

03096

3



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México



ESTUDIO DEL COMPORTAMIENTO ALIMENTICIO
DE LA LARVA DE PEZ *ALLOTOCA MEEKI*
(GOODEIDAE) UTILIZANDO ZOOPLANCTON COMO
PRESA

T E S I S

que para obtener el grado académico de

Maestro en Ciencias
(Limnología)



presenta

VICTOR MANUEL PEREDO ALVAREZ

Director de tesis: Dr. S.S.S SARMA

Comité Tutorial: DR. JAVIER ALCOCER DURAND
DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA
DRA. MAITE MASCARO M.
DR. CARLOS MARTINEZ PALACIOS

México, Ciudad de México, 2002



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a mis papás, Víctor y Maricruz, pues es gracias a ellos que he alcanzado todos mis logros en la vida, y aunque aun son pocos, espero poder brindarles mas en los años siguientes.

A mi hermano Sergio, aquel que siempre será el único amigo, con el de seguro podré contar durante toda mi vida.

A mi abuelita Rosa y especialmente a mi tío Antonio por estar todo este tiempo junto a mi y toda su paciencia.

A mi tía Patricia y a Larry, deseándoles una feliz vida juntos.

A mis tíos: Fernando, Sergio, Elena, Patricia y a mis primos Carolina, Alberto, Fernando y Andrés, que aunque están tan lejos siempre tengo muy presentes.

Finalmente quiero dedicar esta tesis a la memoria de mi abuelito Fernando que sigue siendo todo lo que quiero llegar a ser algún día.

A todos ustedes y a Dios, les dedico todos los logros que he alcanzado en estos dos años.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco muy especialmente a mi mentor Dr. S.S.S. Sarma por su paciencia y por tantas enseñanzas.

Quiero agradecer infinitamente a todos los profesores que tanto me apoyaron en la realización de este trabajo y que tanto aportaron en el enriquecimiento de este fruto: Dra. Maite Mascaró, Dr. Carlos Martínez y Dr. Javier Alcocer. Especialmente quisiera agradecer al Dr. Xavier Chiappa por tanto tiempo que le dedico a la construcción de este trabajo.

Agradezco también al Dr. Martín Merino por la oportunidad y su valioso apoyo.

Un agradecimiento muy especial a la Dra. Nandini Sarma, por todas sus enseñanzas académicas y especialmente sus enseñanzas de vida que tanto apoyo me dieron durante el tiempo de realización de mi trabajo.

A la Srita. Norma Sauzo y a todas las secretarias posgrado de Ciencias del Mar y Limnología.

De manera muy sincera y quiero agradecer a tantos amigos que han compartido junto a mi todo este tiempo: especialmente a mi mejor amigo Luis Martínez y a Amy. A todos mis compañeros de laboratorio Shrikant, Lucía, Mayeli, Ernesto, Germán, Teresa, Juan, José Luis, Alejandro así como a mis compañeros de clases: Marisol, Ligia, Emiliano, Rodolfo, Eduardo y todos los demás. A mis amigos del laboratorio de acuicultura de la U.M.S.N.H. en Morelia, Mich., Omar, Samuel, Asdrubal, Luis, Rodolfo, Karen y Marisol.

De manera particular quiero agradecerle a Karla por este fabuloso tiempo compartido y por estar junto a mi en las buenas y las malas. Así como a su familia, Ofelia, Rolf, Daniela, Isabel, Mariana y Emiliano.

A todos muchas GRACIAS.

INDICE

	Paginas
RESUMEN	i
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	5
3. HIPÓTESIS	14
4. OBJETIVOS	14
4.1 Objetivo General	14
4.2 Objetivo Particular	14
5. MATERIAL Y METODOS	15
5.1 Manejo en cautiverio y producción de crías de <i>Allotoca meeki</i> .	15
5.2 Producción de microalga y zooplancton.	15
5.3 Experimentos de laboratorio	16
5.3.1 Comportamiento	16
5.3.2 Selectividad	17
5.3.3 Respuesta funcional	20
6. RESULTADOS	22
6.1 Comportamiento	16
6.2 Selectividad	17
6.3 Respuesta funcional	20
7. DISCUSIÓN	57
8. CONCLUSIONES	63
9. LITERATURA CITADA	65

RESUMEN

Pocos son los trabajos existentes que describen el comportamiento alimenticio de los peces de la familia Goodeidae. En su gran mayoría dichos organismos son endémicos y varios de ellos se encuentran en peligro de extinción o amenazados, de ahí deriva una gran importancia en estudiarlos. Una especie representativa de dicha familia es *Allotoca meeki*. Se realizaron dos pruebas en etapa larval, una de selectividad y otra de respuesta funcional a través de siete semanas. En ambos experimentos se utilizaron como presa tres especies de cladóceros (*Daphnia pulex*, *Moina macrocopa* y *Alona rectangula*) y dos especies de rotíferos (*Brachionus calyciflorus* y *Brachionus patulus*). Cinco fue el número de replicas utilizadas en un volumen de 50ml. El tiempo de duración de dichos experimentos fue de 45 minutos. En las pruebas de selectividad se obtuvo el índice α de Manly. En el experimento de respuesta funcional las concentraciones de presas incrementaron en un intervalo entre 12 y 1200 individuos, según las especies empleadas. Generalmente la especie *A. meeki* muestra preferencias simultaneas por mas de una presa a través de las distintas semanas (*M. macrocopa*, *A. rectangula* y/o *B. calyciflorus*). Una tendencia general que muestra *A. meeki* con respecto a respuestas funcionales, es que a medida que aumenta el número de presas en el ambiente aumenta la cantidad de presas ingeridas. En el caso de las tres especies de cladóceros alcanza un número máximo de presas ingeridas y se mantiene estable (Número máximo consumido durante el periodo de estudio fueron *D. pulex*: 25 ind.; *M. macrocopa*: 80; *A. rectangula*: 400 aprox.) aún cuando aumenta la densidad de presas en el ambiente. En cambio, con las especies de rotíferos, la cría de pez consumió 542 ind. de *B. calyciflorus* como máximo. Los resultados fueron discutidos con respecto a la información disponible en la literatura.

INTRODUCCIÓN

Los cuerpos de agua de nuestro país, son habitados por una gran diversidad de organismos que ocupan una amplia variedad de espacios y utilizan los recursos que se encuentran disponibles en ellos. La productividad biológica de los sistemas acuáticos representa una fuente de recursos naturales de gran importancia para el hombre tanto económica como en el campo de la conservación (Domínguez 1999).

Dentro de las causas que perturban a las comunidades de peces, aparte de las fluctuaciones ambientales naturales, encontramos a los disturbios antropogénicos, los cuales han generado un grave efecto negativo que ha repercutido notablemente en la distribución de las especies de peces nativos de nuestro país. La fauna íctica de la cuenca del Río Lerma ha experimentado un declive en sus poblaciones durante este siglo. Desde 1985 hasta 1993, 29 de las 116 localidades que conforman la cuenca, se deterioraron hasta que en la actualidad carecen completamente de agua, mientras que otros 30 cuerpos de agua se encuentran contaminados y carecen de poblaciones de peces. Esto sugiere que el 51% de las localidades que antes de 1985 tenían peces, ahora no los tienen (Lyons *et al.* 1998).

En la cuenca del Lerma, se presume que de las 44 especies de peces nativos que se conocen, tres de ellas han desaparecido: *Algansea barbata*, *Chirostoma chari* y *Chirostoma compressum*. Mientras que otras 14 especies, las cuales representan el 32%, han sufrido de una dramática reducción de sus zonas de distribución original, a la mitad. De tal modo que en los últimos 17 años, ni una sola de las especies nativas de esta región ha aumentado su abundancia o expandido su ámbito de distribución mientras que en el mismo tiempo, 11 especies exóticas se han establecido exitosamente a lo ancho y largo de la cuenca del Lerma (Lyons *et al.* 1998).

Con respecto a nuestras especies nativas, encontramos que tan solo entre Mazatlán, Sinaloa y Acapulco, Guerrero, podemos encontrar 100 de ellas aproximadamente, con un alto grado de endemismo que representa el 71% aproximadamente (Domínguez 1999). Un alto número de esas especies endémicas (45 especies) son vivíparas, y sus estudios,

particularmente en el caso de la familia Goodeidae, han marcado nuevas pautas en los conocimientos de la reproducción y la evolución. Sin embargo uno de los problemas mas graves que estas especies sufren es el mal manejo de los recursos por lo que en los últimos 20 años se ha llegado a la pérdida dramática de muchas especies de peces y ha orillado a otras hasta el borde de la extinción (Domínguez 1999).

Los miembros de la familia Goodeidae forman parte del sub-orden Cypriondontoidei del orden Cyprinodontiformes. Todas las especies integrantes de esta familia tienen reproducción vivípara y se les conoce como vivíparos mexicanos. Su distribución abarca el sureste de los Estados Unidos de Norteamérica, así como la zona central de México exclusivamente en las tierras altas así como en las zonas costeras adyacentes (Alvarez 1990). La mayoría de las especies de esta familia que habitan en México se encuentran principalmente en Michoacán y Jalisco y han sido poco estudiadas. Sin embargo al igual que otros tipos de peces representativos de esta región como los atherínidos, algunos poecílidos y los mismos goodeidos, ahora sólo se les puede encontrar en algunos cuerpos de agua. Por ejemplo, la distribución del pescado blanco *Chirostoma estor* (Atherinidae), de *Hubbsina turneri* y de *Allotoca meeki* (Goodeidae), se encuentra restringida y se considera que están en franco peligro de extinción. En el primer caso, el lago de Pátzcuaro donde habita el pescado blanco está tan deteriorado que los datos de la pesquería indican que la máxima captura anual registrada de esta especie fue de 113 t en 1982, mientras que en 1993 fue de 15 t. (Domínguez 1999). El caso de *Hubbsina turneri* es similar, su distribución está restringida tan solo a la laguna de Zacapu, mientras que *Allotoca meeki* se encuentra en la laguna de Opopeo que es un manantial que surte de agua al lago de Zirahuén, en el que originalmente era abundante y donde no se ha capturado ningún organismos en mucho tiempo (Domínguez 1999).

La lista de especies amenazadas de la Norma Oficial Mexicana, publicada en el diario oficial el 16 de mayo de 1994, incluye doce especies de Goodeidos, seis de ellas son endémicas del Estado de Michoacán (cuatro se encuentran amenazadas y dos en peligro de extinción). *Allotoca meeki*, sin embargo no está reportada en dicha lista y según Lyons *et al.* (1998) la población de esta especie es estable. Sin embargo, durante el muestreo

realizado por Domínguez (1999) en el estado de Michoacán, se observó que la población ha disminuido al punto en que debería ser considerada como en peligro de extinción. Además, existe una reducción considerable del hábitat, quedando restringido a un pequeño cuerpo de agua en el estado de Michoacán (Opopeo).

Allotoca meeki (Goodeidae, Goodeinae) (Fig 1) fue descrita por primera vez por Meek en 1902, y se le clasificó entonces como *Zoogoneticus diazi*. Tiempo después se le agregaron algunas sinonimias (*Neophorus diazi*, Hubbs & Turner y *Neophorus diazi diazi*, De Buen 1942). Actualmente, la descripción más aceptada corresponde a *Allotoca meeki* Alvarez en 1959 (Alvarez 1970).

Allotoca meeki llega a tener un tamaño hasta de 7.5 cm en los machos y de 9 cm en las hembras. Es un organismo con cuerpo más alargado en comparación con otros miembros de su género, su cabeza es grande y trapezoidal, el color del cuerpo es olivo con una iridiscencia rojiza, bandas diagonales café oscuro corren a lo largo de los flancos, las aletas no presentan coloración siendo más bien transparentes (Wischnath 1993).

La reproducción de la especie no se encuentra reportada en la literatura, sin embargo de las hembras colectadas por Domínguez (1999), de la laguna de Opopeo, una hembra liberó un total de 7 crías las cuales al nacer midieron en promedio 1.2 cm. Durante el siguiente año, se registró un promedio de 25 crías por hembra en el laboratorio de Acuicultura de la U.M.S.N.H. En el caso general de los goodeidos, los machos poseen una aleta anal modificada en forma de lóbulo corto en lugar de un gonopodio o de un andropodio, las modificaciones de su aleta anal están restringidas a un abultamiento acortado de los primeros 5 a 7 radios. Esto produce un característico lóbulo que juega un papel crucial en la transferencia del esperma al formar una pequeña bolsa cuando la parte frontal de la aleta anal del macho es apretada contra la abertura genital de la hembra. En ese momento, un órgano muscular interno en forma de anillo se contrae y produce un chorro de paquetes de esperma (espermatozeugmata) los cuales son forzados dentro de la hembra (Dawes 1995).

Dado que el comportamiento alimenticio de *Allotoca meeki* tampoco se encuentra reportado en la literatura, en este trabajo se planteó conocer el comportamiento alimenticio de las larvas de esta especie las cuales, tras las primeras 7 u 8 semanas de vida, adquieren el comportamiento que mantendrán durante su vida adulta (Lazarro 1987). Ya que estos organismos son zooplanctívoros, resulta indispensable utilizar presas zooplanctónicas para realizar los diferentes estudios que conduzcan a tener una aproximación del comportamiento alimenticio de la especie.

ANTECEDENTES

En ecología, la depredación representa una de las fuerzas más importantes en la estructuración de comunidades (Harbacek, 1962; Brookz y Dodson 1965; Wahlström *et al* 2000). El proceso de depredación puede reconocerse como una situación de efecto veloz y de fácil reconocimiento tanto en campo como en laboratorio (Kerfoot y Sih 1987). En el caso de las poblaciones de zooplancton, la depredación por peces también actúa como una fuerza reguladora (Kitchell y Crowder 1986). Sin embargo en realidad el efecto de los peces planctívoros en comunidades de zooplancton, no fue reconocido hasta principios de los años 60's cuando Harbacek *et al.*, (1961); Brooks y Dodson (1965) y Strakarba (1965) comenzaron a observar dichas circunstancias (Lazarro, 1987).

En los años 30's se realizaron estudios de depredación enfocados principalmente a conocer el efecto de las comunidades de peces sobre la abundancia del zooplancton (Lazarro, 1987). Por otro lado Novotna y Korinek (1966) fueron los pioneros en indagar el efecto que producían las comunidades de peces en la composición de las comunidades de zooplancton. Estos trabajos sirvieron como base para demostrar que la distribución de los organismos zooplanctónicos de gran tamaño está sujeta fuertemente a la depredación, así como para determinar que son los peces planctívoros los que actúan como principal factor en los patrones de abundancia en el zooplancton (Ivlev, 1961; Dawidowicz y Pijanowska, 1984).

Durante las primeras semanas de vida de los peces, se presentan altos índices de mortalidad, debido a su limitada capacidad para obtener el alimento (Zaret 1980). Por esta razón en trabajos enfocados tanto a la conservación como a la acuicultura, es de gran importancia entender los factores que regulan la interacción depredador-presa con el fin de reducir la mortalidad existente durante las primeras etapas de desarrollo y para predecir la dinámica de crecimiento (Hunter 1979). El tiempo de duración en cuanto a las limitantes por el tamaño de boca es un problema en larvas que sólo dura un corto periodo de tiempo, aproximadamente tres o cuatro semanas de desarrollo (Guma'a 1978, Hunter 1979).

Se ha considerado a través de diferentes estudios, que los peces tienden a alimentarse de las presas de mayor tamaño disponibles para ellos, lo cual también se relaciona teóricamente con una mayor ganancia energética (Wilson 1975). Sin embargo, en gran parte de estos trabajos se ha atribuido esta preferencia al incremento ontogenético del tamaño de boca y la velocidad de nado (Werner 1979; Blaxter 1980; Persson 1983).

Parker (1993) sugiere que la selección de presas de gran tamaño a su vez tiene como consecuencia un mayor tiempo de manipulación antes de lograr su ingestión. Como lo indica Pastorok (1981), generalmente, las presas grandes son más fáciles de detectar, sin embargo la probabilidad de captura disminuye y con el incremento en el tiempo de manejo se llega a un deterioro en la eficiencia de captura. Por tal motivo Allan (1981) sugieren que en general los peces depredadores seleccionan presas de tamaño intermedio, las cuales no suelen ser las de mayor tamaño que pueden capturar.

Por lo tanto el tamaño del pez es uno de los factores más importantes en la selección de su presa. En algunos casos cuando los peces zooplanctívoros son menores de 7 u 8 cm de largo, estos resultan inefectivos en la captura de presas de gran tamaño ya que superan su abertura de boca. Por tal razón, los métodos de captura que el pez depredador pretenderá usar, varían de acuerdo a su tamaño, siendo filtradores si tienen una gran talla como adultos (Durbin y Durbin 1975), o selectivos de partículas cuando son larvas o prejuveniles menores algunas veces a 40 mm (June y Carlson, 1971).

En una prueba realizada con truchas en etapa larval, utilizando como presa un cladóceros *Bythotrephes cederstroemi*, Barnhisel (1991) encontró que al presentar dicho cladóceros una espina de unos 10 mm, sólo los peces con un tamaño 8 veces mayor podían manejar a su presa, optando pues por selección de partículas en función al tamaño que sea posible de capturar.

Werner y Hall (1988) explicaron como las larvas del pez *Lepomis macrochirus* migran según su tamaño de una región a otra de un cuerpo de agua, esperando así encontrar presas de tamaño lo suficientemente pequeño para poder alimentarse.

En diferentes trabajos se ha mencionado que la eficiencia de un pez para poder capturar a sus presas, varía con la experiencia (Confer y Blades, 1975, Janssen, 1978, Vinyard et al., 1982). Se presume que cuando el pez comienza a reconocer la movilidad de sus presas, pueden mejorar sus capturas como lo demostró Beukema (1968) con sus pruebas sobre *Gasterosteus aculeatus*.

Ware (1972) describió cómo la práctica en la captura de su presa, mejora la distancia de reacción, ya que perfecciona la distinción del cuerpo de la presa tras varios encuentros con la misma.

Vinyard (1980) probó la habilidad de un pez para modificar su elección de persecución cuando éste se encontraba entre dos tipos distintos de presas. Demostró que un pez depredador puede relacionar la información del tamaño y habilidad de escape de la presa. Así mismo, Real (1977) mencionó que un pez requiere de varios encuentros previos con un tipo de presa antes de alcanzar una eficiencia máxima de captura.

Brooks (1968) realizó un trabajo utilizando diferentes tipos de presas zooplanctónicas, obteniendo como resultado que primero fueron capturados los organismos del género *Daphnia*, posteriormente los copépodos más grandes y finalmente los más pequeños. A lo cual dio como explicación el hecho de que tras un proceso de aprendizaje el pez comenzó a elegir, de entre las dos especies de mayor tamaño, a la menos veloz y posteriormente recurrió una vez más a alimentarse según el tamaño de las presas disponibles.

Los peces depredadores, aun cuando utilizan el contacto visual con la presa como su primordial forma de localizarlas, también se valen de otros sentidos como el oído o el sistema de línea lateral (Blaxter, 1980). Cuando el depredador visualiza a la presa, inmediatamente éste sufre un cambio en su postura corporal, curvando el cuerpo e incrementando el tamaño de su cavidad bucal y opercular. Muchos peces teleósteos utilizan este método para realizar sus capturas (Drenner et al., 1978; Drost, 1987).

La capacidad de un pez para capturar a su presa, esta en función de la fisiología y comportamiento de ambos (Werner & Hall, 1974; Mittelbach, 1981). Existe un gran número de eventos que pueden determinar la selección de una presa; algunos son aspectos relacionados al pez y otros al zooplancton (Zaret, 1972). Entre los factores más importantes que regulan la selección de presa, por parte de esta última, destacan su velocidad, capacidad de escape, migraciones verticales, desarrollo de yelmos y reducción de pigmentación, entre otros (Zaret, 1972; 1980; O'Brien & Vinyard 1974; Eggers 1977).

Desde el punto de vista del depredador, Por otro lado, entre los eventos que determinan la selección por parte del depredador podemos encontrar el efecto del nivel de hambre (Ware 1972), la densidad de presa (Hariston 1980) y la generación de corrientes para poder succionar a su presa, esto lo logran ampliando su cavidad bucal así como la branquial, generando una diferencia de presión hidrostática que provoca una corriente de agua en dirección a su boca atrapando así a sus presas (Hudson *et al.*, 1993).

Otro factor relevante que se ha estudiado con anterioridad y que esta directamente relacionado con la captura de las presas es el rol de la visibilidad de presa, la cual a su vez depende de las características ópticas en el ambiente (Blaxter 1980; Rosenthal & Hampel 1970).

Leong y O'Connel (1969) encontraron experimentalmente que altas densidades de nauplios de *Artemia salina* en el medio provocan en algunos peces un comportamiento de filtración, mientras que altas densidades de adultos de *Artemia* provocaban la selectividad.

Zaret (1972) demostró que algunos peces (Atherinidae) pueden seleccionar entre diferentes presas de tamaños similares del género *Ceriodaphnia*, a aquellas con un diámetro de ojo mayor relacionado con mayor pigmentación del cuerpo. Según Brooks y Dodson (1965), la selección de presas más notorias, se refleja posteriormente en su desaparición del ambiente. Gliwicz (1981) sugiere que dicha presión provocada por la depredación puede resultar en

un cambio en la producción de neonatos de los cladóceros, los cuales pueden obtener grupos de crías de menor tamaño y coloración, cuando viven en cuerpos con depredadores, que en cuerpos de agua sin peces depredadores (Hairston, 1980). Este efecto también se ha reportado en rotíferos sujetos a depredación excesiva, los cuales pueden reducir su tamaño drásticamente (Duncan, 1984). Mientras que cuando el depredador es de tamaño pequeño, pueden desarrollar estructuras de defensa como espinas posteriores (Williamson 1987).

Para poder estudiar la depredación en invertebrados, Holling (1966) desarrolló un modelo en el cual consideró los actos de depredación como una sucesión de eventos denominados como búsqueda, encuentro, persecución, captura, e ingestión. Posteriormente muchos trabajos comenzaron a aparecer con ideas basadas en lo propuesto por Holling (Ware, 1972; Werner y Hall 1974; Eggers, 1982; Drenner *et al.*, 1978; O'Brien, 1979; Gibson, 1980). El rechazo es un evento adicional que no se ha utilizado mucho en otros trabajos, sin embargo, es un dato importante que debe ser tomado en cuenta. Este rechazo (R) podría deberse a varias razones como saciedad del depredador (Khadka y Rao, 1986), morfología de la presa (Sarma, 1993) o sabor (Felix *et al.*, 1995). De tal manera, que la probabilidad de que una presa sea capturada es un producto de las cuatro probabilidades ($P_1 \times P_2 \times P_3 \times P_4$) ó ($E \times A \times C \times I$) (Drenner *et al.*, 1978). Todas las probabilidades antes mencionadas, se ven afectadas en función a la relación de tamaño que guardan el depredador y la presa (Wilson 1975; Warner 1988; Persson *et al.*, 1993).

El éxito de captura, cuyo resultado dependerá de la especie de presa, se calcula como la proporción entre el número de capturas y el número de ataques realizados por el depredador en un tiempo determinado (Irvine y Northeote, 1983). El entendimiento y análisis de los eventos antes mencionados, revelan el papel que juega cada uno de ellos en la selectividad alimenticia del depredador (Gibson 1980), siendo la probabilidad de captura la que finalmente determina la selectividad, ya que los encuentros son proporcionales a la densidad de presa. En cambio, la probabilidad de ingestión depende del tamaño relativo entre las branquiespinas del pez depredador (Drenner *et al.* 1978).

