHER, 2004).

KIDD *et al.* (2005), realizaron un experimento, usando dos poblaciones de cíclidos *Metriaclima zebra y Metriaclima benetos*, donde las hembras de cada especie escogieron a los machos de su misma población en cada prueba copulativa realizada. Con estos resultados, demostraron que las hembras pueden identificar parejas de copulación usando sólo pistas visuales, proveyendo más soporte para la importancia de la selección sexual en la evolución de estas especies.

Recientemente, se realizaron investigaciones en cíclidos neotropicales, donde se encontró que la selección sexual por elección de color por parte de las hembras podía jugar un papel dominante en la especiación simpátrica, incipiente en los cíclidos Midas de los lagos de cráteres de Nicaragua (ELMER *et al.*, 2009).

RÖMER & BEISENHERZ (2005), realizaron un estudio con *Apistogramma cacatuoides* donde se registró que al momento del cortejo, las hembras son capaces de reconocer al macho de su especie rápidamente, a través de sus colores y morfología cuando se le da la oportunidad de aparearse con machos de varias especies emparentadas y morfológicamente muy similares (*A. juruensis*, *A. martini*, *A. padurinii* y *A.* sp. 'brustband'). El estudio mostró que las hembras de *A.*

cacatuoides también prefieren machos silvestres a machos de la misma especie más coloridos, pero de cultivo. Estos resultados pueden proporcionar evidencia del estado taxonómico de las poblaciones en cuestión, ya que confirma la taxonomía actual de especies de apistogramma ya alcanzadas en los datos morfológicos (ROMËR, 2000; ROMËR & BEISENHERZ, 2005).

Asimismo, READY *et al.*, (2006), mostraron que hembras de poblaciones geográficamente aisladas (ríos no conectados) de *A. caetei* de la Amazonia Oriental (Brasil), escogían preferentemente aparearse con machos de su misma población (los machos de cada población tienen colores distintos), generando un aislamiento a la reproducción acompañado con diferencias genéticas significativas. Concluyeron que estas variedades geográficas son en realidad especies diferentes, proporcionando un ejemplo concluyente en condiciones de alopatria.

Cabe señalar, que otros estudios en cíclidos africanos han mostrado que en ciertos casos, las especies o poblaciones pueden reconocerse con otras señales diferentes al color, como el sonido (AMORIM *et al.*, 2004) y señales olfativas (PLENDERLEITH *et al.*, 2005).

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Lugar de estudio

El presente estudio se realizó desde abril hasta noviembre del 2010, en las instalaciones del Centro de Investigaciones de Quistococha (CIQ) (Anexo 1), del Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP); el cual se encuentra ubicado a la margen derecha de la carretera Iquitos-Nauta, a 4.5 km de la ciudad de Iquitos, perteneciente al distrito de San Juan Bautista, Provincia de Maynas, Región Loreto.

EL CIQ es la sede del Programa de Investigaciones para el uso y conservación del Agua y sus Recursos (AQUAREC) y lugar donde se desarrollan investigaciones que el Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana (IIAP) y el Instituto Francés de Investigación para el Desarrollo (IRD) realizan en el área de acuicultura. Cuenta con 49 hectáreas de extensión total y en sus instalaciones se encuentran los laboratorios de bromatología y limnología; taxonomía de peces; histología y esclerocronología; sala de peces ornamentales y reproducción de peces. Alberga alrededor de 50 estanques de tierra de diversas dimensiones, 28 tanques de concreto revestidos con mayólicas que sirven para las tareas de investigación, mantenimiento, cría, etc. de especies como paco, gamitana, boquichico, paiche,

doncella, arahuana, tigre zúngaro, zúngaro tigrinus y bujurqui-tucunaré.

3.2 Origen de *Apistogramma agassizii*

Se utilizó un total de 300 peces entre hembras y machos, obtenidos por colecta de las áreas naturales (Anexo 2), provenientes de las siguientes cuencas:

- **Río Ucayali:**
  - **Quebrada Búfalo** (Sur: 04°53' 58.4", Oeste: 73°39' 31.4").
    - ✓ Machos rojos: 15 especímenes.
    - ✓ Machos azules: 11 especímenes.
    - ✓ Hembras: 20 especímenes.
  - **Quebrada Rain** (Sur: 04° 54' 48", Oeste: 73°39' 40.8").
    - ✓ Machos rojos: 12 especímenes.
    - ✓ Machos azules: 15 especímenes.
    - ✓ Hembras: 22 especímenes.
  - **Quebrada Pradera** (Sur: 04°54' 24", Oeste: 73°39' 47.3").
    - ✓ Machos rojos: 18 especímenes.
    - ✓ Machos azules: 17 especímenes.
    - ✓ Hembras: 20 especímenes.
- **Río Amazonas:**
  - **Quebrada Roca Eterna** (Sur: 03°27'36.3", Oeste: 72°31' 17.1").
    - ✓ Machos rojos: 15 especímenes.
    - ✓ Machos azules: 18 especímenes.
    - ✓ Hembras: 23 especímenes.

- **Río Nanay:**
  - **Cocha Aucacocha** (Sur: - , Oeste: -)
    - ✓ Machos rojos: 13 especímenes.
    - ✓ Machos azules: 14 especímenes.
    - ✓ Hembras: 20 especímenes.
- **Río Tapiche:**
  - **Quebrada Antonia** (Sur: 05°20' 24.6", Oeste: 073°50' 11.3").
    - ✓ Machos rojos: 12 especímenes.
    - ✓ Machos azules: 10 especímenes.
    - ✓ Hembras: 25 especímenes.

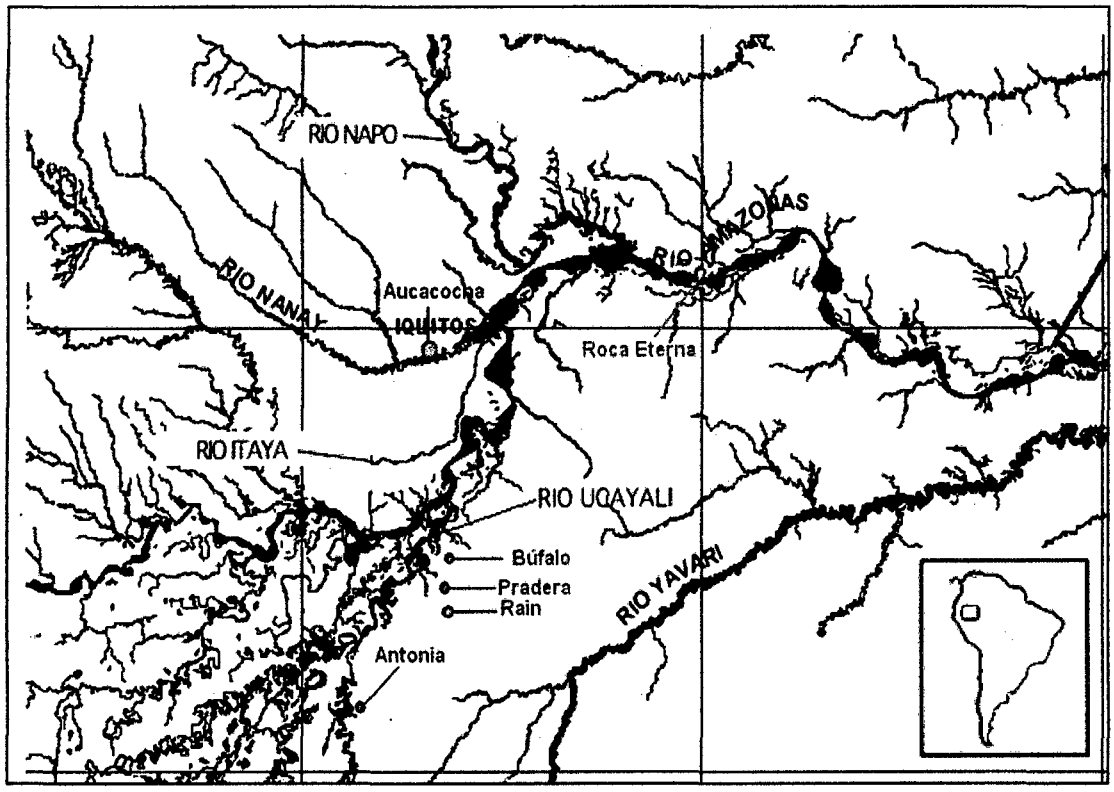


Figura 01. Mapa de lugares de extracción de *Apistogramma agassizii*

3.3 Aclimatación de *Apistogramma agassizii*

Se utilizó un total de 10 peceras (40 x 40 x 50 cm. c/u) con una capacidad de 80 litros cada pecera.

Los peces extraídos de las diferentes cuencas, fueron puestas en las peceras, teniendo cuidado de no mezclar las procedencias.

Las peceras donde se colocaron los peces traídos del medio natural, fueron previamente llenadas con agua de lluvia reposada por varios días, al momento de ingresar a los peces en las peceras, se los colocó con el agua utilizada en el transporte (agua de quebrada), luego diariamente se realizó recambio de agua (el 25% del agua total de cada peceras); de esta forma al quinto día desde la recepción de los peces se había realizado el recambio de agua total y los peces ya se encontraban adaptados al tipo de agua que se utilizó para el mantenimiento.

El alimento balanceado fue suministrando todos los días, incrementando la ración diariamente y al quinto día los peces ya estaban adaptados al alimento que contenía 45% de PB.

3.4 Peceras para stock de *Apistogrammas agassizii*

Se utilizó un total de 18 peceras (40 x 40 x 50 cm. c/u) con una capacidad de 80 litros c/u para cada variedad, donde permanecieron los peces hasta ser utilizados para el experimento (Anexo 2). Los A.

agassizii fueron agrupados según su procedencia (cuenca y quebrada), para esto cada pecera estuvo convenientemente identificada (etiquetada), los machos fueron agrupados por variedades y procedencia, igualmente las hembras fueron separadas de los machos por procedencia, esto se realizó rápidamente para evitar sesgos de reconocimiento previo, o de conformación de parejas previo al experimento.

3.5 Unidades experimentales

Estas se encontraron dentro de la sala de peces ornamentales del CIQ.

a) Peceras de selección sexual

Se utilizó un total de 18 peceras (100 x 30 x 30 cm. c/u) con una capacidad de 90 litros c/u, distribuidas en dos andamios con 9 unidades en cada una (Anexo 3); cada andamio presentó una separación de plástico negro de manera que cada pecera se encontraba aislada de las otras.

Cada pecera estuvo iluminada individualmente con barras de neón constante por 12 horas, cuya luz se atenúa al ser cubierta por una tela de color marrón translucida, estas peceras no tienen aireación ni filtro (Anexo 4); las unidades experimentales estuvieron en un ambiente cerrado por cortinas negras, para disminuir el estrés en los peces durante el experimento (Anexo 5).