Una forma más moderna de realizar dichos experimentos fue llevada a cabo por Webb y Skadsen (1980) los cuales aplicaron la utilización de video grabación para determinar el número de encuentros de un pez depredador con su presa.

Webb (1982) analizó el número de encuentros y ataques de *Esox lucius* x *Esox masquinongy* para cuantificar la respuesta de escape que sus presas podían mostrar, encontrando que el zooplancton reaccionaba más rápido cuando los depredadores eran de mayor tamaño.

Muchos de los estudios sobre el comportamiento alimenticio de peces planctívoros, se ha enfocado a la proporción de encuentros y ataques que la larva de pez muestra frente a su presa, lo cual determina la selectividad en función a la relación entre el tamaño de boca y de presa. (Werner & Hall 1974; Confer & Blade 1975). En algunos de estos trabajos, se ha encontrado que el comportamiento de la cría de pez va cambiando conforme este aumenta en su crecimiento somático y abertura de boca (Drenner *et al.* 1978).

La importancia del análisis de contenido estomacal ha sido relevante en el desarrollo de la investigación sobre selección de presa (Saville 1977). En varios estudios realizados en campo la prioridad había sido cuantificar el número de presas consumidas, sin embargo con el tiempo se llegó a la conclusión de que la relación entre la disponibilidad de presa en el ambiente y el número de organismos consumidos es trascendental (Fahring *et al.*, 1993).

Ivlev (1961) diferencia dos conceptos altamente relacionados que son selectividad y preferencia. Indicando que la selectividad se considera como la diferencia entre la distribución de tipos de presa y su disponibilidad con relación a la dieta del depredador. Mientras que Green (1983) sugiere que la preferencia aparece cuando el depredador debe elegir entre especies igualmente disponibles en el ambiente, a esto se le conoce también como selectividad activa.

Para poder cuantificar la selección de presa, se han diseñado una amplia variedad de índices de preferencia basados en la diferencia de frecuencias de diversos tipos de presa en la dieta

de un depredador y el ambiente (Chesson, 1978; Lechowicz, 1982).

Dos de los índices de selectividad más comúnmente usados son el E_i de Ivlev (1961) o el de Jacobs (1974).

Chesson (1978) propuso otro índice de selectividad conocido como α_i , el cual se basa en un modelo estocástico que involucra los encuentros y la probabilidad de captura tras dicho encuentro.

Paloheimo (1979) presentó otro índice de selectividad independiente de la abundancia relativa de presa, que puede ser derivada de una estandarización del índice de forrajeo, de tal manera que la suma de los índices de forrajeo de los diferentes tipos de presa sea igual a 1.

Por otro lado Strauss en 1979 propuso un nuevo índice lineal, mientras que Parre (1982) sugería uno con dos pruebas estadísticas de los índices derivados de la fórmula de χ^2 con un grado de libertad (Lazzaro 1987).

Sutela y Huusko (1994) mencionan la importancia de tomar en cuenta que en estos índices los estudios no sólo se pueden basar en contenido estomacal, ya que algunas presas fáciles de digerir como rotíferos, podrían no aparecer en las muestras alterando así el desarrollo de los datos (Lazzaro 1987).

Algo en lo que los diferentes índices de preferencia antes mencionados concuerdan, es en que proporcionan información general cuantitativa sobre patrones alimenticios de un depredador (Lázaro 1987). Por otro lado, también hay un gran número de trabajos que combinan algunos aspectos integrantes de las interacciones entre depredador y presa (Straskaba 1965).

Se conocen tres distintas categorías de respuesta funcional dentro del comportamiento de distintos depredadores (Fig 2). Respuesta funcional de Tipo 1; característica de organismos

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

filtradores, la cual incrementa linealmente tanto como aumente la densidad de presa. Respuesta funcional de tipo 2; presentada por depredadores invertebrados, tiene un crecimiento asintótico con una tasa continua de decrecimiento. Finalmente la Respuesta funcional de tipo 3; es la que muestran los organismos vertebrados (Modelo de Holling). Esta última se describe con una función sigmoïdal (Abrams 1982).

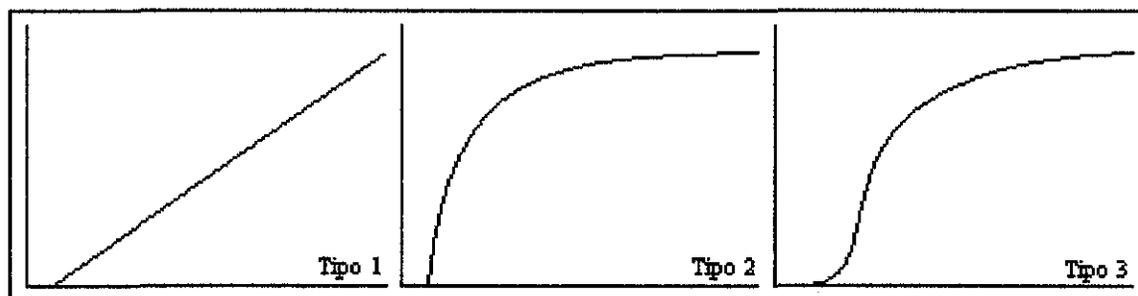


Figura 2. Graficas de los tres tipos distintos de respuestas funcionales según el modelo de Holling.

Las respuestas funcionales repercuten a su vez en otros aspectos de la vida del depredador, es decir, el número de presas que este consume incrementa según la disponibilidad de presas hasta que el depredador se satisface. Esto es lo que se explica como respuesta funcional (Oaten & Murdoch 1975). Este incremento de consumo posteriormente se refleja en un incremento en la reproducción (Pianka, 1983). Sin embargo, estos datos representados por los tipos tradicionales de respuestas funcionales 1, 2 y 3, han sido aplicados correctamente solo bajo condiciones controladas de laboratorio. En campo esto no puede ocurrir, debido a la existencia de otros factores como por ejemplo el nivel de hambre, dato que provoca una desviación en la información (Abrams, 1982).

La gran mayoría de los experimentos que se realizan en laboratorio, pueden ser perfectamente descritos con el modelo de Holling, aunque también se han presentado algunos datos con experimentos específicos los cuales no pueden ser explicados correctamente con dicho modelo como en Sandness and McMurtry, (1970); Mori y Chant

(1966) Utida, (1948). Todos estos trabajos han tenido en común el hecho de que en las densidades más altas de presa se observaron decrecimientos en el número de capturas (Abrams 1982).

La gran mayoría de estos trabajos, son enfocados a optimizar la producción de especies de interés comercial, específicamente con peces utilizados como alimento para el hombre o de ornato (Wong & Ward 1972). En muchos de los casos, los datos que se obtienen con esas pruebas se aplican directamente en la conservación de otras especies cuyos comportamientos son distintos. En consecuencia, los métodos empleados no resultan igualmente eficaces su producción, aun cuando su crecimiento pudiera ser similar (Jansen 1982).

Particularmente en el caso del género *Allotoca* ya se ha realizado una prueba de comportamiento alimenticio con la especie *A. dugessi*, que también es una especie nativa en peligro de extinción. Con ella se realizaron pruebas de selección de presa así como de respuesta alimenticia. Los resultados obtenidos durante dichos experimentos dieron como conclusión que *Allotoca dugessi* tiene preferencia por *Moina macrocopa* rechazando a *Daphnia pulex* como presa (Domínguez-Domínguez *et al.* 2002).

3. HIPÓTESIS

Las larvas de *Allotoca meeki* por su gran tamaño al nacer, pueden alimentarse con cladóceros y rotíferos desde el nacimiento (≤ 1 mm) y mostrar preferencia por ellos desde la primer semana de vida.

El comportamiento alimenticio en la etapa larval de *Allotoca meeki* cambiara con respecto a la edad de las larvas y el tipo de presa. En las primeras semanas se alimentarán de presas pequeñas (rotíferos) cambiando su preferencia por presas de mayor tamaño de acuerdo al desarrollo ontogenético.

4. OBJETIVOS

4.1.1 Objetivo general

Conocer el comportamiento alimenticio de las larvas de pez *Allotoca meeki* (Goodeidae) utilizando cinco diferentes especies de zooplancton como presa.

4.2 Objetivos particulares

Estudiar el comportamiento alimenticio de la cría de *Allotoca meeki* utilizando presas zooplantónicas, para cuantificar los eventos de encuentro, ataque, captura, ingestión y rechazo.

Obtener índices de selectividad de presa considerando el desarrollo ontogenético de *Allotoca meeki* (primeras 7 semanas de vida).

Determinar los cambios ontogenéticos de la respuesta funcional de *Allotoca meeki* usando rotíferos y cladóceros.

3. HIPÓTESIS

Las larvas de *Allotoca meeki* por su gran tamaño al nacer, pueden alimentarse con cladóceros y rotíferos desde el nacimiento (≤ 1 mm) y mostrar preferencia por ellos desde la primer semana de vida.

El comportamiento alimenticio en la etapa larval de *Allotoca meeki* cambiara con respecto a la edad de las larvas y el tipo de presa. En las primeras semanas se alimentarán de presas pequeñas (rotíferos) cambiando su preferencia por presas de mayor tamaño de acuerdo al desarrollo ontogenético.

4. OBJETIVOS

4.1.1 Objetivo general

Conocer el comportamiento alimenticio de las larvas de pez *Allotoca meeki* (Goodeidae) utilizando cinco diferentes especies de zooplancton como presa.

4.2 Objetivos particulares

Estudiar el comportamiento alimenticio de la cría de *Allotoca meeki* utilizando presas zooplantónicas, para cuantificar los eventos de encuentro, ataque, captura, ingestión y rechazo.

Obtener índices de selectividad de presa considerando el desarrollo ontogenético de *Allotoca meeki* (primeras 7 semanas de vida).

Determinar los cambios ontogenéticos de la respuesta funcional de *Allotoca meeki* usando rotíferos y cladóceros.

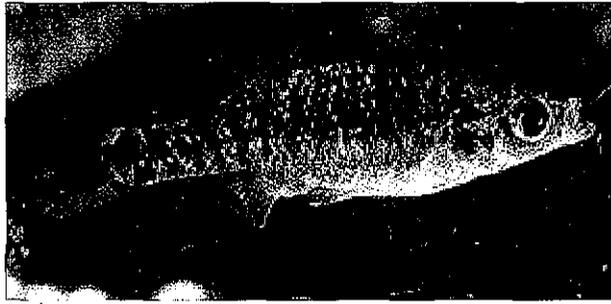


Figura 1. Macho de *Allotoca meeki*



Figura 3. Laguna de Opopeo Mich.

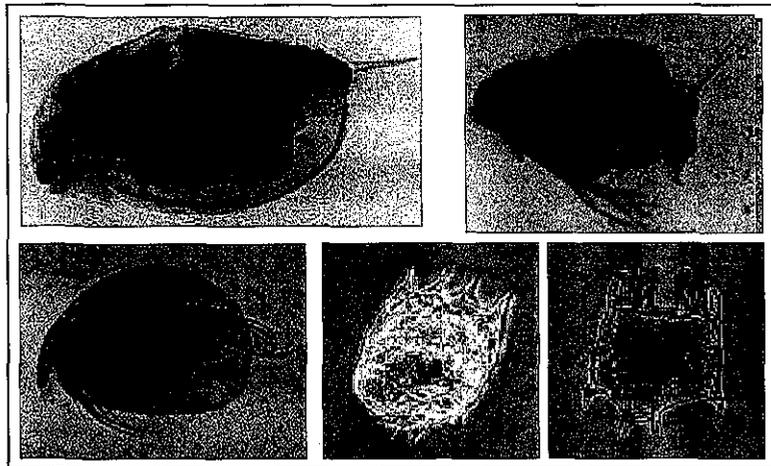


Figura 4. Fotografía de las cinco especies empleadas como presas. Arriba a la izquierda se muestra a *Daphnia pulex* (tamaño: adultos = 2220 μm aprox.); arriba a la derecha a *Moina macrocopa* (tamaño: adultos = 1400 μm aprox.); abajo a la izquierda se muestra a *Alona rectangularis* (tamaño: adultos = 450 μm aprox.); abajo al centro se puede observar a *Brachionus calyciflorus* (tamaño: adultos = 180 μm aprox.) y abajo a la derecha se aprecia una fotografía de *Brachionus patulus* (tamaño: adultos = 110 μm aprox.).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

5. MATERIAL Y MÉTODOS

5.1 Manejo en cautiverio y producción de larvas de *Allotoca meeki*.

La colecta fue realizada el 9/12/1998 en la laguna de Opopeo, situada antes del poblado de Santa Clara del Cobre, a un costado de la carretera Patzcuaro – Santa Clara (Fig 3). Fueron empleadas redes de tipo cuchara y un chinchorro de 10 mts. Aproximadamente 150 organismos fueron capturados los cuales fueron transportados al laboratorio de Acuicultura de la U.M.S.N.H. y colocados en una pecera de 300 litros en donde se ha mantenido su producción hasta la fecha. La pecera esta equipada con dos filtros para mantener la calidad del agua, rocas y vegetación artificial sumergida intentado duplicar el hábitat original. El tamaño de los individuos varía desde 3 cm hasta 9 cm, se les alimenta con alimento balanceado en hojuelas, y alimento vivo con *Daphnia*. No se tiene información precisa a cerca de su comportamiento reproductivo, sin embargo se reportan en el laboratorio un promedio de 25 crías por hembra. Aparentemente son muy adaptables a la vida en cautiverio.

Los organismos empleados durante el proceso de este experimento serán donados por el laboratorio de Acuicultura de la Universidad Michoacán de San Nicolás de Hidalgo y los especímenes serán devueltos al concluir el trabajo experimental pues forman parte de un programa de conservación.

5.2 Producción de microalga y zooplancton

El material biológico del presente trabajo se formó por una cepa de microalga *Chlorella vulgaris*, utilizando un medio estabilizado Bold's Basel (Borowitzka y Borowitzka, 1988) donada por el laboratorio de Zoología Acuática la ENEP Iztacala, la cual ha sido cultivada en esta dependencia. Dicho medio se empleara para el mantenimiento de los organismos presa que serán utilizados para los experimentos.

Los organismos que fueron empleados como presa para las crías de *Allotoca meeki*, se cultivaron masivamente en exteriores, dentro de 5 estanques de 50 L cada uno. Las especies cultivadas son las siguientes: Rotifera: *Brachionus calyciflorus*, *B. patulus*; Cladocera: *Alona rectangula*, *Daphnia pulex* y *Moina macrocopa*(Fig 4).

Los rotíferos utilizados para estos experimentos, pertenecen a una cepa de *Brachionus calyciflorus* del lago de Chapultepec D.F., y otra cepa de *B. patulus*, originaria y aislada de la presa de Santa Elena en el Estado de México. Ambas especies cultivadas masiva mente utilizando *Chlorella vulgaris* como único alimento desde hace 5 años en el laboratorio de Zoología Acuática del campus de la UNAM, ENEP Iztacala en el Estado de México.

Los recipientes utilizados para los experimentos tenían una capacidad de 100 ml, transparentes para que la luz pudiera pasar a todo el medio, y lisos para facilitar su limpieza.

Como medio fisiológico, se empleara medio EPA (Environment Protection Agency)

Fórmula medio EPA:	Bicarbonato de sodio (NaHCO ₃)	1.9 g 20L-1
	Sulfato de magnesio (MgSO ₄)	1.2 g 20L-1
	Sulfato de calcio (CaSO ₄)	1.2 g 20L-1
	Cloruro de potasio (KCL)	Trazas

(anónimo 1985).

5.3 Experimentos de laboratorio

5.3.1 Comportamiento. Para la realización de este experimento, fueron empleadas tres especies distintas de cladóceros (*D. pulex*, *M. macrocopa* y *A. rectangula*), así como dos especies de rotíferos (*B. calyciflorus* y *B. patulus*) individualmente en cada tratamiento. Para cada uno de dichos tratamientos se observo la cantidad de encuentros (E), Ataques (A), Capturas (C), Ingestión (I), Rechazos (R) y Escapes (Esc).

Con cada especie se realizaron un total de 5 replicas durante 7 semanas. En cada replica se coloco un pez junto con 1ind/mil de cada cladóceros en 15 ml durante las primeras cinco

semanas y 30 en las últimas dos. En cuanto a los rotíferos, se hicieron observaciones durante un periodo de 4 semanas, con un número de 200 individuos en 15 ml. El tiempo de las pruebas fue de 10 minutos durante las primeras 5 semanas y de 5 minutos para las siguientes dos. Los datos finales se tomaron en cuenta como eventos ocurridos por minuto. (fig. 5)

Durante las primeras 4 semanas para *M. macrocopa* y 5 semanas para *D. pulex* se maneja por separado cinco replicas de neonatos y cinco de adultos y posteriormente se procedió a utilizar una mezcla.

Cada observación se entendió de la siguiente manera:

(E) Encuentros: Número de eventos en los cuales el depredador y la presa entran en contacto.

(A) Ataques: El depredador realiza una ofensiva contra la presa con la intención de capturarla.

(C) La presa se encuentra atrapada en la boca del pez.

(I) Si después de haber capturado a su presa, el pez no la rechaza, se cuenta como una ingestión.

(R) Una vez capturada la presa esta es expulsada de la cavidad bucal por el depredador.

(Esc) Siempre que la presa logre evitar la ingestión por parte del depredador.

5.3.2 Selectividad. Esta prueba se realizó con un número de 5 replicas en un volumen de 50 ml y tres tratamientos distintos, siendo estos un mezcla de tres cladóceros (*D.p.*, *M.m.* y *A.r.*), otro con una mezcla de las dos especies de rotíferos (*B.c.* y *B.p.*), así como una mezcla final con todas las especies presentes (Fig 6).

En cada uno de dichos vasos, se colocó a una sola cría de pez, durante 45 minutos. Cada uno de estos tratamientos, se repitió semanalmente durante siete semanas.

Para realizar los análisis correspondientes, se analizaron los datos con el índice α de Manly.

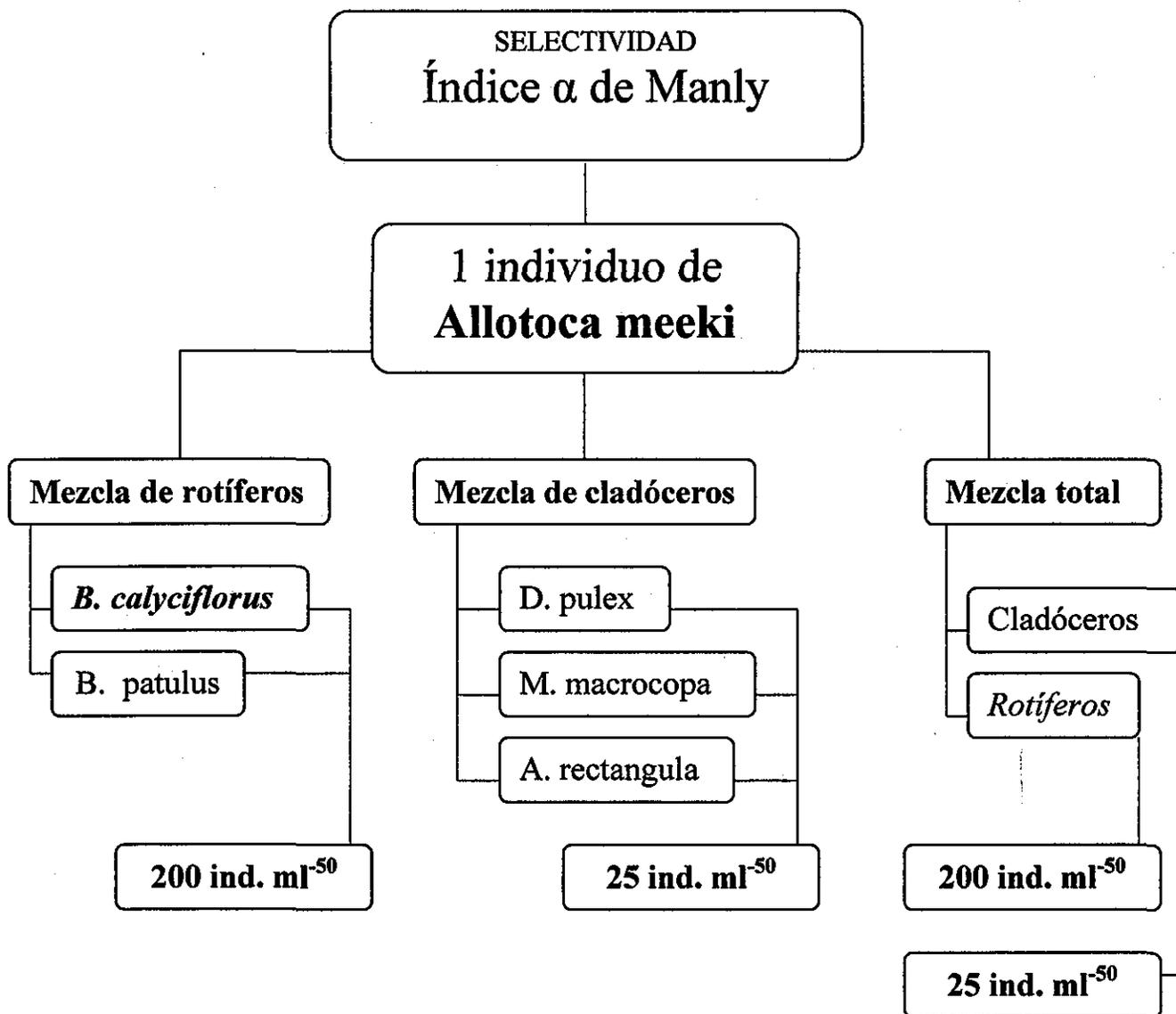


Figura 6.

Índice alfa de Manly (α)

Con este índice se puede medir la preferencia de presa por parte del depredador. Si el número de presas consumidas es pequeño comparado con aquellos disponibles (o si se están adicionando reemplazos como en experimentos de laboratorio)

$$\alpha_i = \frac{r_i}{n_i} \left[\frac{1}{\sum (r_j / n_j)} \right]$$

Donde:

α_i = alfa de Manly para la presa tipo i,

r_i, r_j = proporción de presas tipo i o j en la dieta (i y j = 1, 2, 3 ..., m)

n_i, n_j = proporción de presas tipo i o j en el ambiente

m = número de tipos de presas posibles.

En caso de que:

$\alpha_i = 1 / m$. La alimentación es no selectiva.

$\alpha_i > 1 / m$. La especie i es preferida en la dieta.

$\alpha_i < 1 / m$, La especie i es evitada en la dieta.

Respuesta funcional. Este experimento fue realizado individualmente para cada una de las distintas especies antes mencionadas. Cuatro fue el número de replicas utilizadas, con un volumen de 50 ml. En cada uno de dichos vasos, se coloco solo una larva de pez. La concentración de presas incremento según las especies empleadas de 12 a 1200 (Fig 7).

El criterio empleado para el diseño antes mencionado fue el número de presas de cada especie que el pez podía consumir durante los 45 minutos que duro el experimento. Una vez mas se repitió este experimento cada semana durante las primeras siete semanas de vida del pez.

Para comparar las distintas respuestas, se realizaron gráficas utilizando la siguiente fórmula (Rothhaupt, 1990):

$$y = \frac{ax}{(b + x)}$$

Donde "x" es el número de presa ofrecida, "y" es el número de presa consumida, a es la intercepción de "y" y "b" es la pendiente.

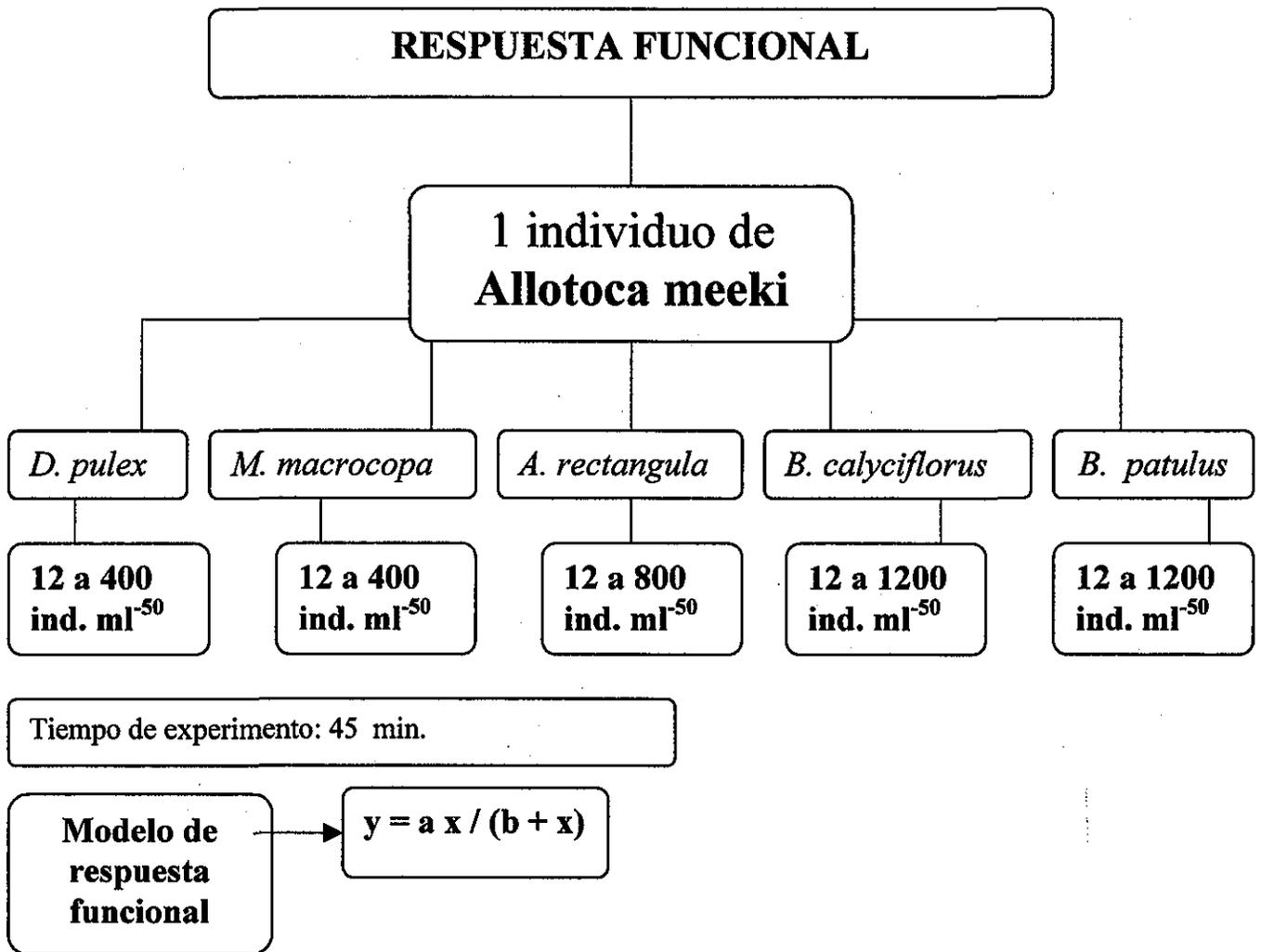


Figura 7.

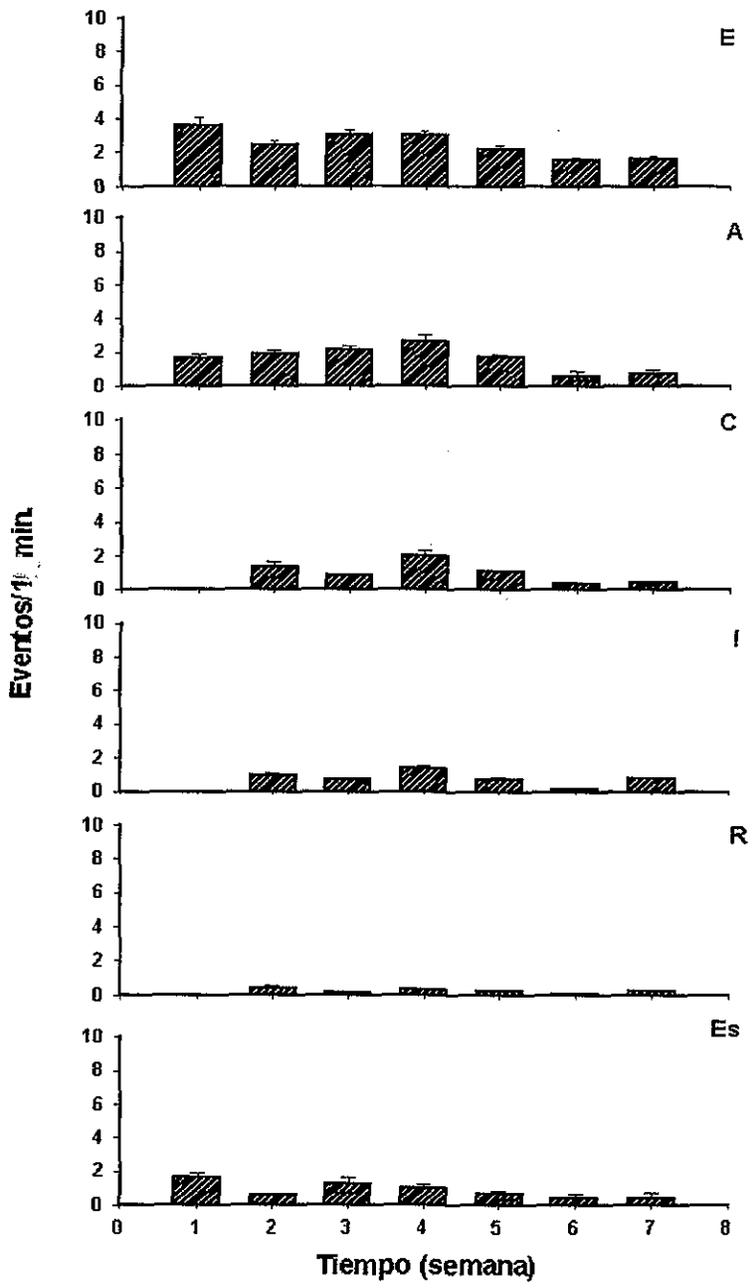
6 RESULTADOS

6.1. Comportamiento general

Las pruebas de comportamiento realizadas durante siete semanas en la etapa larval del pez *Allotoca meeki* están basadas en observaciones de encuentros (E), ataques (A), capturas (C), ingestión (I), rechazos (R) y escapes (Esc), realizadas en 5 especies distintas de zooplancton (*Daphnia pulex*, *Moina macrocopa*, *Alona rectangula*, *Brachionus calyciflorus* y *Brachionus patulus*). En general se observa que las crías de *A. meeki* presentan una mejor capacidad para manipular presas de menor tamaño durante sus primeras semanas de vida, logrando un gran número de ingestiones en relación al número de encuentros, especialmente el caso de *B. calyciflorus* ($I = 0$ a 0.60 ± 0.17). Cuando *A. meeki* se alimenta de *B. patulus*, el número de ingestiones es muy bajo ($I = 0.03 \pm 0.03$ a 0.20 ± 0.12). Los resultados obtenidos con relación a la presa de mayor tamaño *Daphnia pulex* muestran diferencias en el comportamiento alimenticio de *A. meeki*. El gran tamaño de estas presas implica que el pez tenga dificultades para su captura. Si bien el número de encuentros aumenta notablemente, la ingestión es mínima y la proporción I/E es también muy baja ($I/E = 0$ a 0.46 ± 0.0). Con respecto a presas de tamaño intermedio, se encontró que la proporción entre ingestiones y encuentros de *M. macrocopa* varía de 0.30 ± 0 en la primer semana a 0.78 ± 0 en la semana 7. En cambio, utilizando a *A. rectangula* como presa encontramos que la proporción I/E varió de 0.38 ± 0 en la séptima semana a 0.92 ± 0.01 en la cuarta semana.

6.2. Comportamiento por tipo de presa

El intervalo de encuentros, con respecto a los neonatos de *D. pulex*, ocurrió entre un intervalo de 1.55 ± 0.12 a 3.56 ± 0.55 . Los ataques también comenzaron a disminuir conforme avanzaban las semanas teniendo un valor mínimo de 0.6 ± 0.27 y un máximo de 2.66 ± 0.4 . Las capturas y las ingestiones fueron muy bajas en las primeras dos semanas, ya que no ocurrió ninguna, aunque el valor máximo fue de 2.02 ± 0.26 en cuanto a capturas y 1.38 ± 0.12 ingestiones ambos en la misma semana (Figura 8).



TESIS CON FALLA DE ORIGEN

Figura 8.

La figura muestra el número de veces que ocurrieron los diferentes eventos que forman parte del comportamiento alimenticio de un pez depredador *Allotoca meeki* utilizando como presa a neonatos de *D. pulex* en relación al tiempo. Se observan (E) encuentros; (A) ataques; (C) capturas; (I) ingestiones; (R) rechazos y (Es) escapes.

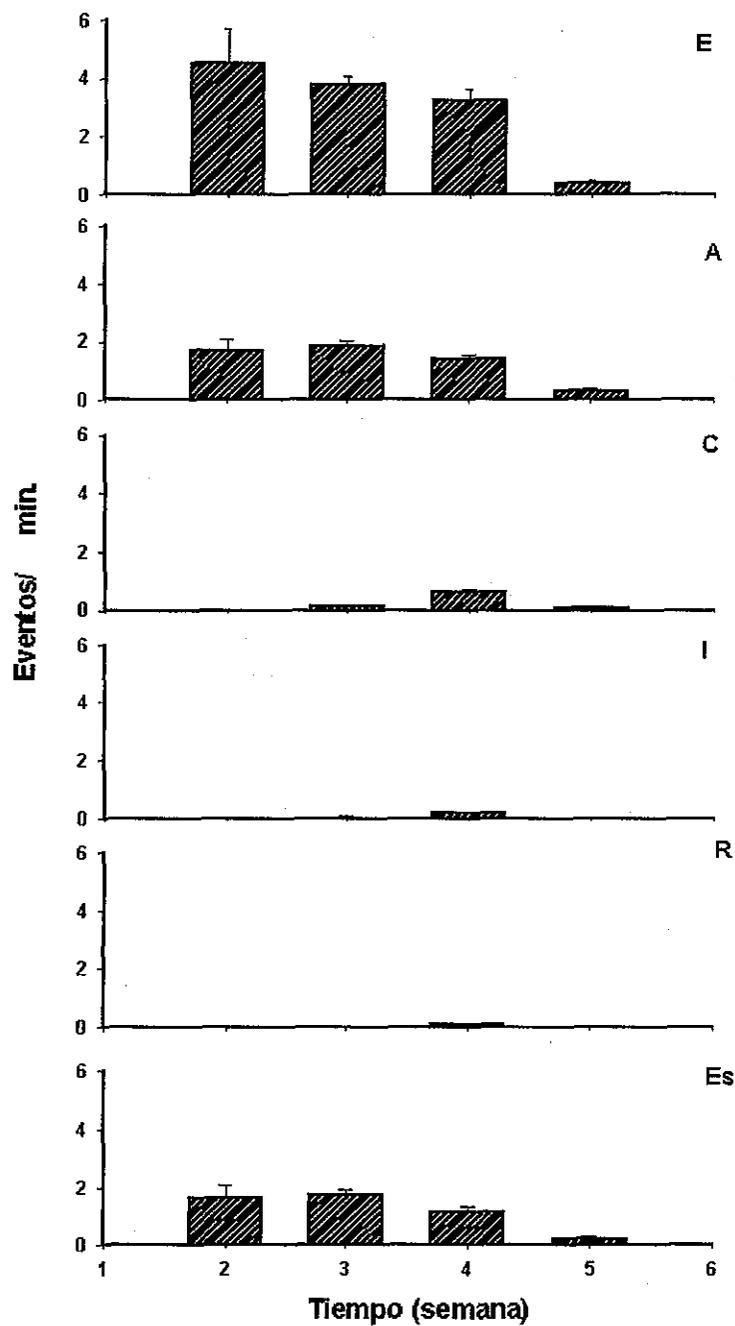


Figura 9.

La figura muestra el número de veces que ocurrieron los diferentes eventos que forman parte del comportamiento alimenticio de un pez depredador *Allotoca meeki* utilizando como presa a *D. pulex* adulta, con relación al tiempo. Se observan (E) encuentros; (A) ataques; (C) capturas; (I) ingestiones; (R) rechazos y (Es) escapes.

La relación entre A/E de *Allotoca meeki* y neonatos de *Daphnia pulex* varió en un intervalo de $(0.38 \pm 0.02$ a $0.89 \pm 0.01)$. Mientras que el intervalo en la proporción C/A fue de $(0.50 \pm 0.01$ a $1)$. El valor mas bajo en la proporción entre I/E fue de 0 y el más alto de 0.46 ± 0.0 . Finalmente la relación entre I/C presentó datos entre $(0$ y $0.95 \pm 0.01)$ (Figura 10). Por otro lado la probabilidad de ataque de *A. meeki* con *D. pulex* adulta, tubo un intervalo de 0.37 ± 0 a 0.72 ± 0 . La proporción entre captura y ataque C/A vario en un intervalo de 0 a 0.43 ± 0 . La probabilidad de ingestión sobre encuentro fue muy baja ($I/E = 0$ a 0.13 ± 0) mientras que sobre capturas fue de 0 a 0.49 ± 0.02 (Figura 11).

Los datos obtenidos con *Allotoca meeki* utilizando a *Moina macrocopa* como presa permiten decir que esta última es una especie fácil de manipular. El número de encuentros fue aumentando conforme avanzaron las semanas ($E = 1.8 \pm 0.07$ en la segunda semana a $E = 3.68 \pm 0.15$ en la sexta). Los ataques, mostraron la misma tendencia que en los encuentros aumentando de la semana 2 a la 6 en un intervalo de $(1.4 \pm 0.33$ a $3.08 \pm 0.55)$. Tanto en las capturas como en las ingestiones, la cría de pez mostró un incremento en el número de eventos con relación a las semanas ($C = 0.94 \pm 0.12$ a 2.88 ± 0.52 ; $I = 0.8 \pm 0.1$ a 2.72 ± 0.44). Finalmente los rechazos y los escapes ocurrieron muy raramente. El intervalo de valores de R fue desde 0 hasta 0.28 ± 0.1 mientras que el de los escapes $0 \leq \text{Esc} \leq 1$ (Figura 12).

La relación entre A/E de *Allotoca meeki* y *Moina macrocopa* varió en un intervalo de $(0.66 \pm 0$ a $0.82 \pm 0)$. Mientras que el intervalo en la proporción C/A fue de $(0.51 \pm 0$ a $1)$. El valor mas bajo en la proporción entre I/E fue de 0.3 ± 0 y el más alto de 0.78 ± 0 . Finalmente la relación entre I/C presentó datos entre $(0.82 \pm 0.09$ y $1)$. Todos estos valores se pueden apreciar en la Figura 13.

Los resultados obtenidos con *Alona rectangula* como presa, permiten señalar que *Allotoca meeki* encontró en ella una especie con pocas dificultades de captura. Primeramente como se muestra en la Figura 14, el número de encuentros fue alto durante todas las semanas, aún cuando en semanas intermedias (2, 3 y 4) presentó una disminución. La semana con menor número de encuentros fue la quinta semana ($E = 1.52 \pm 0.26$), mientras que fue en la sexta semana cuando se encontró el valor mas alto ($E = 4.52 \pm 0.5$ veces). El menor número de

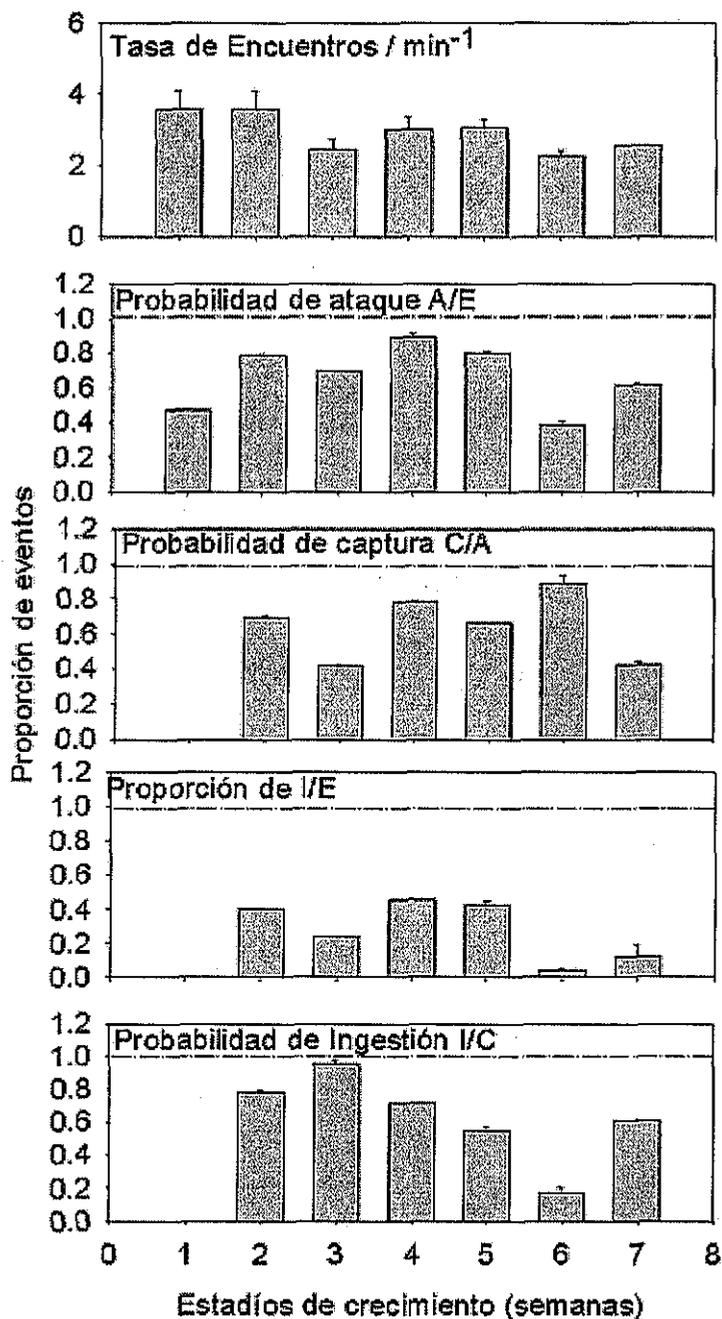


Figura 10. Se muestra la probabilidad de ocurrencia de los diferentes eventos (Tasa de encuentro; Ataques/ encuentros; Capturas/ ataques; Ingestiones / encuentros; Ingestiones/capturas) de *Allotoca meeki* con neonatos de *Daphnia pulex* a través de las primeras siete semanas de vida.

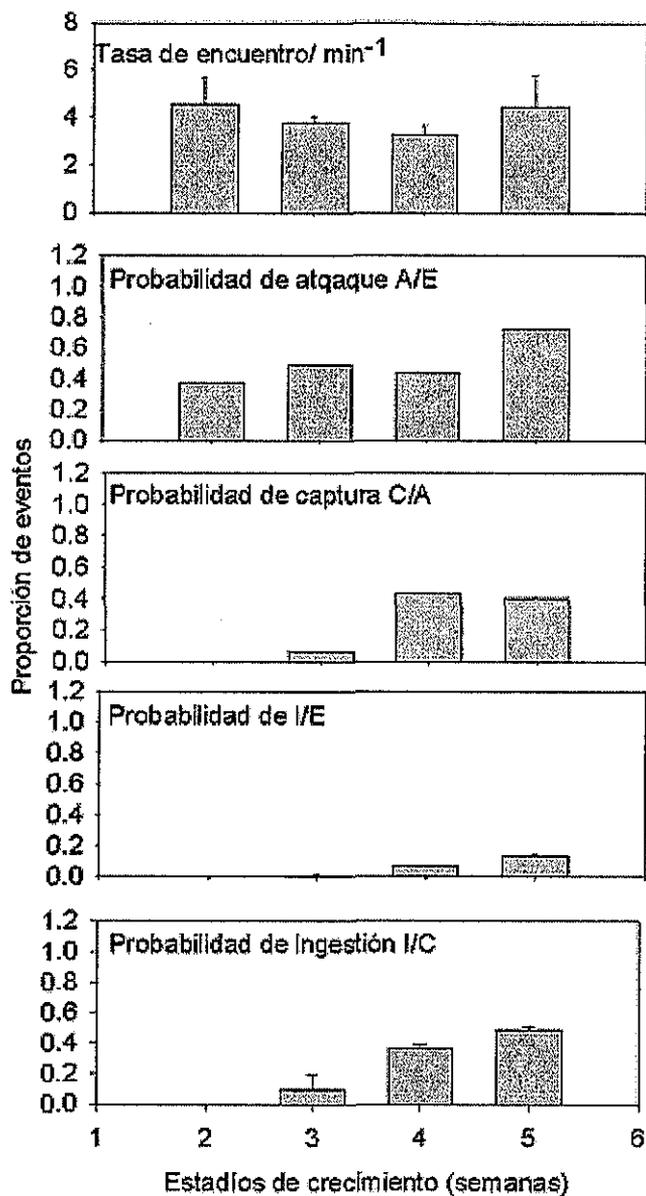
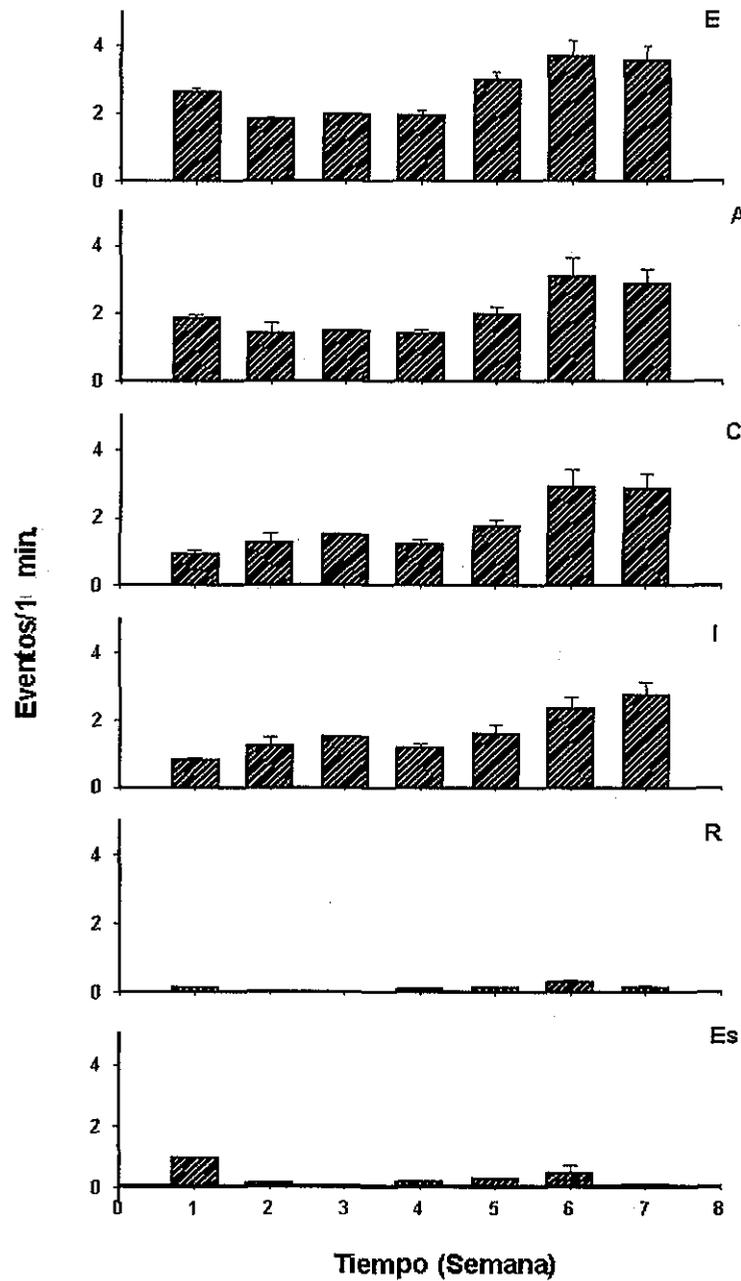


Figura 11. Se muestra la probabilidad de ocurrencia de los diferentes eventos (Tasa de encuentro; Ataques/ encuentros; Capturas/ ataques; Ingestiones / encuentros; Ingestiones/capturas) de *Allotoca meeki* con adultos de *Daphnia pulex* a través de las primeras siete semanas de vida.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 12.