NO SALE A DOMICILIO

Cada unidad experimental (peceras) estuvo implementada con 2 cm de arena y 1 cm de piedras oscuras como sustrato, dos tazas de cerámica oscura (a manera de escondites), distribuidas una en cada extremo. Las plantas estuvieron al costado de cada taza y puestas en el medio, de forma que parezca estar dividiendo la pecera en dos territorios iguales (Anexo 4) para no influir en la opción de la hembra al momento de elegir al macho.

b) Peceras de desove

Se utilizó un total 20 peceras (40 x 20 x 25 cm c/u) con una capacidad de 20 litros c/u, las peceras eran utilizadas cuando se realizaba los desoves de las hembras.

3.6 Diseño experimental

Para los experimentos de selección sexual (de simpatria, micro-alopatria y alopatria), una misma hembra podía encontrarse solamente una vez con un mismo macho, a fin de evitar sesgos de reconocimiento.

3.6.1 Experimento de selección sexual

El experimento de selección sexual se dividió en tres sub experimentos (modelo de simpatría, modelo de micro-alopatría y modelo de alopatría), para lo cual se utilizó un total de 18 peceras (100 x 30 x 30 cm).

Univ. Nacional de la Amazonia Peruana
BIBLIOTECA CENTRAL
Iquitos - Perú
08

Al realizar los experimentos se tuvo cuidado que los machos de *A. agassizii* de cada variedad (Anexos 6 y 7) en lo posible tengan tamaños homogéneos como también sean los que presentan mayor coloración, de esta manera lograr que no haya ventaja del más grande o el más vistoso al momento que la hembra (Anexo 8) elija con que macho aparearse.

Las hembras de *A. agassizii* no presentan variedades como en los machos (rojo o azul). Para los tres experimentos, se eligieron las hembras que se encontraban más aptas para la reproducción, es decir las que presentaban las siguientes características: coloración amarillenta intensa, pectorales con bandas negras bien marcadas y vientre abultado (Anexo 8).

a. Experimento de selección sexual con origen simpátrico de las parejas "modelo simpatría"

Se utilizaron 9 peceras (100 x 30 x 30 cm), los *A. agassizii* fueron provenientes de la Quebrada Pradera, situada en la localidad de Jenaro Herrera ubicada al margen de la cuenca del río Ucayali.

En cada pecera se colocó dos machos (variedad rojo y azul) y una hembra, las peceras se encontraban divididas por dos vidrios ubicados a cada extremo de la pecera, a 20 cm del centro de la pecera, de esta forma la pecera quedaba dividida en tres territorios (Anexo 9).

Primero se colocó dos machos (vr. roja y azul), uno a cada extremo, después de un día o dos de adaptación, se colocó a una hembra en la parte central de la pecera (Anexo 9), se dejó pasar unos días de adaptación, para luego realizar la observación del comportamiento de la hembra, esto se realizó dos veces al día.

En las observaciones, se registró el comportamiento de la hembra (Anexo 22), al mostrar preferencia hacia uno de los dos machos (cortejando frente al territorio de este macho) o si pasa de un macho al otro (Anexo 10). Cuando se observó una preferencia de la hembra hacia uno de los machos, por dos días consecutivos se consideró que el macho había sido elegido por la hembra. Después, se retiró el vidrio hasta lograr el desove. Se registró con que color de macho se reprodujo y se tomaron fotos de la hembra y de los machos para ser almacenadas con un código apropiado. Después del apareamiento y posteriormente del desove, se colectaron los huevos para el análisis de fecundidad y talla de los huevos. Luego, se dejó descansar un par de semanas a la hembra y se la colocó con dos nuevos machos (vr. rojo y azul). A cada cambio de machos, se intercambia el lado-color, para no tener el mismo color de macho del mismo lado de la pecera.

A cada hembra se le realizó los seguimiento durante varios apareamientos consecutivos (entre dos a cinco apareamientos)

para observar si la misma hembra tiene preferencia al aparearse siempre con machos de una variedad (machos azules o machos rojos) o no.

b. Experimento de selección sexual con origen micro-alopátrico de las parejas "modelo micro-alopatría"

Se utilizó 6 peceras (100 x 30 x 30 cm), pero en este experimento los machos fueron de la misma variedad (rojo vs. rojo o azul vs. azul) (Anexo 11) y de la misma cuenca del Ucayali, pero de quebradas diferentes que no están conectadas entre ellas. Las quebradas fueron denominadas: Rain, Búfalo y Pradera. Las distancias entre las quebradas fueron:

- ✓ Quebrada Búfalo - Quebrada Pradera (924 m).
- ✓ Quebrada Búfalo - Quebrada Rain (1600 m).

El procedimiento es el mismo que se ha descrito para el experimento del modelo de simpatría, con la diferencia que las hembras sólo se aparean una sola vez, se cambian los machos y las hembras, ya que se conoce la procedencia de las hembras se realiza repeticiones independientes (por cada repetición es una hembra diferente).

Cuando se realiza el experimento entre una hembra de una quebrada A con un macho de la quebrada A y un macho de la quebrada B, luego se intenta hacer el cruce simétrico (hembra de una quebrada B con un macho de la quebrada A y un macho de la quebrada B).

c. **Experimento de selección sexual con origen alopátrico de la parejas "modelo alopatría"**

Se utilizó 3 peceras (100 x 30 x 30 cm), se colocaron dos machos provenientes de diferentes quebradas y de diferentes sub cuencas. Al igual que para el experimento en condiciones de micro-alopatría los machos fueron de la misma variedad (rojo vs. rojo o azul vs. azul) (Anexo 11). Se utilizaron *A. agassizii* provenientes de las sub-cuencas de los ríos: Tapiche, Amazonas y Nanay.

La distancias entre las sub-cuencas:

- ✓ Tapiche – Amazonas (254 km)

El procedimiento es el mismo que se ha descrito para el experimento de selección sexual con origen micro-alopátrico de las parejas "modelo micro-alopatría".

3.6.2 Peceras de recuperación de *Apistogramma agassizii*

Se utilizó un total de 2 peceras (110 x 40 x 40 cm), con una capacidad de 176 litros c/u, cada pecera presentó 8 compartimientos donde fueron colocados los machos y las hembras después del desove (Anexo 12); en estas peceras se les alimentó y se les dejó descansar para posteriormente ser utilizados en las repeticiones, teniendo en cuenta la metodología ya descrita (modelo de simpatría, modelo de micro-alopatría y modelo de alopatría).

3.6.3 Peceras de desove

Se utilizó un total 20 peceras (40 x 20 x 25 cm) con una capacidad de 20 litros c/u, las peceras se utilizaron de acuerdo a los desoves de las hembras de *A. agassizii.*

3.7 Colecta de huevos para *Apistogramma agassizii*

Con ayuda de una linterna, diariamente se revisaba la presencia de huevos adheridos en la taza (Anexos 13 y 14).

Se estableció que para los datos de fecundidad se tomarán los desoves que tuvieran un mínimo de 13 huevos a más, ya que 10 huevos debían ser conservados en formol al 5%, para los análisis de peso y diámetro.

La taza, con los huevos adheridos en su interior, fue retirada de la pecera y seguidamente se tomaba foto al desove (huevos) para luego extraer una muestra de diez huevos (Anexo 15); y ser conservados en formol al 5% en tubos de 5 ml previamente rotulados con un código (Anexos 16). Posteriormente, se realizó el análisis del tamaño y diámetro de los huevos utilizando el programa Image J, para luego ser pesados.

3.8 Comportamiento

Diariamente se realizaron observaciones dos veces al día 10 am y 2.00 pm (Anexo 17), para determinar la preferencia de la hembra por el macho, de diferente variedad, según el "modelo simpatría"; o si la

hembra tiene preferencia hacia el macho de su misma quebrada en el experimento del "modelo micro - alopatría" y "modelo de alopatría" (Anexo 22).

3.9 Alimento utilizado

3.9.1 Alimento utilizado para *A. agassizii* en las peceras experimentales

Se alimentó diariamente 2 veces al día, suministrándoles alimento vivo compuesto por quirodomides, moina y artemias. Los quirodomides y la moina fueron cultivados en artesas de cemento revestidas con mayólicas (Anexo 18); mientras que las artemias fueron cultivadas en bandejas de plástico de 90 litros (Anexo 19).

3.9.2 Alimento utilizado para *A. agassizii* en las peceras de stock

Se alimentó diariamente 3 veces al día, suministrándoles alimento balanceado comercial de 45% de proteína.

3.10 Abastecimiento de agua

Durante todo el experimento se utilizó agua de lluvia distribuida a las peceras a través de una manguera conectada a un tanque de plástico con una capacidad de 1000 litros (Anexo 20).

3.11 Calidad de agua

Semanalmente se tomaron medidas de la temperatura del agua, pH, oxígeno disuelto y dureza. Quincenalmente se determinaron los niveles de nitrito.

3.12 Análisis de datos

Las comparaciones de fecundidad, peso y diámetro promedio de huevos entre hembras del experimento en condiciones de simpatria (con machos de diferentes variedades) y en condiciones de microalopatria (entre quebradas de una misma localidad), se hicieron con análisis de variancia (ANOVA) o equivalente no-paramétrico cuando las condiciones de aplicaciones (normalidad de las distribuciones y homogeneidad de las variancias) no eran respetadas.

IV. RESULTADOS

4.1 Experimento de selección sexual

4.1.1 Modelo de alopatría

En la tabla 1 podemos observar el resultado de los 4 apareamientos.

Estas hembras al poder escoger con que macho aparearse, siempre escogieron a los machos de su misma procedencia.

Debido a problemas de mortalidades en peceras de stock, no se pudo completar el experimento por falta de individuos.

Tabla 1. Selección de las hembras para aparearse con un macho de su misma procedencia (cuencas)

Procedencia de la hembra	Procedencia del macho	Apareamiento macho igual procedencia	Apareamiento macho diferente procedencia	Total de apareamientos
Río Tapiche (Q*. Antonia)	Río Amazonas (Q. Roca eterna)	2	0	**2**
Río Amazonas (Q. Roca eterna)	Río Tapiche (Q. Antonia)	1	0	**1**
Río Amazonas (Q. Roca eterna)	Río Nanay (C*. Aucacocha)	1	0	**1**
				4

Q*: Quebrada
C*: Cocha

4.1.2 Modelo de micro-alopatría

En la tabla 2 podemos observar el resultado de los apareamientos obtenidos en microalopatria, las hembras mostraron preferencia por los machos que provienen de sus mismas quebradas, de las 18 hembras utilizadas para el experimento 17 hembras escogieron a los machos

provenientes de sus mismas quebradas y solo 1 hembra escogió a un macho de diferente quebrada.

Una hembra de la quebrada Rain realizó el desove en el vidrio de separación.

Al igual que en el experimento de alopatría por problemas de mortalidades en las peceras de stock, no se pudo completar el experimento por falta de individuos.

Tabla 2. Selección de las hembras para aparearse con un macho de su misma procedencia (quebradas).