La figura muestra el número de veces que ocurrieron los diferentes eventos que forman parte del comportamiento alimenticio de un pez depredador *Allotoca meeki* utilizando como presa a *Moina macrocopa* con relación al tiempo. Se observan (E) encuentros; (A) ataques; (C) capturas; (I) ingestiones; (R) rechazos y (Es) escapes.

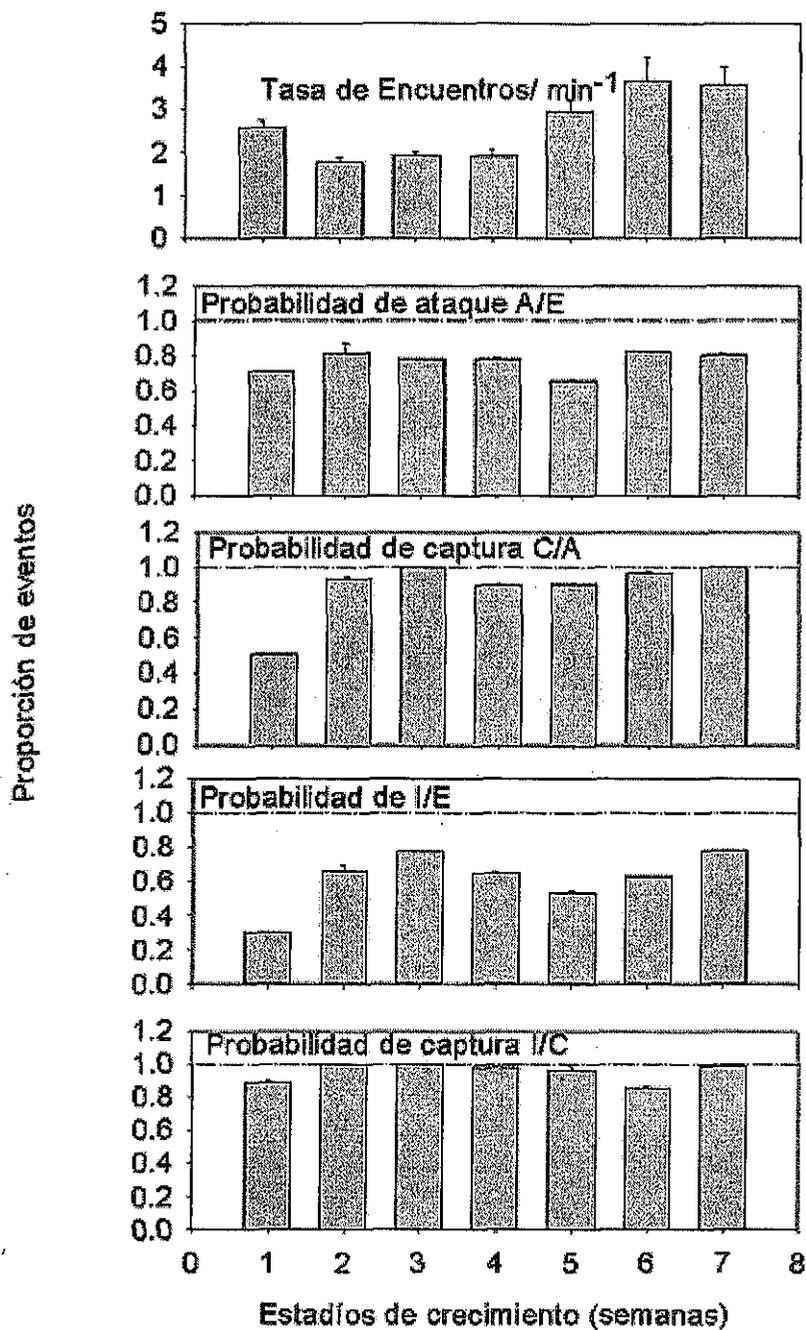


Figura 13. Se muestra la probabilidad de ocurrencia de los diferentes eventos (Tasa de encuentro; Ataques/ encuentros; Capturas/ ataques; Ingestiones / encuentros; Ingestiones/capturas) de *Allotoca meeki* con *Moina macrocopa* a través de las primeras siete semanas de vida.

ataques ocurrió en la semana 1 ($A = 0.5 \pm 0.1$), en cambio, el mayor número de ataques ocurrió durante la semana 6 ($A = 4.16 \pm 0.5$). En lo que se refiere al número de capturas y de ingestiones, la tendencia fue la misma que en los ataques. En la semana 1 estos dos eventos tuvieron su dato más bajo con $C = 0.45 \pm 0.05$; $I = 0.35 \pm 0.05$, mientras que en la semana 6 hubo el mayor número de capturas y de ingestiones con 4.16 ± 0.5 ocurrencias de ambos eventos.

En la figura 15, es posible observar que en la proporción entre ataques y encuentros existió un intervalo de $0.40 \pm 0.0 \leq A/E \leq 0.92 \pm 0.01$. La proporción entre capturas y ataques varió de 0.90 ± 0.09 a 1.00 . Por otro lado la proporción entre ingestiones y encuentros fue bastante baja en algunas semanas como la séptima ($C/A = 0.38 \pm 0.0$), aunque en la sexta, fue de 0.92 ± 0.01 . Finalmente la proporción entre ingestiones y capturas fue de 1 en cuatro de las siete semanas, mientras que en la quinta semana fue la menor ($I/C = 0.82 \pm 0.09$).

Allotoca meeki presentó un número reducido de encuentros con respecto a *Brachionus calyciflorus* durante la primer semana. Éste evento ocurrió 1.20 ± 0.13 veces y disminuyó gradualmente en la última semana ($E = 0.76 \pm 0.1$). En los siguientes eventos la tendencia fue la misma durante la primer semana: hubo un mayor número de ataques, capturas e ingestiones todas ellas con 0.72 ± 0.20 ocurrencias. Finalmente también en esos tres eventos los valores más bajos aparecieron durante la semana 3 ($A = 0.02 \pm 0.02$; $C = 0.02 \pm 0.02$; $I = 0$) (Figura 16).

La proporción entre ataques y encuentros de *A. meeki* y *Brachionus calyciflorus* varió entre 0.01 ± 0.01 durante la tercer semana y 0.60 ± 0.06 en la primer semana. Se presentó una proporción entre capturas y ataques de 0.90 ± 0.09 a 1 . La proporción entre ingestiones y encuentros comenzó siendo medianamente alta en la primer semana ($I/E = 0.75 \pm 0.08$), pero disminuyó hasta 0.00 en la semana tres. Por último la proporción entre ingestiones y capturas varió de 0.65 ± 0.14 a 0 (Figura 17).

Para las pruebas con *Brachionus patulus* los distintos valores también fueron bajos. Los encuentros entre *A. meeki* y *B. patulus* tuvieron cifras similares durante las diferentes

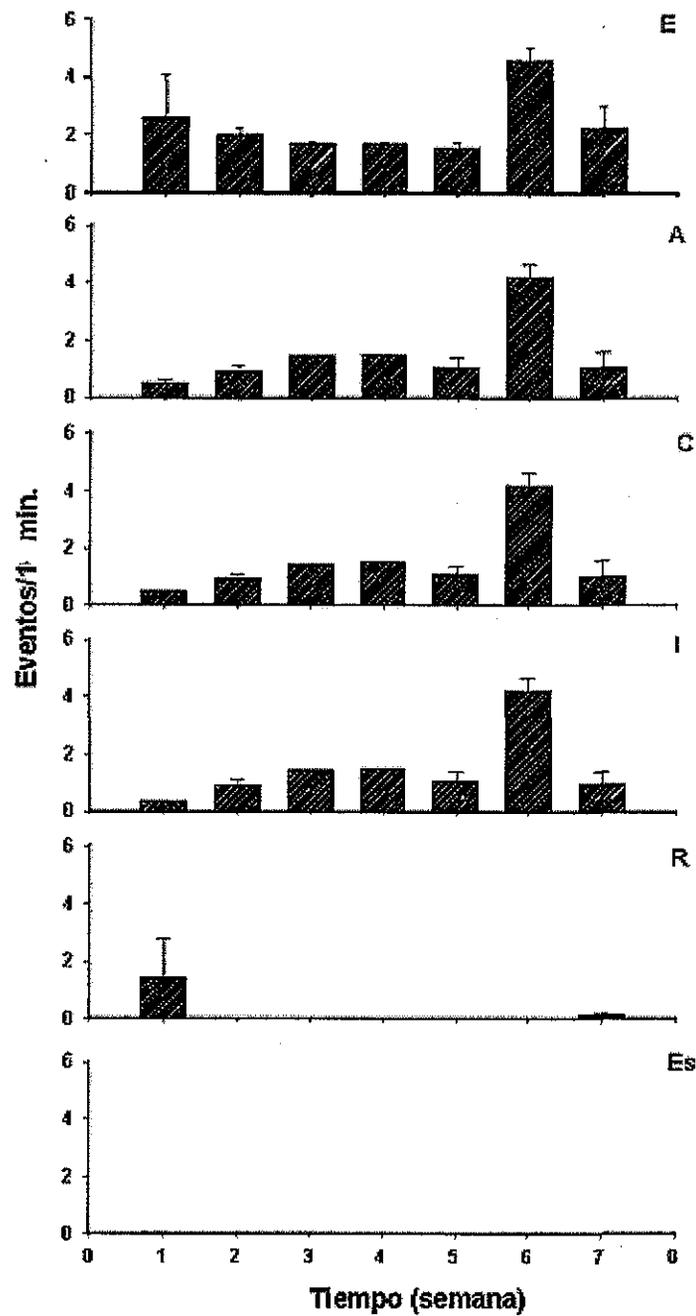


Figura 14.

La figura muestra el número de veces que ocurrieron los diferentes eventos que forman parte del comportamiento alimenticio de un pez depredador *Allotoca meeki* utilizando como presa a *Alona rectangulara* con relación al tiempo. Se observan encuentros(E); ataques(A); capturas(C); ingestiones (I); rechazos (R) y escapes (Es).

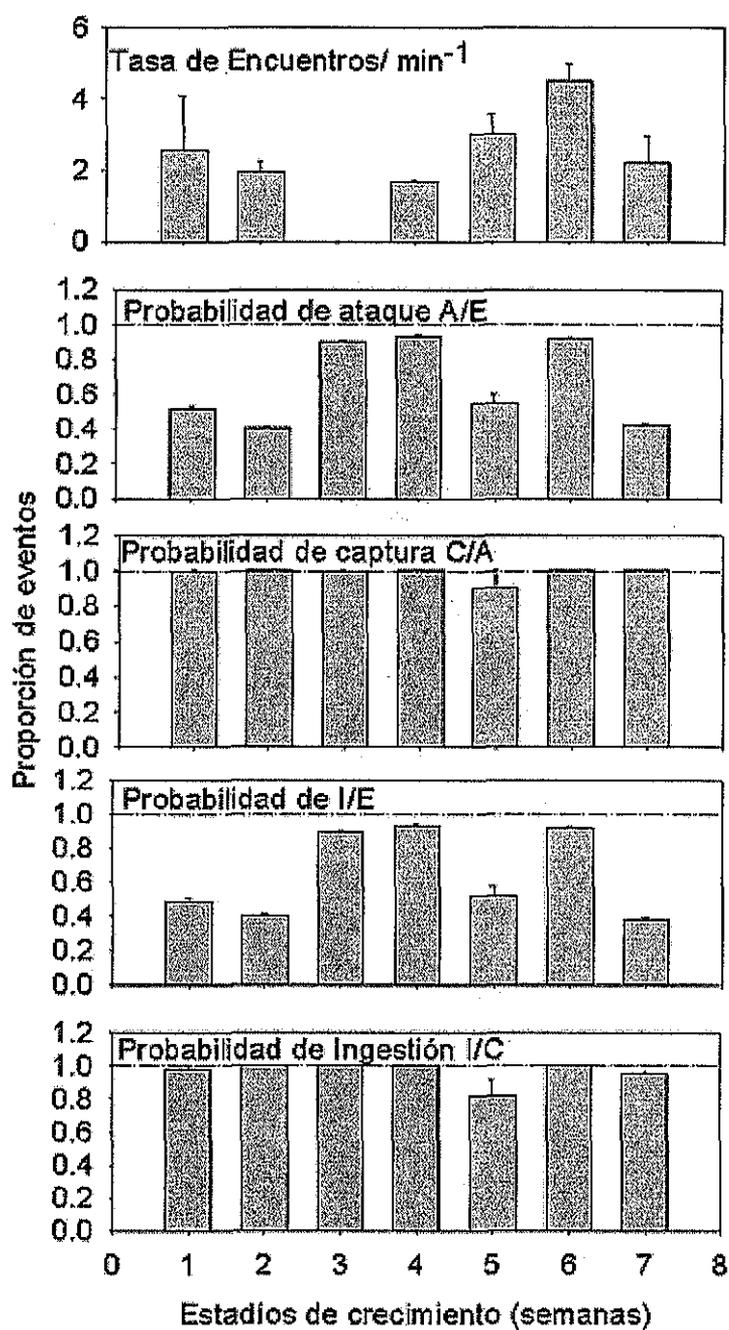


Figura 15. Se muestra la probabilidad de ocurrencia de los diferentes eventos (Tasa de encuentro; Ataques/ encuentros; Capturas/ ataques; Ingestiones / encuentros; Ingestiones/capturas) de *Allotoca meeki* con *Alona rectangulara* a través de las primeras siete semanas de vida.

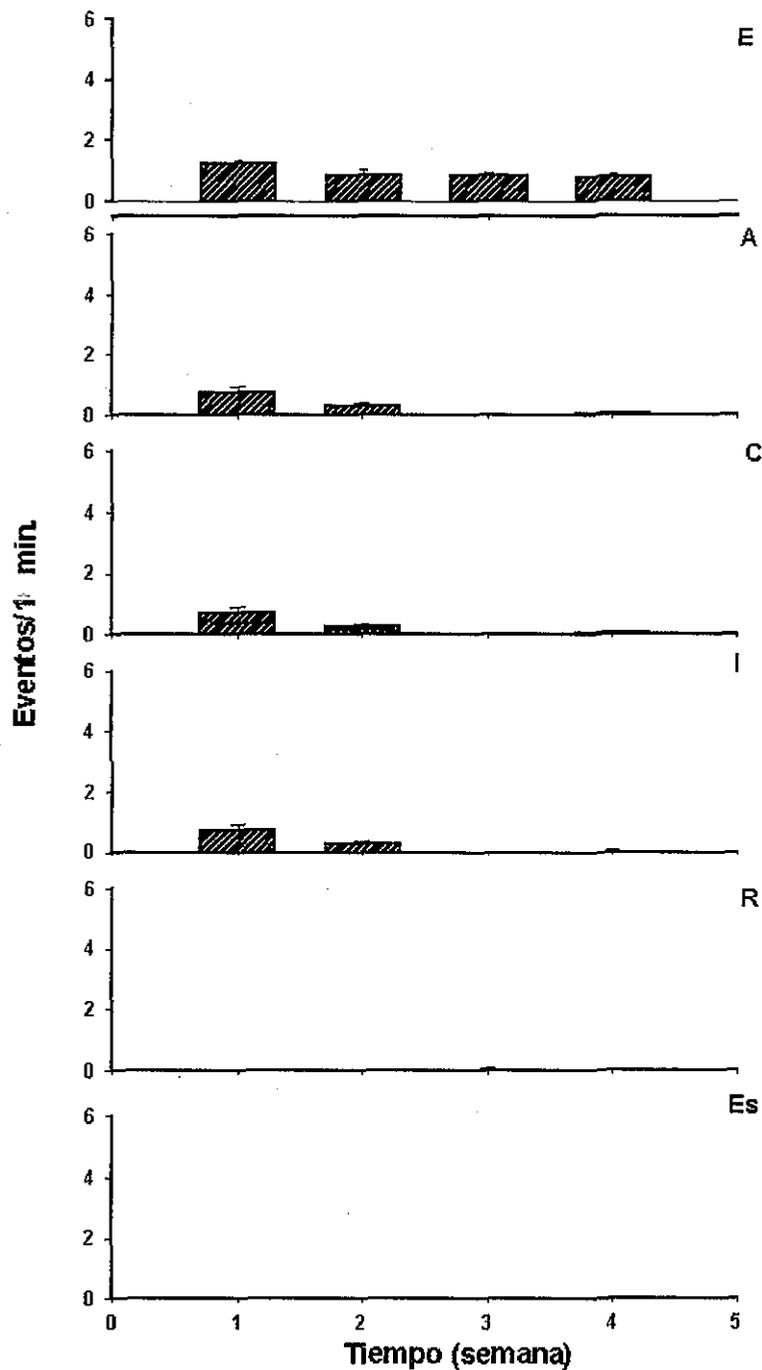


Figura 16.

La figura muestra el número de veces que ocurrieron los diferentes eventos que forman parte del comportamiento alimenticio de un pez depredador *Allotoca meeki* utilizando como presa a *Brachionus calyciflorus*, con relación al tiempo. Se observan (E) encuentros; (A) ataques; (C) capturas; (I) ingestiones; (R) rechazos y (Es) escapes.

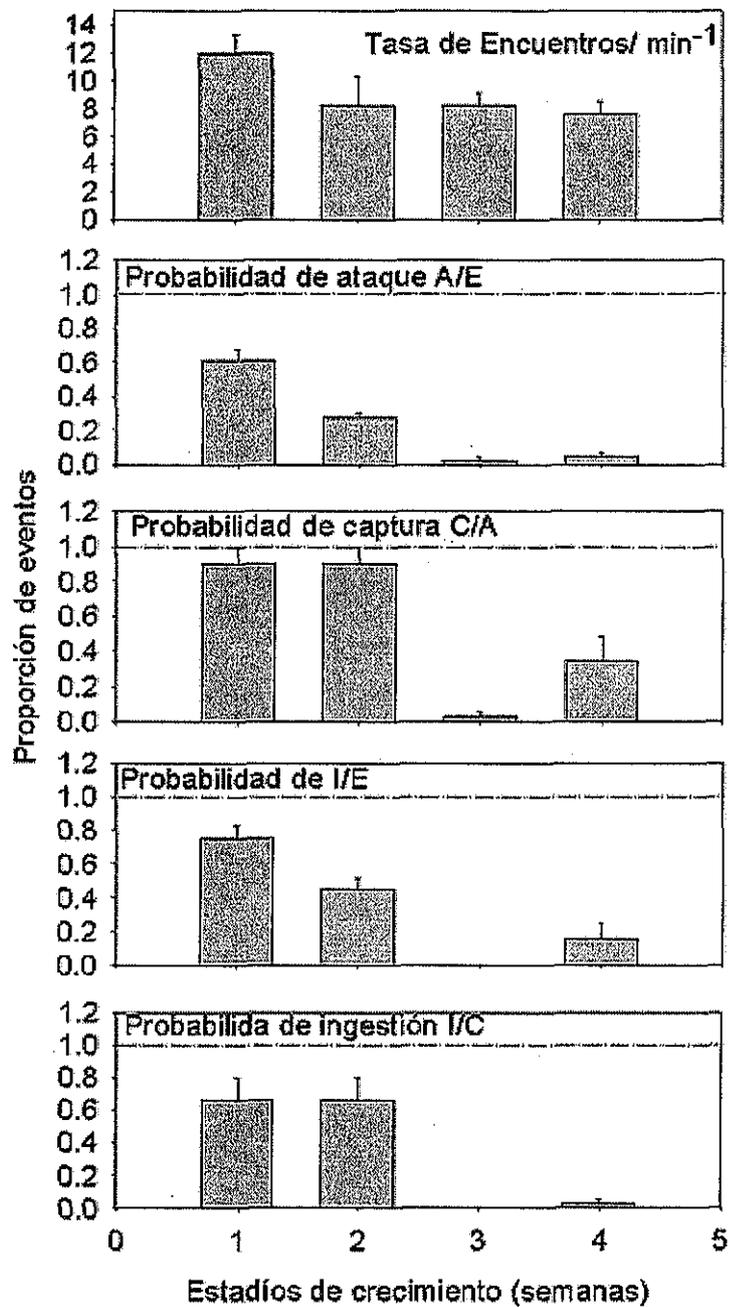


Figura 17. Se muestra la probabilidad de ocurrencia de los diferentes eventos (Tasa de encuentro; Ataques/ encuentros; Capturas/ ataques; Ingestiones / encuentros; Ingestiones/capturas) de *Allotoca meeki* con *Alona rectangulara* a través de las primeras siete semanas de vida.

semanas ($0.54 \pm 0.1 \leq E \leq 0.72 \pm 0.1$). Los ataques se incrementaron durante la segunda semana, pero volvieron a disminuir hacia la última semana de experimentación ($0.12 \pm 0.4 \leq A \leq 0.06 \pm 0.04$). Las capturas e ingestiones tuvieron la misma tendencia que los ataques y estuvieron en un intervalo de 0.06 ± 0.04 a 0.1 ± 0.03 y de 0.02 ± 0.02 a 0.1 ± 0.03 , respectivamente (Figura 18).

La proporción observada entre ataques y encuentros del depredador y la presa *Brachionus patulus* fue de 0.02 ± 0.02 a 0.27 ± 0.06 . Las capturas y los ataques dieron una proporción baja ($0.03 \pm 0.03 \leq C/A \leq 0.82 \pm 0.09$). En lo que se refiere a ingestiones, tanto en proporción con encuentros (I/E) como con capturas (I/C), los valores volvieron a ser bajos ($I/E = 0$ a 0.11 ± 0.03 ; $I/C = 0.02 \pm 0.2$ a 0.76 ± 0.1) (Figura 19).

6.3 Selectividad

En la figura 19, se presentan los resultados del índice de selectividad α de Manly utilizando las cinco presas. Las crías de pez *Allotoca meeki* presentan una tendencia por preferir a *M. macrocopa* con relación a las otras especies (*D. pulex*, *A. rectangula*, *B. calyciflorus* y *B. patulus*). Generalmente *A. meeki* muestra preferencias simultaneas por más de una presa a través de las distintas semanas (*A. rectangula* y/o *B. calyciflorus*). Así mismo cabe resaltar que las dos especies de tamaños más extremos, la menor y la mayor, son rechazadas a lo largo de las 7 semanas.

En la misma mezcla, empleando a todas las especies de presas, se determinó si hubo diferencias significativas en la selectividad durante distintas semanas para cada una de las especies mediante un análisis de varianza ANOVA. En la tabla 1 se pueden observar datos de cada una de las diferentes presas durante las semanas 1 a 3. Dichos resultados muestran que en el caso de *Daphnia pulex*, *Alona rectangula* y *Brachionus calyciflorus* si hubo diferencia significativa a través de las semanas mencionadas, en cambio para *Moina macrocopa* y *B. patulus* no existió.

En la tabla 2 también se puede observar el análisis de varianza ANOVA, de la selectividad para cada una de las cinco especies de zooplancton, durante las semanas 4 a 7. Lo que se

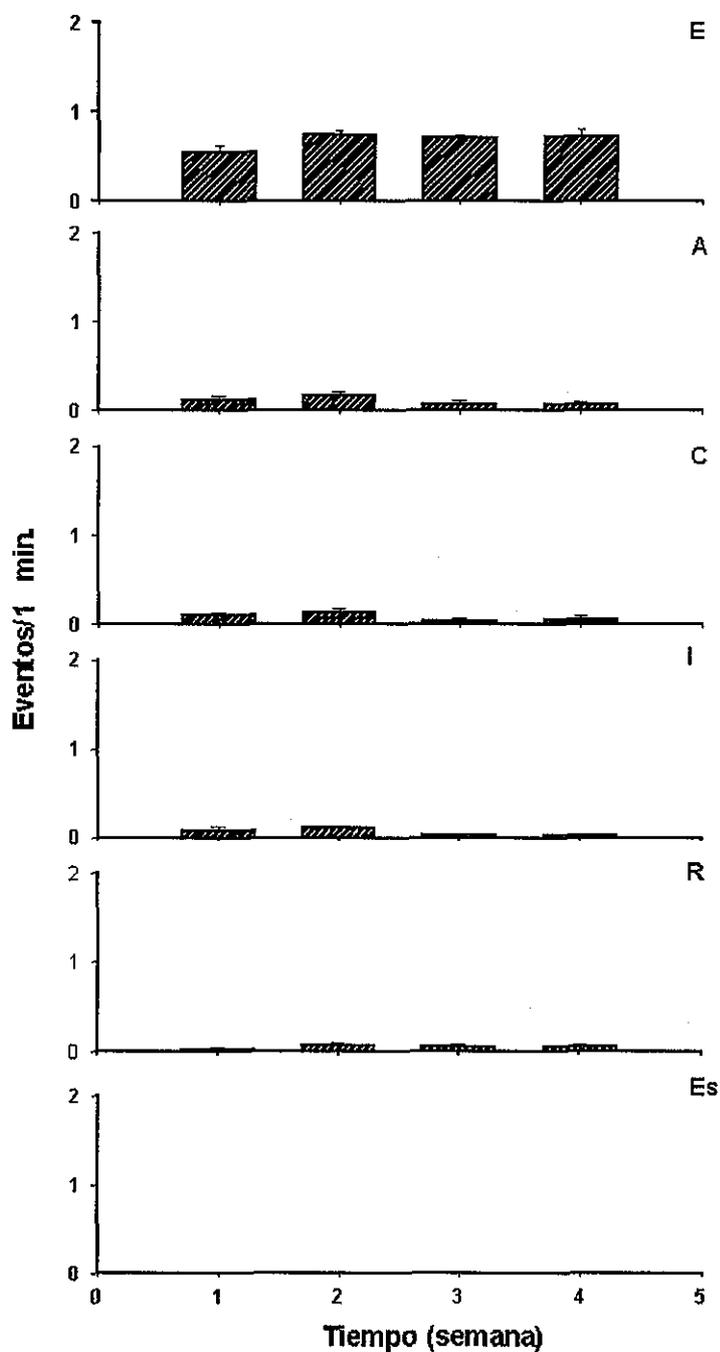


Figura 18.

La figura muestra el número de veces que ocurrieron los diferentes eventos que forman parte del comportamiento alimenticio de un pez depredador *Allotoca meeki* utilizando como presa a *Brachionus patulus*, con relación al tiempo. Se observan (E) encuentros; (A) ataques; (C) capturas; (I) ingestiones; (R) rechazos y (Es) escapes.

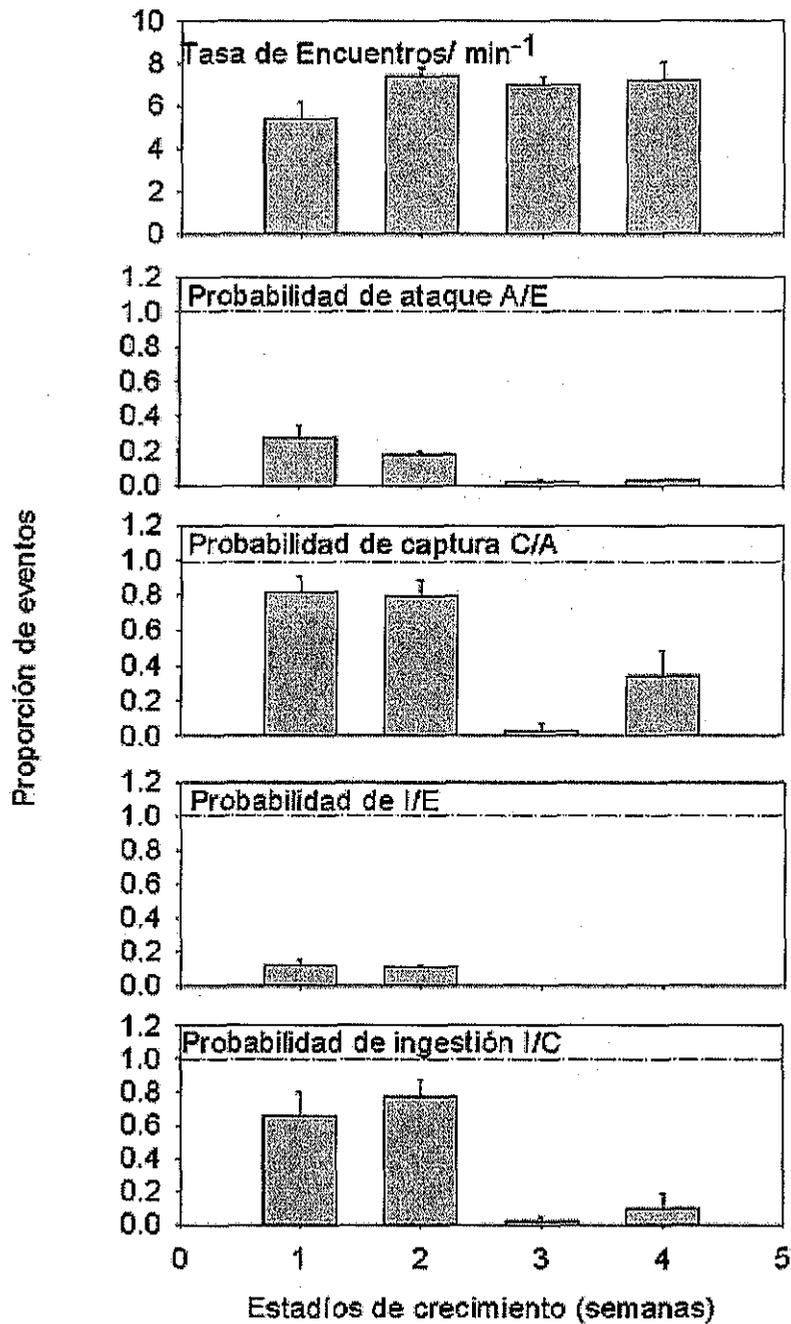


Figura 19. Se muestra la probabilidad de ocurrencia de los diferentes eventos (Tasa de encuentro; Ataques/ encuentros; Capturas/ ataques; Ingestiones / encuentros; Ingestiones/capturas) de *Allotoca meeki* con *Brachionus calyciflorus* a través de las primeras siete semanas de vida.

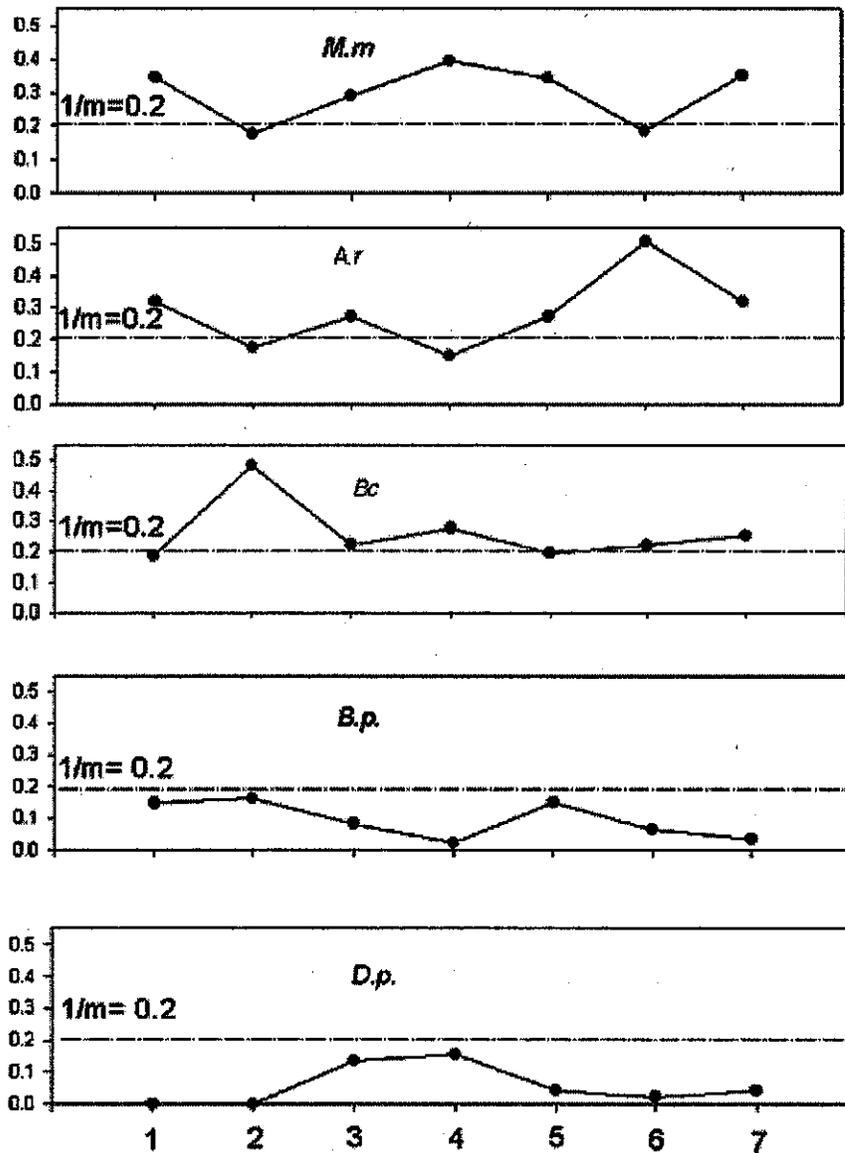


Figura 20. Selectividad de *Allotoca meeki* en presencia de cinco presas distintas de zooplancton (*Daphnia pulex*; *Moina macrocopa*; *Alona rectangularis*; *Brachionus calyciflorus*; *Brachionus patulus*). Se puede ver señalado, con la línea punteada el valor de $1/m$, que indica si hubo preferencia o no.

Tabla 1.

Se muestran los análisis estadísticos (ANOVA) para determinar la diferencia significativa entre las primeras semanas de vida (1, 2 y 3) de la cría de *Allotoca meeki* con respecto a la prueba de selectividad. De arriba abajo, *Daphnia pulex*, *Moina macrocopa*, *Alona rectangula*, *Brachionus calyciflorus* y *Brachionus patulus*. En la tabla se señala Grados de libertad(df); Suma de cuadrados(SS; promedio de cuadrados(Ms) y distribución de f (F). $P < 0.05 = *$; $P < 0.01 = **$; $P < 0.001 = ***$; $P > 0.05 = ns$ (No significativo)

Especie	Variable	Df	SS	MS	F
<i>D. pulex</i>	Semanas	2	0.048	0.02	6.22 *
	Error	9	0.035	0.00	
M. macrocopa	Semanas	2	0.023	0.01	0.69 ns
	Error	9	0.153	0.02	
<i>A. rectangula</i>	Semanas	2	0.067	0.03	5.43 *
	Error	9	0.055	0.01	
B. calyciflorus	Semanas	2	0.138	0.07	8.02 **
	Error	9	0.077	0.01	
<i>B patulus</i>	Semanas	2	0.065	0.03	3.08 ns
	Error	9	0.095	0.01	

Tabla 2.

Se muestran los análisis estadísticos (ANOVA) para determinar la diferencia significativa entre las semanas de vida 4, 5, 6 y 7, de la cría de *Allotoca meeki* con respecto a la prueba de selectividad. De arriba abajo, *Daphnia pulex*, *Moina macrocopa*, *Alona rectangula*, *Brachionus calyciflorus* y *Brachionus patulus*. En la tabla se señala Grados de libertad (df); Suma de cuadrados (SS); promedio de cuadrados (Ms) y distribución de f(F). $P < 0.05 = *$; $P < 0.01 = **$; $P < 0.001 = ***$.

Especie	Variable	Df	SS	MS	F
<i>D. pulex</i>	Semanas	3	0.046	0.02	7.58**
	Error	12	0.024	0.00	
M. macrocopa	Semanas	3	0.111	0.04	3.54 *
	Error	12	0.126	0.01	
<i>A. rectangula</i>	Semanas	3	0.254	0.08	11.27***
	Error	12	0.090	0.01	
B. calyciflorus	Semanas	3	0.010	0.00	6.31**
	Error	12	0.006	0.00	
<i>B patulus</i>	Semanas	3	0.063	0.02	10.46 **
	Error	12	0.024	0.00	

encontró es que entre las últimas 4 semanas si hubo diferencia significativa con todas las diferentes especies.

La mezcla realizada únicamente con las dos especies de rotíferos muestra que el pez tiene una preferencia por *B. calyciflorus* en las primeras tres semanas. En cambio, en las siguientes cuatro semanas no parece tener una preferencia particular por alguna de ellas, ya que se presenta una alternancia en los valores del índice (Figura 20).

Por otro lado en la mezcla con cladóceros, el pez *A. meeki* muestra preferencia simultanea por dos de las especies, por *M. macrocopa* a lo largo de todas semanas y por *A. rectangula* en 5 de las siete semanas. En cambio *D. pulex*, según el índice de preferencia α de Manly, es una presa rechazada por la cría de pez (Figura 21).

6.4 Respuesta funcional

Los resultados con las distintas especies muestran una tendencia general en la que el número de ingestiones es mayor a medida que aumenta la densidad de presas: *D. pulex* (Fig. 22a), *M. Macrocopa* (Fig. 23), *A. rectangula* (Fig. 24), *B. calyciflorus* (Fig. 25) y *B. patulus* (Fig. 26). En el caso particular de los tres cladóceros (*D. pulex*, *M. macrocopa* y *A. rectangula*) las crías de *Allotoca meeki* alcanzaron un número máximo de ingestiones, (Número máximo consumido en un lapso de 45 minutos *D. pulex*: 25 ind.; *M. macrocopa*: 80; *A. rectangula*: 400 aprox.) el cual se mantuvo estable aun cuando se aumentó la densidad de presas en el ambiente. En cambio, en el caso de los rotíferos *B. calyciflorus* y *B. patulus* aparentemente no se alcanza un punto de estabilidad en cuanto al número de organismos consumidos con respecto a las distintas concentraciones de presas ofrecidas (*B. calyciflorus*: 542 y *B. patulus*; 437 aprox.).

En la figura 27, se puede apreciar una relación existente entre el incremento de tamaño de las presas y la disminución de ingestiones. Ambas gráficas muestran los datos de la segunda y séptima semana de vida de *Allotoca meeki*.

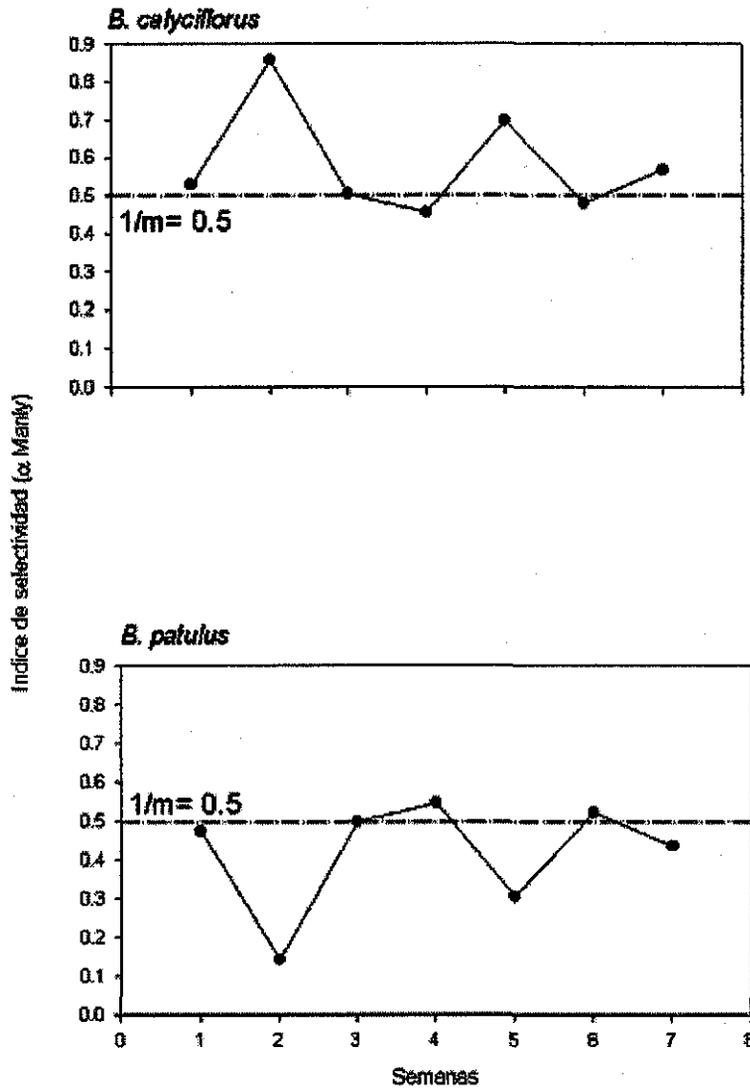


Figura 21. Selectividad de *Allotoca meeki* en presencia de dos presas distintas de rotíferos (*Brachionus calyciflorus*; *Brachionus patulus*). Se puede ver señalado con la línea punteada el valor de $1/m$, que indican si hubo preferencia o no.

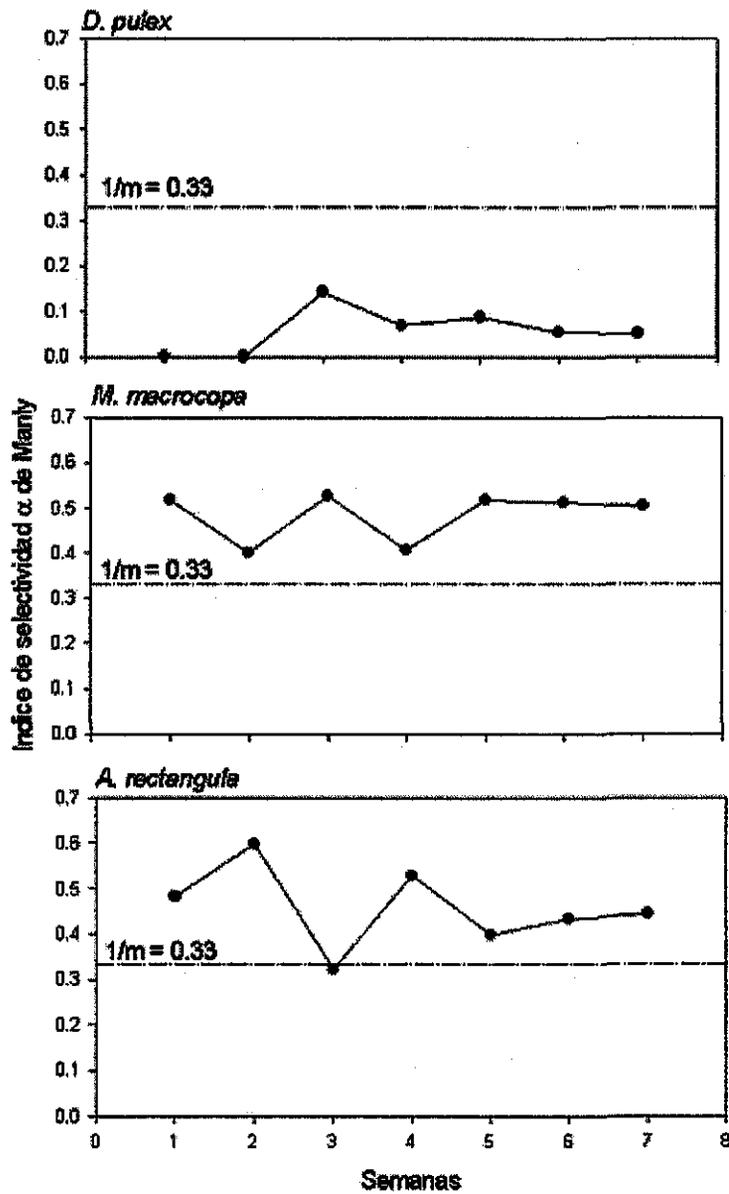


Figura 22. Selectividad de *Allotoca meeki* en presencia de tres presas distintas de cladóceros (*Daphnia pulex*; *Moina macrocopa*; *Alona rectangula*). Se puede ver señalado con la línea punteada el valor de $1/m$, que indica si hubo preferencia o no.