Hembra	Distancia entre puntos de muestreo (quebradas)	Macho de diferente procedencia	Apareamiento macho igual procedencia	Apareamiento macho diferente procedencia	Total de apareamiento
Q. Rain	1600m	Q. Búfalo	6	0	**6**
Q. Pradera	924m	Q. Búfalo	5	1	**6**
Q. Búfalo	1600m	Q. Rain	5	0	**5**
Q. Búfalo	924m	Q. Pradera	1	0	**1**
					18

4.1.3 Modelo de simpatría

En la tabla 3 podemos observar el resultado de los apareamientos obtenidos de las 7 hembras utilizadas en el experimento, haciendo un total de 25 apareamientos, de los cuales en 24 apareamientos se observan las preferencias de las hembras en aparearse repetidas veces con la misma variedad de machos. Para la hembra con el código PraH059, sobre 5 apareamientos obtenidos, en 4 mostró preferencia

por la variedad azul y 1 apareamiento fue con la variedad roja; este último desove lo realizó en el vidrio de separación. Las hembras con los códigos PraH056 y PraH059 fueron las que más apareamientos realizaron, con 5 apareamientos cada una.

Tabla 3. Selección de las hembras por una variedad de machos al momento de apareamiento.

Número	Hembra	Apareamiento macho azul	Apareamiento macho rojo	Total de apareamiento
1	PraH056	5	0	**5**
2	PraH059	4	1	**5**
3	PraH058	0	4	**4**
4	PraH057	0	4	**4**
5	PraH063	3	0	**3**
6	PraH061	2	0	**2**
7	PraH062	0	2	**2**
		14	**11**	**25**

4.2 Desove y fecundidad de *Apistogramma agassizii*

4.2.1 Promedio de cantidad, peso, diámetro y coloración de los huevos de *Apistogramma agassizii* en el experimento del modelo de simpatria

En la tabla 4 se muestra el total de desoves, cantidades número de huevos por desove y los promedios de las medidas en peso (mg) y diámetro (mm) de huevos obtenidos a través del experimento del modelo de simpatria. La coloración de los huevos varió de rojo intenso a rojo claro.

El promedio de peso de cada huevo de *A. agassizii* es de 0.067 mg, el diámetro es de 0.99 (mm). No se observó diferencia significativa

de fecundidad ($p=0.26$), peso promedio ($p=0.06$) o diámetro promedio de huevos ($p=0.12$) entre hembras. Tampoco se encontró diferencias significativas de fecundidad ($p=0.18$), peso promedio ($p=0.17$) o diámetro promedio de huevos ($p=0.35$) en las puestas provenientes de machos azules vs rojos.

Tabla 4. Cantidad, peso (mg), diámetro (mm) y coloración de los huevos de *Apistogramma agassizii* en el experimento del modelo de simpatría

Código de hembras	Código de puesta	Procedencia del macho que eligió aparearse	Coloración de huevos	Cant. huevos por desove	Promedio de peso huevos (mg)	Promedio diámetro huevos (mm)
PraH056	Psta27	Azul	Rojo claro	27	0.054	0.936
	Psta33	Azul	Rojo claro	49	0.053	0.952
	Psta36	Azul	Rojo claro	25	0.058	0.959
	Psta44	Azul	Rojo claro	3	0.057	0.898
	Psta49	Azul	Rojo claro	34	0.071	0.959
PraH057	Psta22	Rojo	Rojo	57	0.061	1.036
	Psta24	Rojo	Rojo	41	0.046	0.836
	Psta34	Rojo	Rojo	143	0.067	1.047
	Psta43	Rojo	Rojo claro	23	0.075	1.018
PraH058	Psta25	Rojo	Rojo	86	0.066	0.974
	Psta37	Rojo	Rojo claro	2	0.085	1.086
	Psta48	Rojo	Rojo claro	29	0.134	1.138
	Psta52	Rojo	Rojo claro	24	0.085	1.086
PraH059	Psta15	Azul	Rojo claro	21	0.075	1.072
	Psta40	Azul	Rojo claro	3	0.053	0.882
	Psta46	Azul	Rojo claro	13	0.058	0.970
	Psta53	Azul	Rojo claro	17	0.065	1.007
	Psta58	Rojo	Rojo claro	90	0.078	1.042
PraH061	Psta12	Azul	Rojo claro	23	0.052	0.966
	Psta56	Azul	Rojo claro	41	0.057	0.987
PraH062	Psta23	Rojo	Rojo claro	13	0.074	1.026
	Psta31	Rojo	Rojo claro	21	0.035	0.798
PraH063	Psta14	Azul	Rojo claro	76	0.087	1.063
	Psta19	Azul	Rojo claro	38	0.084	1.066
	Psta54	Azul	Rojo claro	54	0.063	0.955
				38.12	**0.067**	**0.99**

En la tabla 5 se muestra el total de desoves, número de huevos por desove y los promedios de las medidas en peso (mg) y diámetro (mm) obtenidos a través del experimento de micro alopatría. La coloración de los huevos varió de rojo intenso a rojo claro.

El promedio de peso de cada huevo de *Apistogramma agassizii* es de 0.067 mg, el diámetro es de 0.99 (mm). No se observó diferencia significativa de fecundidad ($p=0.12$) o de peso promedio de huevos ($p=0.07$) entre las hembras de las 3 quebradas, pero si se encontró una diferencia significativa, aunque biológicamente muy ligera, a nivel de diámetro promedio de los huevos entre las quebradas de Pradera (1.021 mm) y Búfalo (0.934 mm) ($p=0.02$).

Tabla 5. Cantidad, peso (mg), diámetro (mm) y coloración de los huevos de *Apistogramma agassizii* en el experimento en condiciones de micro-alopatría.

Procedencia de las hembras	Código hembras	Código puesta	Procedencia del macho que eligió aparearse	Coloración de huevos	Cantidad huevos por desove	Promedio de peso huevos (mg)	Promedio diámetro huevos (mm)
Q. Pradera	PraH067	Psta26	Q. Búfalo	Rojo claro	44	0,068	1,021
	PraH097	Psta51	Q. Pradera	Rojo claro	110	0,078	1,038
	PraH072	Psta42	Q. Pradera	Rojo claro	29	0,081	1,012
	PraH091	Psta45	Q. Pradera	Rojo claro	30	0,055	0,931
	PraH100	Psta57	Q. Pradera	Rojo claro	25	0,072	1,057
	PraH098	Psta50	Q. Pradera	Rojo claro	7	0,087	1,068
Q. Rain	RaiH069	Psta32	Q. Rain	Rojo claro	40	0,054	0,943
	RaiH071	Psta41	Q. Rain	Rojo claro	15	0,069	0,964
	RaiH084	Psta47	Q. Rain	Rojo claro	90	0,068	0,993
	RaiH102	Psta59	Q. Rain	Rojo	75	0,069	1,029
	RaiH096	Psta60	Q. Rain	Rojo claro	72	0,064	0,990
	RaiH104	Psta61	Q. Rain	Rojo claro	115	0,073	1,079
Q. Búfalo	BufH105	Psta62	Q. Búfalo	Rojo claro	57	0,048	0,972
	BufH108	Psta63	Q. Búfalo	Rojo claro	39	0,056	0,888
	BufH106	Psta64	Q. Búfalo	Rojo claro	30	0,052	0,895
	BufH101	Psta65	Q. Búfalo	Rojo claro	32	0,05	0,874
	BufH111	Psta66	Q. Búfalo	Rojo claro	5	0,08	0,971
	BufH093	Psta55	Q. Búfalo	Rojo claro	13	0,065	1,001
					46	**0,066**	**0,985**

4.2.2 Fecundidad de *Apistogramma agassizii*

Se obtuvo un total de 47 desoves, con un rango de fecundidad de 2 a 143 huevos por desove (promedio 43.57).

En 5 desoves no hubo fecundidad y en 6 de ellos la totalidad de huevos por desove, fue menor de 10 huevos.

En la tabla 6 se muestra la cantidad total de huevos que se obtuvo de 36 desoves, haciendo un total de 1430 huevos de los cuales 922 eclosionaron y 508 no llegaron a eclosionar, haciendo un 64 % de huevos eclosionados.

Tabla 6. Huevos eclosionados y porcentaje de eclosión en los huevos de *Apistogramma agassizii* de los modelos de alopatría, micro-alopatría y simpatría

Experimento	Total de huevos para eclosionar	Total de huevos eclosionados	Total de huevos que no eclosionaron	Porcentaje (%) de huevos eclosionados	No hubo fecundidad
Alopatría	229	169	60	7.56	-
Micro-alopatría	576	355	221	27.84	2
Simpatría	625	398	227	28.60	3
Total	**1430**	**922**	**508**	**64**	**5 desoves**

4.3 Comportamiento reproductivo de *Apistogramma agassizii*

El comportamiento reproductivo de los machos en el momento del cortejo consiste en extender las aletas pectoral, caudal y dorsal, al mismo tiempo que va acercándose a la hembra en forma diagonal hasta situarse al costado y los colores del macho se intensifican.

Si la hembra acepta el cortejo del macho, ésta también extiende las aletas pectoral, dorsal y caudal al mismo tiempo que se acerca al macho, el color de la hembra se intensifica igual como sucede en los machos.

En el momento del desove, la hembra coloca los huevos en la superficie de la taza (cueva) y seguidamente el macho los fertiliza, luego el macho se aleja del nido, quedando al cuidado de la hembra que no permite que el macho reproductor se acerque en un área de 10 a 15 cm.

Mientras dura la incubación, la hembra limpia los huevos con la boca y realiza movimientos de ida y vuelta sobre los huevos, constantemente, a fin de mejorar la oxigenación del agua.

4.4 Calidad de agua

En la tabla 7, se muestra los valores promedio de calidad de agua de las peceras, donde se realizó los experimentos de selección sexual (simpatría, micro-alopatría y alopatría). Los desoves se realizaron a

una temperatura promedio de 27.0 °C; el pH fue casi neutro con un valor promedio de 6.9; la dureza fue de 54.2 mg/l, debido a la presencia de piedras y arena colocados como sustrato en los acuarios; el oxigeno tuvo un promedio de 4 mg/l, los acuarios no contaron con filtros ni aireadores; los valores promedio del nitrito se mantuvieron siempre en < 0.05 mg/l.

Tabla 7. Valores promedios de los parámetros de calidad de agua en los acuarios del experimento de selección sexual.

Parámetros	Valores
Tº (ºC)	27.1
pH	6.9
Dureza(mg/l)	57.2
Oxígeno (mg/l)	4
Nitrito (mg/l)	< 0.05

V. DISCUSIÓN

5.1 Caracteres de reproducción prezigóticos

5.1.1 Calidad de agua

Díaz *et al.* (2005), Registraron un promedio de temperatura de 27 °C y un pH de 6.6 en la reproducción de *Apistogramma eunotus* y *Apistogramma sp.* "cara pintada". Asímismo, **Ismiño *et. al.* (2004),** en la reproducción de *Apistogramma panduro*, registraron un pH de 7.1 a 7.6, un rango de temperatura de 22 a 25.8 °C. En este estudio se reporta un promedio de temperatura de 27.07 °C, pH de 6.93, dureza de 57.25 mg/l y 0.05 mg/l en nitrito, lo cual se encuentra dentro de los parámetros establecidos para reproducción de *Apistogramma.* A su vez Kullander (1982), reportó los parámetros para la reproducción de *Apistogramma*, en condiciones controladas, indicando pH de 7 a 7.5 y temperatura de de 23 a 30 °C.