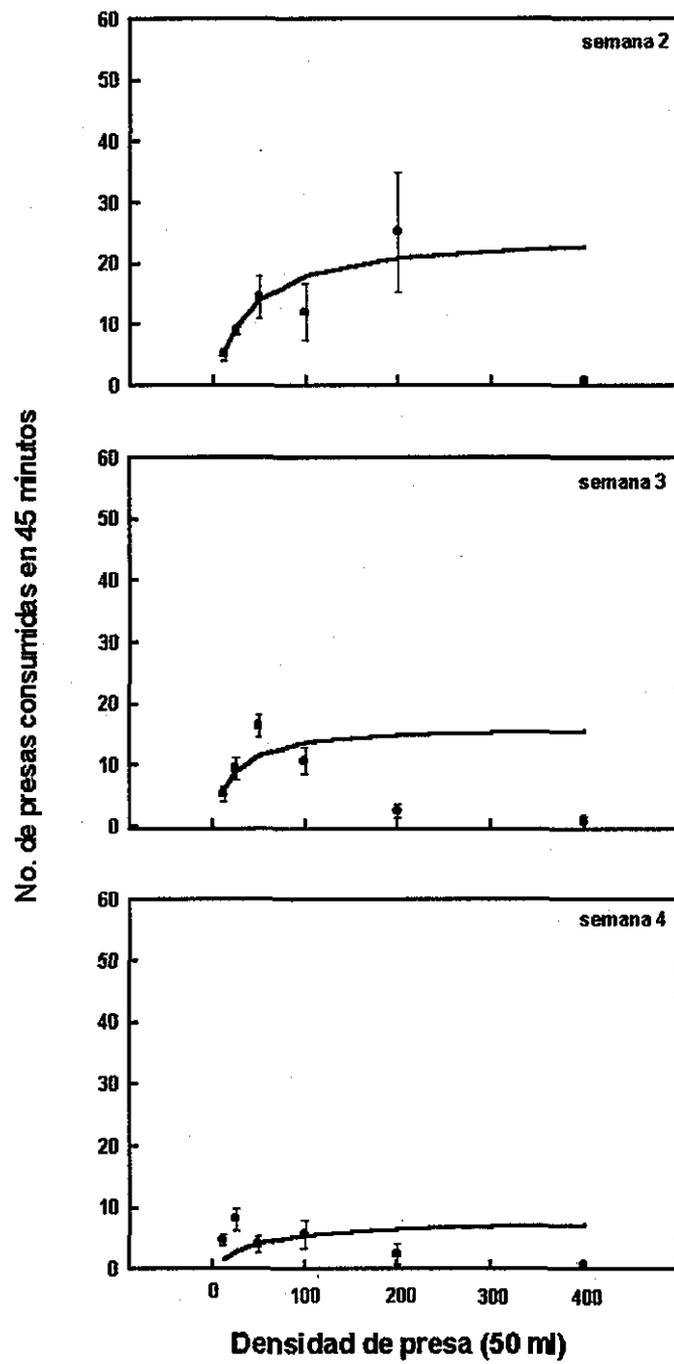


Figura 22 a.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

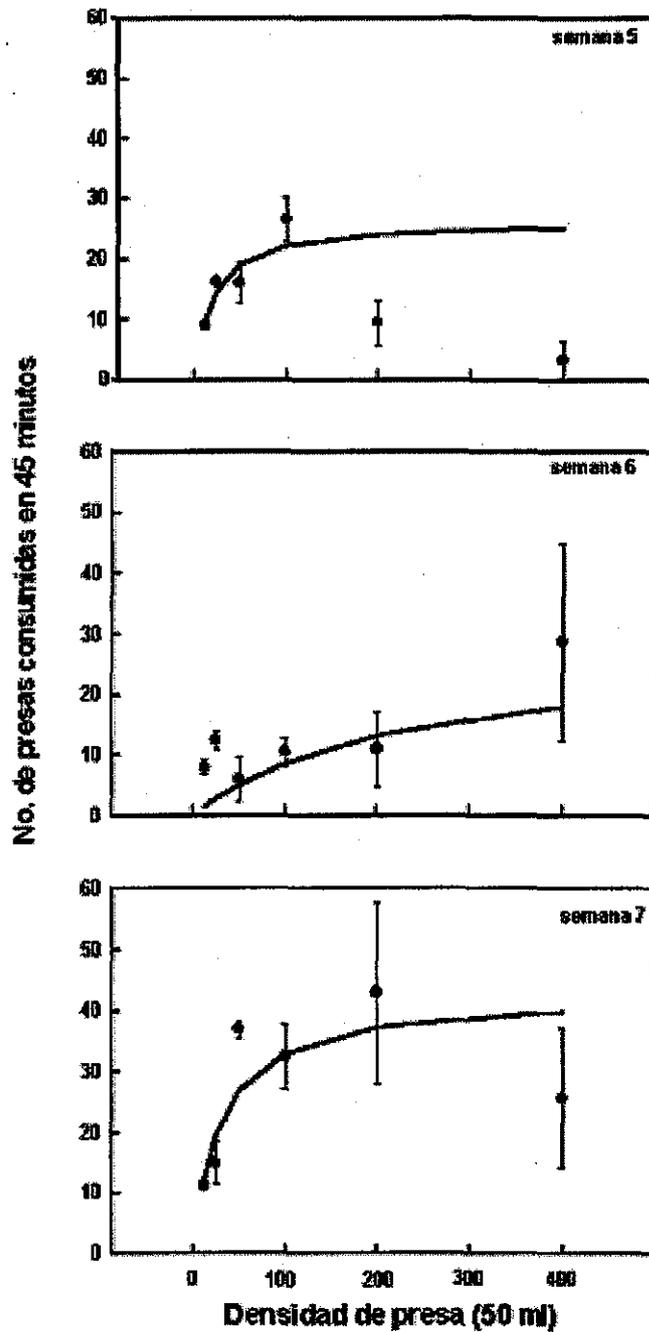


Figura 22 a.

Muestra las respuestas funcionales de *Allotoca meeki* utilizando como presa a *Daphnia pulex* en donde es posible observar la variación de presas consumidas durante las primeras siete semanas de vida del pez.

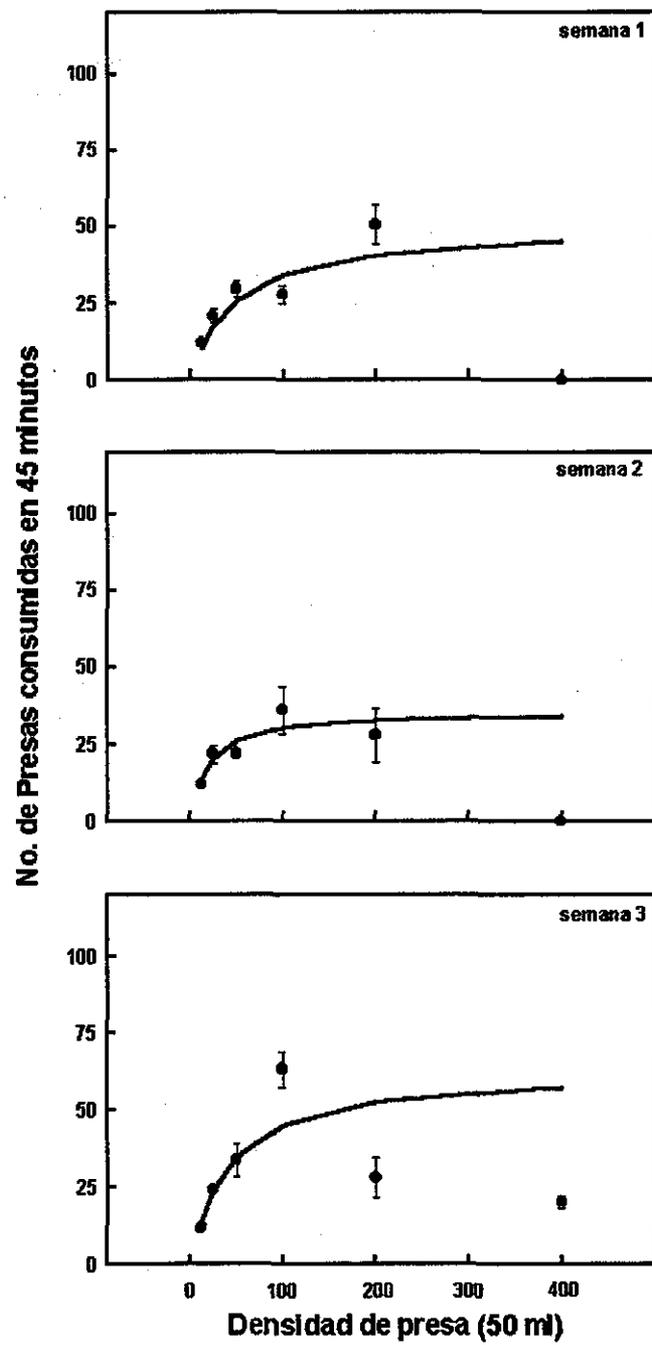


Figura 23.

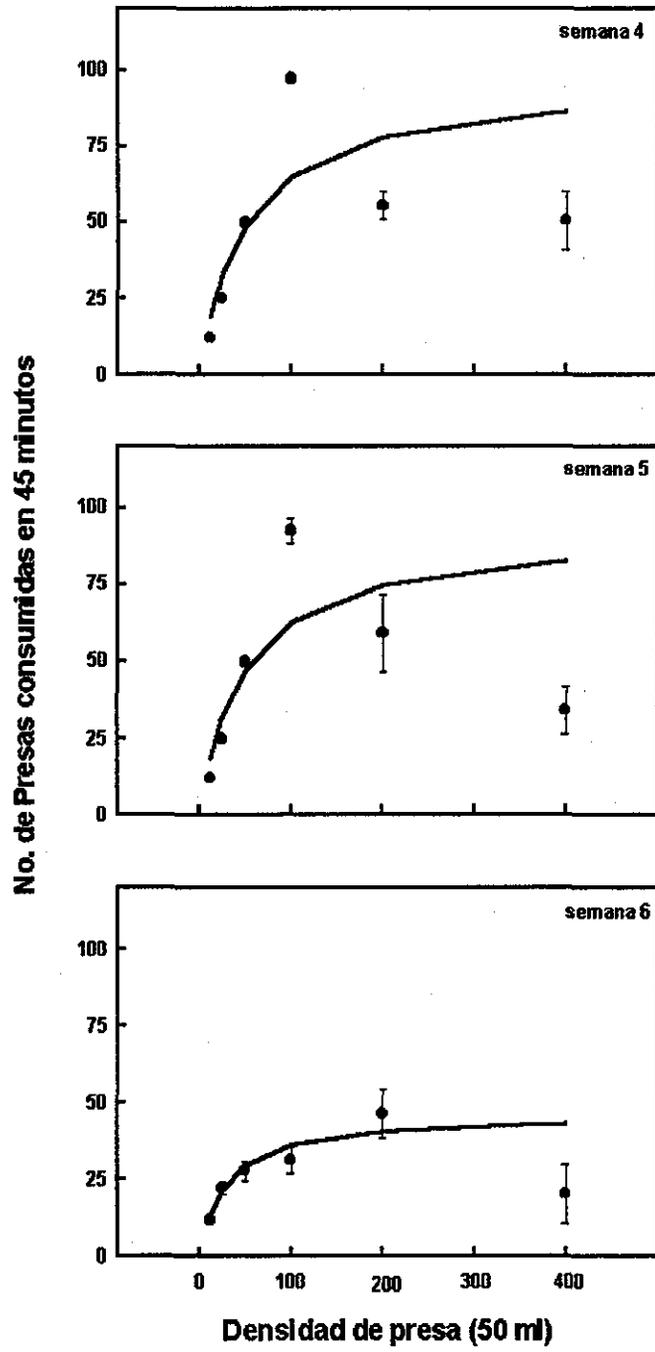


Figura 23.

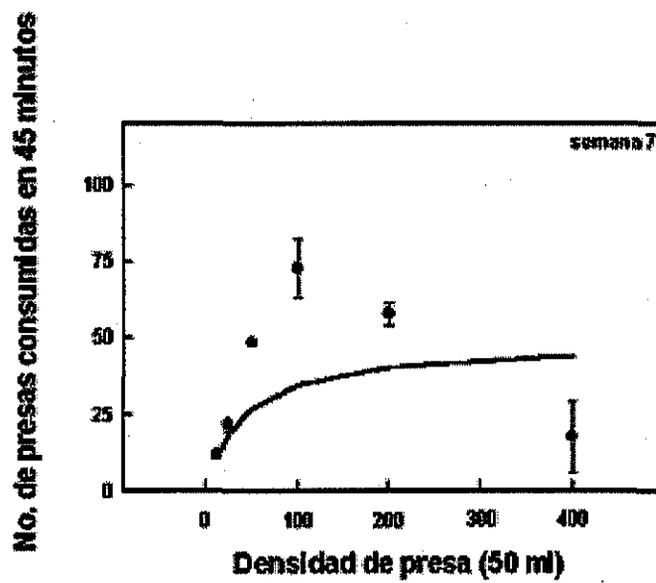


Figura 23. Muestra las respuestas funcionales de *Allotoca meeki* utilizando como presa a *Moina macrocopa*. En esta figura es posible observar el cambio de concentraciones de presa ingeridas durante las primeras siete semanas de vida del pez.

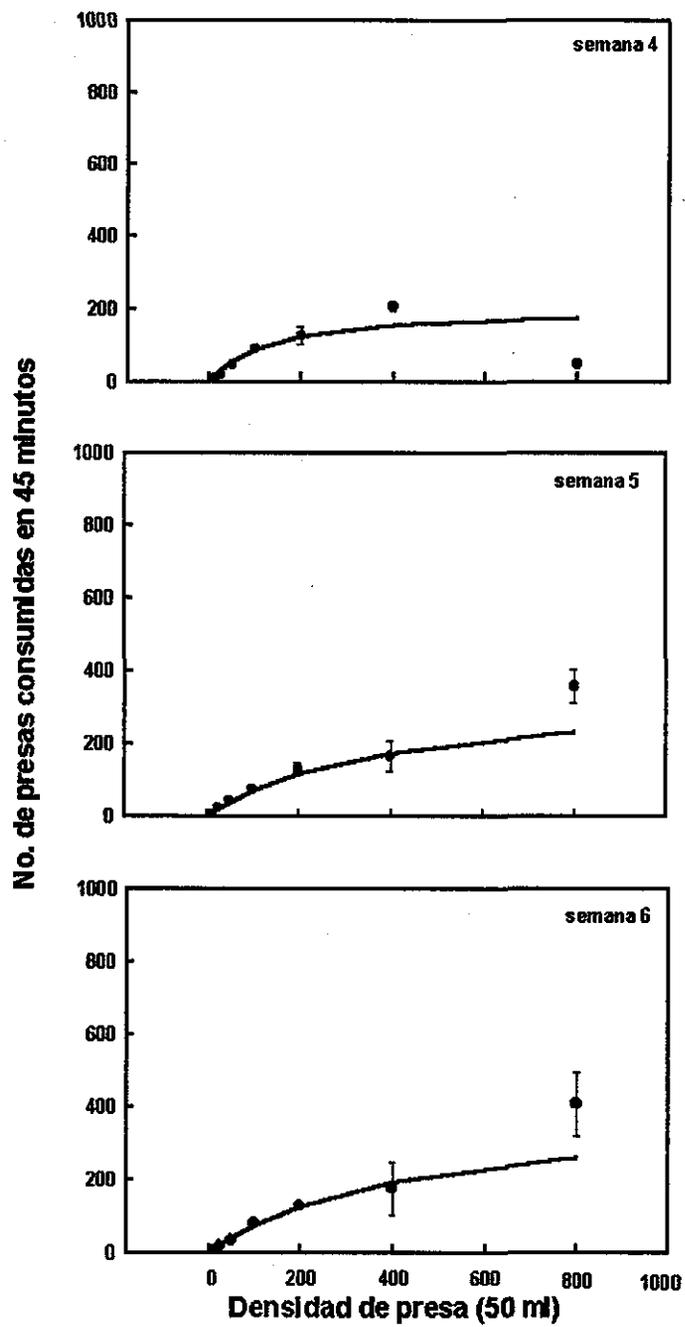


Figura 24.

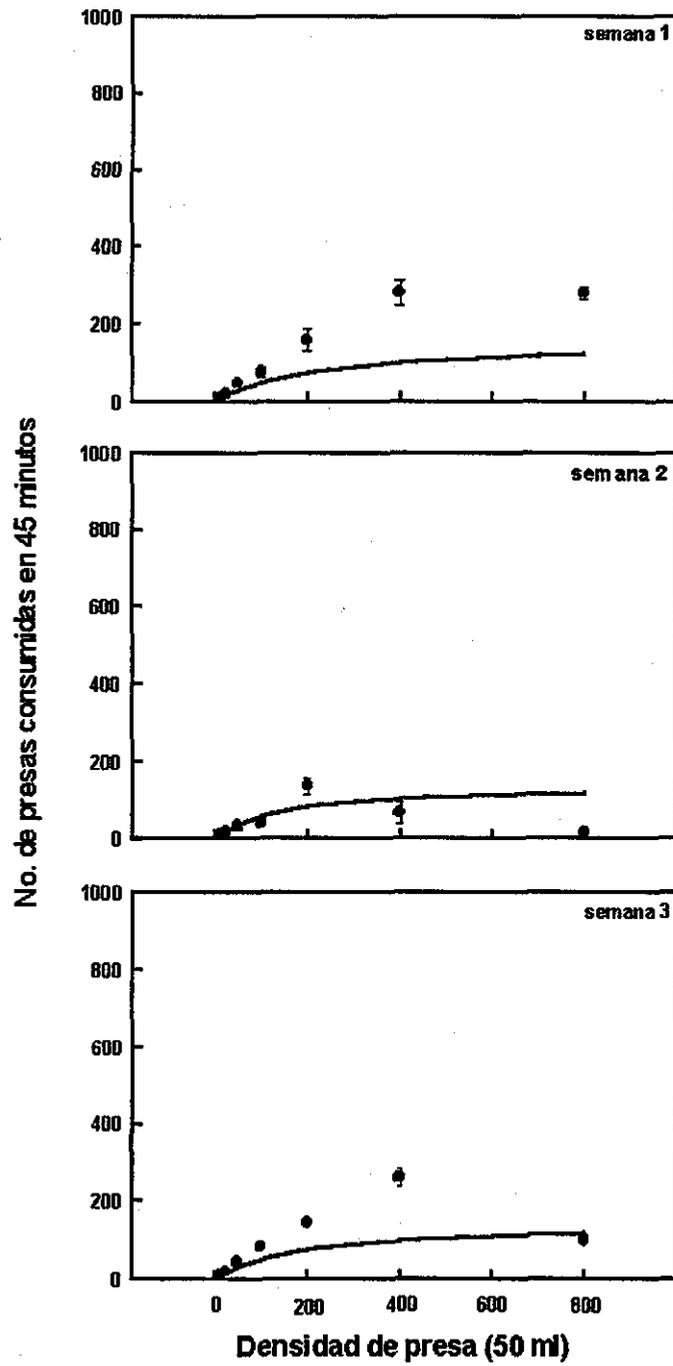


Figura 24.

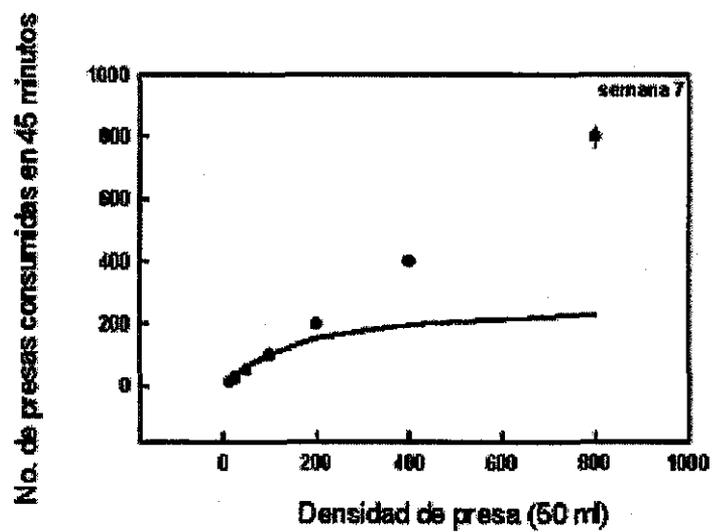


Figura 24.

Muestra las respuestas funcionales de *Allotoca meeki* utilizando como presa a *Alona rectangularis*. En esta figura es posible observar el cambio de concentraciones de presas ingeridas durante las primeras siete semanas de vida del pez.

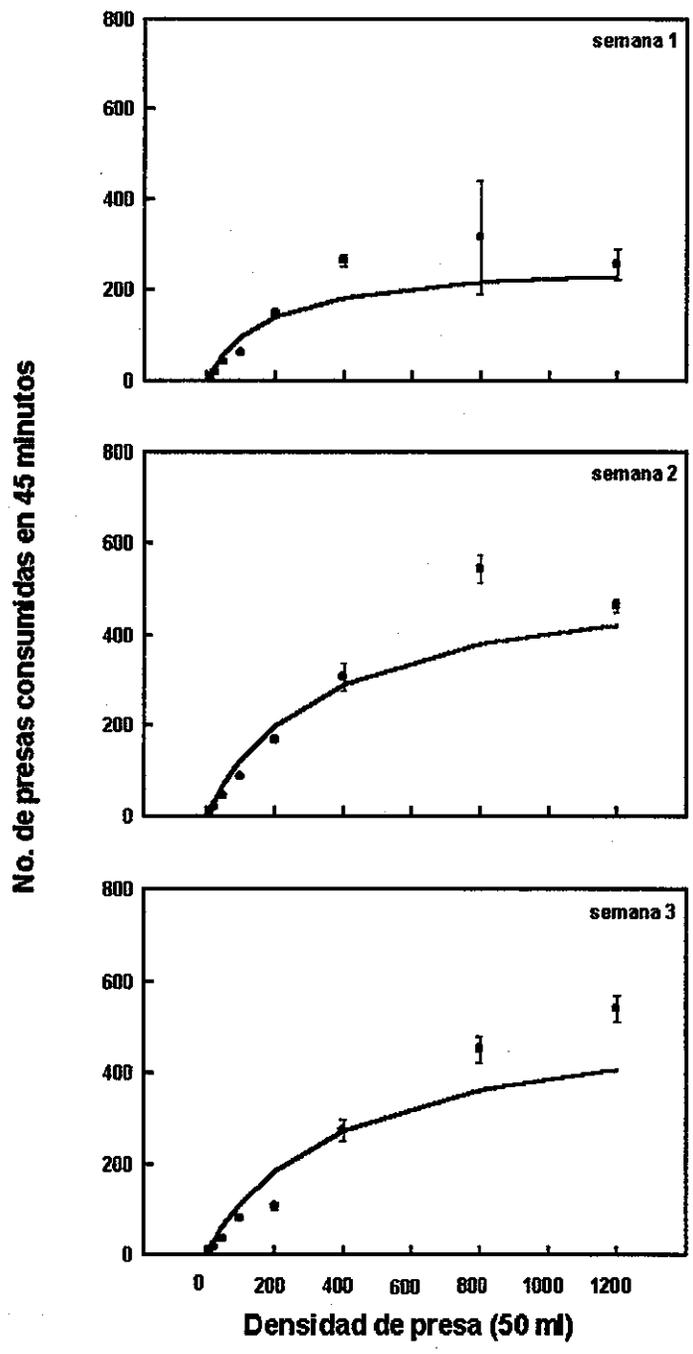


Figura 25.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

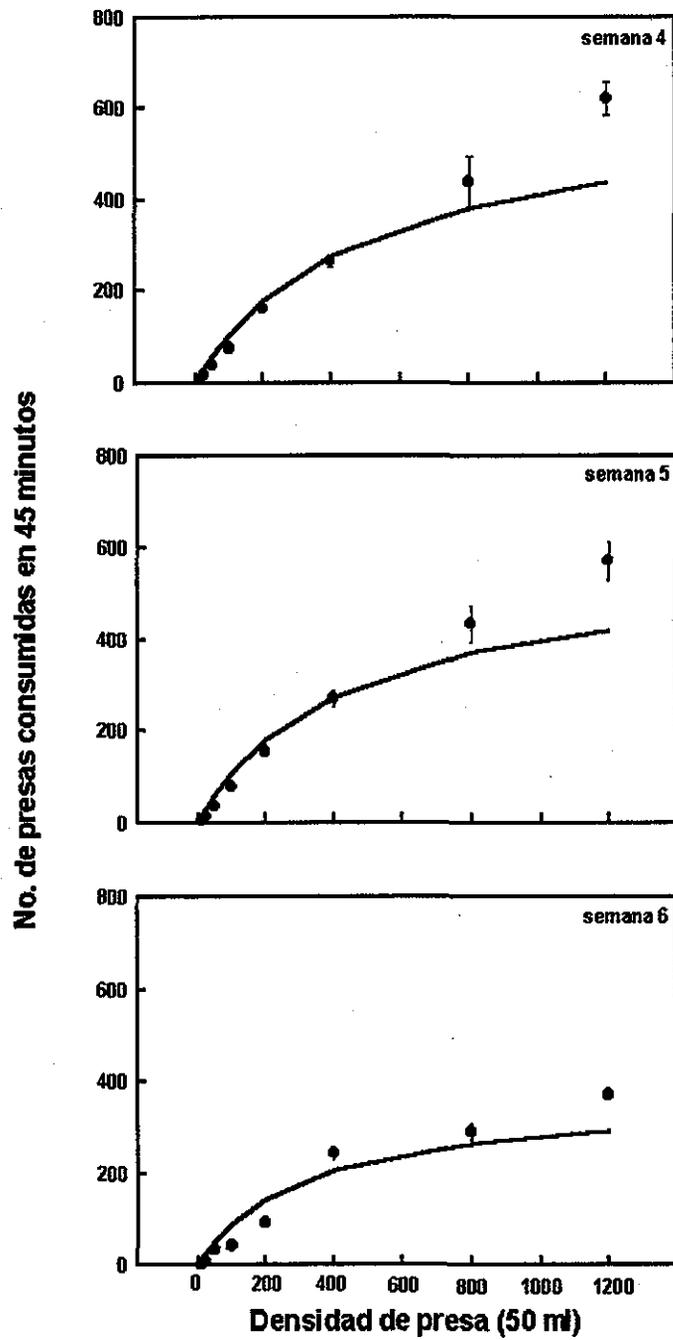


Figura 25.

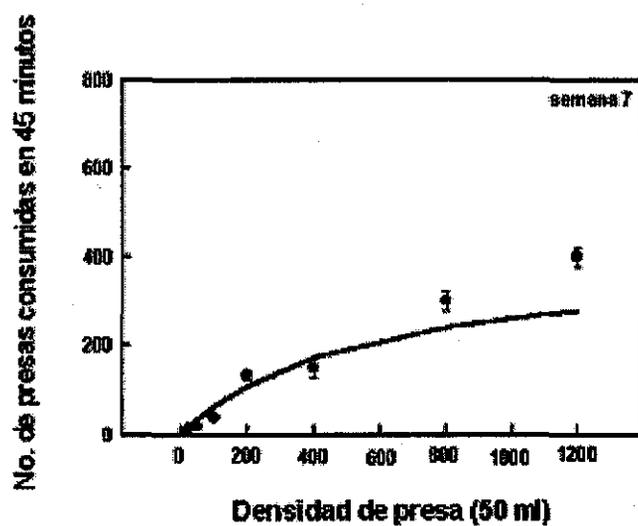


Figura 25.

Muestra las respuestas funcionales de *Allotoca meeki* utilizando como presa *Brachionus calyciflorus* en las que se puede observar el incremento de presas consumidas durante las primeras siete semanas de vida del pez.

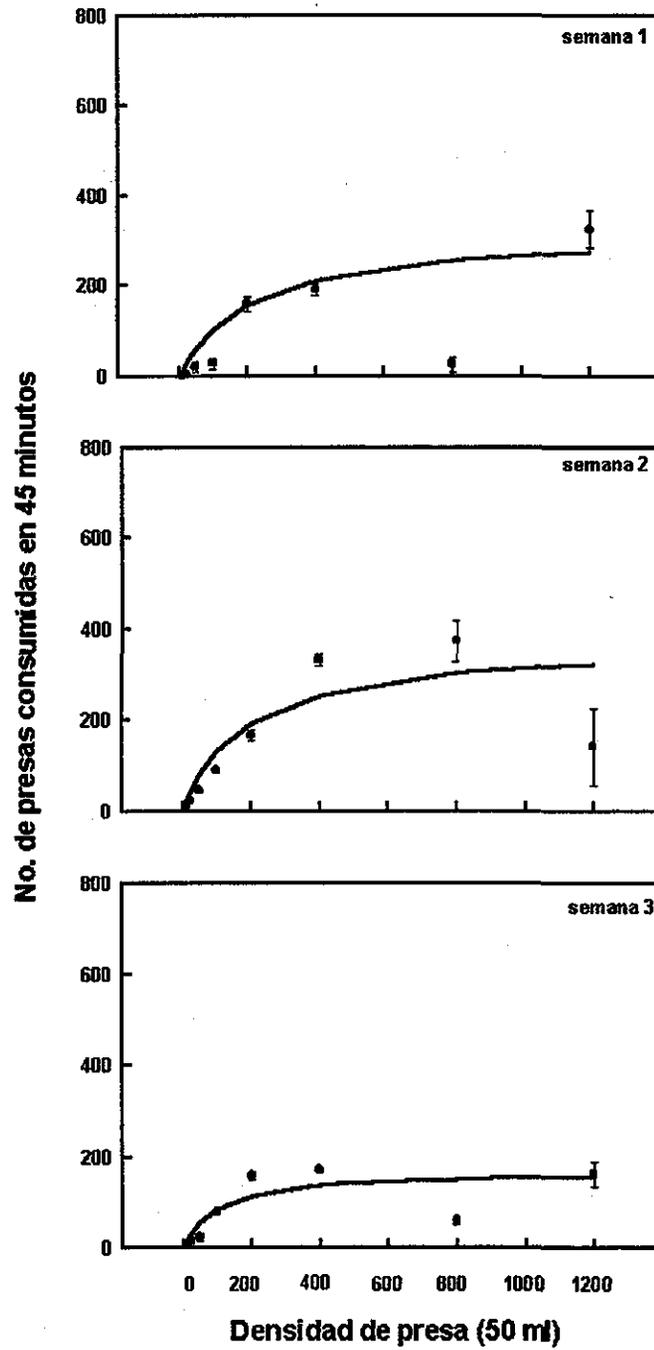


Figura 26.

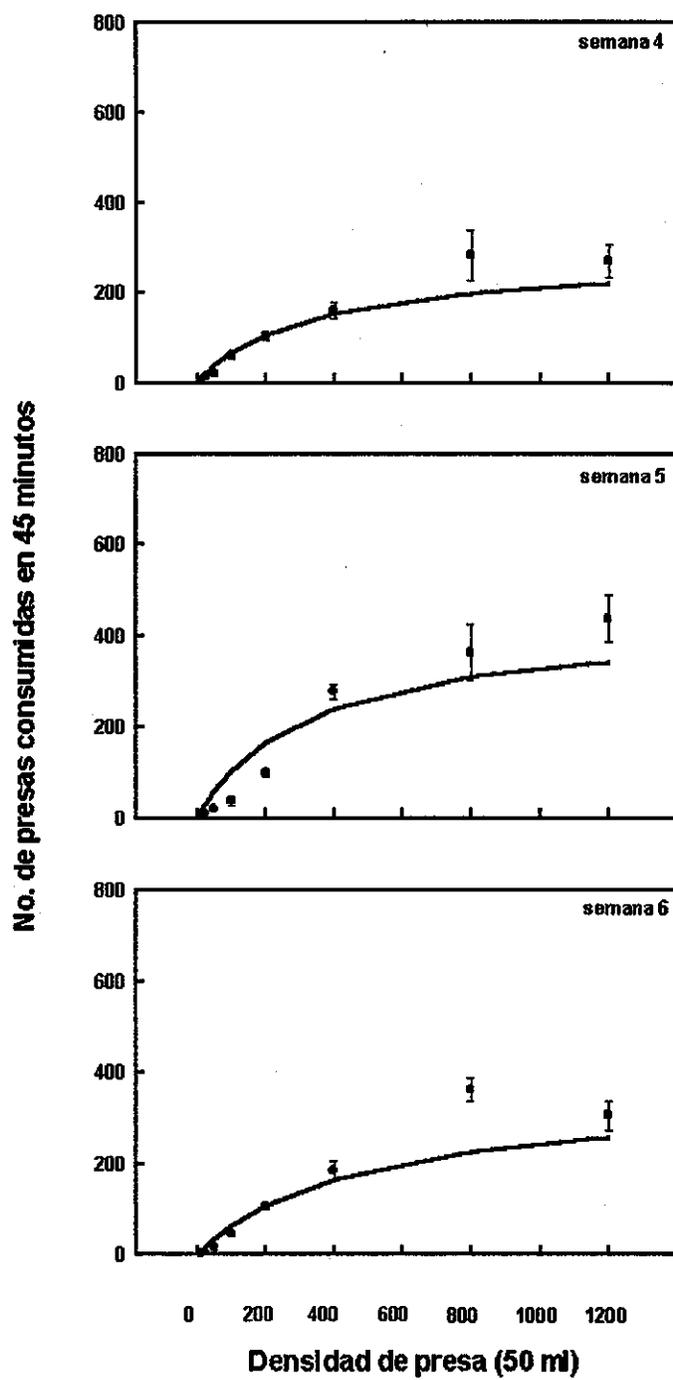


Figura 26.

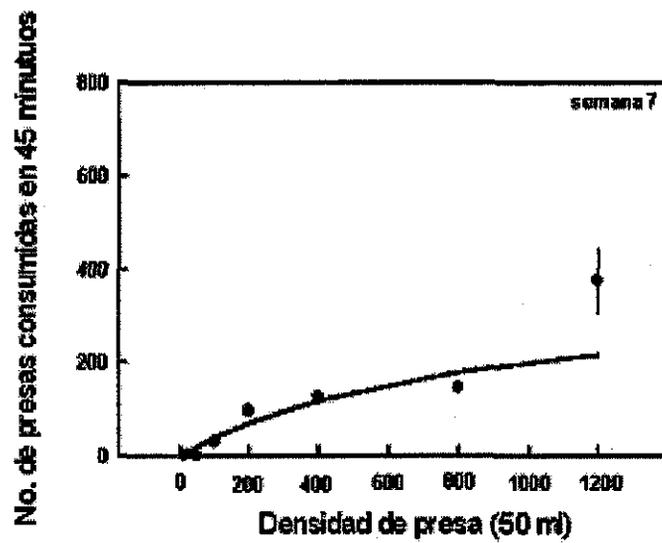
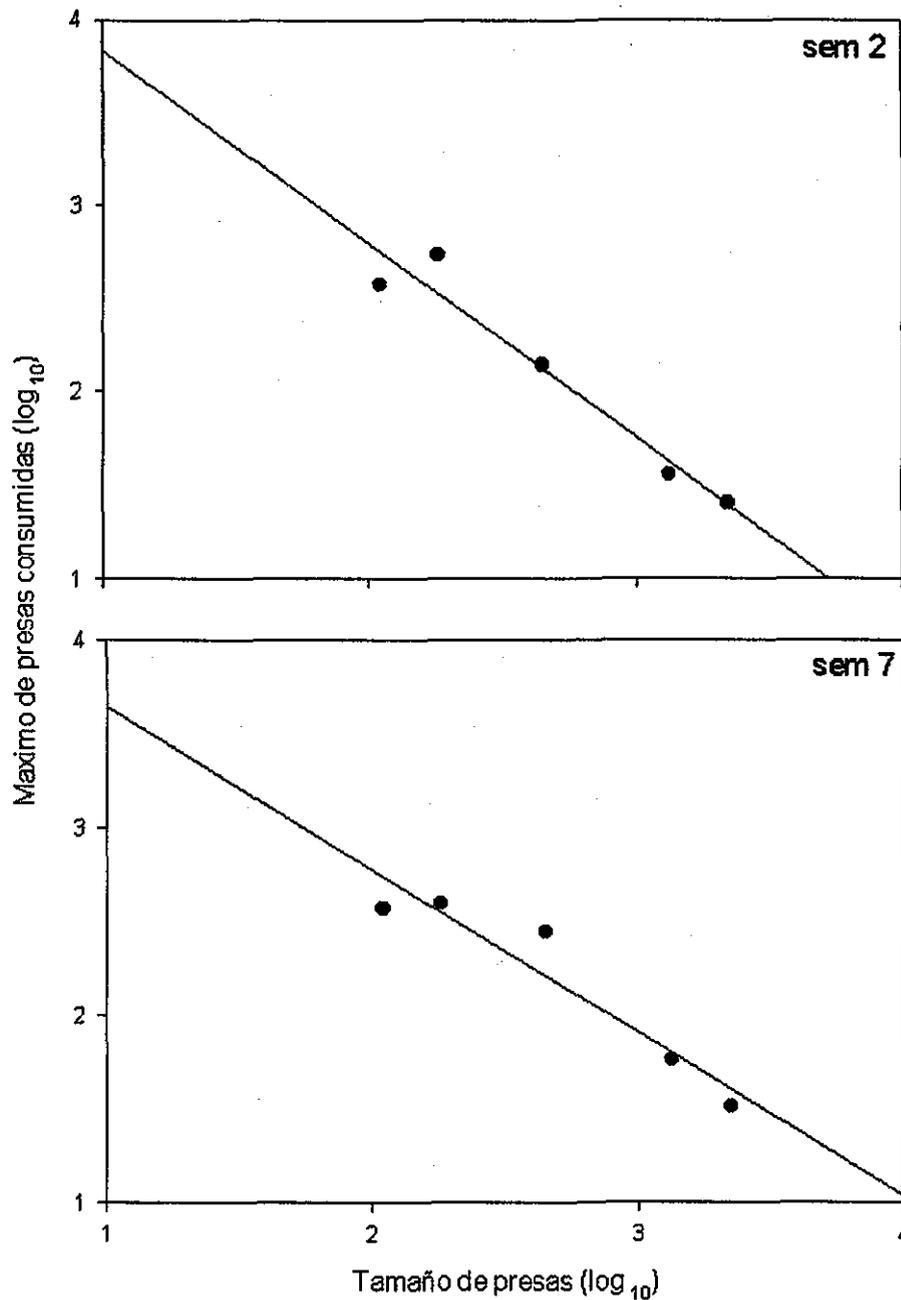


Figura 26.

Muestra las respuestas funcionales de *Allotoca meeki* utilizando como presa a *Brachiomus patulus* en las que se puede observar el incremento de presas consumidas durante las primeras siete semanas de vida del pez.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 27.

Muestra una relación entre tamaño de las presas y número de estas que pueden ser ingeridas por una cría de *Allotoca meeki* en condiciones de laboratorio, durante la semana 2 (arriba) y semana 7 (abajo). Las escalas se encuentran en \log_{10} .

DISCUSIÓN

Cuando el pez tiene pocos días de vida, muestra un éxito de captura muy bajo debido a que su boca es aun pequeña (Dabrowski *et al.* 1988), pero durante la ontogenia, esto aumenta rápidamente resultando en una tasa de captura alta (Drost 1987; Wanzenböck 1992; Rao 1995). Durante el periodo de pruebas con *A. meeki* y las 5 diferentes especies de presas que se utilizó, es posible determinar que efectivamente el éxito de captura incremento conforme aumentaban las semanas, especialmente con las especies de mayor tamaño *D. pulex*, *M. macrocopa* y *A. rectangula*. Lo cual se debe al mejoramiento de sus técnicas de captura desarrollado durante el crecimiento ontogenético como ya se menciona con anterioridad.

Houde y Schekter (1980), Johnston y Mathias (1994) señalan que con la edad, se incrementa el tamaño del cuerpo, su capacidad de nado, distancia de reacción, tasa de búsqueda, y eficiencia de depredación. Desafortunadamente las pruebas realizadas no contemplan datos como velocidad de nado o distancia de reacción. Sin embargo, sí es posible determinar que la eficiencia de depredación cambia positivamente conforme la cría de *Allotoca meeki* crece en cuanto a su tamaño somático. Este es un dato que bien puede ser reflejado en el incremento de ingestiones exitosas (Mills *et al.* 1986), lo cual es bien ejemplificado con especies de interés para *A. meeki* como *Moina macrocopa*, *Alona rectangula* o *Brachionus calyciflorus*.

Comúnmente se ha observado que a medida que el pez depredador aumenta de tamaño, éste va cambiando de preferencia por presas de mayor tamaño (Mills *et al.* 1984). Basados en esta idea, podemos explicar por que en las pruebas de comportamiento, la cría de pez *A. meeki* muestran un alto desinterés tanto por *Brachionus calyciflorus* como por *Brachionus patulus* tras las primeras cuatro semanas. Esto también es una consecuencia de la baja densidad de presa existente en el medio durante el periodo de experimentación. Los peces planctívoros, dependiendo de la densidad y disponibilidad de sus presas puede realizan un cierto tipo de selección al escoger a sus presas o a mostrar desinterés en las disponibles, esperando poder encontrar mejores presas (Wright *et al.* 1984)

El número de presas que un depredador puede ingerir en un periodo es en general una función del tamaño del pez así como de el tamaño y concentración de presa en el medio (Rao 2001). En la especie *Allotoca meeki* se observa un comportamiento similar ya que conforme aumenta de tamaño es posible diferenciar un incremento en el consumo de sus presas.

El tamaño de presa también tiene un efecto importante en la respuesta funcional de una larva de pez Hansen y Wahl (1981). Con las respuestas funcionales de *A. meeki* es posible observar que existe una diferencia conforme a los diferentes tipos de presa según su tamaño. Así tanto las pruebas de respuesta funcional como las de comportamiento señalan a *D. pulex* como una especie poco probable de capturar por el pez debido a su gran tamaño. En cambio tenemos a otra especie como es *M. macrocopa* la cual es de menor tamaño y que resulta mas fácil de capturar por parte de la cría de *A. meeki*.

La susceptibilidad de captura también es un factor a considerar. En un experimento similar a los realizados en este trabajo, Drenner *et al.* (1978) probó que entre copépodos y cladóceros de un mismo tamaño las larvas tendrán una mayor posibilidad de capturar a los cladóceros por su susceptibilidad a la succión de un depredador. Del mismo modo es posible sugerir que de los cinco tipos de presas empleados, *M. macrocopa* es la más susceptible de ser capturada por *A. meeki* pues, en algunos casos fue posible encontrar neonatos de *Daphnia pulex* que coincidían en tamaño con adultos de *M. macrocopa*.

Las larvas de *Allotoca meeki* muestran una respuesta funcional de tipo II con una hipérbola rectangular, que refleja una disminución en la tasa de capturas del depredador hasta alcanzar una asíntota y ésta es una condición que generalmente se puede observar en la mayoría de las larvas de peces (Houde y Schekter, 1980; Lazaro, 1987; Johnston y Mathias 1994). Sin embargo Winkler y Orellana (1992) han sugerido que el cambio de técnicas de captura por experiencia de los peces puede alcanzar una respuesta funcional de tipo III en la que el depredador muestra una fase de desinterés en condiciones con pobre densidad de presa. De cualquier manera, los experimentos realizados con *Allotoca meeki* no pueden mostrar este comportamiento, ya que el volumen de medio de las pruebas así como las

condiciones del recipiente no otorgan a la presa un ambiente en el cual puedan ocultarse de la cría de pez.

El análisis de las respuestas funcionales nos ayuda a estimar la concentración mínima de presas necesarias para la alimentación de lotes de peces. Basados en los análisis realizados con larvas de *Stizostedion vitreum*, Johnston y Mathias (1994) sugieren que para larvas de pez entre 9.5 y 10.5 mm es necesaria una abundancia de 200 a 800 presas L⁻¹ y para peces entre 13 y 15 mm, 100 presas L⁻¹. Gracias a las pruebas realizadas en el laboratorio con *A. meeki* también es posible determinar el número de presas con las que se puede alimentar a la especie durante la primer semana de vida en la cual tienen un tamaño aproximado entre 1 y 1.5 cm de largo. Así pues es posible utilizar un número entre 4000 y 4600 individuos de *B. calyciflorus* L⁻¹ o entre 800 y 1000 individuo de *M. macrocopa* L⁻¹.

Cabe mencionar que probablemente en los experimentos de respuesta funcional se puede comprobar un cambio de conducta alimenticia por parte de *A. meeki*. Muchas especies de peces tienen la capacidad de cambiar su tipo de alimentación dependiendo de la densidad y tamaño de las presas disponibles (Lazaro, 1987). Presas de tamaño pequeño son fáciles de capturar con mayor eficiencia cuando se filtran a través de las branquiespinas del pez (Drenner *et al.*, 1982) mientras que la alimentación por selección de partículas es mas eficiente a bajas densidades de presa (Janssen, 1978). Así pues podemos suponer que en altas densidades de rotíferos (*Brachionus calyciflorus* y *Brachionus patulus*), *A. meeki* puede cambiar su forma de alimentación a filtración mientras que con cladóceros de mayor tamaño lo hace por selección de partículas.

En algunas ocasiones el modelo propuesto por Holling no ha concordado perfectamente con pruebas realizadas por otros investigadores. Estos trabajos en conjunto muestran una característica común la cual es que en densidades altas de presas, ocurría un decremento de la tasa de capturas (Abrams 1982). En el caso de *A. meeki* las respuestas funcionales respetan el modelo de Holling cuando las presas tienen tamaños pequeños. Sin embargo, en el caso de *Moina macrocopa* y de *Daphnia pulex* es posible observar que en las mayores concentraciones de presa la cría de pez no logra realizar capturas de sus presas. Esto puede

ser efecto de una confusión provocada por la misma densidad de presa (Holling, 1966).

La selectividad se ha fundamentado en diferentes hipótesis. Janssen (1982) y O'Brien *et al.* (1976) sugieren que el pez Bluegill selecciona su presa conforme a su tamaño aparente el cual se refleja en su color, tamaño y distancia en la que se encuentra. Werner y Hall (1974), por otro lado, sugieren que la selección de presa por parte del mismo pez se fundamenta en la teoría de forrajeo relacionada con el gasto y ganancia energética. Finalmente Janssen (1982) presenta una hipótesis que no ha sido ampliamente aceptada en la que sugiere que un pez se alimenta de la primer presa que se encuentra en su camino. Las pruebas realizadas con *Allotoca meeki* no logran sustentar la teoría de forrajeo. Sin embargo, aparentemente tienden más a relacionarse con la primer hipótesis de O'Brien *et al.* (1976). Aparentemente, se puede decir que *A. meeki* se alimentó con las presas disponibles más visibles. De cualquier manera no se puede descartar que, dadas las condiciones de experimentación, en algunos momentos el pez se hubiera alimentado de las presas por no tener disponibilidad de otras, lo cual se podría apoyar en la ultima hipótesis propuesta por Janssen.

En la selección de una presa o tamaño en particular, la larva de pez tal vez no siempre tiene una reacción de acuerdo a la teoría de forrajeo, pues también se involucran factores como morfología, fisiología y behavioral constraints (Walton *et al.* 1992).