5.1.2 Comportamiento

Ismiño & Padilla (2005), mencionan que en el género *Apistogramma*, la coloración de la hembra y el macho se intensifica al momento de la reproducción; la hembra limpia la zona escogida para el desove y seguidamente el macho y la hembra realizan una especie de "danza nupcial" para luego terminar en el desove y fecundación de los huevos. Esto coincide con las observaciones realizadas en el

presente estudio registrando los mismos comportamientos reproductivos en *Apistogramma agassizii.*

En los resultados obtenidos, se observó que los machos y las hembras intensifican sus colores al momento del cortejo, coincidiendo con **Rodríguez *et al.* (2009),** quienes trabajaron con *Apistogramma hippolytae*, donde mencionan, que los machos intensifican su color al momento del cortejo, de esta manera se puede apreciar la ausencia de bandas laterales por un aumento en la intensidad y contraste de la coloración ventral; en el caso de las hembras muestran un patrón único intensificado. **Rodríguez *et al.* (2009),** también menciona que la combinación del amarillo y las bandas negras es conocida como un patrón de advertencia para otros animales y puede estar relacionado con la agresividad de las hembras al momento del cuidado de las crías.

5.2 Caracteres de reproducción postzigóticos

5.2.1 Cantidad de desove o huevos, colecta de huevos para *Apistogramma agassizii*

Los resultados obtenidos en la cantidad de huevos por desove tuvieron un mayor rango (2 a 143) en comparación a los resultados obtenidos por **Díaz *et al.* (2005),** quienes trabajaron con *Apistogramma aunotus*, los cuales presentaron un rango de 60 a 70 huevos por puesta; igualmente en Apistogramma sp., "cara pintada", obtuvieron un rango de 70 a 90 huevos por puesta.

Por otro lado **Ismiño *et al.* (2004),** trabajando con *Apistogramma panduro* obtuvieron un rango de 90 – 218 huevos por puesta, mencionando que los huevos presentan una coloración de anaranjado a rojizo. Mientras que, en el presente trabajo, se observó que la coloración de los huevos varió de rojo intenso a rojo claro.

Ismiño *et al.* (2004), indican que los huevos presentan un promedio de 0.38 mm de longitud y 0.30 mm de ancho. Nuestros resultados muestran un promedio diámetro de huevo de 0.98 mm y 0.066 mg en peso, indicando que *Apistogramma agassizii* tiene huevos más grandes que *Apistogramma panduro* en condiciones de cría en acuario.

Tanto en los resultados obtenidos por **Díaz *et al.* (2005)** e **Ismiño *et al.* (2004),** muestran un mayor promedio de huevos por desove a diferencia a los obtenidos en este trabajo. Esto puede deberse a que la cantidad de huevos por desove varía dependiendo de las especies de *Apistogramma*, así como lo demostró **Ismiño & Padilla (2005),** donde registraron que *Apistogramma pandurini*, *Apistogramma aunotus*, *Apistogramma macmasteri* y *Apistogramma diamante*, registraron desoves de 97±48.12, 70±33.83, 75±13.13 y 75±35.64 respectivamente.

Mora *et al.* (2007), menciona que el género *Apistogramma* presenta un desove asincrónico, lo que pudo haber ocasionado una

disminución en la cantidad de huevos por desove de las hembras que fueron inducidas a la reproducción repetidas veces para el experimento del modelo de simpatría.

5.3 Selección sexual

Los resultados demuestran una selección sexual muy clara vía la elección de las hembras por ciertas características de los machos. Nuestro diseño experimental no permite establecer con claridad si la elección de la hembra se basa solamente en el color de los machos, puesto que utilizábamos vidrios de separación que eran movibles. Sin embargo, esto no permite rechazar la posibilidad que otro mecanismo de reconocimiento entre peces como el sonido **(Amorim *et al.*, 2004)** y señales olfativas **(Lenderleith *et al.*, 2005)** puedan haber influido. Sin embargo **Römer & Beisenherz (2005)**, así como **Engelking *et al.* (2010)**, demostraron que las hembras de *Apistogramma* son capaces de reconocer a los machos solamente con la visión, puesto que las hembras estaban separadas con un vidrio no movible (sellado con silicona). A diferencia de nuestro experimento, el vidrio de separación era movible y había un ligero flujo de agua entre las separaciones. Se escogió este modelo experimental con el propósito de llegar hasta la fecundación y de esta forma obtener los datos por desoves: color, cantidad y tamaño de huevos, como también la fecundidad por desove a través de las eclosiones de larvas. Solo en dos casos de apareamiento en los modelos de simpatría y

micro-alopatría, las hembras desovaron sin necesidad del contacto con el macho, éstas hembras desovaron en el vidrio de separación (desovaron antes de retirar el vidrio tal como se explica en la metodología), comprobando de esta manera la metodología utilizada por **Römer & Beisenherz (2005),** y **Engelking *et al.* (2010),** que obtuvieron desoves sin necesidad que haya contacto físico entre hembra y macho, pero obviamente desoves inviables (no fecundados).

5.3.1 Modelo de alopatría

Ready *et al.* (2006), trabajaron con *A. caetei* extraídos de tres ríos diferentes (alopatría) no conectados, del este de la Amazonia Sudamericana (Brasil), donde mostraron que las hembras tenían preferencia en formar parejas (apareamiento) con machos provenientes de su misma población (río) y que las poblaciones eran genéticamente distintas; esto les permitió concluir que las poblaciones de los diferentes ríos eran en realidad especies diferentes; a diferencia de **Ready *et al.* (2006),** este estudio tuvo lugar entre ríos interconectados.

Nuestros resultados en el modelo de alopatría son muy preliminares, debido a problemas de mortalidades significativas en algunas peceras del stock (no se pudo completar el experimento por falta de machos y hembras). Sin embargo, la tendencia observada permite sugerir que la

selección sexual observada por **Ready *et al.* (2006)** entre poblaciones de ríos no conectados, también se esté dando entre poblaciones de ríos interconectados en la amazonía peruana. Aunque, no se hayan obtenido resultados concluyentes en el modelo de alopatría, el hecho es que se observa una selección sexual significativa en los modelos de micro-alopatria y hasta en simpatría, reforzando la hipótesis de que este mismo comportamiento se realiza también con más probabilidad en alopatria

Asimismo, los estudios realizados por **Jean (2009),** quien trabajó con marcadores genéticos del ADN mitocondrial (cytocromo *b*), utilizando *A. agassizii*, provenientes de los mismos lugares de extracción de los peces que se utilizaron para el presente experimento (ríos Ucayali, Tapiche, Amazonas y Nanay); mostraron importantes diferencias genéticas entre estos.

5.3.2 Modelo de micro-alopatría

Los resultados obtenidos muestran que las hembras, al tener la posibilidad de elegir entre machos de diferentes quebradas de un mismo río, tienen una preferencia por los machos provenientes de su misma quebrada. Estos resultados sugieren que el mecanismo que lleva a la formación de diferentes especies entre ríos no conectados **(Ready *et al.* 2006)** y probablemente entre ríos conectados (resultados preliminares de alopatria y **Jean, 2009**) podría llevarse a

cabo también entre quebradas de un mismo río. Es importante resaltar que este mecanismo de reconocimiento opera entre quebradas distantes, entre 924 m hasta 1600 m.

5.3.3 Modelo de simpatría

Nuestros experimentos también evidenciaron otro resultado nuevo para peces amazónicos y quizás de mayor relevancia; las hembras de *Apistogramma* no se reproducen al azar dentro de una misma quebrada, tienen preferencias significativas para una y otra de las variedades de color (azul-transparente *vs* rojo-amarillento en nuestro experimento) de machos de una misma especie que se encuentran en simpatría (misma quebrada). Aunque los marcadores genéticos mitocondriales no permitieron discriminar estructuras a este nivel fino, y no disponemos todavía de microsatélites, es probable que esta selección sexual muy marcada se acompañe de diferencias genéticas. En este caso, estaríamos observando especies en formación o ya separadas según el grado de divergencia genética.

5.3.4 Síntesis sobre la selección sexual

El mecanismo responsable de una importante parte de la excepcional riqueza específica de los cíclidos, en los grandes lagos de África, es la selección sexual por apareamiento selectivo de parte de las hembras ("assortative mating"); ha sido recientemente observado en cíclidos neotropicales en los lagos de cráteres en Nicaragua (**Elmer *et al.***

2009). Hasta hace poco, se suponía que los cíclidos habían desarrollado esa aptitud particularmente en condición lacustre, más estables que las condiciones fluviales; sin embargo, este mismo mecanismo ha sido recientemente demostrado en los cíclidos de la red fluvial amazónica entre especies cercanas **(Römer & Beisenherz 2005, Engelking *et al.* 2010)** o dentro de una supuesta "misma especie", entre ríos diferentes no conectados **(Ready *et al.* 2006)**. Nuestros resultados confirman los trabajos de **Ready *et al.* (2006)**, pero más importante aún, demuestran que la selección sexual opera a una escala aún mas fina, entre quebradas de un mismo río separadas por cientos de metros (1600 – 924 m) y hasta en condiciones de simpatría (dentro de una misma quebrada). Si los resultados genéticos confirman que fenómenos de especiación están en curso a estas escalas finas, resultaría en una sub-estimación muy importante de la ya excepcional diversidad íctica amazónica y la existencia de una especiación explosiva en el grupo *Apistogramma*.

VI. CONCLUSIONES

- No se encontraron diferencias significativas en el diámetro y peso promedio de los huevos entre variedades de color en condiciones de simpatría

- Se encontraron diferencias significativas en el diámetro promedio de los huevos de las quebradas de Pradera y Búfalo.

- En el modelo de alopatría, se sugiere que las hembras son capaces de diferenciar a los machos de su mismo río, cuando se le da la oportunidad de elegir con otros machos de ríos diferentes pero conectados.

- En el modelo de micro-alopatría se confirma que las hembras eligen aparearse con los machos provenientes de su misma quebrada, cuando se le da la oportunidad de elegir con machos de otra quebrada (o cocha) pero proveniente del mismo río.

- Más importante aún, en el modelo de simpatría se demuestra que las hembras se reproducen de manera selectiva y sistemática con machos de una determinada variedad de color (variedad roja o variedad azul, según les hembras) dentro de una misma quebrada (o cocha).

- Aunque los resultados no sean concluyentes en el modelo de alopatría, los resultados obtenidos en los modelos de micro-alopatría

y hasta simpatría, refuerzan la hipótesis que existe también una selección sexual significativa, y con aún más probabilidad en alopatría

- Estos resultados demuestran la existencia de la selección sexual, por elección de las hembras, a diferentes escalas, desde quebradas de diferentes ríos, quebradas de un mismo río, hasta en una misma quebrada.

- Si los análisis de genética en curso, sobre estas mismas poblaciones muestran diferencias importantes, se confirmaría qué fenómenos de especiación están en curso a estas escalas finas, lo que resultaría en una sub-estimación muy importante de la ya excepcional diversidad íctica amazónica y la existencia de una especiación explosiva en el género *Apistogramma*.

VII. RECOMENDACIONES Y PERSPECTIVAS

- En los ambientes controlados donde se tiene a los *A. agassizii*, sólo se debe tener esta especie y no otras especies, esto es para evitar el contagio de enfermedades.

- Los peces designados para la reproducción, deben tener tranquilidad y permanecer en un lugar donde no haya demasiado tránsito de personas; de esta forma damos las condiciones para el apareamiento y terminar en el desove.

- Se debe tener siempre disponible alimento vivo para alimentar a los peces designados para la reproducción.

- Monitorear los parámetros físicos–químicos de las peceras de reproducción sexual y las peceras del stock, de esta manera nos aseguramos que los parámetros sean los adecuados.

- Nuestros resultados indican que la diversidad del género *Apistogramma*, está siendo fuertemente sub-estimada; y que las especies tienen probablemente una distribución más restringida de la que pensamos. Por ello, se recomienda promocionar urgentemente el cultivo en cautiverio del género *Apistogramma* para el comercio ornamental, con el fin de aliviar la presión sobre las poblaciones naturales, aún poco conocidas.

- Promocionar programas de investigación, para tener una mejor idea del número de especies en este género (así como los mecanismos evolutivos que llevan a la formación de tantas especies), para ayudar a la conservación y uso razonable de este importante recurso.

- Aplicación de métodos sobre mejoramiento genético del género *Apistogramma*, mediante la hibridación de variedades, con el fin de mejorar estas especies que son requeridas en los mercados internacionales de peces ornamentales.

- Preservar los ecosistemas del bosque tropical, protegiendo la biodiversidad específica y el polimorfismo del género *Apistogramma*, y al mismo tiempo de otros peces que podrían tener el mismo modo de evolución; la alteración del bosque tropical ocasionaría cambios en las características del agua de las quebradas ocasionando una visión alterada en los *Apistogramma*, lo que perjudicaría la selección sexual.

VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ✓ **AMORIM, M.C.P.; KNIGHT, M.E.; STRATOUDAKIS, Y. & TURNER, G.F. 2004.** Differences in sounds made by courting males of three closely related Lake Malawi cichlid species. J. Fish Biol. 65: 1358–1371.

- ✓ **ARITA, H. T. 1998.** Sexo peligroso en el lago Victoria. "Del Bestiario", Revista *Ciencias*. 50:20-22.

- ✓ **BARLUENGA, M.; STÖLTING, K. N.; SALZBURGER, W.; MUSCHICK, M. & MEYER, A. 2006.** Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. *Nature* 439, 719–723.

- ✓ **DÍAZ, C.; LLONTOP, C.; CLEMENTE L.; MUÑOZ M.; & MELGAR J. 2005.** Memorias del Coloquio Internacional sobre Biología de Poblaciones de Peces de la Amazonia y Piscicultura. Iquitos- Perú. 215-221p.

- ✓ **DIJKSTRA P.D.; VAN DER ZEE E. M. & GROOTHUIS T. G. G. 2008.** Territory quality affects female preferente in a Lake Victoria cichlid fish. *Behaviour Ecology Sociobiology* 62, 747-755.

- ✓ **ELMER K. R.;LEHTONEN T. K. & MEYER A. 2009.** Color Assortative Mating Contributes to Sympatric Divergence of **Neotropical Cichlid Fish. Evolution 63, 2750-2757.**

✓ **ENGELKING B.; RÖMER U. & BEISENHERZ B. 2010.** Intraspecific colour preference in mate choice by female *Apistogramma cacatuoides* HOEDEMAN,1951 (Teleostei: Perciformes:Cichlidae). Vertebrate Zoology. 60(3)2010. 199-208.

✓ **FREY, H. 1959.** Das Aquarium von A bis Z. erweiterte Auflage; Radebeul: 600 Seiten.

✓ **FILCHAK, K. E.; ROETHELE, J.B. & FEDER, J. L. 2000.** Natural selection and sympatric divergente in the apple maggot Rhagoletis pomonella. Nature 407, 739-742.

✓ **GENNER, M. J., AND G. F. TURNER. 2005.** The mbuna cichlids of lake Malawi: a model for rapid speciation and adaptative radiation. Fish and Fisheries 6:1-34.

✓ **GENNER, M. J., O. SEEHAUSEN, D. F. R. CLEARY, M. E. KNIGHT, E. MICHEL, AND G. F. TURNER. 2004.** How does the taxonomic status of allopatric populations influence species richness within African cichlid fish assemblages? Journal of Biogeography 31:93-102.

✓ **GÉRY, J.1984**. The fishes of Amazonia. In: The Amazon: Limnology and Landscape Ecology of aMighty Tropical River and its Basin, ed. H. Sioli, pp. 353–370. Dordrecht, the Netherlands: Dr W. Junk Publishers.

✓ **HENDERSON, P.A. & ROBERTSON, B.A. 1999.** On structural complexity and fish diversity in an Amazonian floodplain. In: V´arzea: Diversity, Development, and Conservation of Amazonia'sWhitewater Floodplain, ed. C. Padoch, J.M. Ayres, M. Pinedo-Vasquez & A. Henderson, pp. 45–58. Bronx, USA: The New York Botanical Garden Press.

✓ **HIGASHI, M.; TAKIMOTO, G., & YAMAMURA, N. 1999.** Sympatric speciation by sexual selection. Nature 402, 523-526.

✓ **ISMIÑO, R. & PADILLA, P. 2005.** Comportamiento reproductivo de cinco especies de género Apistogramma (cichlidae) en ambientes controlados. Memorias del Coloquio Internacional sobre Biología de Poblaciones de Peces de la Amazonia y Piscicultura. Iquitos-Perú. 222-226p.

✓ **ISMIÑO, R.; PADILLA, P, & SÁNCHEZ, H. 2004.** Memorias del VI Congreso Internacional Sobre Manejo de fauna silvestre en amazonia y Latinoamérica. Iquitos- Perú. 14-16p.

✓ **JEAN, J. 2009.** Etude de l'hypothèse de la spéciation sympatrique en Amazonie péruvienne avec pour modèle Apistogramma. Stage de fin d'études. Université Lyon I, MASTER Recherche « Ecologie, Ecologie Microbienne, Evolution», spécialité « Écologie, Évolution, Biométrie.

✓ **KAWATA, M. & YOSHIMURA, J. 2000.** Speciation by sexual selection in hybridizing populations without viability selection. Evol. Ecol. Res. 2, 897-909.

✓ **KIDD, M.R.; DANLEY, P.D. & KOCHER, T.D. 2006.** A direct assay of female choice in cichlids: all the eggs in one basket. Journal of Fish Biology 68, 373-384.

✓ **KNIGHT, M. E. & G. F. TURNER. 2004.** Laboratory mating trials indicate incipient speciation by sexual selection among populations of the cichlid fish Pseudotropheus zebra from Lake Malawi. Proceedings of the Royal Society of London, Series B 271:675-680.

✓ **KOCHER, T. D. 2004.** Adaptive evolution and explosive speciation: the cichlid fish model. Nature Reviews Genetics 5:288-298

✓ **KORNFIELD, I. & P. F. SMITH. 2000.** African cichlid fishes: model systems for evolutionary biology. Annual Review of Ecology and Systematics 31:163-196.

✓ **KOSLOWSKI I. 1985.** Descriptions of new species of apistogramma (teleostei: cichlidae) from the rio mamore system in Bolivia. Bonner Zoologische Beitrage 36 (H. ½): 145-162.

✓ **KULLANDER, S.O. 1980.** Aredescription of the south american cichlid fish Papiliochromis ramirezi (Myers & Harry 1948) (teleostei:

cichlidae) studies on neotropical fauna and environment 15. 91-108.

✓ **KULLANDER, S. 1982.** Cichlid fishes of de Amazon River drainage of Peru.

✓ **KULLANDER, S.O. & H. NIJSSEN 1989.** The Cichlids of Surinam: Teleostei, Labroidei. E. J. Brill: Leiden & Koln. XXXIII + 256 Seiten.

✓ **KULLANDER, S.O. 1986.** Cichlid fisher from the amazon river drainaje of Peru. Swedish museum of natural history; stock – hola. 431 seite.

✓ **LANDE, R. & KIRKPATRICK, M. 1986.** Ecologia speciation by sexual selection. J. Theor. Biol. 133, 85-98.

✓ **LANDINES, M. A.; SANABRIA, A. I. & DAZA, P. V. 2007.** Producción de peces ornamentales en Colombia. , Ministerio de Agricultura y Desarrollo rural - Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C. – Colombia. 8 - 10 p.

✓ **LINKE, H & W. STAECK.1995.** Amerikanische Cichliden I – Kleine Buntbarsche. 4. Vollstandig uberarbeitete Auflage. Tetra Verlag; Melle: 232 Seiten.

✓ **MIKAMI, O. K.; KOHDA, M. & KAWATA, M. 2004.** A new hipótesis for species co-existence, male-male repulsión promotes co-existence of competing species. Pop. Ecol. 46, 213-217.

✓ **MINISTERIO DE PESQUERÍA 2001.** Alcanzo informe estadístico de recursos hidrobiológicos ornamentales, Año 2001. Ministerio de Pesquería, Departamento de Loreto, Iquitos, Perú.

✓ **MORA, J.C.; URUEÑA, F.R. & LANDINES, M. A. 2007.** Cíclidos Enanos. In: M. A. Landines, A. I. Sanabria & P. V. Daza (eds.). Producción de Peces Ornamentales en Colombia, Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural - Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C. – Colombia. 89 - 104 p.

✓ **MOREAU MARIE-ANNICK & COOMES, O. T. 2007.** Aquarium fish exploitation in western Amazonia: conservation issues in Peru. Environmental Conservation 34 (1): 12–22.

✓ **PAYNE, R. J. H. & KRAKAUER, D. C. 1997.** Sexual selection, space, and speciation. Evolution. 51, 1-9.

✓ **PANHUIS, T. M., R. BUTLIN, M. ZUK, AND T. TRENGEZA. 2001.** Sexual selection and speciation. Trends in Ecology & Evolution 16:364-371.

✓ **PLENDERLEITH, M.; VAN OOSTERHOUT, C.; ROBINSON, R. L. & TURNER, G. F. 2005.** Female preference for conspecific males

based on olfactory cues in a Lake Malawi cichlid fish. Biol. Let. (published online DOI: 10.1098/rsbl.2005.0355).

✓ **READY, J. S.; SAMPAIO, I.; SCHNEIDER, H.; VINSON, C.; DOS SANTOS, T. & TURNER, G. F. 2006.** Colour forms of Amazonian cichlid fish represent reproductively isolated species Europ. Soc. Evol. Biol. 19, 1139-1148.

✓ **REGAN, C. T. 1909.** The classification of teleostean fishes. Annals and magazine of natural history (London) III (8). 75-86.

✓ **RICHTER, H. J. 1988.** Zwergbuntbarsche. 1. Auflage. J. Neumann-Neudamm Verlag; Melsungen; 220 Seiten.

✓ **RODRIGUES R. R.; CARVALHO N L.; ZUANON J. & DEL-CLARO K. 2009.** Color changing and behavioral context in the Amazonian Dwarf Cichlid *Apistogramma hippolytae* (Perciformes). Neotropical Ichthyology, 7(4): 641-646.

✓ **RÖMER, U. 2000.** Cyclid atlas Vol. 1, Natural History of South American Dwarf Cichlids. Ed. Mergus, 1311 pp.

✓ **RÖMER, U. & BEISENHERZ, W. 2005**. Intra- and interspecific mate choice of female *Apistogramma cacatuoides* (Teleostei: Cichlidae). Ichthyological Exploration of Freshwaters 16 (4): 339 – 345.

✓ **RÖMER, U. 2006.** Cyclid atlas Vol. 2, Natural History of South American Dwarf Cichlids part 2. Editorial Mergus, 1319 pp.

✓ **RUNDLE, H. D. & NOSIL, P. 2005.** Ecological speciation. Ecol. Lett. 8, 336-352.

✓ **SCHMETTKAMP, W. 1982.** Diezwergcichliden sudamerikas. Landbuchverlag; Hannover. 176seiten.

✓ **SHLUTER, D. 2000.** Ecological character displacement in adaptive radiation. Am. Nat. 156, S 4-S 16.

✓ **SEEHAUSEN, O., J. J. M. VAN ALPHEN & WITTE F. 1997**. Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection. Science 277: 1808 – 1811.

✓ **SEEHAUSEN, O., Y. TERAI, I. S. MAGALHAES, K. L. CARLETON, H. D. J. MROSSO, R. MIYAGI, I. VAN DER SLUIJS ET AL. 2008.** Speciation through sensory drive in cichlid fish. Nature 455:620-626.

✓ **SEEHAUSEN, O. & SCHLUTER, D. 2004.** Male-male competition and nupcial color displacement as a diversifying force in Lake Victoria cichlid fish. Proc. R. Soc. Lond. B 271, 1345-1353.

✓ **SEEHAUSEN, O. 2000.** Explosive speciation rates and unusual species richness in haplochromine cichlids: effects of sexual selection. Advances in Ecological Research 31:237-274.

✓ **SEEHAUSEN, O., AND J. J. M. VAN ALPHEN. 1999.** Can sympatric speciation by disruptive sexual selection explain rapid evolution of cichlid diversity in Lake Victoria? Ecology Letters 2:262-271.

✓ **SEEHAUSEN, O., AND J. J. M. VAN ALPHEN. 1998.** The effect of male coloration on female mate choice in closely related Lake Victoria cichlids (*Haplochromis nyererei* complex). Behavioral Ecology and Sociobiology 42:1-8.

✓ **SEEHAUSEN, O. *et al.* 1997.** Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection. Science 277:1808-1811.

✓ **TURELLI, M. ; BARTON, N. H. & COYNE, J. A. 2001.** Theory and speciation. Trends Ecol. Evol. 16, 330-343.

✓ **TURNER, G. F. 2007.** Adaptive radiation of cichlid fishes. Current Biology 17:827-831.

✓ **TURNER, G. F., O. SEEHAUSEN, M. E. KNIGHT, C. J. ALLENDER, AND R. L. ROBINSON. 2001**. How many species of cichlid fishes are there in African Lakes? Molecular Ecology 10:793-806.

✓ **TURNER, G. F. & BURROWS, M. T. 1995.** A modelo of sympatric speciation by sexual selection. Proc. R. Soc. Lond. B 260, 287-292.

✓ **VAN DOORN, G.S. & WEISSING, F.J. 2001**. Ecological versus sexual selection models of sympatric speciation. Selection 2, 17-40.

✓ **VAN DOORN, G. S.; NOEST, A. J. & HOGEWEG, P. 1998.** Simpatric speciation and extinction. Proc. R. Soc. *Lond. B* 265, 1915-1919.

✓ **VAN DOORN, G. S.; DIEKMANN, U. & WEISSING, F. J. 2004.** Sympatric speciation by sexual selecction, a critical re-evaluation. *Am. Nat.* 163: 709-725.

✓ **ZENNER, L & D. HOHL 1990.** Apistogramma: farbenprachtige Zwergbuntbarsche. Uraniaverlag; Leipzig – Jena – Berlin: 84 Seiten.

IX. GLOSARIO

- **ADN mitocondrial:** Genoma existente en el interior de las mitocondrias formado por un cromosoma circular de ADN que está en número variable de copias según los tejidos.

- **Artemia:** Son pequeños crustáceos de aguas salobres, de 10 a 15 mm de largo que suelen encontrarse en marismas y lagunas. Se comercializan en forma de huevos que se conservan durante mucho tiempo en su envoltura original.

- **Características Prezigóticos:** Son las características que se dan antes del apareamiento previo a la fecundación.

- **Características Postzigóticos**: Son las características que se dan después del apareamiento y fecundación.

- **Cytocromo "b":** Técnica de secuenciamiento que se realiza al nivel mitocondrial, para diferenciar especies.

- **Dimorfismo Sexual:** Conjunto de diferencias morfológicas y fisiológicas que caracterizan y diferencian a los dos sexos de una misma especie. El grado de dimorfismo sexual suele variar mucho entre unas especies y otras.

- **Divergencia Genética:** Cuando grupos de individuos de una especie se separan, cada uno evoluciona individualmente, modificando su genética de manera distinta. Esto es una divergencia genética, los dos grupos divergen genéticamente y se van diferenciando cada vez más. Cuando se alcanza un punto suficiente de divergencia genética puede hacer que estos dos grupos sean tan distintos que ya no puedan reproducirse entre sí, han evolucionado en dos especies distintas, y eso sería la incompatibilidad reproductiva

- **Especiación:** Proceso mediante el cual una población de una determinada especie da lugar a otra u otras poblaciones, aisladas reproductivamente entre sí y con respecto a la población original.

- **Especiación Alopatria:** La especiación geográfica o alopátrica es el modelo que cuenta con un mayor número de ejemplos ampliamente documentados. Básicamente es la especiación gradual que se produce cuando una especie ocupa una gran área geográfica que no permite que los individuos que estén muy alejados puedan cruzarse entre sí, debido a barreras geográficas como mares, montañas o desiertos. Se trata, entonces, de la separación geográfica de un acervo genético continuo, de tal forma que se establecen dos o más poblaciones geográficas aisladas.

- **Especiación Simpátrica**: Implica la divergencia de algunos demes (poblaciones locales) hasta conseguir independencia evolutiva dentro de un mismo espacio geográfico. Habitualmente conlleva que las nuevas poblaciones utilicen nichos ecológicos diferentes, dentro del rango de distribución de la especie ancestral, desarrollando mecanismos de aislamiento reproductivo. La divergencia en simpatría puede estar impulsada por la especialización ecológica de algunos demes, aunque también existe la posibilidad de que la especiación se produzca por hibridación entre especies muy próximas.

- **Fenológia:** Estudio sobre la duración de los eventos biológicos recurrentes, las causas de esa duración con respecto a los factores bióticos y abióticos, y la interrelación entre las fases de una misma o diferentes especies. La fenología también se ocupa del ritmo, tasas, pausas y la sincronización de tales eventos.

- **Marcador Genético:** Un marcador genético o marcador molecular es un segmento de ADN con una ubicación física identificable en un cromosoma y cuya herencia se puede rastrear. Un marcador puede ser un gen, o puede ser alguna sección del ADN sin función conocida. Dado que los segmentos del ADN que se encuentran contiguos en un cromosoma tienden a heredarse juntos, los marcadores se utilizan a menudo como formas indirectas de rastrear el patrón hereditario de un gen que todavía no ha sido identificado, pero cuya ubicación aproximada se conoce. Los marcadores se usan para el mapeo genético como el primer paso para encontrar la posición e identidad de un gen.

- **Marcadores Nucleares:** Evalúan diferentes fragmentos de genes que ya son conocidos mediantes diferentes técnicas.

- **Microsatélites:** Consiste en secuencias muy cortas de nucleótidos repetidas muchas veces, el número de repeticiones varía entre los miembros de la especie: se utiliza como marcador para determinar la diversidad genética, la identificación de los rasgos genéticos importantes, y en medicina forense, estudios de población, y los estudios de paternidad

- **Moina:** Pequeños crustáceos de agua dulce llamados "pulgas de agua" por su tamaño y sus cortos y frecuentes saltos dentro de este medio. Ocupan el segundo nivel de la cadena alimentaria, son filtradores y basan su alimentación principalmente en microalgas, bacterias, rotíferos, levaduras y detritus orgánicos.

- **Polimorfismo:** Fenómeno por el cual dos o más formas de una especie coexisten en un mismo hábitat.

- **Quirodomides:** Son larvas de zancudo de color rojo, sirve de alimento vivo para peces.

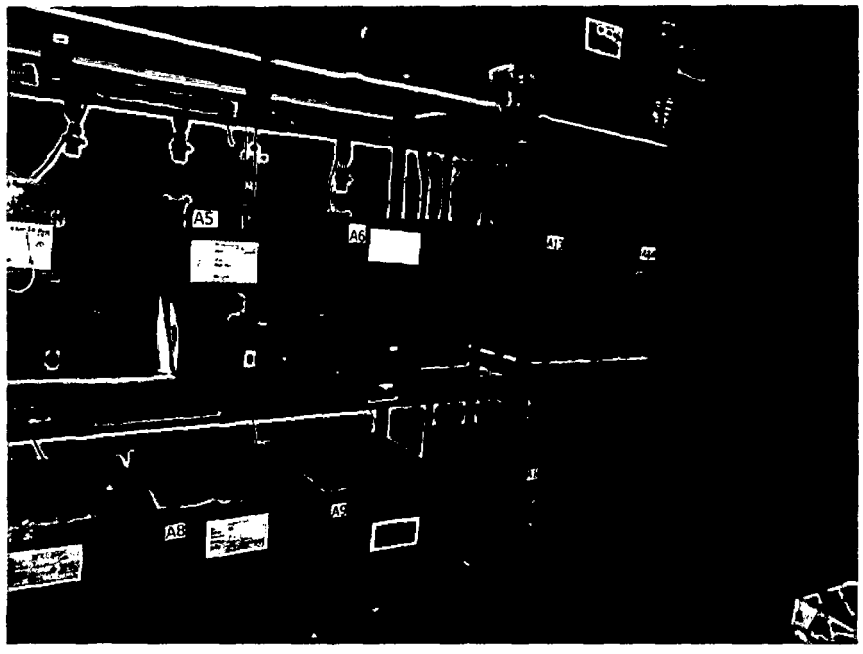
- **Selección Sexual:** Ocurre cuando un sexo, más a menudo la hembra, hace una selección activa de su pareja; favoreciendo a aquellos ejemplares que tengan más desarrolladas ciertas características morfológicas (selección intersexual). La selección intrasexual es la competencia entre los miembros de un sexo para aparearse con el sexo opuesto.

X. ANEXOS

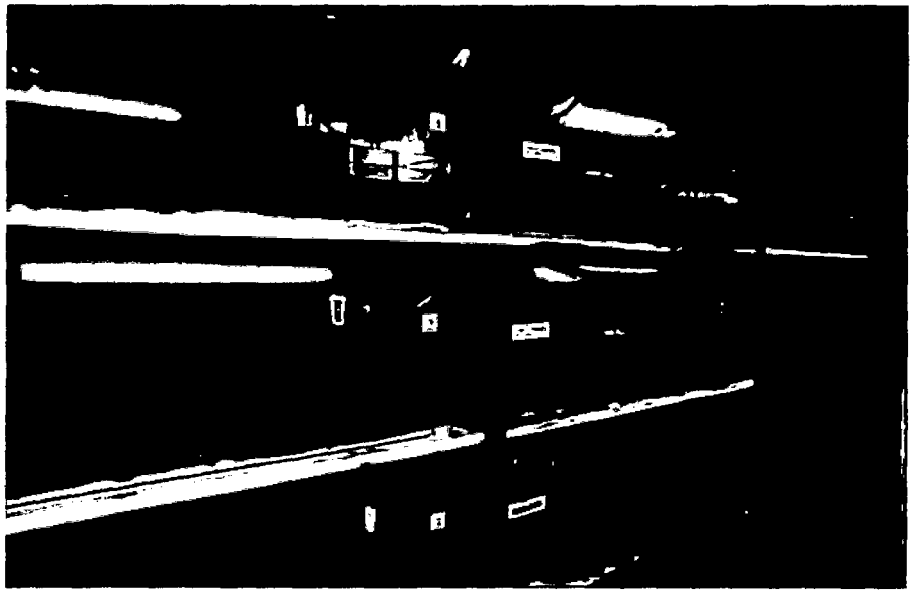
Anexo 1. Centro de Investigaciones Quistococha.

Anexo 2. Colecta de *Apistogramma agassizii* en los ambientes naturales

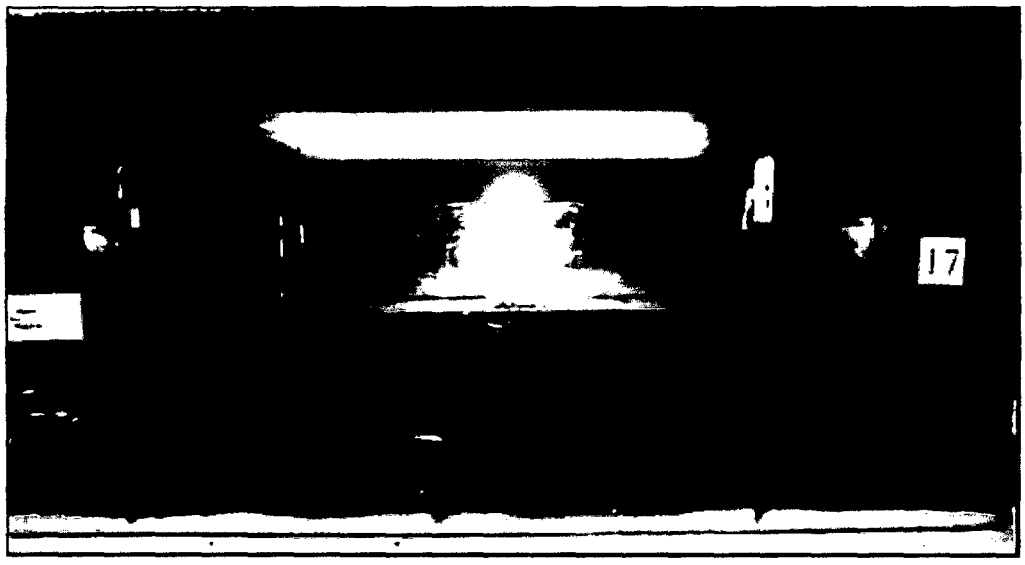
Anexo 3. Peceras para stock de *Apistogramma agassizii.*



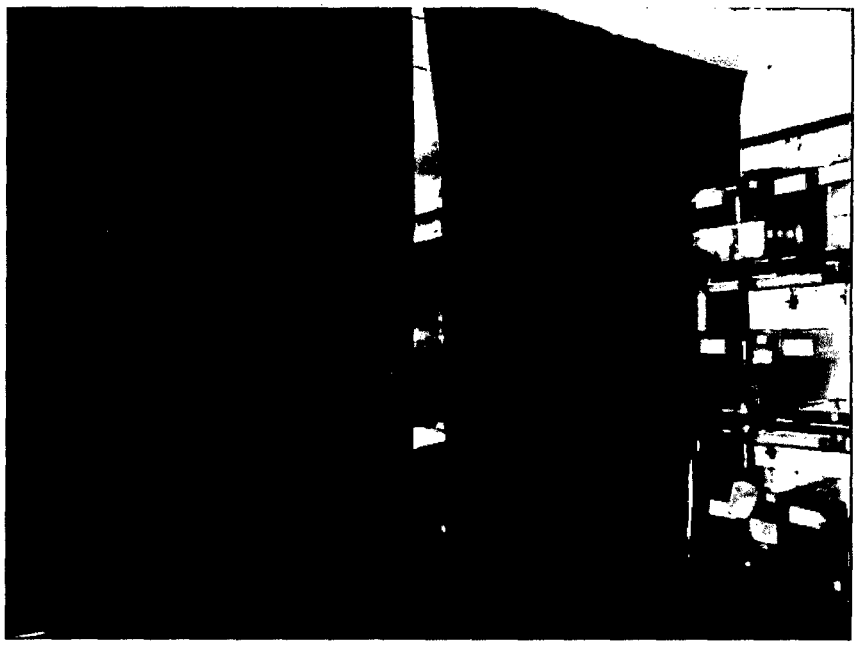
Anexo 4. Ubicación de los acuarios para los experimentos de selección sexual.



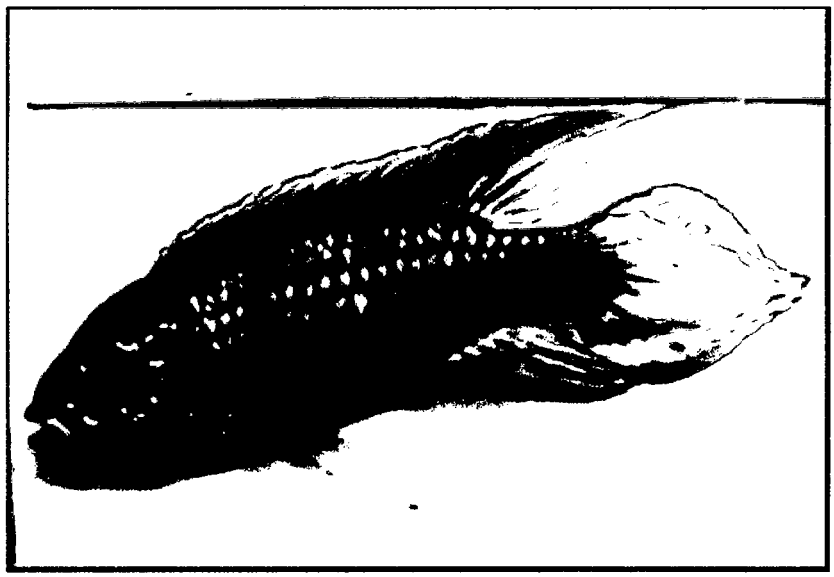
Anexo 5. Acuario implementado para los experimentos de selección sexual.



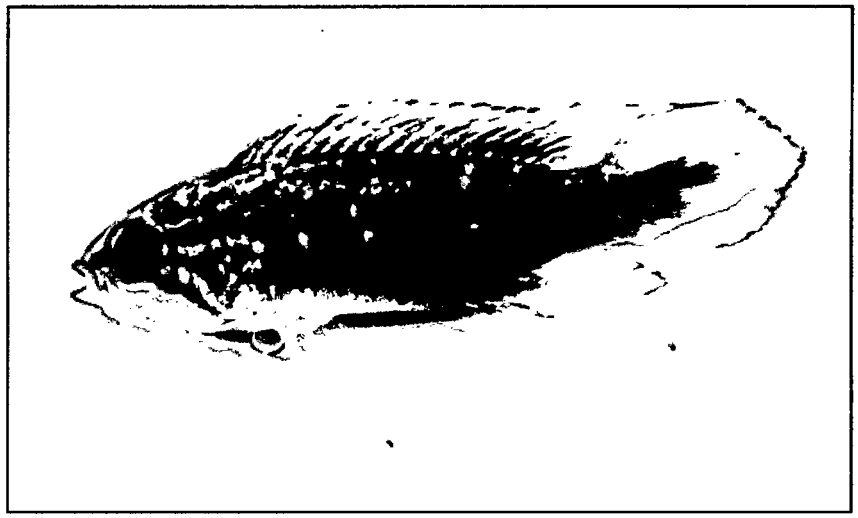
Anexo 6. Entrada al ambiente de experimentación.



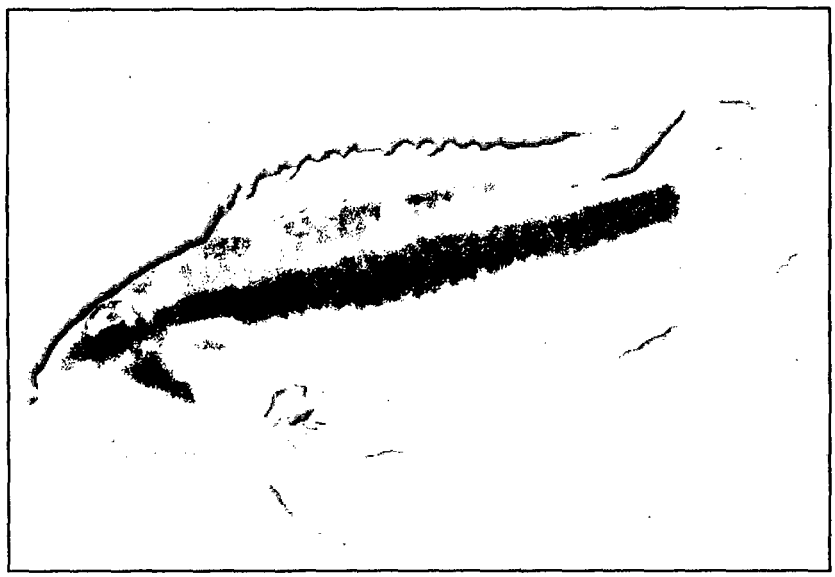
Anexo 7. ***Apistogramma agassizii*** **macho variedad azul.**



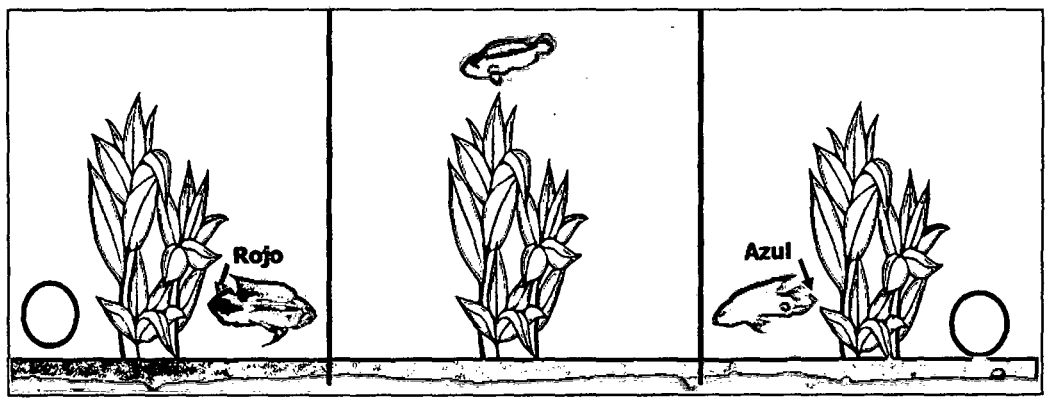
Anexo 8. ***Apistogramma agassizii*** **macho variedad roja.**



Anexo 9. *Apistogramma agassizii* hembra.

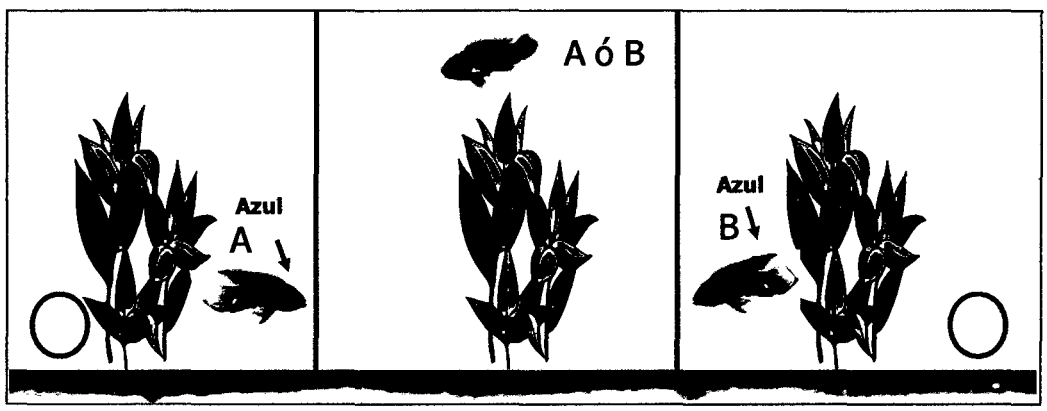


Anexo 10. Distribución de la hembra y los dos machos en el modelo de simpatría.

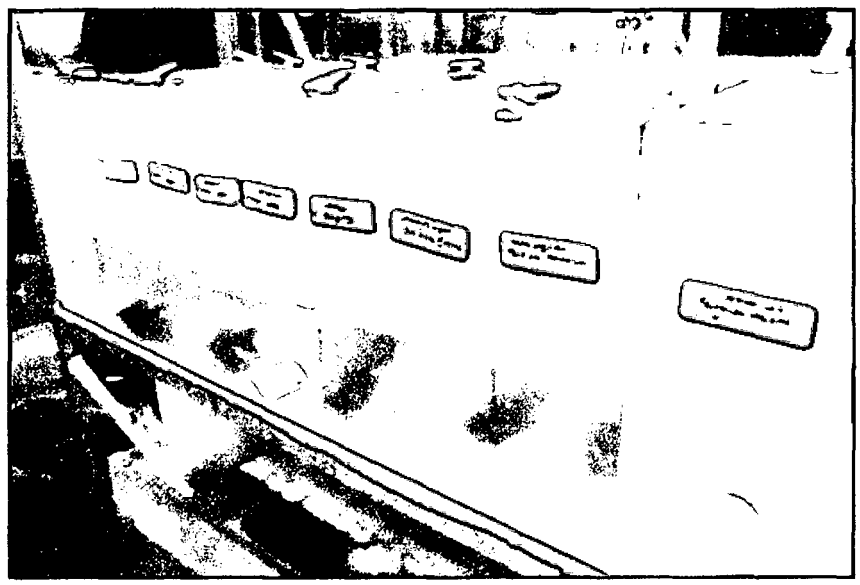


Anexo 11. Preferencia de la hembra hacia un macho.

Anexo 12. Distribución de la hembra y los dos machos en el modelo de micro-alopatría y alopatría.



Anexo 13. Peceras de recuperación de *Apistogramma agassizii* utilizados en el experimento de selección sexual.



Anexo 14. Determinar la presencia de huevos con ayuda de una linterna.

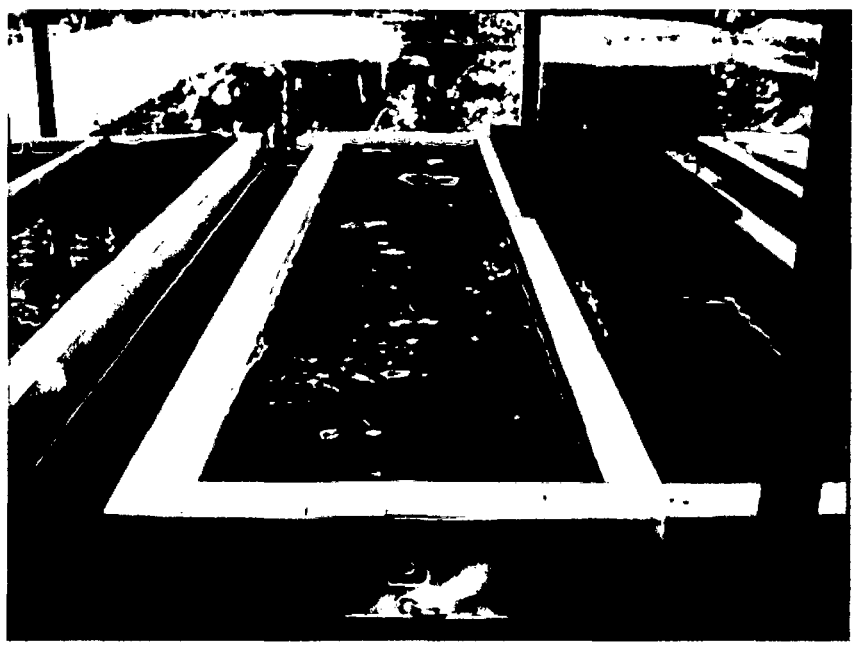
Anexo 15. *Apistogramma agassizii* hembra cuidando sus huevos después del desove.

Anexo 16. Colecta de los huevos para los análisis de fecundidad y talla de huevos.

Anexo 17. Tubo con formol al 5% para conservar los huevos de *Apistogramma agassizii.*

Anexo 18. Diariamente se registraba el comportamiento en las peceras de experimentación.

Anexo 19. Artesas de cemento cubierto con mayólicas para el cultivo de quirodomides y moina.



Anexo 20. Bandejas de plástico de 90 litros para el cultivo de artemia.

Anexo 21. Tanque de fibra de plástico de 1000 litros para el abastecimiento de agua.

Anexo 22. Ficha de observaciones para el comportamiento

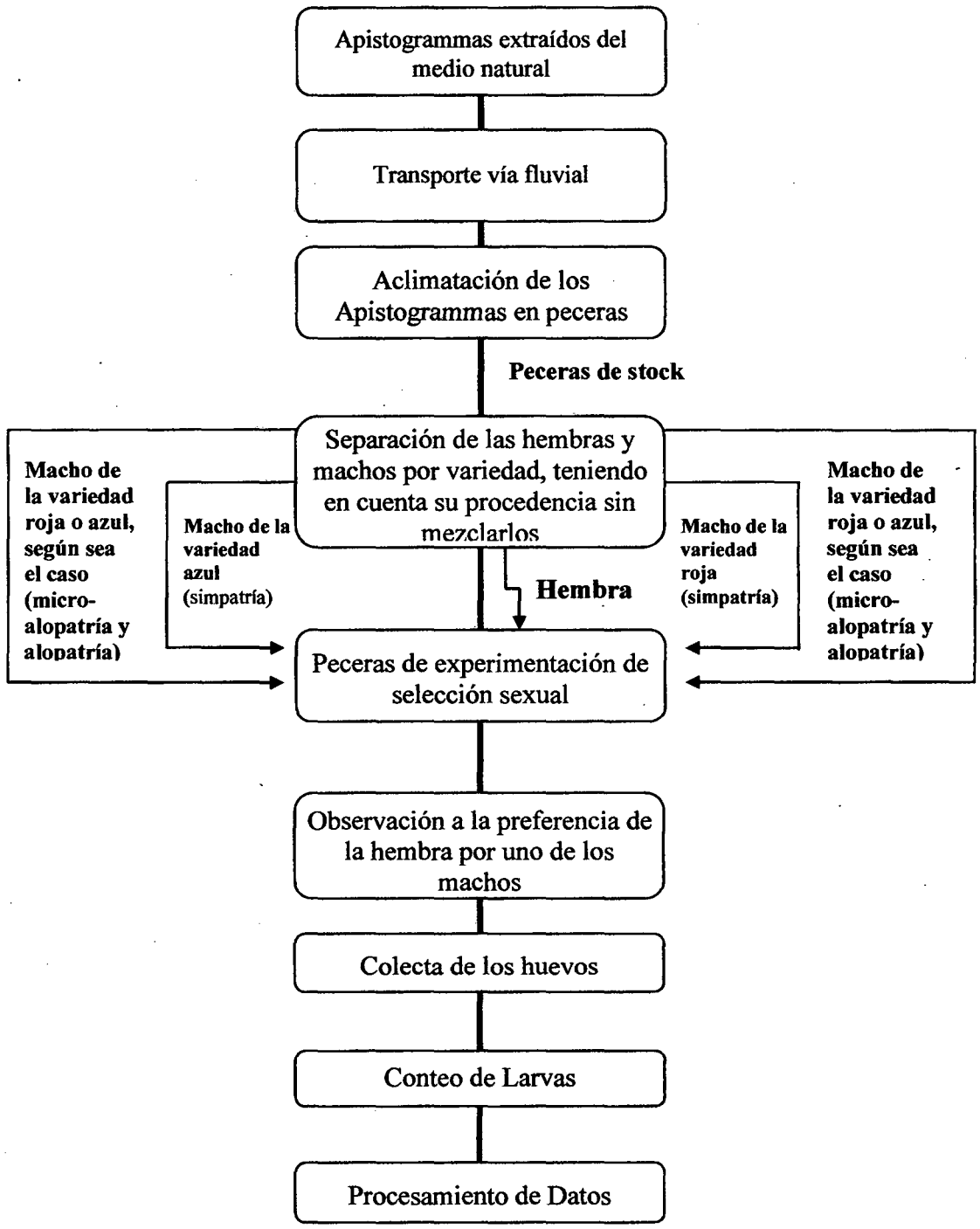
Nº de pecera:

Experimento:

Localidad del macho lado izquierdo:

Localidad del macho lado derecho:

Localidad de la hembra:

Fecha	Preferencia macho lado izquierdo	Preferencia macho lado derecho	Comportamiento de la hembra	Observaciones

Anexo 23. Flujograma del protocolo del experimento de selección sexual