Normalmente deberían de ser los rotíferos los que dominen la selección de presa en los primeros días de vida de un pez (Jhingran y Pullin 1985). Sin embargo muchos de los trabajos antes realizados en esta área se han llevado a cabo con larvas de peces ovíparos, los cuales tienen un tamaño menor al de los vivíparos al nacer. Otra razón que ya se ha mencionado, es que los peces de tamaño pequeño, prefieren presas pequeñas con relación a la abertura de su boca. (Wong y Ward 1972). *Allotoca meeki* al ser una cría de pez muy grande (1.2 cm de largo al nacer), puede alimentarse desde sus primeras semanas de vida con cladóceros como fue el caso de *Moina macrocopa*. Por otro lado se ha considerado, a través de diferentes estudios, que los peces tienden a alimentarse de las presas de mayor tamaño disponibles para ellos (Wilson 1975), lo cual concuerda con los datos obtenidos.

Sin embargo, la especie más grande (*Daphnia pulex*) se muestra como rechazada en las pruebas de selectividad, aún cuando algunos el tamaño de los organismos más jóvenes se traslapa con el de los adultos de *Moina macrocopa*. Allan (1981) mencionan que, en el caso de algunos peces, existe una selección de presas pequeñas a pesar de que existan posibilidades morfológicas de alimentarse de organismos más grandes.

Por el otro lado, también se ha comentado que la selección de presa puede ser relacionada con la visibilidad de la presa Hairston (1980). Las presas empleadas en este estudio muestran características notorias en el caso de los cladóceros como son los efiptos de *D. pulex*, la coloración rojiza de *M. macrocopa* mientras que la especie más notoria sería *A. rectangula*, que posee el color más oscuro de las presas ofrecidas a *Allotoca meeki*. Por el otro lado, las dos especies de rotíferos serían las menos notorias. En algunos trabajos, se ha sugerido que la selección de la presa se puede resumir a un punto de atracción que la presa indique al depredador (Body core). Esta idea sugiere que el pez no puede observar todo el cuerpo de su presa, pero si puede ver algún punto de referencia como el ojo, o el ehipio (Zaret 1969). Basado en esta idea, es posible mencionar que en las pruebas de preferencia, *Allotoca meeki* se puede comenzar a alimentar de las presas de mayor tamaño y más visibles que serían *Alona rectangula* y *Moina macrocopa*, cambiando finalmente a *Brachionus calyciflorus* que aunque no es una especie muy visible, si es la siguiente presa en tamaño de disponibilidad para la cría de pez. Lo cual concuerda perfectamente con lo propuesto por Brooks y Dodson (1965), en cuanto a que la preferencia de los depredadores por las presas de mayor tamaño se refleja posteriormente en la desaparición de estas en el ambiente.

Parker (1993) sugiere que la selección de presas de mayor tamaño también tiene como consecuencia un mayor tiempo de manipulación. Este tipo de eventos repercuten directamente en un alto gasto energético (Krebs 1972). Esta puede ser una razón de porque *Allotoca meeki* rechaza a *Daphnia pulex* ya que apoyados en las pruebas de comportamiento se puede determinar que esta especie de cladóceros provoca un mayor tiempo de manejo cuando la cría de pez pretende ingerirla.

En pruebas de preferencia realizadas con *Paralichthys olivaceus*, Duo *et al.* (1999) empleó dos tipos distintos de presas, un rotífero del género *Brachionus* y nauplios de *Artemia*. En este trabajo se obtuvieron datos en los que durante las primeras dos semanas, el pez tubo preferencia por rotíferos, cambiando a preferencia por *Artemia* durante las siguientes semanas. La diferencia notoria con respecto a *Allotoca meeki* es que al nacer la cría de esta especie de goodeido, su tamaño le permite alimentarse con las especies de gran tamaño.

Por último, en el trabajo realizado por Domínguez-Domínguez (2002) con *Allotoca dugesi* en el cual se probaron experimentos de comportamiento y selectividad se encontró, que dicha especie tiene preferencia por *Moina macrocopa* al igual que la especie *Allotoca meeki*. Ambas especies encuentran a *B. calyciflorus* con selectividad positiva, mientras que a *D. pulex* la excluyen de sus dietas. Los datos de preferencia analizados por Domínguez-Domínguez se obtuvieron con el índice de Murdoch mientras que los realizados en el presente trabajo fueron analizados con α de Manly. El éxito de captura (capturas/ataques) en el caso de *A. dugesi* ocurrió en un intervalo entre 0.80-0.98 contra 0.8 ± 0.2 a 0.4 ± 0.24 de *A. meeki* con *Brachionus calyciflorus*, 0.72-0.94 contra 1 a 0.51 con *Moina macrocopa* y de 0.17-0.46 contra 1 a 0 con *Daphnia pulex*.

CONCLUSIONES

Los estudios realizados indican que el zooplancton es apropiado para utilizarse como alimento para el desarrollo de la cría de *Allotoca meeki*, debido a que son presas disponibles en campo para que el pez se alimente naturalmente, así como presas fáciles de producir en laboratorios, para poder suministrarla en cultivos de crías de *A. meeki*.

En las pruebas de comportamiento, es posible observar que *A. meeki* tiene un mayor número de encuentros con las presas de mayor tamaño como es el caso de *D.pulex*.

Moina macrocopa representa una especie de cladóceros apta como alimento para la cría de *A. meeki* en cuanto a su disponibilidad de ser capturada e ingerida.

Presas pequeñas como *B. calyciflorus* y *B. patulus* son despreciadas por la cría de *A. meeki* en las pruebas de comportamiento.

Entre dos especies de rotíferos (*Brachionus calyciflorus* y *Brachionus patulus*) las pruebas de selectividad de la cría de *Allotoca meeki* muestran una selección por la especie de mayor tamaño durante sus primeras siete semanas de vida.

Utilizando tres especies de cladóceros (*Daphnia pulex*, *Moina macrocopa* y *Alona rectangula*) las crías de *Allotoca meeki* mostraron selectividad por la especie intermedia *M. macrocopa* mientras despreció a la especie de mayor tamaño *D. pulex*.

Las pruebas de selectividad de *Allotoca meeki* en etapa de cría, señalan que dicha especie selecciona a las tres especies de tamaños intermedios (*Moina macrocopa*, *Alona rectangula* y *Brachionus calyciflorus*), rechazando a la especie de mayor tamaño *D. pulex* así como a la de menor tamaño *B. patulus*.

Las pruebas de respuesta funcional señalan que:

A mayor tamaño de presa, menor número de ingestiones requiere la cría de *Allotoca meeki* para alimentarse, sin importar su edad.

A menor tamaño de presa, mayor es el número de estas consumidas por *Allotoca meeki* independientemente de su edad.

Basados en la información de la respuesta funcional, es posible establecer una densidad apropiada de alimento, para alimentar a la cría de *Allotoca meeki*, de acuerdo a su edad. Entre 4000 y 4600 individuos de *B. calyciflorus* L⁻¹ o entre 800 y 1000 individuo de *M. macrocopa* L⁻¹ durante la primer semana de vida.

Tomando en cuenta los datos obtenidos con las pruebas de selectividad y empleando la información de las respuestas funcionales de *Allotoca meeki* se puede sugerir como método de alimentación para las cría de esta especie, la utilización de una mezcla de cladóceros (*Moina* y *Alona*) junto con el rotífero *B. calyciflorus*.

Ya que los reportes más recientes de *Allotoca meeki* se han encontrado en una pequeña población en la laguna de Opopeo, se considera recomendable promover la reproducción de la especie en cautiverio. Posteriormente, basados en los resultados obtenidos en este trabajo, sería posible alimentar a las crias de este pez con presas que le permitan sobrevivir durante su etapa crítica de crecimiento, pudiendo reintroducirlas eventualmente toda vez que sean capaces de alimentarse con especies de gran tamaño como lo es *Daphnia pulex*.

LITERATURA CITADA

- Abrams, P. A. 1982. Functional responses of optimal foragers. *Am. Nat.* 120: 382-390.
- Allan, J.D. 1981. Determinants of diet of brook Trout (*Salvelinus fontinalis*) in a mountain stream. *Can J. Fish Aquat. Sci.* 38: 184-192.
- Alvarez del Villar, J 1959 Contribución al conocimiento del género *Neophorus* *Ciencia, Mex.* XIX (1-3): 13,22. México D.F. pp. 13-21.
- Alvarez del Villar J., 1970. Peces mexicanos (claves) *Inst. Nal. Inv. Pesq., Com. Nal. Solsult. Pesca* 156 p.
- Beukema, J.L. 1968. Predation by the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*: The influence of hunger and experience. *Bahaciour* 31:1-126.
- Blaxter, J.H.S. 1980. Vision and the feeding of fishes. In: J. E. Bardach (eds). *Fish behaviour and its use in the capture and culture of fishes.* ICLARM, Manila, Philippines: 32-56.
- Brooks, J.L. 1968. The effects of prey size selection by lake planktivores. *Syst. Zool.* 17: 272-291.
- Brooks, J.L y S.I. Dodson, 1965. Predation body size and the composition of plankton. *Sciences* 150: 26-35.
- Chesson, J., 1978. Measuring preference in selective predation *Ecology.* 59: 211-215.
- Confer, J.L., y P.I. Blades. 1975. Omnivorous zooplankton and planktivorous fish. *Limnology and Oceanography* 20: 571- 579.
- Coughlin, D.J. 1991. Ontogeny of feeding behaviour of first-feeding Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* 48: 1896-1904.
- Dabrowski, K., Takashima, F. y Law Y.K. 1988. Bioenergetic model of planktivorous fish feeding, growth and metabolism: Theoretical optimum swimming speed of fish larvae. *J. Fish. Biol.* 32: 443-458.
- Dawes, J.A. 1995. Livebearing fishies, A guide to their aquarium care, biology and classification. Blandford Publications, United Kingdom pp 240
- Dawidowicz, P y J. Pijanowska, 1984. Food of brook charr in extreme oligotrophic conditions of an alpine lake. *Envir. Biol. Fishes* 8 (1): 55-60.
- Domínguez, H. 1999 Contribución al estudio de los peces de la familia Goodeidae de Michoacán. Tesis recepcional. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. pp 194.



- Domínguez-Domínguez O, S. Nandini S y S.S.S. Sarma. 2002. Larval feeding behaviour of the endangered fish golden bubblebee goodeid, *Allotoca dugesi* (Bean) (Goodeidae) offered zooplankton: implications for conservation. *Fish. Manag. Ecol.* 9: 1-7.
- Drenner, R. W., J. R. Strickler y W. J. O'Brien. 1978. Capture probability: the role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish. *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 1370 – 1373.
- Drenner, R.W., G.L. Vinyard, M. Gphen y S.R. McComas, 1982. Feeding behaviour of the cichlids, *Sarotherodon galialaeum*: Selective predation on Lake Kinneret zooplankton. *Hydrobiologia.* 87: 17-20.
- Drost, M. R. 1987. Relation between aiming and catch success in larval fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 304-315.
- Duo S., Seikai T. Y Tsukamoto K., 2000. Feeding behaviour of Japanese flounder larvae under laboratory conditions. *Journal of fish Biology.* 56, 654 – 666.
- Durbin, A. G. Y E. G. Durbin, 1975. Grazing rates of the Atlantic menhaden as a function of particle size and concentration.
- Edmondson, W.T. y G.G. Winberg 1971. A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh water IBP Handbook no 17., Blackwell, Oxford, 368 pp.
- Eggers, D. M., 1977. The nature of prey selection by planktivorous fish. *Ecology* 58: 46-59.
- Eggers, D. M., 1982. Planktivore preference by prey size. *Ecol.* 63: 381-390.
- Felix, A., Stevens, M.E., and Wallace, R.L. 1995. Unpalatability of a rotifer, *Sintherisma socialis*, to some zooplanktivorous fishes. *Invertebr. Biol.* 114: 139-144
- Fott, B. y M. Nováková, 1969. A monograph of the genus *Chlorella*. The freshwater species, In B. Fott (Ed.). *Studies in Phycology.* Praga acad. Pp. 7 –79.
- Gibson, R. M., 1980. Optimal prey-size selection by three spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*): a test of the apparent size hypothesis. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 52: 291 – 307.
- Gilbert, J.J. and Kirk, K.L. 1988. Escape response of the rotifer *Keratella*: description, simulation, fluid dynamics, and ecological significance. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1440-1450.
- Gliwicz, Z. M. 1981. Food and predation in limiting clutch size of cladocerans. *Verh. int.*

- Ver. Limnol. 21: 1562 – 1566.
- Greene, C.H. 1983. Selective predation in freshwater zooplankton communities. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 68: 297-315.
- Guma'a, S.A. 1987. The food and feeding habits of young perch *perca fluviatilis*, in Windermere. Freswat. Biol. 8:177-187.
- Hairston, N.G. Jr. 1980. The vertical distribution of diaptomid copepods in relation to body pigmentation. In Lazzaro, X., 1987. A review of planktivorous fishes: Their evolution, feeding behavior, selectivities and impacts. Hydrobiologia 146: 97 – 167.
- Hansen M, J, y Wahl D. H. 1981. Selection of small *Daphnia pulex* By yellow perch fry in Oneida Lake. New York. Trans Am Fish Soc. 110: 64-71.
- Hassell, M.P., Lawton, J.H., and Beddington, J.R. 1977. Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. J. Anim. Ecol., 46: 249-262.
- Harbacek, J., 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock. Rozpr. CSAV Ser. Mat. Nat. sci. 72:1-117.
- Harbacek, J., M. Dvorakova, E. Korniek y L. Prochaz,ova, 1961. Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association. Verh int. Ver. Limnol. 14: 192-195.
- Holling, C.S. 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. Mem. Entomol. Soc. Can. 48: 1-87.
- Houde, E.D. y R.C. Schekter. 1980. Feeding by marine fish larvae: Developmental and functional responses. Environmental Biology of Fishes 5:315-334.
- Hudson, J.P. 1993. Seasonal and daily movements of large brown trout in the mainstream Au Sable River, Michigan Unpublished M.S. Thesis University of Michigan Ann Arbor Michigan.
- Hubbs, C.L. and Turner, C.L. 1939. Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. XVI. A revision of the goodeidae. Ann Arbor University of Michigan Press, November. pp 80
- Hunter, J. R., 1979. The feeding behaviour and ecology of marine fish larvae. In: J.E. Bardach (ed), The physiological and Behavioural Manipulation of Food Fish as production and management tools.
- Irvine, J.R., and Northcote, T.G. 1983. Selection by young rainbow trout (*Salmo gairdneri*)

- in simulated stream environments for live and dead prey of different sizes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 1745-1749.
- Iyer, N. and Rao, T. R. 1996. Responses of the predatory rotifer *Asplanchna intermedia* to prey species differing in vulnerability: laboratory and field studies. *Freshwater Biol.* 36: 521-533.
- Ivlev, V. S., 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale Univ. Press, New Haven, 302 pp.
- Jacobs, J. 1974. Quantitative measurement of food selection- a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia.* 14: 413-417.
- Janssen, J. 1978. Feeding behaviour repertoire of the alewife *Alosa pseudoharengus*, and the ciscos *Coregonus hoyi* and *C. artedii*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 35: 249-253.
- Janssen, J. 1982. Comparison of searching behaviour for zooplankton in an obligate planktivores, blueback herring *Alosa aestivalis* and a facultative planktivores, bluegill *Lepomis macrochirus*. *Can. J. Fish. Aquatic. Sci.* 39:1649-1654
- Johnston, T.A. y J.A. Mathias, 1994. Feeding ecology of walleye, *Stizostedion vitreum*, larvae: Effects of body size, zooplankton abundance and zooplankton community composition. *Can. Jour. of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 2077-2089.
- June, F.C. y F.T. Carlson, 1971. Food of young Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus* in relation to metamorphosis. *Fish. Bull., USA* 68: 493-512.
- Khadka, R. B., and Rao, T. R. 1986. Prey selection by common carp (*Cyprinus carpio* var. *communis*) larvae in relation to age and prey density. *Aquaculture* 88: 69-74.
- Krebs, J. R. 1993. Ecological methodology. Harper Collins Publ., New York: 654 pp.
- Kerfoot, W.C. y A. Sih. 1987. Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. University Press of New England Hanover New Hampshire.
- Kithcell J.F. y L.B. Crowder, 1986. Predator prey interactions in Lake Michigan: model predictions and recent dynamics. *Environmental Biology of Fishes* 16: 205-211.
- Lazzaro, X., 1987. A review of planktivorous fishes: Their evolution, feeding behavior, selectivities and impacts. *Hydrobiologia* 146: 97 – 167.
- Lechowickz, M.J., 1982. The sampling characteristics of electivity indices. *Oecologia* 52: 22-30.

- Leong, R.J. y C. P. O'Connell, 1969. A laboratory study of particulate and filter feeding of the northern anchovy, *Engraulis mordax* J. Fish Res. Bd. Can. 26: 557-582.
- Lyons, J. and Gonzales, G. 1998. Decline of freshwater fishes and fisheries in selected drainages of west-central Mexico. Fisheries. Vol 23, No. 4 April, pp 10-17.
- Manatunge J., T. Asaeda, 1999. Optimal foraging as the criteria of prey selection by tow centrarchid fishes. Hydrobiologia 391: 223 – 240.
- Mellors, W.K. 1975. Selective predation of ephippial *Daphnia* and the resistance of ephippial eggs digestion. Ecology 56: 974-980.
- Meyer, M.K., Wischnath, L. and Foerster, W. 1985. Lebendgebärende Zierfische. Mergus, Germany, pp 496.
- Mills, E. L., J. L. Confer & R.C. Ready, 1984, Prey selectivity by young yellow perch: the influence of capture success, visual acuity, and prey choice. Trans. am. Fish Soc. 113: 579 – 587.
- Mills, E. L., J. L. Confer & D. W. Kretchmer, 1986. Zooplankton selection by young yellow perch: The influence of light, prey density and predator size. Transactions of the American Fisheries Society 115:716-725.
- Mittelbach, G.G. 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use in blugills. Ecology 62:1370-1386.
- Nandini, S., and Sarma, S.S.S. 1998. Laboratory manual. Workshop on Rotifer-fish larvae interactions. ENEP Iztacala, Mexico: 55 pp.
- Oaten, A., y W.W., Murdoch. 1975, Functional response and stability in predator-prey systems Am. Nat. 109: 289-298.
- O'Brien, W. J. 1979. The predator prey interaction of planktivorous fish and zooplankton. American Scientist 67: 572-581.
- O'Brien, W. J. Y G.L. Vinyard, 1974. Comment on the use of Ivlev's electivity index with planktivorous fish J. Fish Res. Bd. Can.31: 1427-1429.
- O'Brien, W. J., N.A. Slade y G.L. Vinyard. 1976 . Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish *Lepomis macrochirus* Ecology 57:1304-1310.
- Paine RT. 1976. Size – limited predation: an observational and experimental approach with the *Mytilus – Pisaster* interaction. Ecology 57: 858 – 873.

- Paloheimo, J. E., 1979. Indices of food type preference by a predator. J. Fish. Res. Bd. Can. 36: 470-473.
- Parre, S. Jr. 1982. Estimating prey preference by predators: Uses of various indices and a proposal of another based on X2. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 914-923.
- Person, L. 1983. Effects of intra and interespecific competition on dynamics and size structure of a perch *Percha fluviatilis* and roach *Rutilus rutilus* population Oikos 41: 126-132.
- Person, L., Ruyet, J. J. C. Alexander, L. Thebaud, y C. Mugnier. 1993. Marine fish larvae feeding: Formulated diets or live preys? Journal of World Aquaculture Society 24: 211-224.
- Pianka, E.R., 1983. Evolutionary ecology (3rd edn). Harper and Row, New York.
- Pyke, G.H., 1984. Optimal foraging theory: a critical review. Ann. Rev. Ecol. Syst., 15: 523-575.
- Raport, D. J., 1971. A studie of food selection. Amer. Natur. 105: 575 – 587.
- Real, L.A. 1977, The kinetics of functional response. Amer Nat. 111: 289-300.
- Rosenthal, H. y G. Hempel, 1970. Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae *Clupea harengus* in: Lazzaro, X., 1987. A review of planktivorus fishes: Their evolution, feeding behavior, selectivities and impacts. Hydrobiologia 146: 97 – 167.
- Sarma, S.S.S. 1993. Feeding responses of *Asplanchna brightwell* (Rotifera). Laboratory and field studies. Hydrobiología 255/256: 275-282.
- Sarma, S.S.S. 1996. Rotifer culture systems. In: International Workshop on Rotifer Culture ENEP Iztacala, Tlalnepantla.
- Solomon, M.E. 1949. The natural control of animal populations. J. Anim. Ecol., 18: 1-35
- Straskraba, M. 1965 The effect of fish on the number of invertebrates in ponds and streams. Mitt. Int. Ver. Limnol. 13: 106-127.
- Vinyard G. L. 1980. Differential prey culnerability and predator selectivity: Effects of evasive on bluegill *Lepomis macrochirus* and pumpkin seed *L. gibbousus* predation. Canadian Journal of Ficheries and Aquatic Sciences 37:2294-2299.

- Wahlström E., L. Persson., S. Diehl, P. Byström, 2000. Size _ dependent foraging efficiency, cannibalism and zooplankton community structure. *Oecologia* 123: 138 – 148.
- Walton, W.E., N.G. Hariston, Jr., y J.K. Wetterer. 1992. Growth-related constraints on diet selection by sunfish. *Ecology* 73: 429-437.
- Wanzenböck J. 1992. Ontogeny of prey attack behaviour in larvae and juveniles of the European cyprids. *Environmental Biology of Fishes* 33: 23-32.
- Wanzenböck J. y F. Schiemer, 1989. Prey detection in cyprids during early development. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 995 – 1001.
- Ware, D.M. 1972. Predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*): The influence of hunger, prey density and prey size. *Journal of the fisheries research Board of Canada* 29: 1193 – 1201.
- Ware, D. M. 1973. Risk of epibentic prey to predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Bd Can.* 30: 787-797.
- Web, P.W. y J.M. Skadsen, 1980. Strike tactics of *Esox.*, *Can J. Zool.* 58: 1462-1469.
- Werner, E.E. y D. J. Hall. 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the blugill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 55: 1042 – 1052.
- Wilson, D.S. 1975. The adequacy of body size as a niche difference *Am. Nat.* 109: 769-784.
- Williamson, C.E., 1987. Predator-prey interactions between omnivorous diaptomid copepods and rotifers : the role of prey morphology and behaviour. *Limnol. Oceanogr.*, 32: 167-177.
- Winkler H. y C. Orellana, 1990. Functional responses of five cyprinid species to planktonic prey. *Environmental Biology of fishes* 33: 53 - 62
- Wischnath, L. 1993. Atlas of liverbearers of the world, T.F.H. Publications Inc. TS-180, pp 336.
- Wright, D. I. y W. J. O'Brien, 1984. Modeling the planktivorous feeding selectivity of white crappi (*Pomoxis annularis*): successful field test. *Ecological Monographs* 54: 65 – 98.
- Wong, B. y F.J. Ward, 1972 Size selection of *Daphnia pulex* by yellow perch *Perca flavescens* fry in West Blue Lake, Manitoba. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 29: 1761-1764.

Zaret, T.M., 1972. Predators, invisible prey, and the nature of polymorphism in the Cladocera (Class Crustacea) .Limnol. Oceanogr. 17: 171-184.

Zaret, T.M., 1980. Predation and Freshwater Communities. Yale Univ. Press. New Haven, 187 pp.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN