



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

Efecto de la introducción de especies
sobre las comunidades de peces
dulceacuícolas en el centro de México
y su estado de conservación

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

PABLO GESUNDHEIT MONTERO

DIRECTOR DE TESIS: DR. CONSTANTINO MACÍAS GARCIA

COMITÉ TUTOR: DR. HÉCTOR ARITA WATANABE, DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS

MÉXICO, D.F.

NOVIEMBRE 2011



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 30 de mayo de 2011, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del alumno **GESUNDHEIT MONTERO PABLO** con número de cuenta **97545556** con la tesis titulada **"EFECTO DE LA INTRODUCCIÓN DE ESPECIES SOBRE LAS COMUNIDADES DE PECES DULCEACUÍCOLAS EN EL CENTRO DE MÉXICO Y SU ESTADO DE CONSERVACIÓN"**, realizada bajo la dirección del **DR. CONSTANTINO DE JESUS MACIAS GARCIA**:

Presidente: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET
Vocal: DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ
Secretario: DR. HÉCTOR TAKESHI ARITA WATANABE
Suplente: DR. NORMAN MERCADO SILVA
Suplente: DR. JOHN DAVID LYONS

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 23 de agosto de 2011.

M. del Coro Arizmendi
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente del interesado.

Reconocimientos

Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM

CONACYT

Programa de Movilidad Internacional de Estudiantes, DGEP, UNAM

Comité Tutor:

Dr. Constantino Macías Garcia

Laboratorio de Conducta Animal, IE UNAM

Dr. Héctor Arita Watanabe

Laboratorio de Macroecología, CIECO UNAM

Dr. Miguel Martínez Ramos

Laboratorio de Ecología de Poblaciones y Comunidades Tropicales, CIECO UNAM

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
La introducción de especies y la ecología de la invasión	3
Introducciones de peces de agua dulce en el mundo	6
Introducciones de peces de agua dulce en México	7
Trabajos previos	9
Trabajos previos en México	11
Área de estudio	13
Integridad taxonómica	14
Sistema de estudio	14
OBJETIVOS e HIPÓTESIS	16
MÉTODO	17
Localidades visitadas	17
Muestreo de las comunidades	20
Calidad del agua	21
Verificación del Índice de Calidad del Agua	28
Descriptores comunitarios y Modelo Lineal General	28
RESULTADOS	30
Localidades visitadas	30
Composición de las comunidades	31
Calidad del agua	38
Verificación del Índice de Calidad del Agua	41
Integridad taxonómica	43
DISCUSIÓN y CONCLUSIONES	47
Localidades visitadas y composición de las comunidades	47
Resistencia biótica	47
Estado de conservación	50
Especies invasoras	51
Integridad taxonómica	52
Calidad del agua	54
Recomendaciones	55

Apéndice 1. Localidades visitadas	63
Apéndice 2. Especies nativas esperadas	65
Apéndice 3. Literatura consultada para la identificación de especies	67
Apéndice 4. Funciones de los subíndices del ICA y sus gráficas	68

RESUMEN

El centro de México es un área con alto endemismo de peces dulceacuícolas y densamente poblada. Los sistemas acuáticos en esta han sido severamente perturbados, lo que ha resultado en disminuciones igualmente severas en la ictiofauna nativa. Una de las formas de perturbación ha sido la introducción de especies, un fenómeno cuya magnitud ha ido en ascenso alrededor del mundo y se ha convertido en un campo activo de investigación. En este trabajo presento un diagnóstico general del estado de conservación de la ictiofauna en el centro de México y analizo el efecto de los introducidos sobre las comunidades nativas. Presento también una breve revisión de la literatura y el contexto dentro del que se enmarca este trabajo. En un conjunto de localidades en el área registramos parámetros de calidad de agua y muestreamos la comunidad de peces. Identifiqué las especies encontradas como nativas o introducidas y reconstruí de manera aproximada la composición original de las comunidades muestreadas con base en registros históricos. Calculé la integridad taxonómica de las comunidades, definida como la proporción de especies nativas encontradas respecto de las esperadas. Califiqué cada uno de los parámetros de calidad de agua y los agregué en un índice cuantitativo. Analizé las variables de calidad de agua y número de especies introducidas mediante un Modelo Lineal General (MLG), usando la integridad taxonómica como variable de respuesta para determinar si existe un efecto estadístico de las especies introducidas sobre la integridad de las comunidades nativas. Los descriptores calculados muestran que se ha perdido gran parte de la diversidad ictiofaunística en esta zona del país. Los resultados del MLG sugieren que tanto la calidad del agua como las especies introducidas han tenido un efecto considerable sobre las poblaciones y comunidades nativas. Discuto los resultados en el contexto de la teoría y hallazgos previos, señalo avenidas posibles de análisis futuro y presento recomendaciones sucintas.

ABSTRACT

Central Mexico is a densely populated area with high freshwater fish endemism. Its aquatic systems have been severely disturbed, which has resulted in an equally severe decline in the native freshwater fish fauna. Species introductions, a phenomenon of increasing magnitude worldwide which has become an active research field, is one of the ways in which aquatic systems have been disturbed. In this study, I present a general overview of the conservation status of the ichthyofauna in the area and an analysis of the effects of introduced species on the native communities. I include a brief literature review and the general context in which this study lies. We measured water quality parameters and sampled the fish community in a set of localities within the area. I identified the collected species as native or introduced and approximated the original composition of the sampled communities using historical records. I then calculated the taxonomic integrity of the communities, defined as the proportion of native species present out of the total expected. I graded the water quality parameters and aggregated them into an index to quantify water quality. I analyzed water quality and number of introduced species as variables in a General Linear Model (GLM) using taxonomic integrity as a response variable to determine if there is a statistical effect of introduced species on native community integrity. The calculated descriptors show that a great amount of the ichthyofaunal diversity in this area of the country has been lost. The results from the GLM suggest that both water quality and introduced species have had a considerable effect on the native populations and communities. I discuss these results in the context of the theoretical framework and previous findings, point to possible directions of future analysis and offer succinct recommendations.

INTRODUCCIÓN

La introducción de especies y la ecología de la invasión

La introducción de especies se ha convertido en un fenómeno prevalente en el planeta, que incluye prácticamente a todos los grupos biológicos y regiones del mundo, y cuya frecuencia va en aumento de la mano del proceso de globalización (Vitousek *et al.* 1997a, b, Gozlan *et al.* 2010). Los distintos aspectos ecológicos, biogeográficos y de conservación biológica asociados a las introducciones son agrupados bajo el término de Ecología de la Invasión. Un pionero de este campo fue Charles Elton, quien publicó en 1958 el libro *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*, obra que en buena medida sentó las bases para el desarrollo de esta área de investigación. La literatura acerca de las introducciones de especies ha crecido a partir de entonces y se ha vuelto, sobre todo en años recientes, cada vez más vasta. Han aparecido libros, revistas científicas y asociaciones dedicadas exclusivamente a este tema (*e.g. Biological Invasions*, 1999; *Global Invasive Species Programme GISP*, 1996) y otras muchas publicaciones y organizaciones han incluido el tema de las introducciones de especies en sus contenidos o actividades (*e.g. Diversity and Distributions*, IUCN, *The Nature Conservancy*, etc.). Muchos gobiernos han establecido agencias y programas dedicados al manejo de este problema o lo han incluido en las agendas de sus dependencias ambientales, todo lo cual atestigua a la magnitud del fenómeno. En México esta responsabilidad ha sido adquirida por el Instituto Nacional de Ecología (INE) y por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) a través de la Estrategia Nacional sobre Especies Invasoras, de reciente publicación (CONABIO 2010).

Las introducciones de especies se han convertido en una preocupación a nivel mundial, por varios motivos. En el ámbito ecológico, son lamentables los efectos negativos que muchas de las introducciones han tenido sobre las comunidades y ecosistemas que han colonizado, así como preocupantes los que podrán llegar a tener en el futuro. Específicamente, hablamos de la extinción o disminución de especies nativas y las consecuencias de ello, y de cambios desfavorables en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. En los ámbitos económico y social, son preocupantes las cuantiosas pérdidas monetarias que pueden ocasionar (Vitousek *et al.* 1997a). Por ejemplo de esto, Pimentel *et al.* (2005) indicaron que los costos económicos totales asociados a las introducciones de especies en los EUA se estiman en 120,000 millones de dólares estadounidenses al año. En algunos casos las especies introducidas también se han convertido en amenazas o problemas de salud humana (Vitousek *et al.* 1997a). Desde luego que en muchas ocasiones estos distintos efectos están estrechamente relacionados y es difícil separarlos. Debido a la prevalencia de las introducciones, estas son consideradas un componente importante en el escenario más amplio de cambio global, que incluye también a la modificación y destrucción de hábitat, la sobreexplotación de recursos, el cambio climático y la contaminación (Vitousek *et al.* 1997a, b, Leprieur *et al.* 2008). Las introducciones de especies son frecuentemente consideradas la segunda causa de extinciones a escala global, sólo detrás de la pérdida de hábitat,

aunque a una distancia considerable de esta (Wilcove *et al.* 1998, Gurevitch y Padilla 2004, Clavero y García-Berthou 2005). De acuerdo con Pimentel *et al.* (2005), casi el 42% de todas las especies amenazadas o en peligro en los EUA lo están principalmente debido a especies exóticas.

Sin embargo, existe aun cierta falta de claridad en torno a los efectos y comportamiento de las introducciones de especies– que se ha venido acotando en la literatura reciente– en la forma de opiniones y resultados encontrados o disímiles (cf. Gurevitch y Padilla 2004, Clavero y García-Berthou 2005, Didham *et al.* 2005, Fridley *et al.* 2007). Esto responde a varios motivos como son la diversidad del fenómeno, la tasa casi vertiginosa a la que se traslocan especies, la complejidad del escenario ecológico en el que ocurren y el carácter incipiente de la disciplina. La discusión que sigue está orientada parcialmente a las introducciones de animales. La literatura sugiere que existen patrones y procesos comunes a plantas y animales, pero también diferencias importantes, sobre todo en lo que a mecanismos se refiere (cf. Hierro *et al.* 2005).

La observación frecuente de apariciones de organismos exóticos en una comunidad y su aumento en abundancia al tiempo que los nativos disminuyen, o incluso de la presencia de los primeros y ausencia de los segundos de manera *a posteriori* (e.g. Habit *et al.* 2010), ha sido sugerente de una causalidad directa entre ambos; y en algunas instancias ha llevado a conclusiones alcanzadas de manera poco rigurosa. La relación entre estos dos fenómenos no es necesariamente simple ni directa. En este sentido, han aparecido en la literatura reciente llamados para un tratamiento más riguroso de esta correlación (Gurevitch y Padilla 2004, Didham *et al.* 2005). El carácter multifactorial y correlativo de las invasiones hace difícil en muchos casos el discernir si las especies introducidas son la causa de las disminuciones observadas en las nativas o si son sólo oportunistas que han aprovechado un escenario ecológico previamente alterado que ha facilitado su establecimiento; es decir, si es que son ‘efectores’ o causantes, o sólo ‘pasajeros’ del cambio, *sensu* MacDougall y Turkington 2005 (en Didham *et al.* 2005). Es probable también que en muchos casos los exóticos no sean puramente efectores ni puramente pasajeros. Metodológicamente, estas circunstancias han necesitado de tratamientos estadísticos y experimentales capaces de separar redes de factores correlacionados, esclarecer el flujo causal en los sistemas y asignar contribuciones individuales de los factores involucrados sobre las variables de interés (cf. Light y Marchetti 2007, Gido y Brown 1999, Leprieur *et al.* 2008).

Para explicar los patrones de invasión se han propuesto tres principales hipótesis: las hipótesis opuestas de la resistencia y la aceptación biótica, y la hipótesis de la actividad humana (*sensu* Leprieur *et al.* 2008). La primera, propuesta originalmente por Elton en 1958, como parte de una *resistencia ecológica* más amplia, parte de la idea de que las comunidades más ricas y diversas se encuentran más saturadas, y que existen en ellas menos roles funcionales y recursos disponibles, lo que las hace más competitivas y menos susceptibles de ser invadidas. La segunda hipótesis se opone a la primera y propone que las comunidades más ricas recibirán también a un mayor número de exóticos bajo la idea de que las condiciones que han favorecido la riqueza de la biota nativa favorecen también el establecimiento de nuevas especies (Fridley *et al.* 2007, Leprieur *et al.* 2008). La hipótesis de la actividad humana plantea que las introducciones responden principalmente a la magnitud de

las actividades humanas en distintas áreas y no a factores ecológicos (Leprieur *et al.* 2008). La existencia de evidencia sugerente tanto de resistencia como aceptación biótica es lo que Fridley *et al.* (2007) han llamado la ‘paradoja de la invasión’. El motivo detrás de esta paradoja parece estar en la escala de estudio. La acumulación de estudios a distintas escalas indica que la relación entre riqueza de nativos y exóticos es frecuentemente negativa a escalas locales pero positiva a escalas regionales. Parecería ser por lo tanto que la resistencia biótica opera a escalas locales, es decir, a la escala en la que operan las interacciones bióticas y particularmente la competencia, pero a escalas regionales el factor predominante en los patrones de invasión es la heterogeneidad de hábitats (Stachowicz y Tilman 2005, Fridley *et al.* 2007).

Por lo menos otro fenómeno en torno a las introducciones de especies depende de la escala. Se ha hecho claro que el efecto de las introducciones, al actuar estas sobre la riqueza y diversidad, que son dependientes de la escala, es distinto a diferentes escalas (cf. Pauchard y McKinney 2006). Las introducciones pueden tener un efecto enriquecedor a escala local– si el número de especies introducidas es mayor al número de especies que se extinguen como consecuencia– pero un efecto empobrecedor y homogeneizante a escala regional (Diez *et al.* 2008). El efecto homogeneizante de las introducciones masivas llevó a Gordon Orians a acuñar el término ‘Homogeoceno’ para describir a nuestra era (Rosenzweig 2001).

La magnitud de las extinciones que podrían ocurrir a escala global como consecuencia de las invasiones ha sido estimada a través de la relación especies-área (Vitousek *et al.* 1997a, Rosenzweig 2001a, b), que a grandes rasgos describe la relación positiva entre riqueza y área geográfica. Rosenzweig (2001a, b) presentó una perspectiva a gran escala haciendo uso de esta relación, de la teoría de biogeografía de islas y de otros conceptos de ecología evolutiva, que es al tiempo reveladora y aleccionadora. De acuerdo a su elaboración, el efecto aislado de las introducciones será un decremento en la diversidad mundial– porque estas incrementan la tasa de extinción a un nivel por arriba de la tasa de especiación– al tiempo que las diversidades a escala local irán en aumento– porque las mismas introducciones incrementan las tasas de inmigración a un nivel mayor que las tasas de extinción. Las tasas de extinción local eventualmente aumentarán, pero con cierto retraso respecto de la inmigración. Una vez que hayan ocurrido todas las extinciones debidas a introducciones, y en ausencia de otras fuerzas, la biota global entrará en una nueva fase de equilibrio, pero empobrecida. A partir de ese momento la biota global tendería a recuperar su diversidad original (entendida sólo como número de especies) mientras que las biotas locales podrían verse quizás incluso enriquecidas más allá de su estado original. Esta última predicción, sin embargo, difícilmente se alcanzará debido a la pérdida total de hábitat disponible, que para ese momento será incluso mayor que la actual, y de la cual es función la tasa de especiación y por lo tanto el número de especies. De manera que las actividades humanas, de las cuales las traslocaciones de especies son parte, tendrán un efecto permanente e irreversible sobre la biota del planeta.

Introducciones de peces de agua dulce en el mundo

Los ambientes dulceacuícolas del mundo han sido invadidos y deteriorados en general de una manera particularmente severa (Ricciardi y Rasmussen 1999, CONABIO 2008, Strayer 2010). Los peces de agua dulce son probablemente el grupo de vertebrados más amenazado, y uno de los más trasladados también (Leidy y Moyle 1998, Ricciardi y Rasmussen 1999, WRI 1999, Leprieur *et al.* 2008, Gozlan *et al.* 2010). Se han introducido especies de peces en prácticamente todas las grandes cuencas y cuerpos de agua dulce del mundo, que en muchos casos han tenido fuertes efectos en las comunidades nativas en las que han sido insertadas (Leprieur *et al.* 2008). Algunos de estos han sido verdaderamente dramáticos, como la introducción de la perca del Nilo (*Lates niloticus*) en el lago Victoria en África en los años 50, la introducción de *Cichla ocellaris* en el lago Gatún en Panamá (Witte *et al.* 2000) o la aparición de lampreas marinas (*Petromyzon marinus*) en los Grandes Lagos de Norteamérica. De acuerdo con Pimentel *et al.* (2005) las introducciones de peces provocan gastos por 5,400 millones de dólares estadounidenses al año en los EUA. Los efectos de las introducciones no se limitan a la comunidad nativa de peces y pueden naturalmente extenderse sobre otros vertebrados, invertebrados, plantas e incluso la comunidad entera (Leprieur *et al.* 2008, Strayer 2010).

Las introducciones de peces, como las de otros organismos, pueden ser deliberadas o accidentales, y ocurren de diversas maneras: las primeras pueden ser con fines de acuicultura, pesca deportiva, control biológico o protección de especies; y las segundas incluyen los escapes de individuos de granjas de cultivo, las descargas de agua de lastre, la canalización de los sistemas hidrológicos y la liberación de especies usadas como carnada. La liberación de individuos de granjas de cultivo, o de mascotas, no pertenecen claramente a alguno de estos dos tipos. De todos los vectores de introducción el más importante es la acuicultura, actividad que se ha desarrollado en mayor o menor grado en el mundo entero. Aunque frecuentemente está basada en una o pocas especies, puede involucrar también a especies secundarias utilizadas como forraje de la especie focal o que están presentes como ‘contaminantes’, e incluye tanto a granjas donde se cultivan especies para consumo como a la industria de especies ornamentales (Gozlan *et al.* 2010).

De entre las muchas especies de peces de agua dulce que han sido introducidas en el mundo (*ca.* 624, Gozlan 2008 en Gozlan *et al.* 2010), algunas se han vuelto especialmente comunes y extendidas. Tales son los casos de las truchas arcoíris, café y de arroyo (*Oncorhynchus mykiss*, *Salmo trutta* y *Salvelinus fontinalis*), introducidas principalmente con fines recreativos, la lobina negra (*Micropterus salmoides*), un piscívoro introducido con fines recreativos y de consumo humano, los ‘peces mosquito’ (*Gambusia affinis* y *G. holbrooki*), introducidos como medida de control biológico, y las carpas y tilapias, ambas introducidas principalmente con fines de consumo. Dentro de las especies más trasladadas y exitosas de carpas se encuentran la carpa común (*Cyprinus carpio*), el pez dorado (*Carassius auratus*) y la carpa herbívora (*Ctenopharyngodon idella*), y en el caso de las tilapias varias especies de los géneros *Oreochromis*, *Tilapia* y *Sarotherodon*. Los efectos de estos dos grupos de especies han sido bien documentados. Se sabe que varias especies introducidas de

carpas en muchos casos han hibridado y transmitido parásitos a otros ciprínidos nativos emparentados. Su capacidad de modificar el hábitat como consecuencia de su conducta de forrajeo béntico es bien conocida. Al forrajear, las carpas (especialmente *C. carpio* y *C. auratus*) desenraizan las macrofitas y resuspenden sedimentos, lo que puede provocar una serie de efectos en cascada a través del sistema, que comienzan por una disminución en abundancia y diversidad de macrofitas e invertebrados y en última instancia pueden conducirlo hacia la eutroficación (Miller y Crowl 2006, Gozlan *et al.* 2010). Las tilapias se han establecido en todos los países en los que han sido cultivadas (Canonico *et al.* 2005), y se ha encontrado que alteran las comunidades y hábitats que invaden de distintas formas, algunas similares a las ocasionadas por carpas. Son también forrajeadoras bénticas, y pueden generar una biomasa alta (especialmente cuando son cultivadas de manera intensiva o se hacen introducciones sucesivas), lo que, de igual manera, puede conducir a la eutroficación. Pueden transmitir parásitos a las especies nativas (Jiménez-García *et al.* 2001, Strecker 2006) e hibridar con sus congéneres (Fitzsimmons 2001 en Canonico *et al.* 2005), son agresivas hacia otros peces, pueden competir de manera eficiente por espacio y alimento, y depredar huevos y peces pequeños de otras especies (Doupé y Knott 2010).

Se puede esperar que la frecuencia de introducciones de peces alrededor del mundo aumente, a pesar de las consecuencias ecológicas adversas que se ha mostrado provocan, al aumentar la población y actividad humana sobre el globo. Con ellas se incrementarán el transporte y movimiento de propágulos, las actividades que promueven introducciones y el desarrollo de la acuicultura— como mencioné ya, el principal motor de introducciones a escala mundial. Por añadidura, es probable que algunas poblaciones reproductivas de exóticos se dispersen a nuevas áreas, situación que ha sido llamada ‘deuda de invasión’ (*invasion debt*), de forma análoga a la ‘deuda de extinción’ (Leprieur *et al.* 2008, Gozlan *et al.* 2010, Strayer 2010). Leprieur *et al.* (2008) detectaron seis áreas de riqueza (*hotspots*) de peces dulceacuícolas exóticos a escala global, de las cuales una se encuentra parcialmente en territorio mexicano. La mayor parte del país soporta un nivel medio de invasión de acuerdo a esta regionalización.

Introducciones de peces de agua dulce en México

Las introducciones de peces en México, a pesar de ser numerosas, han sido y continúan siendo mal documentadas (cf. Álvarez-Romero *et al.* 2008). Quizá el primer registro de peces exóticos en México en la literatura sea la observación de Meek (1904) de que carpas y peces dorados se habían establecido y vuelto abundantes en el río Lerma y valle de México. Décadas previas a eso se cultivaban y liberaban ya truchas de arroyo, arcoíris y degolladas (*Onchorhynchus clarkii*). Las primeras introducciones de lobina negra ocurrieron alrededor de 1910, y el cultivo de tilapias de las especies *Oreochromis aureus*, *O. niloticus* y *O. mossambicus* comenzó en los años 60 del siglo pasado (Contreras-Balderas y Escalante 1984, Escalante y Contreras 1985). La acuicultura rural en el país comenzó de manera más organizada en los años 30 y experimentó su crecimiento más

rápido a finales de los 70 y principios de los 80, promovida por políticas oficiales (Tapia y Zambrano 2003). Fue presumiblemente durante este último periodo que la mayoría de las introducciones de carpa, tilapia u otros fueron llevadas a cabo; como resultado, prácticamente todos los lagos naturales del país albergan el día de hoy al menos a una especie exótica (Zambrano y Macías-García 2000). Las introducciones en general se han llevado a cabo prácticamente sin atender a la biología de la especie por introducirse, a las características de la comunidad nativa, o a la limnología del cuerpo de agua receptor. Adicionalmente, se ha construido en el país un número considerable de presas (4,462 hasta 2008, cf. CNA 2010), en muchas de las cuales también se han introducido exóticos (Zambrano y Macías-García 2000). Deben mencionarse las introducciones, más recientes, de varias especies de loricáridos, de entre las que *Pterygoplichthys (Liposarcus) multiradiatus* quizás sea la más perniciosa. Se han establecido poblaciones abundantes de loricáridos al menos en las cuencas de los ríos Balsas—de manera notoria en la presa del Infiernillo— y Usumacinta (Guzmán y Barragán 1997, CCA 2009). En la guía de peces mexicanos de Álvarez (1970) hay mención de cerca de 10 especies introducidas o traslocadas en aguas mexicanas. Contreras Balderas y Escalante (1984) listaron 26 introducciones y 29 traslocaciones para un total de 55 especies introducidas en México en 1984, y casi una década después Espinosa *et al.* (1993) listaron 36 especies introducidas, excluyendo traslocaciones. Contreras Balderas (1999) reportó un total de 94 exóticos en 1997 y Contreras Balderas *et al.* (2008) estimaron 113 para el 2008 (ver Figura 1.1).

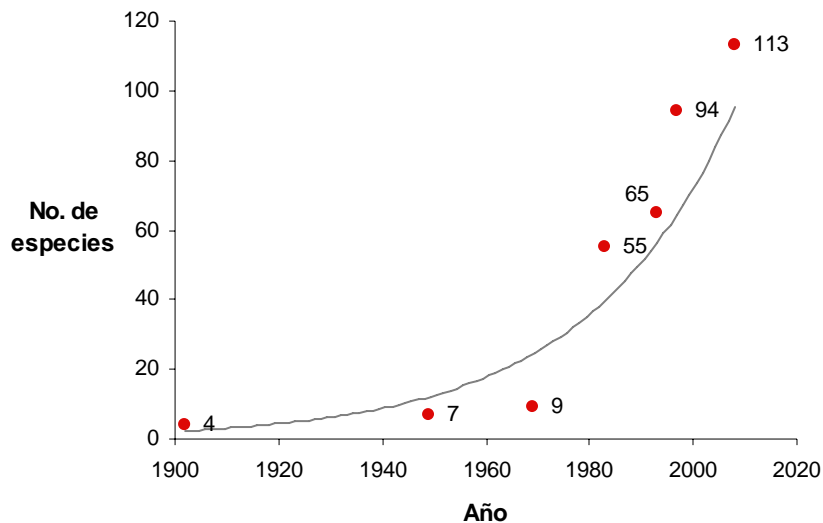


Figura 1.1. El número de especies de peces de agua dulce introducidas en México desde 1904 ha aumentado de manera exponencial. Fuente: Contreras-Balderas *et al.* 2008.

Actualmente se cultivan un total de 14 especies exóticas y entre 7 y 9 especies nativas al país bajo programas gubernamentales, para su liberación en lagos y presas y posiblemente otros cuerpos de agua (DOF 2004 en Conabio 2008, Ibáñez y García-Calderón f.p.d.). Estos programas, cuya producción consiste mayoritariamente de carpa y tilapia, están destinados sobre todo a contribuir a la alimentación de comunidades

rurales de bajo ingreso. De manera adicional a estas introducciones, los exóticos pueden ser trasladados posteriormente a nuevas localidades por individuos o pequeñas organizaciones locales (Zambrano y Macías-García 2000, Ibáñez y García-Calderón f.p.d., obs. pers.). La información acerca de estos movimientos es frecuentemente inexistente. No existen en la actualidad programas sistemáticos de monitoreo que pudieran detectar y dar un seguimiento a la aparición de nuevas poblaciones de especies exóticas. Este vacío se encuentra contemplado en la Estrategia Nacional sobre Especies Invasoras (CONABIO 2010).

Trabajos previos

La literatura sobre introducciones de peces de agua dulce es abundante. En esta sección hago referencia sólo a algunos trabajos con relevancia para esta tesis o que ilustran el panorama general de la investigación en torno a este fenómeno.

Los sistemas acuáticos del Estado norteamericano de California se encuentran entre los más invadidos de Norteamérica (Fuller *et al.* 1999 en Marchetti *et al.* 2004, cf. Gido y Brown 1999). Las introducciones en este Estado han sido estudiadas (*e.g.* Baltz y Moyle 1993, Marchetti *et al.* 2004, Light y Marchetti 2006) de manera comparativamente extensa respecto de otras áreas e ictiofaunas invadidas. Algunos de los resultados relevantes que se desprenden de dichos trabajos son los siguientes. Baltz y Moyle (1993) reportaron que, al menos para un caso particular en un tributario del río Sacramento, la comunidad nativa posee una clara resistencia a la invasión ante la presión constante de especies que se han establecido en ella pero que se mantienen en abundancias bajas, y otras que lo han hecho en áreas próximas. Esta resistencia está dada por un componente ambiental— el régimen de flujo— que se había conservado inalterado al menos al momento de este estudio y al que están adaptadas las especies nativas y no las exóticas; y por componentes bióticos, de menor importancia. Aunque la competencia es el mecanismo que se piensa mayormente responsable de estructurar las comunidades, y de generar como consecuencia una resistencia biótica a la invasión, en esta comunidad se encontró que la depredación juega un papel más importante. Estos hallazgos particulares se pueden probablemente extender a otras comunidades con una composición y régimen de flujo similares en California. Los autores sugieren que la alteración de los regímenes de flujo es el primer paso en la descomposición de las comunidades en esta área, al disminuir a las poblaciones nativas y debilitar las interacciones al interior de la comunidad, haciéndola susceptible a invasiones que la pueden alterar aun más. Moyle y Light (1996) analizaron varios casos de invasiones en sistemas acuáticos, incluyendo aquellas en California, en la búsqueda de patrones que pudieran derivar en reglas generales en torno a las invasiones. Los autores encontraron 12 reglas empíricas que argumentan son de mayor utilidad que aquellas derivadas de la teoría de ensamble comunitario. Esto, explican, es debido a que esta teoría ignora mayormente la importancia del entorno abiótico. Aun así, estas son reglas suaves, con excepciones, e incluso en ocasiones contradictorias (ver más abajo). El fenómeno de la invasión en sistemas acuáticos, señalan los mismos autores, tiene un carácter idiosincrático, particularmente a escalas locales, donde las características

comunitarias y medioambientales se vuelven especialmente importantes. Algunas de las reglas propuestas por estos autores relevantes para este trabajo, son:

- la mayoría de los invasores exitosos se integran sin provocar extirpaciones en las comunidades invadidas.
- todos los sistemas acuáticos son propensos a ser invadidos y la propensión a serlo no está relacionada con la diversidad de los organismos residentes.
- los mayores efectos comunitarios de las invasiones se observan de manera más frecuente cuando el número de especies es bajo.
- en sistemas que han sido mínimamente alterados por la actividad humana, los peces con mayor probabilidad de convertirse en invasores exitosos son los depredadores tope y los omnívoros/detrítivos.
- es muy probable que los invasores piscívoros alteren los ensambles que invaden, mientras que es poco probable que los omnívoros y detrítivos lo hagan.
- es más probable que los invasores en un sistema acuático se establezcan cuando los ensambles de organismos nativos han sido temporalmente perturbados o agotados.
- el éxito a largo plazo (la integración) de una especie invasora es mucho más probable en un sistema acuático permanentemente alterado por la actividad humana que en un sistema poco perturbado.

Conceptualmente, es particularmente interesante la segunda regla listada (que es después contradicha en la sexta) pues va en contra de la predicción teórica de la resistencia biótica. Marchetti *et al.* (2004) analizaron las características del conjunto de especies introducidas en California con y sin éxito, en búsqueda de características que permitieran predecir la probabilidad de éxito de introducciones futuras. Los autores atendieron a las distintas fases de la invasión: el establecimiento, extensión e integración, dado que cada una de éstas está determinada por factores distintos. Los ocho predictores considerados: la talla máxima, el tamaño del área de distribución nativa, la tolerancia fisiológica, la posición trófica, la presión de propágulos, la distancia a la fuente, el cuidado parental y el éxito previo como invasor, resultaron tener distintas contribuciones en cada una de las fases de la invasión. Los predictores más importantes de manera global resultaron ser la presión de propágulos, la tolerancia fisiológica, el éxito previo y la talla máxima. Un antecedente especialmente relevante para esta tesis es el trabajo de Light y Marchetti (2007), que identifica las contribuciones individuales de los factores correlacionados con la introducción de especies en la disminución de la ictiofauna nativa mediante su separación estadística. Este trabajo es una respuesta a las inquietudes planteadas por Gurevitch y Padilla (2004) y una prueba explícita de las alternativas propuestas por Didham *et al.* (2005). Los factores que se pueden confundir con las introducciones en la causalidad detrás del deterioro de las comunidades nativas son la modificación hidrológica de los sistemas acuáticos, el uso de suelo dentro de la cuenca, la explotación pesquera y la contaminación. En este trabajo se pusieron a prueba los primeros dos, por ser factores identificados como importantes *a priori* en el área de estudio. El análisis encontró que las especies introducidas tienen efectos negativos directos sobre las especies

nativas, y que los efectos del uso de suelo y modificación hidrológica son indirectos y ocurren al facilitar el establecimiento de especies no nativas. Un trabajo de relevancia general es el de Gido y Brown (1999). En este se analizan los patrones de colonización de peces introducidos en un área que comprende a toda la porción templada de Norteamérica, utilizando a las cuencas como unidades de análisis, y una aproximación macroecológica. Los hallazgos de este trabajo son varios. En primer lugar, se encontró un incremento en la riqueza neta de especies por cuenca, dado que fue mayor el número de especies introducidas que el de especies extirpadas y amenazadas en la mayoría de las mismas. Esto sugiere que, a escalas geográficas como ésta, las introducciones no conducen a un decremento en la riqueza; con la importante salvedad de que el resultado final del proceso puede no ser evidente sino hasta dentro de un tiempo futuro. Se encontraron como predictores positivos del número de especies introducidas al factor humano de número de presas y al factor geográfico de área de cuenca mientras que la riqueza nativa fue un predictor negativo, y comparativamente débil. Se halló una tendencia negativa no significativa en el grado de invasión de las cuencas de acuerdo a su riqueza nativa; las cuencas con una riqueza nativa alta tuvieron números consistentemente bajos de invasores, mientras que aquellas con una riqueza baja mostraron una mayor variación en el número de invasores. Los autores proponen que este patrón puede obedecer parcialmente a la resistencia de las comunidades nativas, y a una presión humana de introducción menor en las comunidades naturalmente más ricas.

Trabajos previos en México

Los trabajos sobre introducciones de peces y temas asociados no han sido numerosos en México. De Buen (1941) fue el primer autor en hablar sobre una especie de pez introducida en el país, específicamente, el caso de la introducción de lobina negra en el lago de Pátzcuaro. Su punto de vista fue el de la afectación a la actividad pesquera en el lago. Contreras-Balderas y Escalante (1984), y Escalante y Contreras (1985) fueron los primeros en señalar el problema y proveer las primeras compilaciones sobre peces introducidos en aguas continentales, señalando en varios casos evidencia de tipo observacional que sugería un efecto deletéreo de las especies introducidas sobre las ictiofaunas locales. La evidencia más directa del impacto de los exóticos que se señala en estos trabajos se refiere a las introducciones de lobina negra y a dos casos de hibridación entre especies exóticas y nativas de *Xiphophorus* y *Cichlasoma*. Contreras Balderas más tarde (1999) proveyó una lista actualizada de especies exóticas en el país.

Lyons *et al.* (1995, 2000) y Mercado-Silva *et al.* (2002) desarrollaron índices de integridad biótica para los cuerpos lóticos y lénticos de la zona centro-occidente de México. Entre otros atributos comunitarios utilizados para evaluar la integridad de las comunidades en estos índices se encuentra en ambos casos un parámetro basado en la abundancia de individuos exóticos. De acuerdo a Lyons *et al.* (1995), para esta fecha, “la disminución en la calidad y cantidad de agua, las modificaciones al hábitat, y las introducciones de especies” habían causado ya “la extinción de al menos 5 especies de peces y varias poblaciones únicas y llevado a muchas

otras al borde de la eliminación” en los ríos de la zona centro-occidente de México. De forma similar, muchas comunidades en los ríos Duero (Lerma), Purificación, Marabasco y Ayuquila (Armería) se encontraban ya “radicalmente reestructuradas y dominadas por unas pocas especies exóticas y generalistas”. En cuanto a los lagos del centro de México, Lyons *et al.* (2000) afirmaron que, sobre todo a partir de 1900, “varios lagos han sido reducidos sustancialmente en su tamaño o incluso eliminados por modificaciones hidrológicas y extracción de agua. Otros han sufrido de hipereutroficación y un incremento dramático en turbidez a partir de erosión en la cuenca y contaminación municipal, industrial y de la agricultura. En casi todos los lagos, la sobreexplotación y la introducción de especies exóticas han alterado fundamentalmente las comunidades biológicas”.

Zambrano *et al.* (1999), Zambrano e Hinojosa (1999) y Tapia y Zambrano (2003) son probablemente los primeros trabajos con una aproximación experimental al tema de peces exóticos en México. Estos trabajos se centran en los efectos de la carpa común, cuya capacidad de modificar el ambiente en sistemas templados había sido establecida previamente, en pozas localizadas en la cuenca alta del río Lerma. Los autores hallaron un efecto denso-dependiente negativo de las carpas sobre la transparencia del agua así como efectos sobre la densidad de macrofitas, y efectos menos consistentes, en el mismo sentido, en la abundancia de organismos bénticos. No se detectaron efectos sobre el goodeido nativo *Girardinichthys multiradiatus*. De La Vega *et al.* (2003), en un trabajo que buscaba evidencia de los motivos detrás de la disminución de las seis especies en los géneros de goodeidos *Skiffia* y *Zoogoneticus*, caracterizaron las condiciones limnológicas en 14 localidades en las que existían o se sabía existieron poblaciones de esas especies. Concluyeron que la eutroficación y la fragmentación del hábitat eran las principales amenazas a su supervivencia. Los datos podrían sugerir un efecto de los exóticos sobre la abundancia de estas seis especies nativas en las localidades estudiadas, pero su análisis fue en otro sentido.

Las instancias en las que se puede hacer una comparación entre las condiciones previas y posteriores a la introducción en un sistema natural son raras. Un ejemplo es la evaluación hecha por Strecker (2006) de la comunidad de peces de la laguna de Chichancanab, QR, antes y después de la llegada de *Oreochromis* sp. y del carácido *Astyanax fasciatus*. La laguna de Chichancanab es conocida por su extraordinaria comunidad de peces, compuesta por siete especies de ciprinodóntidos del género *Cyprinodon* y el poecílido *Gambusia sexradiata*. Con el arribo de estos dos exóticos, los números de las especies nativas disminuyeron notablemente, incluso quizás hasta la extinción en un caso (*C. simus*); el hábitat se deterioró y se transfirieron parásitos a las especies nativas. La evidencia encontrada fue sugerente de depredación y competencia entre exóticos y nativos.

El acúmulo de trabajos que demuestran efectos de la introducción de especies sobre las especies nativas, y de trabajos que así lo sugieren si bien sus objetivos son diferentes (literatura referida arriba), amerita poner especial atención a este fenómeno, lo que hago en este trabajo. El presente trabajo contribuye al conocimiento de las introducciones de peces en México y en general, y provee evidencia analítica de su efecto en las comunidades en las que han ocurrido. Es en este sentido más similar a los trabajos de De La Vega *et al.* (2003)

y Strecker (2006), pero de carácter más transversal. Adicionalmente, presenta un diagnóstico general del estado de conservación de las comunidades en el área de estudio. El registro del cambio que están sufriendo las faunas nativas es importante de por sí, pero especialmente ante la expectativa de aumentos en la demanda de agua, actividad humana y frecuencia de exóticos en la zona estudiada (cf. Gozlan *et al.* 2010). De acuerdo a modelos de nicho ecológico (Zambrano *et al.* 2006, CCA 2009), dos de las especies introducidas más extendidas en el área, la carpa común y la tilapia del Nilo, así como las especies introducidas del género *Pterygoplichthys*, tienen aun un potencial de extensión considerable, es decir, existe para ellas una deuda de invasión dentro (y más allá) del país. Los resultados que se exponen aquí deben ser tomados como una primera aproximación, a partir de la cual pueden derivarse estudios de naturaleza más profunda o particular.

En el ámbito de la introducción de especies, frecuentemente se habla de especies invasoras— aquellas cuya abundancia y distribución son notoriamente mayores que al momento de su aparición— pero aunque el uso de este término es común, no existe un criterio formal para designar a una especie como invasora y existe cierta subjetividad en torno a su uso. Todas las especies introducidas en este trabajo son tratadas sólo como tales, si bien podrían ser consideradas invasoras bajo criterios o circunstancias particulares.

Área de estudio

El área de estudio de este trabajo está definida por la distribución de la familia Goodeidae en México. Comprende a una buena parte de la Faja Transvolcánica Mexicana, y algunas áreas adyacentes (Fig. 2.1a). Incluye zonas de matorral xerófilo, bosque tropical caducifolio y subcaducifolio y bosques de pino y encino, así como zonas modificadas por actividades agropecuarias y áreas urbanas (Fig. 2.1b), en un intervalo aproximado de elevaciones de 500 a 2800 msnm. Los sistemas hidrológicos más importantes en el área son Lerma, Cuitzeo, Pátzcuaro, Zirahuén, Grande de Santiago, Ameca, Armería, Coahuayana y cuenca de México. También se incluyen partes de las cuencas altas de los ríos Balsas, Pánuco y San Pedro Mezquital, y otros sistemas menores (Fig. 2.1 c, Apéndice 1).

Se trata de un área diversa y con un alto endemismo: se encuentran en ella de manera exclusiva *ca.* 20 especies del género *Menidia*, *ca.* 35 especies de la familia Goodeidae, 2 especies de lamprea del género *Lampetra*, 6 ciprínidos, 3 poecílidos, 3 cíclidos y 1 ciprinodóntido; otras 7 especies se encuentran dentro aunque de manera no exclusiva (cf. Miller 2005). Muchos de los endémicos en el área están confinados a unas pocas o incluso una sola localidad. Adicionalmente, se encuentran en el área varias especies endémicas de salamandras del género *Ambystoma*. Los cuerpos de agua en el área de estudio son relativamente pequeños (exceptuando los lagos de Chapala, Cuitzeo y Pátzcuaro), y la riqueza de las comunidades de peces es también relativamente baja. Buena parte del área de estudio se intersecta con la zona más densamente poblada del país, que incluye a las ciudades de México, Guadalajara, Toluca, León, Querétaro, SLP, Aguascalientes, Cuernavaca y Morelia, entre otras más. Se concentran en ella una gran actividad agropecuaria e industrial, actividades que tienen impactos

importantes sobre los sistemas acuáticos y que resultan en una combinación de factores que impone una gran presión sobre la ictiofauna en la región.

Integridad Taxonómica

Frecuentemente es necesario cuantificar la condición biológica de un sitio y con este fin se han desarrollado principalmente tres tipos de indicador: los índices bióticos, los índices multimétricos– a los cuales pertenecen los índices de integridad biótica– y las medidas de completitud taxonómica (Hawkins 2006). En este trabajo utilicé la completitud taxonómica de las comunidades como una aproximación de su estado de conservación. Estimé dicha completitud mediante el parámetro de Integridad Taxonómica (IT). La integridad taxonómica se basa, como las demás medidas de completitud, en la razón entre especies observadas y esperadas (O/E). La defino de la siguiente forma:

$$\text{Integridad Taxonómica IT} = \text{no. especies nativas observadas} / \text{no. especies nativas esperadas}$$

Un valor de IT de 0 indica una pérdida total de integridad en la comunidad y un valor de 1 indica una integridad intacta.

Se pueden encontrar en la literatura implementaciones de la razón O/E que son distintas matemáticamente y en su finalidad (*e.g.* Hawkins *et al.* 2000) a como la uso aquí, pero de manera fundamental se trata del mismo concepto. De acuerdo a los trabajos citados (Hawkins *et al.* 2000, Hawkins 2006) la razón O/E es una medida excelente de la integridad biológica debido a su simplicidad matemática, facilidad de interpretación y estandarización inherente a las condiciones específicas de cada sitio.

Sistema de estudio

El sistema de estudio considerado aquí es relativamente simple y se ilustra en la Figura 1.2. Consta de una variable de respuesta, la Integridad Taxonómica, y dos variables explicativas, la Introducción o número de especies introducidas en la comunidad y la Calidad del Agua en el sitio en su componente orgánico. Este sistema puede ser entendido como una forma reducida del sistema completo, donde la integridad taxonómica de las comunidades es una aproximación de su estado de conservación, la calidad del agua es una aproximación de la calidad total del hábitat y el número de especies introducidas una aproximación de sus efectos sobre la estructura y función de la comunidad.

Una complicación del sistema es la influencia mutua que la calidad del agua y la introducción de especies pueden tener entre sí. La calidad del agua puede verse modificada como consecuencia de la introducción de especies con capacidad de modificarla (por ejemplo forrajeadores bénticos, ver más arriba), y en

el sentido opuesto, una calidad de agua alterada podría favorecer la probabilidad de establecimiento de especies exóticas, si ocurriese que su capacidad competitiva relativa aumentase bajo tal condición. De manera alternativa, estas dos variables pueden no estar relacionadas causalmente, sino cambiar de manera concomitante con la presencia humana.

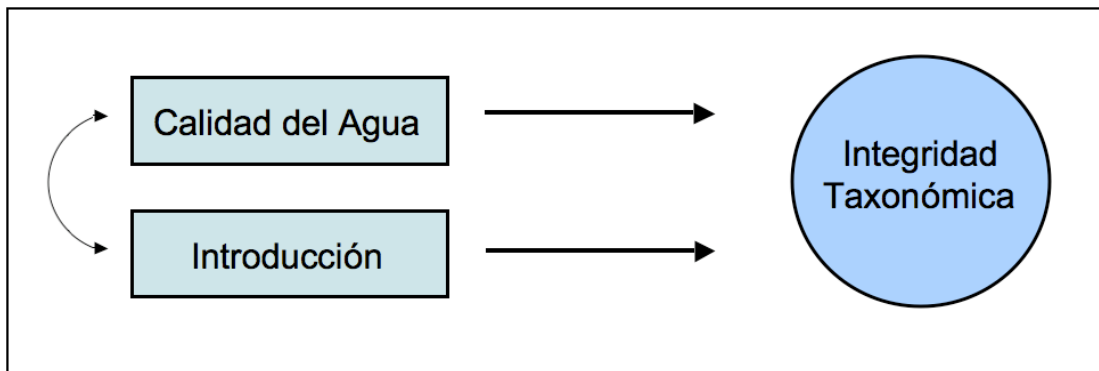


Figura 1.2. El sistema de estudio. Las flechas muestran la influencia de unas variables sobre otras. Aunque no se muestra de manera explícita, también la interacción entre Calidad del Agua e Introducción podría tener un efecto sobre la Integridad Taxonómica.

OBJETIVOS

Los objetivos generales de este trabajo son:

- a) proveer un diagnóstico general del estado de conservación de la ictiofauna dentro del área definida por la distribución de la familia Goodeidae en México, y
- b) determinar si las introducciones de especies han tenido un efecto negativo sobre el estado de conservación de esta ictiofauna.

HIPÓTESIS

Los hallazgos previos de estudios de introducciones de peces de agua dulce conducen al planteamiento de la siguiente hipótesis en torno a las comunidades muestreadas en este trabajo:

H_a : la presencia de especies introducidas ha tenido un efecto negativo en la integridad taxonómica de las comunidades nativas; y aquellas con números mayores de introducciones se encuentran más deterioradas.

H_0 : la presencia de especies introducidas no ha tenido un efecto negativo en la integridad taxonómica de las comunidades nativas; y su estado de deterioro es independiente del número de introducciones en ellas.

MÉTODO

Llevé a cabo un muestreo orientado taxonómica y geográficamente hacia la familia Goodeidae durante el 2005. En él se registraron la composición comunitaria y abundancia específica en un conjunto de localidades seleccionadas a partir de colectas históricas previas con el fin de elaborar un diagnóstico general y comparar la composición histórica con la actual. Se recabaron datos de calidad de agua y de presencia de especies introducidas para usarlos como variables explicativas del cambio comunitario. Cuantifiqué este último mediante el parámetro de Integridad Taxonómica (IT), y analicé la relación entre estas variables a través de un Modelo Lineal General (MLG). El muestreo tomó lugar durante todos los meses del año menos mayo, julio y agosto. Las localidades fueron muestreadas una sola vez y fueron visitadas durante el día.

Localidades visitadas

Para escoger las localidades a visitar, compilé una base de datos georreferida con los registros históricos de las colecciones ictiológicas disponibles en línea a través del sitio Neodat II (actualmente no disponible). La mayoría de los registros utilizados provinieron de la colección de peces del Museo de Zoología de la Universidad de Michigan (UMMZ). Dicha colección se encuentra entre las más importantes de Norteamérica y contiene un gran número de ejemplares colectados en territorio mexicano (Collette y Lachner 1976, Poss y Collette 1995), particularmente por Robert R. Miller y colaboradores. El intervalo temporal en el que ocurrieron los registros obtenidos y usados como referencia en este trabajo va de 1891 a 1989. La base de datos resultante, con la adición de algunas localidades provenientes de colectas propias del Laboratorio de Conducta Animal del IE-UNAM, tuvo un total de 270 puntos de colecta geográficamente no redundantes. A partir de este conjunto escogí las localidades a visitar, de manera que se incluyera al mayor número de especies de goodeidos y se tuviera la cobertura espacial más representativa posible del área total comprendida. Este conjunto constó de 79 localidades, también mayormente provenientes de colectas del UMMZ (Tabla 2.1, Figs. 2.1a y 2.2 y Apéndice 1). Cada punto seleccionado está asociado con al menos una especie de goodeido. El conjunto de localidades que resultó comprende a prácticamente toda la diversidad de cuerpos de agua en la zona, tanto naturales (manantiales, arroyos, ríos, lagos y lagunas) como modificados (canales, presas y manantiales modificados en balnearios), así como diferentes composiciones comunitarias y riqueza. Estadísticamente no se trata de un conjunto aleatorio, sino resultante de un proceso de selección casuístico o *haphazard*. Para desplegar la información geográfica y generar los mapas presentados usé el paquete ArcView GIS 3.2.

Tabla 2.1. Origen de los registros de las localidades visitadas.

Fuente	No. de localidades
UMMZ	74 (94%)
Laboratorio de Conducta Animal, IE	4 (5%)
Nuevas localidades	1 (1%)
Total	79

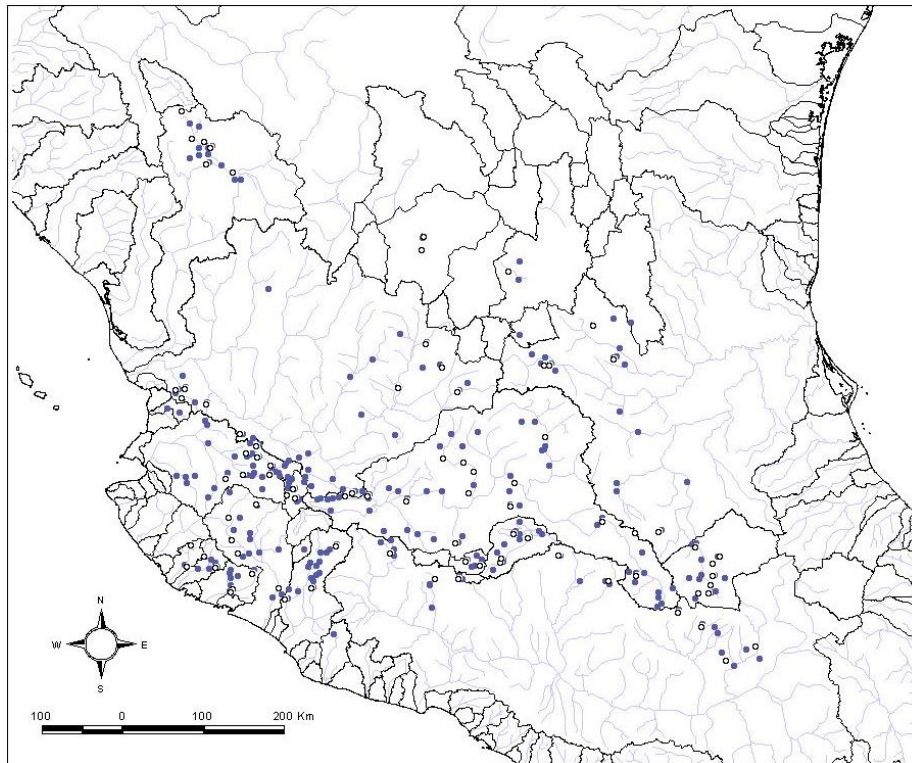


Figura 2.1a. Conjunto de puntos de colecta históricos para la familia Goodeidae en México (en oscuro) y el subconjunto seleccionado, sobre hidrografía y divisorias de cuenca. Escala de mapa 1:250,000, escala de figura 1:4,000,000

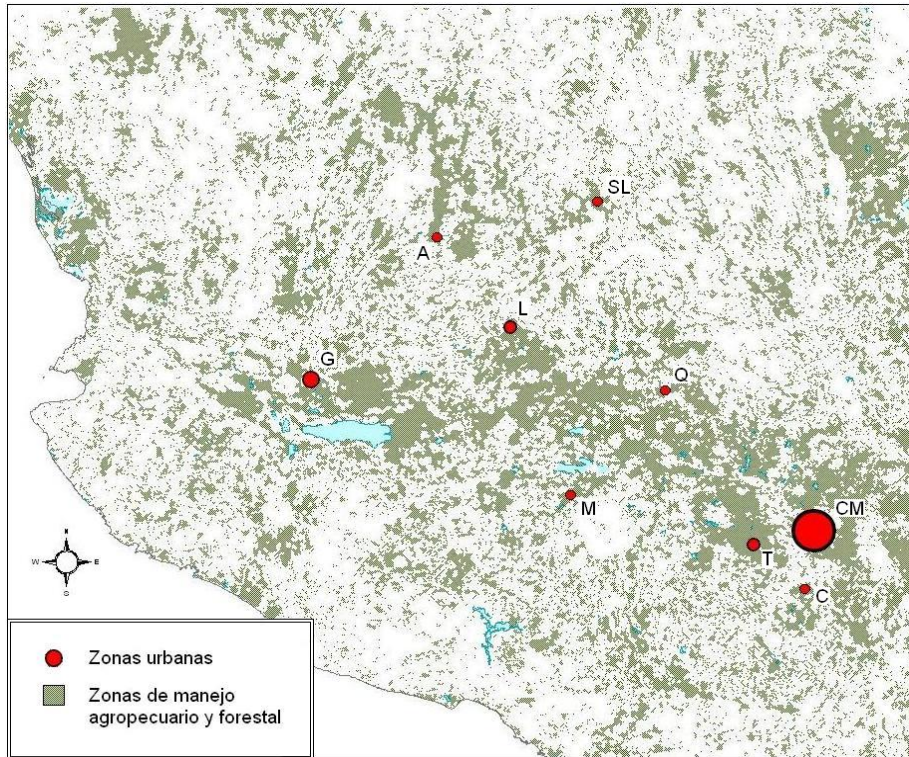


Figura 2.1b. Zonas urbanas y de manejo agropecuario y forestal en la zona de estudio. G – Guadalajara, A – Aguascalientes, L – León, M – Morelia, SL – San Luis Potosí, Q – Querétaro, T – Toluca, C – Cuernavaca, CM – Ciudad de México. Escala de mapa 1:250,000, escala de figura 1:3,000,000

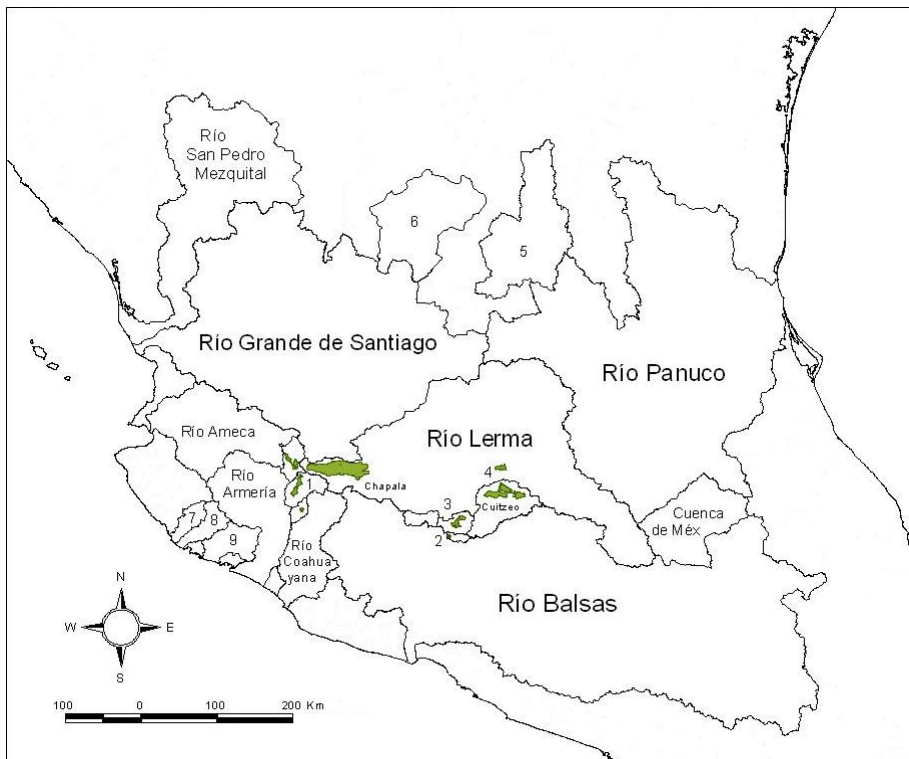


Figura 2.1c. Sistemas hidrológicos en el área de estudio. 1 – lagunas de Sayula, 2 – Zirahuén, 3 – Pátzcuaro, 4 – Yuriria, 5 – Cuenca Interior de Matehuala, 6 – Lago Santa Clara, 7 – Río Cuitzmala, 8 – Río Purificación, 9 – Río Marabasco. Escala de mapa 1:250,000, escala de figura 1:4,000,000

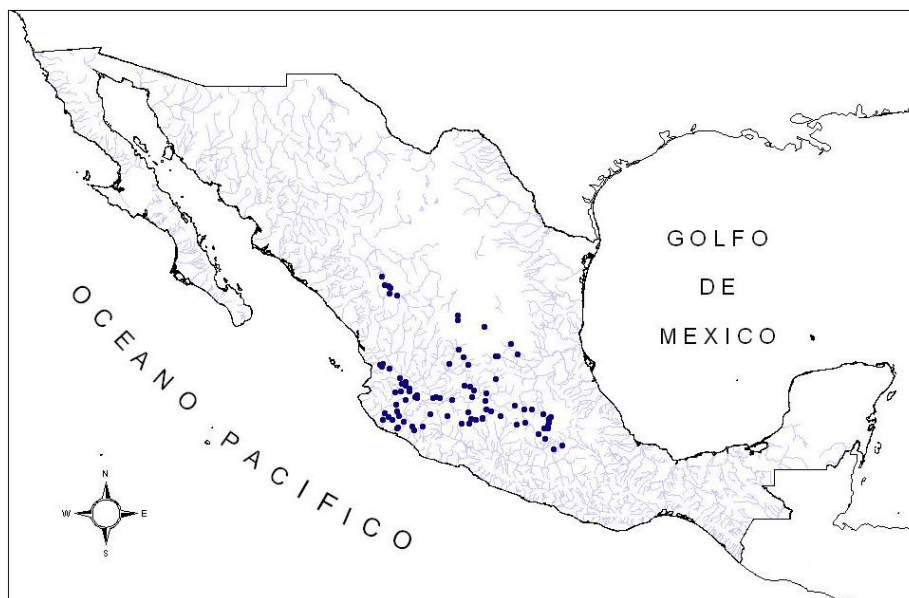


Figura 2.2. Conjunto de localidades visitadas, a escala nacional.
Escala de mapa 1:250,000, escala de figura 1:12,000,000.

Muestreo de las comunidades

Las comunidades de peces fueron muestreadas usando 3 distintos métodos de captura: la colocación de una red agallera multimalla de 20 m² con luces de 1.3, 5.7, 7.6 y 8.9 cm; arrastres con un chinchorro de 4 m² y luz de 4 mm, y colocación de nasas cilíndricas de 40 cm de longitud, 4 cm de diámetro de entrada y luz de 5 mm, procurando así la inclusión de especies de todas las tallas y hábitos. El muestreo se apegó al siguiente protocolo: colocación de red agallera y de 5 nasas en puntos propicios para la captura de peces por un espacio de 4 hrs., y 6 arrastres de chinchorro desde una distancia aproximada de 4 m hacia la orilla o vegetación. Se utilizó un esfuerzo de captura constante a lo largo del muestreo en la medida de lo posible, es decir, que en algunas localidades la aplicación de alguno de los métodos no fue posible o no estuvo indicada. Es conveniente mencionar que algunas de las especies dentro del área de estudio son difíciles de capturar con los métodos utilizados. Los bagres *Ictalurus dugesii* e *I. mexicanus*, por su hábito bentónico y nocturno, el gobio *Sicydium multipunctatum*, también por su hábito bentónico, y el mugílido *Agonostomus monticola*, por su capacidad natatoria, probablemente estén subrepresentados en la muestra obtenida. Todos los individuos capturados fueron identificados, contados y liberados, salvo algunos ejemplares de aquellas especies que no logré identificar *in situ*, los que fueron fijados en una solución de formol al 10% para su posterior identificación en gabinete. Seguí a Miller (2005) para la taxonomía de todos los grupos y la clasificación de todas las poblaciones en introducidas y nativas, complementando esta información con registros de colecta previos, opiniones de expertos y las claves de identificación listadas en el Apéndice 3.

Calidad del Agua

Para medir la calidad del agua se midieron *in situ* los diez parámetros mostrados en la Tabla 2.2. Se hicieron 3 mediciones superficiales de todos los parámetros en diferentes puntos del cuerpo de agua, y en los cuerpos de agua lénticos se hicieron además 3 mediciones de media profundidad, utilizando una botella de profundidad para obtener la muestra. Utilicé el valor promedio de las mediciones para los análisis posteriores.

Tabla 2.2. Parámetros de calidad del agua medidos.

Parámetro	Unidades	Aparato utilizado
Concentración de oxígeno disuelto (OD)	mg/l	oxímetro Hanna modelo HI 9146
Temperatura	°C	
Concentración de amoníaco (NH ₃) disuelto		espectrofotómetro
Concentración de nitritos (NO ₂ ⁻) disueltos	mg/l	multiparamétrico Hanna
Concentración de nitratos (NO ₃ ⁻) disueltos		modelo C 100
Concentración de fósforo (P) disuelto		
Turbidez	UNT	turbidímetro Hanna modelo HI 93703
Transparencia*	cm	disco de Secchi
pH	unidades de pH	potenciómetro Hanna modelo Checker 3 HI 98105
Flujo†	cm/s	flujómetro General Oceanics modelo 2030

*en los cuerpos de agua con la profundidad suficiente. † en los cuerpos de agua lóticos.

Los cuerpos lóticos y lénticos en general tienen características y comportamientos distintos (Maitland 1978, Kalff 2002). Por ello hice comparaciones (pruebas de U de Mann-Whitney) entre estos subconjuntos para detectar diferencias en los parámetros medidos. Clasifiqué a los ríos, arroyos, manantiales y canales muestreados como cuerpos lóticos y a los lagos, lagunas y presas como cuerpos lénticos, aunque estas últimas propiamente no lo son (Moyle & Cech 2004). En el área comprendida existe una estacionalidad marcada en el régimen de lluvias, que es necesario tener en cuenta. Consideré al periodo de noviembre a abril como la época de secas y al periodo de mayo a octubre como la época de lluvias (cf. Tamayo 1999) y clasifiqué las colectas correspondientemente. Pueden esperarse cambios en la química del agua entre una y otra (Kalff 2002, Moyle & Cech 2004). Hice por lo tanto comparaciones adicionales (pruebas de U de Mann-Whitney) de acuerdo a la época del año.

Para cuantificar la calidad global del agua es necesario combinar las distintas propiedades de la misma en un índice. Consulté la literatura referente al tema y revisé varios índices previamente desarrollados con este fin (Tabla 2.3), así como lineamientos gubernamentales respecto de la calidad del agua (Canadá - *Canadian*

Tabla 2.3. Los distintos índices de calidad de agua y revisiones consultadas para el diseño del ICA.

Autores	Año	Parámetros Incluidos	Funciones Individuales	Fórmula de Agregación
Brown <i>et al.</i>	1970	OD, coliformes fecales, pH, DBO, NO ₃ , PO ₄ , temperatura, turbidez, sólidos totales	Consenso de curvas dibujadas por expertos	Sumatoria de subíndices individuales ponderados
Prati <i>et al.</i>	1971	pH, OD, DBO, DQO, MnO ₄ , sólidos suspendidos, NH ₃ , NO ₃ , Cl, Fe, Mn, SBA	Curvas ajustadas de acuerdo a categorías de contaminación basadas en estándares de agencias gubernamentales	Media de los subíndices individuales
Harkins	1974	OD, DBO, pH, PO ₄ (no específico para estos parámetros)	Clasificación no paramétrica de Kendall de acuerdo a la distancia estandarizada entre el valor observado y un valor de referencia	
Dunnette	1979	sat OD, coliformes fecales, pH, DBO, NH ₃ + NO ₃ , sólidos totales	Curvas obtenidas mediante transformación logarítmica de los valores de los parámetros. con pendientes asignadas de acuerdo a valores históricos de referencia en el río Willamette, Oregon, o a criterios preestablecidos	Sumatoria de subíndices individuales ponderados
Dinius	1987	sat OD, temperatura, pH, DBO ₅ , coliformes fecales, alcalinidad, coliformes, cloro, dureza, conductancia específica, nitrato, color	Funciones lineales, exponenciales o potencia de acuerdo a valores establecidos por un panel de expertos	Multiplicatoria de subíndices individuales ponderados
Smith	1989	OD, pH, sólidos suspendidos, turbidez, temperatura, DBO ₅	Consenso de curvas dibujadas por expertos, con algunos puntos fijos de acuerdo a criterios preestablecidos	Criterio del operador mínimo
Cude	2001	temperatura, OD, DBO, pH, NH ₃ + NO ₃ , P total, sólidos totales, coliformes fecales	Funciones polinomiales y exponenciales ajustadas mediante regresión no lineal a partir de datos obtenidos de las curvas propuestas por Dunnette (1979)	Media harmónica del cuadrado de los subíndices individuales no ponderados
Landwehr y Deininger	1976	Comparación entre el índice propuesto por Harkins, el índice propuesto por Brown <i>et al.</i> y 3 variaciones del mismo. Los 5 índices mostraron una correlación alta (≥ 0.9) entre sí y con la opinión de un panel de expertos.		
Ball <i>et al.</i>	1980	Revisión de distintos métodos para calificar e indizar parámetros de calidad de agua		
Dixon y Chiswell	1996	Revisión de distintos diseños de programas de monitoreo de calidad de agua		
Fernández <i>et al.</i>	2004	Revisión de 36 índices de calidad del agua y de contaminación del agua		

DBO – Demanda Bioquímica de Oxígeno; DQO – Demanda Química de Oxígeno; SBA – Sulfonato de Benceno-Alquilo. El orden de los parámetros es de acuerdo a su importancia en el índice si son ponderados. **Negritas** – trabajos utilizados en el diseño del ICA.

Water Quality Guidelines, EUA - *EPA Water Quality Criteria*, México - Ley Federal de Derechos 2007). Me basé de manera especial en el Índice de Calidad de Agua de Oregon ICAO (*Oregon Water Quality Index*), desarrollado por Dunnette (1979) para ser usado por el Departamento de Calidad Ambiental de Oregon (*Oregon Department of Environmental Quality*), EUA y modificado por Cude (2001), para diseñar el índice utilizado aquí. Elegí este índice por tratarse de una propuesta reciente en la literatura que a la vez incorpora la experiencia acumulada de varios años de aplicación, así como otros avances en el entendimiento de los sistemas acuáticos desde su desarrollo en 1979 (Cude 2001), y porque los parámetros que incluye se ajustan bastante bien a las necesidades de este trabajo. Adicionalmente, la manera matemáticamente explícita en que se presenta este índice permite su modificación de manera relativamente sencilla, tanto en sus funciones individuales como en su fórmula de agregación. Sin embargo, también presenta dificultades. El ICAO fue diseñado de manera particular para medir la calidad del agua de cuerpos lóticos del estado norteamericano de Oregon. Por lo tanto fue necesario ajustar en mayor o menor medida las funciones para calcular los subíndices del ICAO a las cualidades de los cuerpos de agua muestreados, atendiendo a esas dos circunstancias. Es importante decir que la disponibilidad limitada y naturaleza dispersa de datos limnológicos para los cuerpos de agua en la zona de estudio hace necesario ajustar algunas de las funciones a la naturaleza de los datos obtenidos, aun cuando sería preferible ajustarlas a valores e intervalos de variación históricos de los cuerpos muestreados. Esta es una contingencia con la que fue necesario trabajar.

Califiqué mediante distintas funciones las concentraciones individuales de oxígeno disuelto (OD), nitrógeno (N) y fósforo (P) disueltos, y los valores hallados de pH y turbidez, para después combinarlos en un índice, llamado en lo sucesivo Índice de Calidad del Agua (ICA). Las calificaciones de cada parámetro o subíndice (Si), así como el índice, pueden tomar valores de 0 o cercanos a este valor, a 100 (Figs. 5.1-5.5; Apéndice 4). Como es evidente, la calidad del agua que este índice evalúa se refiere al componente orgánico de la misma (con la posible excepción de la turbidez y el pH), es decir, no se hicieron pruebas para detectar la presencia de contaminantes exógenos tales como metales pesados, plaguicidas, herbicidas u otros.

Finalmente, agregué los subíndices mediante una fórmula ponderada para obtener una calificación global final. No existe en la literatura un consenso o un método formal para determinar cuál debe ser el valor relativo de los parámetros que se utilicen en un índice de calidad de agua. Esto es debido a que distintos índices suelen incluir distintos parámetros, aplicarse en distintos lugares, y estar diseñados para distintos fines (Tabla 2.3). Esta decisión descansa por lo tanto en la naturaleza del índice y en la importancia percibida de cada parámetro evaluado, y está parcialmente sujeta al criterio del investigador. Existen sin embargo ciertas reglas o concordancias en los índices existentes; por ejemplo, en los índices orientados a la protección de la vida acuática el oxígeno disuelto siempre tiene un papel preponderante. La asignación de pesos es propia de índices orientados a fines particulares, como en este trabajo. En la formulación de este índice asigné los siguientes pesos a las variables: 0.3 al oxígeno disuelto; 0.3 a los nutrientes; 0.2 al pH y 0.2 a la turbidez. El componente de nutrientes

se descompone en nitrógeno (N) y fósforo (P) en partes iguales y el nitrógeno a su vez se descompone en los componentes de amoníaco (NH₃) y nitratos (NO₃) en partes iguales. Los métodos de agregación son mayormente aditivos o multiplicativos. Cada tipo y cada fórmula particular producirá un resultado ligeramente distinto de acuerdo a su tratamiento matemático de los subíndices, y la elección depende también del fin para el cual se diseña el índice y de la información que con él se busque transmitir. Mientras las funciones individuales estén bien diseñadas y el diseño del índice sea coherente, diferentes tratamientos matemáticos no resultarán en calificaciones demasiado diferentes (Landwehr y Deininger 1976). Utilicé un método aditivo simple por considerarlo suficiente para los objetivos de este índice.

$$\text{Índice de Calidad del Agua ICA} = 0.3 \cdot \text{Si}_{\text{DO}} + 0.2 \cdot \text{Si}_{\text{TUR}} + 0.2 \cdot \text{Si}_{\text{pH}} + 0.15 \cdot \text{Si}_{\text{P}} + 0.15 \cdot \text{Si}_{\text{N}}$$

La relevancia biológica de cada uno de los parámetros medidos así como la manera en que se calificaron se explican a continuación. Las funciones de los subíndices y sus gráficas se muestran en el Apéndice 4.

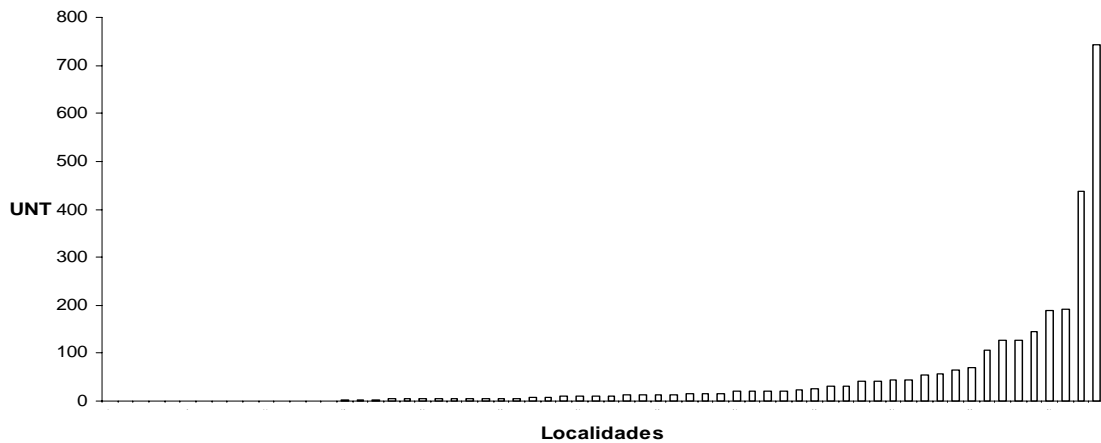
- El oxígeno disuelto (OD) es vital para los organismos acuáticos aerobios y es considerado en cualquier índice de calidad de agua, de manera prominente si tiene una orientación biológica. La concentración de oxígeno en un cuerpo de agua es resultado del efecto combinado de la altitud, la salinidad, la temperatura, el movimiento del agua, y las tasas respiratoria y fotosintética de la biota. Debido a que estas condiciones varían a lo largo del espacio y del tiempo, incluso durante el espacio de un día, también así lo hace la concentración de oxígeno. Los cuerpos de agua con una biomasa vegetal abundante suelen atravesar grandes fluctuaciones diarias en la concentración de OD. El OD aumenta durante la mañana como resultado de la actividad fotosintética, alcanzando un máximo un poco después del mediodía. Durante la noche la fotosíntesis se detiene pero plantas y animales continúan respirando y consumiendo oxígeno, y como consecuencia los niveles de OD alcanzan un mínimo justo antes del amanecer. No sólo la concentración de OD en el agua es importante, sino también su saturación. La saturación es definida como la cantidad máxima de oxígeno (el 100%) que el agua puede contener en solución bajo condiciones constantes. Esta cantidad máxima teórica puede sin embargo ser rebasada bajo condiciones especiales como son la agitación violenta, y de manera más importante aquí, la prevalencia de tasas fotosintéticas elevadas. Valores de saturación por arriba del 100% durante el día, provocados por una tasa fotosintética elevada, son considerados adversos debido a que frecuentemente son seguidos por descensos abruptos durante la noche, provocados por una tasa respiratoria correspondientemente elevada. Otro peligro de la sobresaturación (no sólo de oxígeno sino de todos los gases disueltos) para los peces es que puede provocar trastornos fisiológicos directos como son la sobreinflación de la vejiga natatoria, la formación de burbujas en el torrente sanguíneo u otros tejidos, estrés respiratorio e incluso la muerte (Weitkamp & Katz 1980 en Moyle & Cech 2004, Beeman *et al.* 2003). Por otra parte, el OD media el proceso de nitrificación y demás procesos oxidativos en el medio asociados a la descomposición, mientras que las condiciones hipóxicas o anóxicas

favorecen la producción de compuestos tóxicos como amonio (NH_4^+) y ácido sulfhídrico (H_2S), que son producto de la respiración anaeróbica (Kalff 2002).

Los requerimientos de oxígeno varían entre grupos de organismos y especies. En los peces, estos requerimientos dependen además del estadio de vida, el peso, la actividad, la temperatura e incluso la digestión (Moyle y Cech 2004). De manera muy general, la concentración mínima necesaria para la supervivencia de peces es de alrededor de 3 mg/l, aunque este valor depende también de la duración de la exposición a las condiciones hipóxicas (Kalff 2002, Moyle & Cech 2004). El ICAO utiliza dos funciones distintas para calcular el subíndice de OD: una función polinomial creciente basada en la concentración, para casos donde la saturación es igual o menor al 100% y una función exponencial decreciente basada en la saturación si esta sobrepasa este valor. La primera función está acotada por dos puntos umbrales: valores de menos de 3.3 mg/l reciben la calificación mínima de 10 y valores de más de 10.5 mg/l la calificación máxima de 100. El valor umbral inferior se deriva de la concentración mínima necesaria para la supervivencia de peces y el valor superior está dado por la concentración por arriba de la cual no hay beneficios adicionales en la calidad del agua. El subíndice de OD del ICAO está ajustado principalmente a las necesidades de peces salmónidos, que típicamente habitan ambientes con aguas frías y bien oxigenadas (Moyle & Cech 2004). Para el ICA, ajusté el valor inferior a 2 mg/l y el superior a 10. Utilicé la función para la sobresaturación sin modificar en los cuerpos lóticos y una versión ajustada para los cuerpos lénticos.

- La turbidez es una medida de la claridad del agua. La turbidez de un cuerpo de agua es resultado de la cantidad de partículas microscópicas de sólidos y fitoplancton suspendidos en el mismo. La turbidez disminuye la penetración de la luz en el agua y por lo tanto incide de manera negativa sobre el crecimiento de plantas y algas. También puede tener consecuencias sobre procesos mediados visualmente en peces u otros animales, como pueden ser la depredación, el forrajeo, la delimitación de territorios o el reconocimiento y selección de pareja, entre otros (Seehausen *et al.* 1997, Seehausen y van Alphen 1998; en Witte *et al.* 2000, Moyle & Cech 2004 p. 487). La turbidez en una cuenca hidrológica tiende a aumentar hacia las partes bajas de la misma, y usualmente aumenta con las lluvias debido al arrastre de partículas de suelo y a un flujo más energético que impide su depósito. El ICAO no incluye esta variable pero utiliza el parámetro similar de sólidos totales (ST ó SST), calificado mediante funciones exponenciales ajustadas a las características locales de distintas cuencas en el estado de Oregon. La turbidez en el área de estudio resultó ser significativamente diferente entre cuerpos lóticos y lénticos, por lo que utilicé dos funciones exponenciales decrecientes similares a las usadas en el ICAO para calificar este parámetro en los cuerpos lóticos y lénticos respectivamente. Muchos de los cuerpos lénticos muestreados son naturalmente turbios debido a su poca profundidad (Alcocer y Bernal-Brooks 2010). Las funciones están ajustadas a los valores registrados (Fig. 2.3), debido a que no existe en la literatura un registro histórico de mediciones de turbidez de los cuerpos en la zona de estudio que permitiera ajustarlas a valores

naturalmente esperados. Tampoco existen valores mínimos y máximos de referencia establecidos, como en el caso del OD.



- El fósforo (P) es un nutriente esencial para las plantas y demás organismos fotosintéticos. Proviene de manera natural de las rocas y suelos que están en contacto con el agua y de aportes atmosféricos; adicionalmente los cuerpos de agua contienen ciertas cantidades de fósforo inactivo en el sedimento que es liberado bajo ciertas condiciones como la anoxia y la remoción física. Suele ser el nutriente más limitante en los sistemas acuáticos, por lo que su incremento por vías antropogénicas tales como descargas municipales o el escurrimiento desde campos de cultivo tratados con fertilizantes fosforados suele provocar un aumento en el crecimiento de plantas, algas y fitoplancton (Kalff 2002). Si el enriquecimiento de fósforo es suficiente, el sistema puede desplazarse hacia un estado eutrófico, que conlleva un deterioro general de las condiciones del cuerpo de agua: crecimiento excesivo de plantas y algas, seguido por un aumento en su mortandad; aumento en la turbidez debido al incremento en los números de fitoplancton, disminución del OD debido a la putrefacción de tejido vegetal muerto y un consecuente aumento en la concentración de amoníaco (NH_3) y ácido sulfhídrico (H_2S), entre otros efectos (Kalff 2002). El fósforo en un cuerpo de agua se encuentra en distintas formas, que son agrupadas en tres fracciones: el fósforo reactivo soluble, el fósforo orgánico soluble y el fósforo particulado. La fracción de fósforo reactivo soluble está compuesta mayormente por ortofosfato (PO_4^{3-}), que es la forma más relevante biológicamente por ser la que los organismos fotosintéticos pueden utilizar. Sin embargo, las proporciones de estas formas pueden variar, por lo que es recomendable cuantificar el fósforo total.

En nuestros datos, el intervalo de concentraciones registradas (0.07 – 15.0 mg/l) es 2 órdenes de magnitud mayor que el contemplado por el ICAO (0.0 – 0.25 mg/l). Ajusté una función lineal continua decreciente entre 0 y 10 mg/l para dar valor a este subíndice (Fig. 5.4). Las concentraciones superiores a 10 mg/l fueron calificadas con cero. Como en el caso de la turbidez, la escasez y naturaleza dispersa de valores de referencia históricos para los cuerpos de agua muestreados hace difícil una calibración más natural de la función.

- El nitrógeno (N) es otro nutriente esencial para los organismos fotosintéticos, cuya adición por vías artificiales también puede conducir o contribuir a la eutroficación de un sistema (Kalff 2002). El nitrógeno autóctono y el que ingresa al sistema por otras rutas (precipitación y descargas antropogénicas, si existen) toma la forma de nitrógeno amoniacal. El nitrógeno se transforma y cicla en un sistema acuático a través de varios procesos y rutas metabólicas, de las cuales la más importante es la nitrificación: la oxidación del amoníaco (NH_3) a nitrito (NO_2^-) y finalmente a nitrato (NO_3^-). Tanto el amoníaco como el nitrito son altamente tóxicos para la vida animal. El nitrato es sólo ligeramente tóxico y es la forma que es utilizable por plantas, algas y fitoplancton (Kalff 2002).

El ICAO evalúa al amoníaco y los nitratos de manera conjunta mediante una función exponencial decreciente. El amoníaco es la forma más tóxica de nitrógeno y los nitratos la forma disponible para los organismos fotosintéticos y son, junto con el fósforo, un indicador de posible eutroficación. El intervalo de concentraciones halladas (0.07 – 14.08 mg/l) es un orden de magnitud mayor que el considerado en el ICAO (0.0 – 3.5 mg/l), así que ajusté la función a los valores registrados.

Verificación del Índice de Calidad del Agua

Ajusté las funciones de los parámetros que resultaron ser diferentes entre cuerpos lóticos y lénticos (turbidez, pH y OD; ver Resultados) de manera que dichas diferencias desaparecieran en el valor de los subíndices, bajo el supuesto de que las diferencias detectadas no son producto de una respuesta diferencial a la modificación humana, sino reflejo de diferencias inherentes entre ambos tipos de sistema. El ajuste pretende homogeneizar las diferencias de manera que la variable de Calidad de Agua resultante detecte la variación en la calidad del agua sin influencia del tipo de cuerpo del que proviene y los datos puedan ser analizados en conjunto. Llevé a cabo por tanto comparaciones (pruebas de U de Mann-Whitney) de las calificaciones de los subíndices y del valor final del ICA entre tipos de cuerpo de agua. De manera análoga, hice comparaciones de acuerdo a la época del año. Finalmente, puse a prueba los efectos del tipo de cuerpo de agua y época del año sobre el valor del ICA, así como su interacción, mediante un ANDEVA de dos vías.

Descriptores comunitarios y Modelo Lineal General

Previamente al análisis,

- Estimé la correlación entre las variables explicativas para establecer si existe una relación entre ellas.
- Agrupé todas las especies nativas encontradas en cada localidad en cada evento de muestreo, incluyendo el de este trabajo, para reconstruir la composición de las comunidades originales, es decir, el número de especies esperadas. El número de colectas previas por localidad fue de 1 a 4 y la media 1.2.
- Calculé varios descriptores numéricos simples para caracterizar la composición y estructura de las comunidades, atendiendo a la relación entre nativos y exóticos así como al carácter regional de la ictiofauna, en los niveles de individuos, poblaciones y especies.
- Amplié el sistema de estudio mostrado previamente (Fig. 1.2) para incluir dos variables inherentes al mismo: la época del año y el tipo de cuerpo de agua.

Puse a prueba los efectos respectivos de las variables y las posibles interacciones de interés mediante un Modelo Lineal General (MLG). Ajusté un modelo máximo (*maximal model*) (Crawley 2007) que incluye a cuatro variables, tres interacciones de segundo orden y una interacción de tercer orden, con la estructura:

$$IT \sim \text{Introducción} + \text{Calidad del Agua} + \text{Tipo de Cuerpo de Agua} + \text{Época del Año} + \\ \text{Introducción} * \text{Calidad} + \text{Introducción} * \text{Tipo} + \text{Calidad} * \text{Tipo} + \text{Introducción} * \text{Calidad} * \text{Tipo}$$

donde

la Introducción, el efecto principal, es un factor que se refiere al número de especies introducidas,
la Calidad del Agua es una covariable continua,

el Tipo de Cuerpo de Agua es un factor con los niveles *lótico* y *léntico* y funciona como una variable de agrupación, y

la Época del Año es un factor con los niveles *lluvias* y *secas*, que funciona como una variable de agrupación.

Dado que el ICA fue ajustado para no diferir significativamente entre tipos de cuerpo de agua, la inclusión de la variable Tipo de Cuerpo de Agua en el modelo pone a prueba la existencia de diferencias que pudiese haber entre ellos más allá de la calidad de agua. Incluyo la variable Época del Año como una prueba de la robustez del método de muestreo a la variación en el volumen de agua encontrado en las épocas de lluvias y de secas. Obtuve un modelo mínimo adecuado mediante la simplificación por pasos del modelo máximo (Crawley 2007). Llevé a cabo el análisis en el paquete estadístico R 2.13.0 (R Development Core Team 2011).

Corrí el modelo agrupando los datos de dos distintas maneras, de acuerdo a los valores de la Introducción:

- a) en los niveles 0, 1-2 y 3-6, con las medias correspondientes de IT de 0.79, 0.49 y 0.30 y replicación de 18, 29 y 10, y
- b) en los niveles 0, 1 y 2-6, con las medias 0.79, 0.49 y 0.41 y replicación de 18, 17 y 22.

Bajo cualquier agrupación el primer nivel debe ser necesariamente aquel en el que no hay especies introducidas (0), pues constituye el estado de referencia. Resulta también necesario agrupar las categorías más altas de invasión (3 a 6) por su baja replicación (ver Tabla 3.3). Sin embargo, las categorías intermedias pueden agruparse de dos maneras posibles, lo que resulta en comparaciones ligeramente distintas conceptualmente. La primera agrupación responde al hecho de que las medias de IT de las comunidades con una y dos especies introducidas son iguales (ver Tabla 3.9.1 y Fig. 3.8), lo que sugiere su pertenencia a un mismo conjunto estadístico, y resulta en el contraste de un grupo sin introducciones, un grupo con un nivel moderado de introducciones, y uno con un nivel alto de introducciones. La segunda agrupación en cambio resulta en la comparación entre el grupo sin introducciones, el grupo con una introducción— que representa el cambio cuantitativo mínimo que constituye también un cambio cualitativo— y el grupo con cualquier número de introducciones superior.

RESULTADOS

Localidades visitadas

Las localidades visitadas resultaron conformar un conjunto heterogéneo respecto del tipo de cuerpo de agua al que pertenecen, el tipo y grado de presión humana que reciben, su composición comunitaria y estado general de conservación. La primera categorización que de ellas se puede hacer es de acuerdo a su estado cualitativo de conservación, como se muestra en la Tabla 3.1. Del total de 79 localidades visitadas (Apéndice 1), 14 (18%) han dejado de albergar peces o al menos no lo hacían al momento de ser visitadas, por motivos que están fuera del ámbito de este trabajo, y en una más sólo se pudo recabar información cualitativa. De tal manera, el número de localidades efectivamente muestreadas fue de 64.

Tabla 3.1. Los tipos de localidades halladas en el muestreo. La categoría ‘Incapaces de soportar vida íctica’ se refiere a localidades con agua de muy mala calidad, tales como aguas negras y estancadas. Dos manantiales han dejado de existir físicamente. En un manantial más sólo se pudo recabar información cualitativa.

Tipo de localidad	Número
Susceptibles de ser muestreadas	64 (81 %)
Incapaces de soportar vida íctica	9 (11.4 %)
Halladas secas	3 (3.8 %)
Han dejado de existir	2 (2.5 %)
Sólo se pudo recabar información cualitativa	1 (1.3 %)

Estas 64 localidades se clasifican de acuerdo al tipo de cuerpo de agua al que pertenecen de la manera mostrada en la Tabla 3.2. Como se puede apreciar, la muestra está compuesta mayormente por cuerpos de agua lóticos, siendo los arroyos o ríos pequeños el tipo más frecuente. De este conjunto de 64 localidades finalmente sustraje seis en las que resulta difícil determinar con precisión cuál puede ser el conjunto de especies esperadas en una colecta puntual como las que se hicieron en este trabajo, y una más debido a la falta de registros previos (río en 6 de Enero, ver Apéndice 1), lo que resultó en un conjunto final de 57 localidades. La dificultad para determinar la composición de las comunidades esperadas en estas seis localidades es debida a la extensión del cuerpo de agua al que pertenecen, todos ellos grandes cuerpos lénticos (lago de Zirahuén, lagunas de Pátzcuaro, Cuitzeo y Chapala, presa Cointzio y manantiales de La Media Luna). Las colectas históricas en estos seis sitios muestran una variabilidad, que seguramente se asocia a su extensión y a la heterogeneidad ambiental que esto supone, así como a su mayor riqueza, que hace difícil su comparación con las colectas puntuales de este trabajo.

Tabla 3.2. Los números y tipos de localidades muestreadas.

Cuerpos lóticos	Número	Cuerpos lénticos	Número
Arroyos o ríos pequeños	24	Lagunas	11
Ríos medianos	11	Presas	4
Manantiales	7	Lagos	1
Canales	3	Otros	3
Total	45 (70 %)		19 (30 %)

Composición de las comunidades

El estado general de conservación de las comunidades, en términos de su composición taxonómica, y la magnitud de la invasión en las mismas pueden ser caracterizados mediante algunos descriptores simples, que se presentan a continuación.

- Sólomente 19 comunidades (30%) se encontraron libres de especies introducidas. En el otro extremo, 6 comunidades (9%), estuvieron compuestas únicamente por especies introducidas. Sólomente en 13 comunidades (20%) se encontró a todas las especies nativas esperadas, y en 8 (12.5%), no se encontró ninguna. El número de especies introducidas por comunidad fue de 0 a 6 y el número promedio 2.1. Las frecuencias se muestran en la Tabla 3.3.

Tabla 3.3. Número y porcentaje de comunidades según el número de especies introducidas encontradas.

Número de especies introducidas encontradas	Número de comunidades
0	19 (29.7 %)
1	18 (28.1 %)
2	14 (21.9 %)
3	8 (12.5 %)
4	3 (4.7 %)
5	1 (1.6 %)
6	1 (1.6 %)

- El total de especies nativas esperadas en el conjunto original de 79 localidades es de alrededor de 90 (Apéndice 2) y en el conjunto reducido de 57 localidades es de alrededor de 76, de las cuales se encontraron respectivamente 57 (63%) y 54 (71%). Al ponderar este resultado debe tenerse en mente que el número de localidades en las que se esperaba encontrar a las distintas especies individuales es variable (27 de estas especies sólo pudieron haber sido capturadas en una sólo localidad), y que un muestreo único en muchas instancias puede no resultar en el total de especies en la comunidad.

- El número total de especies introducidas encontradas fue de 26, de las cuales 20 no se encuentran naturalmente

dentro del área de estudio, por lo que son consideradas especies exóticas, y las 6 restantes, traslocadas. La lista de especies y su frecuencia se muestran en la Tabla 3.4. Es aparente en esta tabla la importancia de la tilapia azul, *Oreochromis aureus*, y de las especies del género *Oreochromis* en general, cuya frecuencia conjunta asciende a 29 (ver también Fig. 3.2). La proporción de especies exóticas respecto al total de especies halladas en el área es de 0.26 (Fig. 3.1). La razón entre especies exóticas y nativas es de 0.35.

- El número aproximado de poblaciones nativas esperadas en el conjunto de 79 localidades es de 382 y en el conjunto reducido de 57 es de 262, mientras que las encontradas fueron respectivamente 154 y 133. Estas proporciones corresponden al 0.4 y 0.51. Se encontraron además 93 poblaciones introducidas. La proporción de poblaciones de especies introducidas respecto del total es de 0.38 (Fig. 3.1), y la razón entre poblaciones introducidas y nativas es de 0.6. Se debe mencionar que un muestreo único no permite asegurar que todas las poblaciones (y por ende las especies) introducidas halladas estén establecidas.
- El número total de individuos capturados fue de 13,149, de los cuales 9,243 pertenecen a especies nativas y 3,906 a especies introducidas. La proporción de individuos de especies introducidas respecto del total es de 0.3 (Fig. 3.1) y la razón entre individuos de especies introducidas y nativos es de 0.42.
- La riqueza histórica aproximada de las comunidades muestreadas es de entre 1 y 12 especies (excluyendo una extraordinariamente rica con 17 especies), la riqueza promedio es de 4.9 y su valor más frecuente 4. En contraste, la riqueza de nativos encontrada en las mismas fue de 0 a 9, la riqueza promedio de 2.4 y el valor más frecuente 1. La riqueza total, compuesta tanto por nativos como exóticos, fue de 0 a 9, el promedio 3.8 y el valor más frecuente 2. Estos cambios se ilustran en la Figura 3.3.

Tabla 3.4. Frecuencia de encuentro y características generales de las especies introducidas halladas.

Especie	Familia	Probables fuentes	Origen	Frecuencia de encuentro
<i>Oreochromis aureus</i>	Cichlidae	1	exótica	11
<i>Xiphophorus hellerii</i>	Poeciliidae	3, 4	exótica	9
<i>Oreochromis sp.</i>	Cichlidae	1	exótica	8
<i>Cyprinus carpio</i>	Cyprinidae	1, 2	exótica	8
<i>Poecilia reticulata</i>	Poeciliidae	3, 4	exótica	6
<i>Poecilia sphenops</i>	Poeciliidae	4	traslocada	5
<i>Heterandria bimaculata</i>	Poeciliidae	4	exótica	4
<i>Lepomis macrochirus</i>	Centrarchidae	1, 2	exótica	3
<i>Micropterus salmoides</i>	Centrarchidae	1, 2	exótica	3
<i>Oreochromis mossambicus</i>	Cichlidae	1	exótica	3
<i>Oreochromis cf. aureus x moss.</i>	Cichlidae	1	exótica	3
<i>Oreochromis niloticus</i>	Cichlidae	1	exótica	2
<i>Oreochromis cf. aureus x nilot.</i>	Cichlidae	1	exótica	2
<i>Goodea atripinnis</i>	Goodeidae	4	traslocada	2
<i>Heterandria jonesii</i>	Poeciliidae	4	exótica	2

<i>Xiphophorus maculatus</i>	Poeciliidae	3, 4	exótica	2
<i>Gambusia yucatanana</i>	Poeciliidae	4	exótica	2
<i>Poeciliopsis gracilis</i>	Poeciliidae	4	exótica	2
<i>Poecilia butleri</i>	Poeciliidae	4	traslocada	2
<i>Menidia (Chirostoma) chapalae</i>	Atherinopsidae	1	traslocada	1
<i>Pomoxis nigromaculatus</i>	Centrarchidae	2	exótica	1
<i>Amatitlania nigrofasciata</i>	Cichlidae	3	exótica	1
<i>Haplochromis burtoni</i>	Cichlidae	3	exótica	1
<i>Carassius auratus</i>	Cyprinidae	1, 2, 3	exótica	1
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	Cyprinidae	1	exótica	1
<i>Chapalichthys encaustus</i>	Goodeidae	4	traslocada	1
<i>Gambusia affinis</i>	Poeciliidae	4	exótica	1
<i>Xiphophorus variatus</i>	Poeciliidae	3, 4	exótica	1
<i>Poecilia mexicana</i>	Poeciliidae	4	traslocada	1

1 - acuicultura, 2 - pesca deportiva, 3 - acuarismo, 4 - contaminante

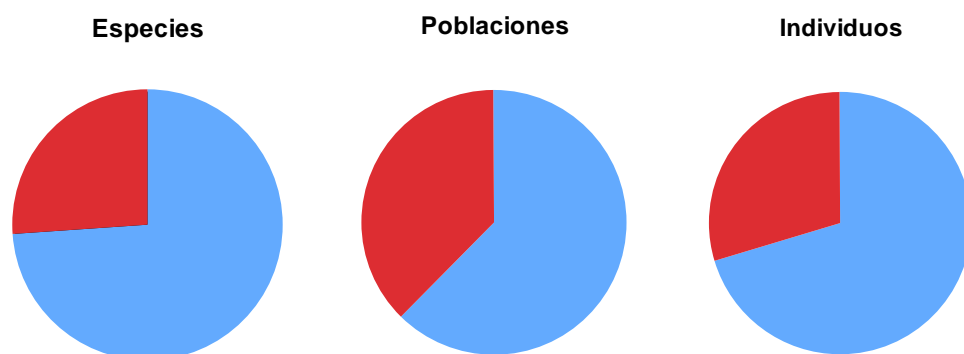


Figura 3.1. Las proporciones de especies exóticas, poblaciones e individuos de especies introducidas (sombreado oscuro) en la muestra.

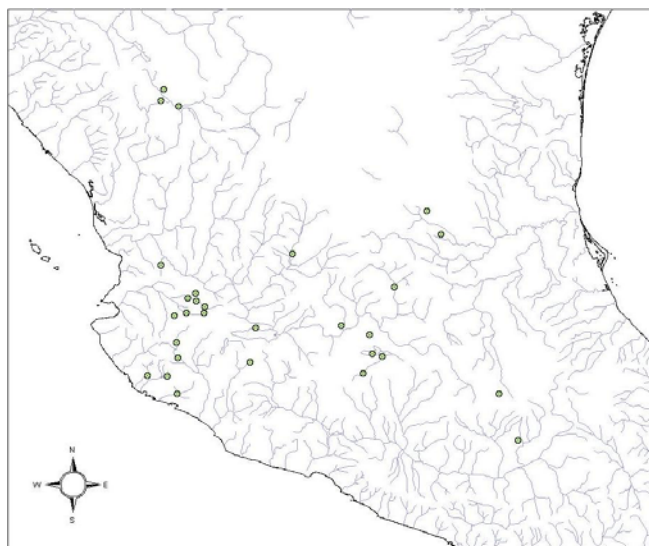


Figura 3.2. Las localidades invadidas por especies de *Oreochromis*.
Escala de mapa 1:250,000, escala de figura 1:4,000,000

- El cambio en la riqueza total en el área es, hasta este momento, positivo. Mientras que se han extinguido seguramente entre 3 y 4 especies: *Evarra bustamantei*, *E. eigenmanni*, *E. tlahuacensis* (cuya validez taxonómica es cuestionable) y *Menidia charari* (Soto-Galera *et al.* 1998, 1999, Miller 2005), y probablemente otras 4: *Skiffia francesae* (Miller 2005), *Allotoca goslinei* (Helmus *et al.* 2008), *Allodontichthys polylepis* (J. Lyons, com. pers.) y *Menidia bartoni* (obs. pers.), para un total de entre 7 y 8 especies; el muestreo sugiere que hay alrededor de 20 nuevas especies en el área (Tabla 3.4), el número preciso de las cuales depende de si los individuos encontrados provienen de poblaciones establecidas.
- En contraste al punto anterior, el cambio en las riquezas locales es mayoritariamente negativo. Un total de 33 comunidades han experimentado un decremento en su riqueza mientras que sólo 11 han experimentado un aumento. Las 13 restantes han permanecido sin cambio (Fig. 3.4).

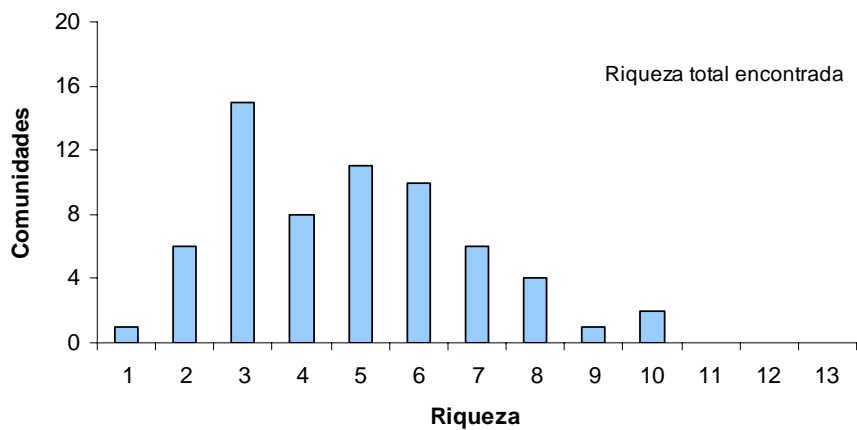
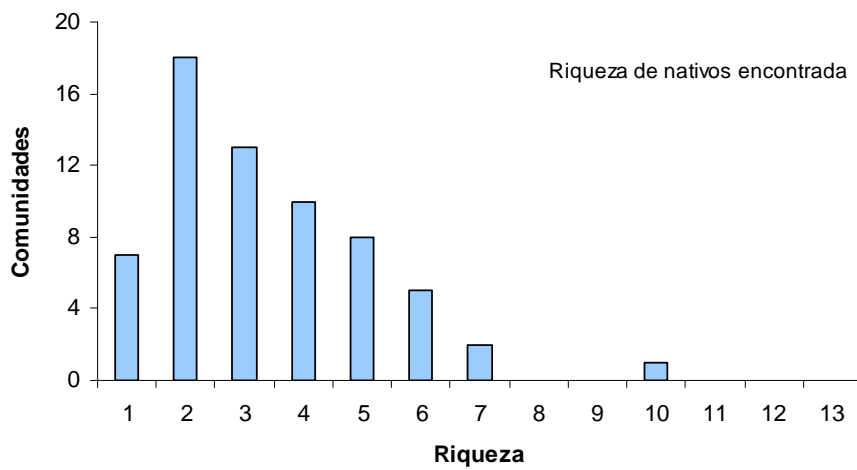
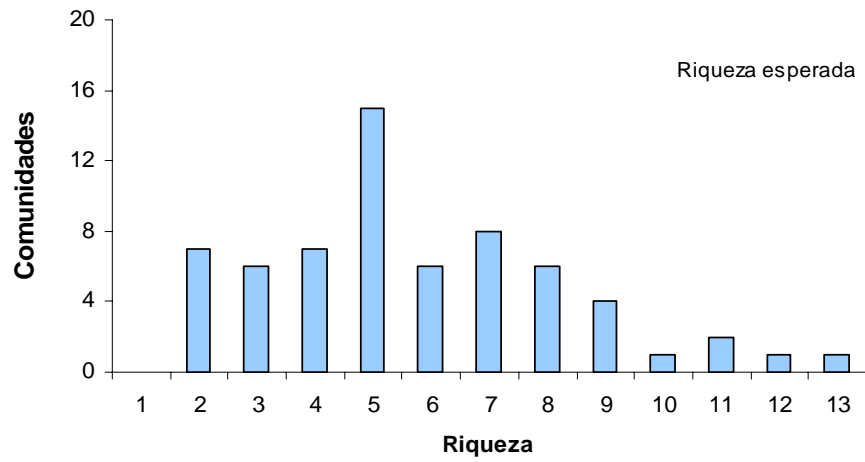


Figura 3.3. Cambio en la riqueza de las comunidades muestreadas. En el caso de los nativos las categorías de mayor riqueza tienden a desaparecer mientras que las de menor riqueza se vuelven más frecuentes. En el caso de la riqueza total las categorías más ricas desaparecen también, pero el cambio en las demás no muestra una dirección clara. Una comunidad con riqueza esperada de 17 especies no se muestra.

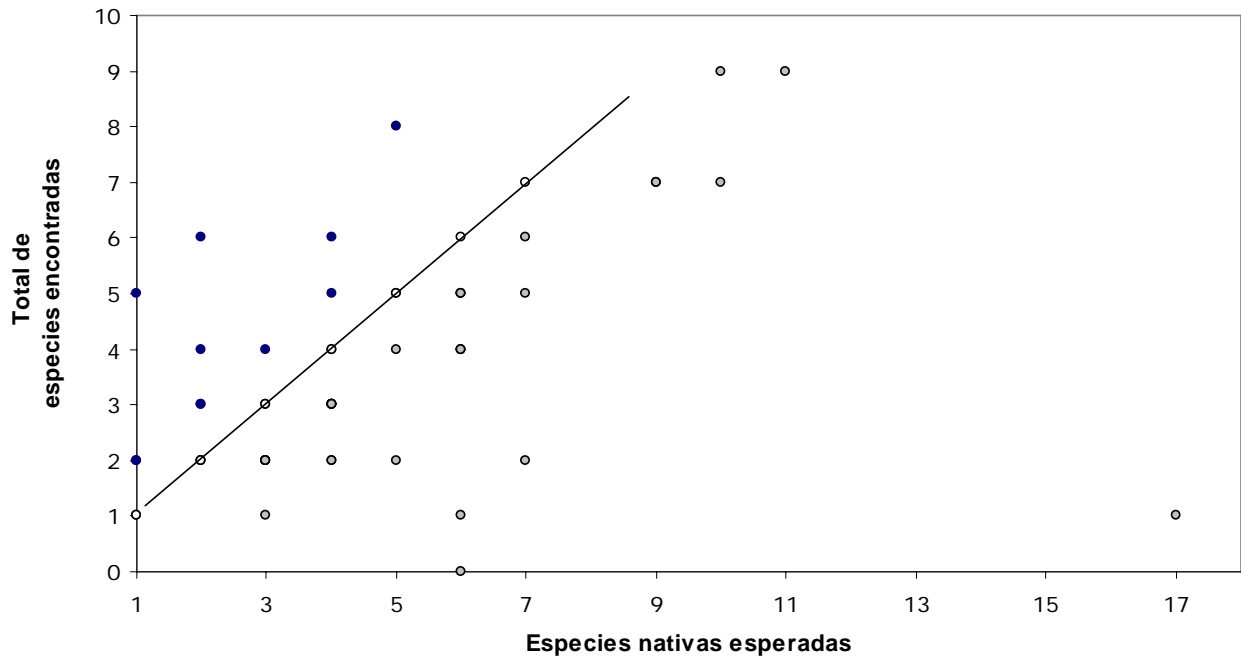


Figura 3.4. Cambio en el número de especies por comunidad. Algunos puntos representan a más de un dato. La línea muestra la equidad en el número de pérdidas y ganancias, en el área por debajo se encuentran las comunidades que han sufrido pérdidas y viceversa.

- Las abundancias absoluta y proporcional de individuos nativos e introducidos en las comunidades se muestran en la Figura 3.5. No existe una correlación entre la abundancia de individuos introducidos y nativos (Fig. 3.5a).
- La abundancia proporcional promedio de las especies introducidas tomó valores de 0.002 a 0.96 y su frecuencia de encuentro de 1 a 11, o 1 a 29 si las especies de *Oreochromis* y sus híbridos se consideran en conjunto (Tabla 3.5). Las tres especies de *Oreochromis* encontradas son ecológicamente similares e hibridan frecuentemente entre sí (Nagl *et al.* 2001; ver Tabla 3.4), lo que permite suponer que sus impactos son similares y que pueden ser consideradas de manera conjunta.

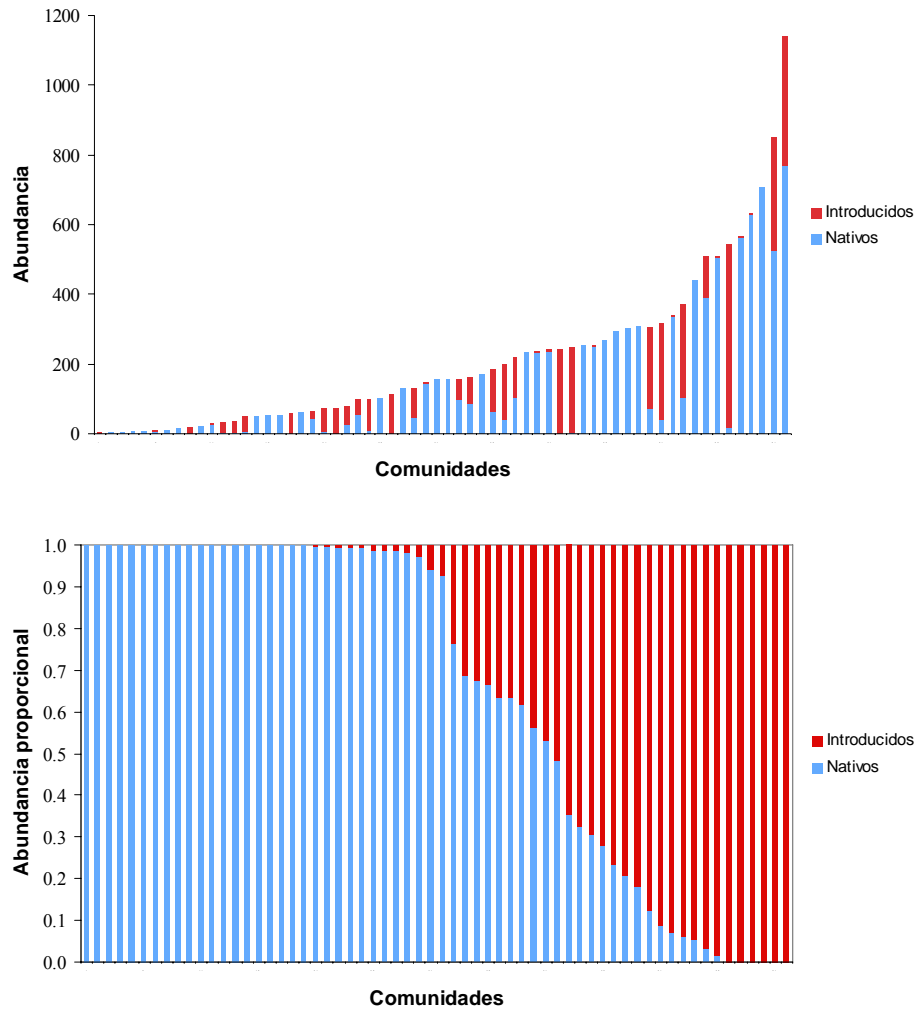


Figura 3.5. Abundancia absoluta y proporcional de individuos nativos e introducidos.

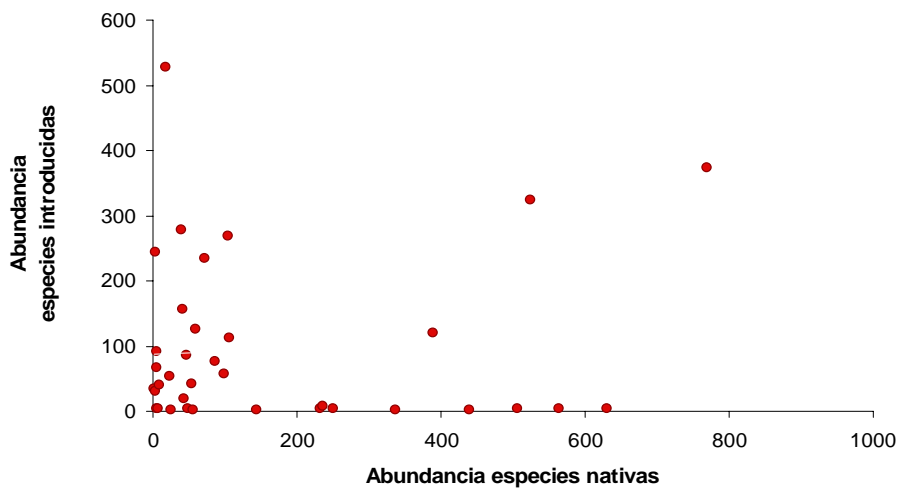


Figura 3.5a. No hay relación entre las abundancias de individuos introducidos y nativos. $R^2 = 0.004$.

Tabla 3.5. La frecuencia y abundancia proporcional promedio de las especies introducidas halladas. Valores iguales o mayores a 0.2 resaltados.

Especie	Frec.	Abund.	Especie	Frec.	Abund.
<i>Oreochromis</i>	29	0.21	<i>Poeciliopsis gracilis</i>	2	0.41
<i>Oreochromis aureus</i>	11	0.20	<i>Poecilia butleri</i>	2	0.34
<i>Xiphophorus hellerii</i>	9	0.30	<i>Menidia chapalae</i>	1	0.07
<i>Cyprinus carpio</i>	8	0.08	<i>Pomoxis nigromaculatus</i>	1	0.35
<i>Poecilia reticulata</i>	6	0.65	<i>Amatitlania nigrofasciata</i>	1	0.02
<i>Poecilia sphenops</i>	5	0.14	<i>Haplochromis burtoni</i>	1	0.69
<i>Heterandria bimaculata</i>	4	0.19	<i>Carassius auratus</i>	1	0.01
<i>Lepomis macrochirus</i>	3	0.03	<i>Ctenopharyngodon idella</i>	1	0.002
<i>Micropterus salmoides</i>	3	0.04	<i>Chapalichthys encaustus</i>	1	0.15
<i>Goodea atripinnis</i>	2	0.24	<i>Gambusia affinis</i>	1	0.61
<i>Heterandria jonesii</i>	2	0.56	<i>Xiphophorus variatus</i>	1	0.09
<i>Xiphophorus maculatus</i>	2	0.11	<i>Poecilia mexicana</i>	1	0.68
<i>Gambusia yucatanana</i>	2	0.51	promedio		0.29

Calidad del agua

En las Tablas 3.6.1, 3.6.2 y 3.6.3 se muestran los valores de los parámetros de calidad de agua registrados en el conjunto total de localidades muestreadas (n = 64) y agrupados de acuerdo al tipo de cuerpo de agua y época del año, respectivamente.

Tabla 3.6.1. Parámetros de calidad de agua registrados en el conjunto total de localidades.

Parámetro	intervalo registrado (promediado)	media	d.e.	intervalo de detección del instrumento
Temperatura*	15.2 – 30.7 °C	23.2	3.3	0.0 – 50.0 °C
Concentración OD	0.84 – 18.65 mg/l	8.49	3.17	0.00 – 45.00 mg/l
Saturación OD	8 – 160 %	81.6	30.2	—
Turbidez	0.0 – 742.4 UNT	45.2	111.2	0.0 – 1000.0 UNT
Transparencia*	7 – 1251 cm	88.2	198.4	0 - 3500 cm
pH	5.30 – 10.70	8.06	1.00	0.00 – 14.00
P	0.1 – 15.0 mg/l	3.1	3.6	0.0 – 15.0 mg/l
NH ₃	0.00 – 8.29 mg/l	0.89	1.70	0.00 – 9.99 mg/l
NO ₂ *	0.0 – 60.0 mg/l	6.8	13.1	0 – 150 mg/l
NO ₃	0.0 – 12.3 mg/l	1.2	2.2	0.0 – 30.0 mg/l
NH ₃ + NO ₃	0.07 – 14.08 mg/l	2.04	2.90	—

* parámetros no usados en el ICA

Tabla 3.6.2. Parámetros de calidad de agua registrados en los cuerpos de agua lóticos y lénticos.

Parámetro	Cuerpos Lóticos (n = 45)			Cuerpos Lénticos (n = 19)		
	intervalo registrado (promediado)	media	d.e.	intervalo registrado (promediado)	media	d.e.
Temperatura*	15.2 – 27.9 °C	22.7	3.4	18.1 – 30.7	24.3	3.0
Concentración OD	0.84 – 16.70 mg/l	8.06	2.62	1.83 – 18.65 mg/l	9.53	4.24
Saturación OD	8 – 125 %	78.7	25.6	12 – 160 %	88.6	39.5
Turbidez	0.0 – 438.7 UNT	27.7	71.4	0.3 – 742.7 UNT	86.8	167.9
Transparencia*†	13 – 250 cm	55.4	55.4	7 – 1251 cm	132	295.3
pH	6.44 – 10.16	7.86	0.79	5.30 – 10.70	8.47	1.24
P	0.1 – 15.0 mg/l	3.2	3.3	0.2 – 12.4 mg/l	2.7	3.4
NH ₃	0.00 – 7.87 mg/l	0.72	1.50	0.10 – 8.29 mg/l	1.27	2.07
NO ₂ *	0.0 – 60.0 mg/l	8.4	15.0	0.0 – 22.0 mg/l	3.1	5.1
NO ₃	0.0 – 12.3 mg/l	1.16	2.37	0.0 – 5.5 mg/l	1.15	1.78
NH ₃ + NO ₃	0.07 – 14.08 mg/l	1.89	2.93	0.10 – 9.99 mg/l	2.41	2.89

* parámetros no usados en el ICA. † n lóticos = 24

Tabla 3.6.3. Parámetros de calidad de agua registrados durante las épocas de lluvias y secas.

Parámetro	Epoca de Lluvias (n = 21)			Epoca de Secas (n = 43)		
	intervalo registrado (promediado)	media	d.e.	intervalo registrado (promediado)	media	d.e.
Temperatura*	22.4 – 30.7 °C	25.4	2.0	15.2 – 27.6 °C	22.0	3.3
Concentración OD	1.8 – 10.1 mg/l	7.5	1.9	0.8 – 10.6 mg/l	7.2	2.1
Saturación OD	112 – 150 %	130	15.9	100 – 160 %	122.1	20.1
Turbidez	0.0 – 190.3 UNT	31.5	48.9	0.3 – 742.4 UNT	52.0	131.4
Transparencia*	13 – 1251 cm	156.5	330.5	7 – 250 cm	54	59.4
pH	5.3 – 10.7	8.0	1.3	6.8 – 10.2	8.1	0.8
P	0.1 – 12.4 mg/l	3.0	4.1	0.1 – 15.1 mg/l	3.1	3.4
NH ₃	0.0 – 2.4 mg/l	0.4	0.6	0.0 – 8.3 mg/l	1.1	2.0
NO ₂ *	0.0 – 60.0 mg/l	7.1	17.0	0.0 – 44.7 mg/l	6.7	10.9
NO ₃	0.0 – 7.7 mg/l	1.2	2.1	0.0 – 12.3 mg/l	1.2	2.3
NH ₃ + NO ₃	0.1 – 7.8 mg/l	1.6	2.2	0.1 – 14.1 mg/l	2.2	3.2

* parámetros no usados en el ICA

Las Tablas 3.7.1, 3.7.2 y 3.7.3 muestran, de la misma manera, los valores de los subíndices del ICA y del ICA global en el conjunto total de localidades muestreadas (n = 64) y agrupados de acuerdo al tipo de cuerpo de agua y época del año.

Tabla 3.7.1. Valores de los subíndices del ICA y del ICA en el conjunto total de localidades.

Subíndice	intervalo	media	d.e.
OD	0.0 – 100	83.35	19.76
Turbidez	0.0 – 100	78.49	26.80
pH	32.6 – 100	89.50	15.98
P	0.0 – 99.3	70.83	29.32
N	0.0 – 99.8	69.84	29.93
ICA	38.1 – 97.8	79.70	11.58

Tabla 3.7.2. Valores de los subíndices del ICA y del ICA en los subconjuntos lóxico y léxico.

Subíndice	Cuerpos Lóxicos (n = 45)			Cuerpos Léxicos (n = 19)		
	intervalo	media	d.e.	intervalo	media	d.e.
OD	0.0 – 100	83.70	17.90	0.0 – 99.9	82.53	24.13
Turbidez	0.0 – 100	80.39	24.72	0.0 – 100	74.00	31.48
pH	32.6 – 100	90.67	16.50	41.4 – 100	86.71	14.70
P	0.0 – 99.3	70.46	28.80	0.0 – 98.5	71.70	31.32
N	0.0 – 99.8	72.09	28.81	6.16 – 98.91	64.53	32.60
ICA	49.7 – 95.3	80.70	10.21	38.1 – 97.8	77.33	14.34

Tabla 3.7.3. Valores de los subíndices del ICA y del ICA en las localidades visitadas en época de lluvias y de secas.

Subíndice	Epoca de Lluvias (n = 21)			Epoca de Secas (n = 43)		
	intervalo	media	d.e.	intervalo	media	d.e.
OD	0.0 – 99.9	82.58	22.74	0.0 – 100	81.67	20.14
Turbidez	5.8 – 100	78.35	26.89	0.0 – 100	78.56	27.08
pH	32.6 – 100	81.03	21.21	44.1 – 100	93.63	10.74
P	0.0 – 98.7	72.21	34.50	0.0 – 99.3	70.15	26.86
N	11.5 – 98.9	72.44	27.47	0.0 – 99.8	68.57	31.29
ICA	38.1 – 97.8	78.35	12.61	49.7 – 95.2	79.75	11.25

Verificación del Índice de Calidad del Agua

En la Tabla 3.8.1 se muestran los resultados de las comparaciones de los parámetros entre tipos de cuerpo de agua. Encontré diferencias en la turbidez, pH y concentración de amoníaco. El oxígeno disuelto es un caso especial, ya que se mide de distintas formas dependiendo de su estado de saturación. Comparé los cuerpos lóticos y lénticos de acuerdo a esta distinción. Hallé una diferencia significativa en el caso de los cuerpos saturados. Los resultados se muestran en la Tabla 3.8.2.

Tabla 3.8.1. Comparaciones significativas (U de Mann-Whitney) de los parámetros de calidad de agua entre los cuerpos de agua lóticos y lénticos.

Parámetro	U de Mann-Whitney	Z	significancia
Turbidez	269.5	-2.322	0.020
pH	217.5	-2.535	0.011
NH ₃	227.0	-2.583	0.010

Tabla 3.8.2. Comparación (U de Mann-Whitney) del oxígeno disuelto de acuerdo a su estado de saturación entre los cuerpos de agua lóticos y lénticos.

Parámetro	U de Mann-Whitney	Z	significancia
Concentración de OD, cuerpos no saturados	192.5	-1.826	0.199
Saturación de OD, cuerpos saturados	0.0	-2.789	< 0.01

Detecté diferencias significativas entre épocas sólo en la temperatura del agua, parámetro que no se incluye en el ICA. El resultado se muestra en la Tabla 3.8.3.

Tabla 3.8.3. Comparación (U de Mann-Whitney) de la temperatura del agua entre las épocas de lluvias y secas.

Parámetro	U de Mann-Whitney	Z	significancia
Temperatura	184.5	-3.819	< 0.001

En la Tabla 3.8.4 se muestran los resultados de las comparaciones de las calificaciones de los subíndices y el valor global del ICA. Como se observa, para todos los casos a excepción del pH, las diferencias entre los cuerpos lóticos y lénticos están lejos de la significancia.

Tabla 3.8.4. Comparación (U de Mann-Whitney) de los subíndices del ICA y del ICA global entre los cuerpos de agua lóticos y lénticos.

Subíndice	U de Mann-Whitney	Z	significancia
OD	388.0	-0.580	0.562
Turbidez	399.0	-0.419	0.675
pH	284.0	-2.214	0.027
P	398.0	-0.434	0.665
N	388.0	-0.580	0.562
ICA	377.5	-0.735	0.462

En la Tabla 3.8.5 se presentan los resultados de las comparaciones de las calificaciones de los subíndices y el valor global del ICA entre datos recabados en las épocas de lluvias y de secas. Igual que en el caso anterior, el pH es el único subíndice que muestra diferencia.

Tabla 3.8.5. Comparación (U de Mann-Whitney) de los subíndices del ICA y el ICA entre las localidades visitadas en épocas de lluvias y de secas.

Subíndice	U de Mann-Whitney	Z	significancia
OD	434.5	-0.243	0.808
Turbidez	408.0	-0.623	0.534
pH	288.5	-2.447	0.014
P	362.5	-1.273	0.203
N	445.5	-0.086	0.932
ICA	420.0	-0.450	0.652

El comportamiento del ICA según el tipo de cuerpo de agua y época del año se resume en la Figura 3.6. Esta sugiere que la interacción de la época del año y el tipo de cuerpo de agua sobre el valor del ICA no es significativa y un ANDEVA de dos vías lo confirma (efecto del tipo: $F(1,60) = 0.679$, $p = 0.413$; efecto de la época: $F(1,60) = 0.000$, $p = 0.991$; efecto de la interacción tipo*época: $F(1,60) = 0.416$; $p = 0.521$). No existen diferencias en los efectos ni en su interacción, por lo que el valor del ICA puede ser usado como una variable en análisis posteriores sin necesidad de atender al tipo de cuerpo de agua ni a la época del año.

Una correlación de Spearman muestra que la calidad del agua y el número de especies introducidas están correlacionadas significativamente de manera negativa ($n = 64$, $r_s = -0.336$, $p < 0.01$).

ICA	Todos	Lóticos	Lénticos
Lluvias	78.9	79.1	78.5
Secas	80.1	81.3	76.4
Temporada completa	79.7	80.7	77.3

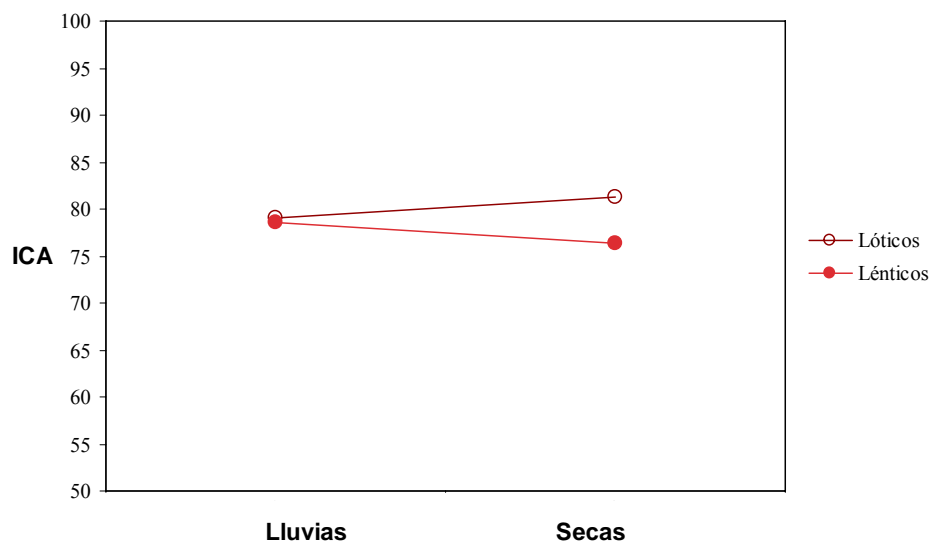


Figura 3.6. Valores del ICA según la época del año y el tipo de cuerpo de agua.

Integridad taxonómica

En la Figura 3.7 se muestra la distribución de valores de integridad taxonómica. En la Tabla 3.9.1 se presentan los valores de integridad taxonómica y del ICA de distintos conjuntos de comunidades agrupados de acuerdo al número de especies introducidas en ellas. Los valores mostrados en la Tabla 3.9.2 y Figura 3.8 sugieren que la presencia de especies exóticas tiene un efecto sobre la integridad taxonómica de las comunidades. La calidad del agua muestra la misma tendencia que la integridad taxonómica, pero con una magnitud de cambio menor, lo que a su vez sugiere que la introducción tiene un efecto independiente.

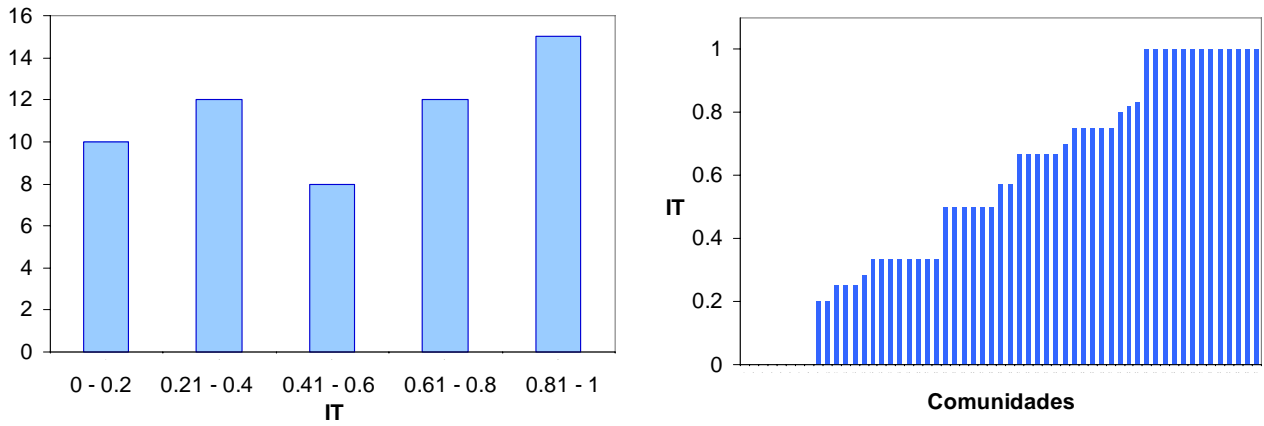


Figura 3.7. Distribución de valores de la integridad taxonómica.

Tabla 3.9.1. Valor de la Integridad Taxonómica (IT) y del Índice de Calidad de Agua (ICA) para distintos grupos de comunidades.

Grupo	intervalo IT	n	media IT	d.e. IT	media ICA	n
Todas	0.0 – 1	57	0.55	0.34	79.7	62
Comunidades invadidas	0.0 – 1	39	0.44	0.32	77.4	44
Comunidades no invadidas	0.14 – 1	18	0.79	0.27	85.1	18
Comunidades con una especie introducida	0.0 – 1	17	0.49	0.32	78.0	18
Comunidades con dos especies introducidas	0.0 – 1	12	0.49	0.33	78.4	12
Comunidades con tres o más (3-6) especies introducidas	0.0 – 0.8	10	0.3	0.27	75.6	14

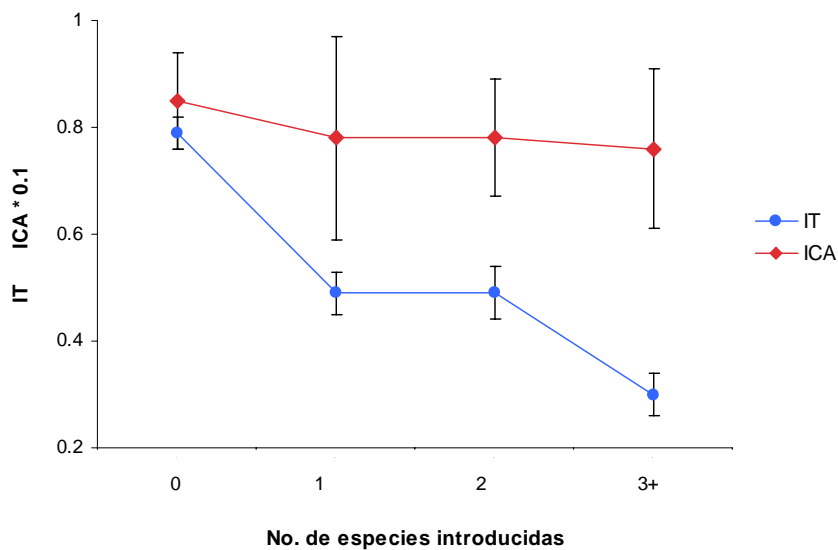


Figura 3.8. Valores y e.e. de la IT y del ICA de acuerdo a las categorías de la Tabla 3.9.1.

La simplificación por pasos del modelo máximo resultó en el modelo mínimo adecuado:

IT ~ Introducción + Calidad de Agua

Los parámetros completos del modelo se muestran en la Tabla 3.9.2, y su comportamiento gráfico en la Figura 3.9. Las dos variables de interés resultaron tener un efecto significativo sobre la integridad taxonómica de las comunidades, y no así las variables de agrupación, ni interacción alguna. El cambio mayor en la varianza explicada ocurrió después de la deleción de los términos *Introducción*Calidad*Tipo* e *Introducción*Calidad*. La ausencia de significancia en las variables de época del año y tipo de cuerpo de agua sugiere que el método de muestreo fue robusto respecto de la variación estacional y que la integridad de las comunidades en cuerpos lénticos y lóticos ha respondido de manera similar al cambio. La falta de significancia en la interacción *Introducción*Calidad* sugiere que la introducción de especies y la mala calidad de agua tienen efectos independientes sobre las comunidades nativas, aunque es también posible que no haya sido detectada debido a replicación insuficiente. No detecté desviaciones importantes de la normalidad en la distribución del error residual, ni puntos influyentes (distancia de Cook >1). Tampoco hubo una diferencia significativa entre los grupos 1 y 2-6 ni entre los grupos 1-2 y 3-6 de la variable Introducción en los dos modelos evaluados, de manera que en el modelo final esta sólo tiene dos niveles: 0 y 1-6 especies introducidas, es decir, comunidades con y sin introducciones. La tendencia sin embargo es hacia una menor integridad conforme aumenta el número de exóticos y es posible que la falta de significancia entre dichos grupos se deba a la subrepresentación de comunidades con tres o más especies introducidas en la muestra. La varianza total explicada por el modelo es de 0.31.

Tabla 3.9.2. Resultados del Modelo Lineal General. A: resultados del modelo máximo. B: resultados del modelo mínimo adecuado.

A.	variable	g.l.	F	p	variable	g.l.	F	p
	Introducción	1, 48	17.59	< 0.001	Introducción*Calidad	1, 48	0.94	0.337
	Calidad del Agua	1, 48	5.53	0.033	Introducción*Tipo	1, 48	0.55	0.467
	Tipo de Cuerpo de Agua	1, 48	0.05	0.824	Calidad*Tipo	1, 48	0.15	0.736
	Epoca del Año	1, 48	0.18	0.733	Introducción*Calidad*Tipo	1, 48	2.70	0.107

B.	variable	g.l.	F	p	R ²
	Introducción	1, 54	18.10	< 0.001	
	Calidad del Agua	1, 54	5.70	0.021	
	Modelo Completo	56	11.90	< 0.001	0.31

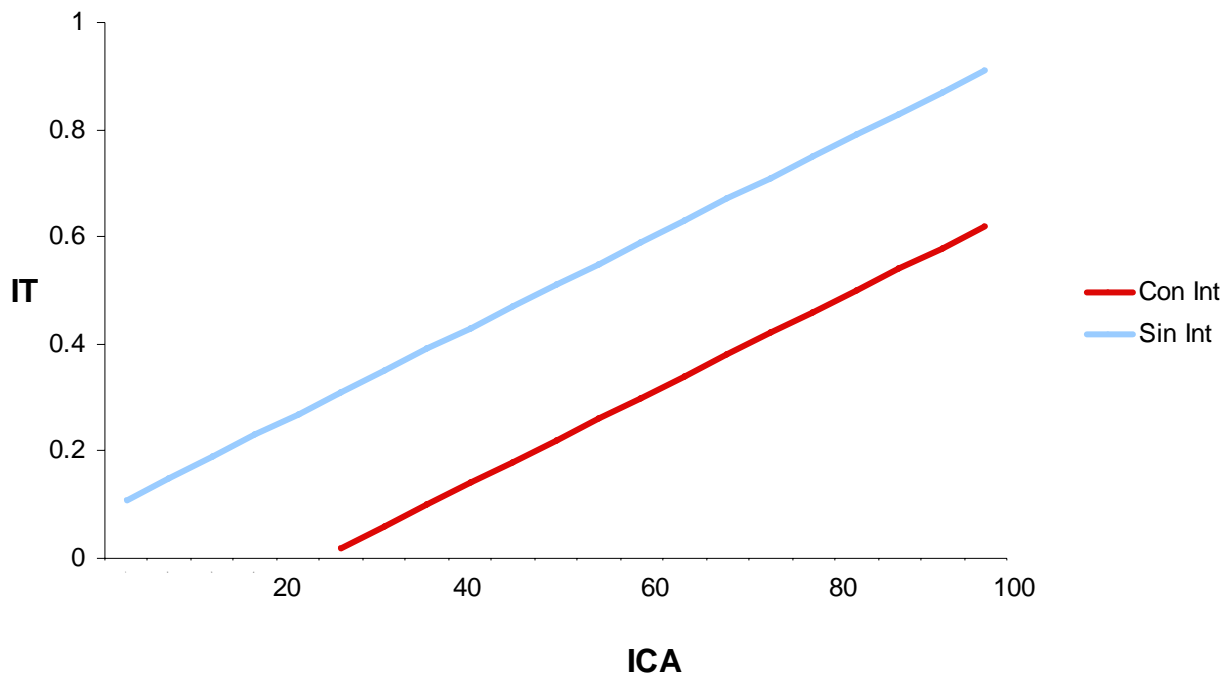
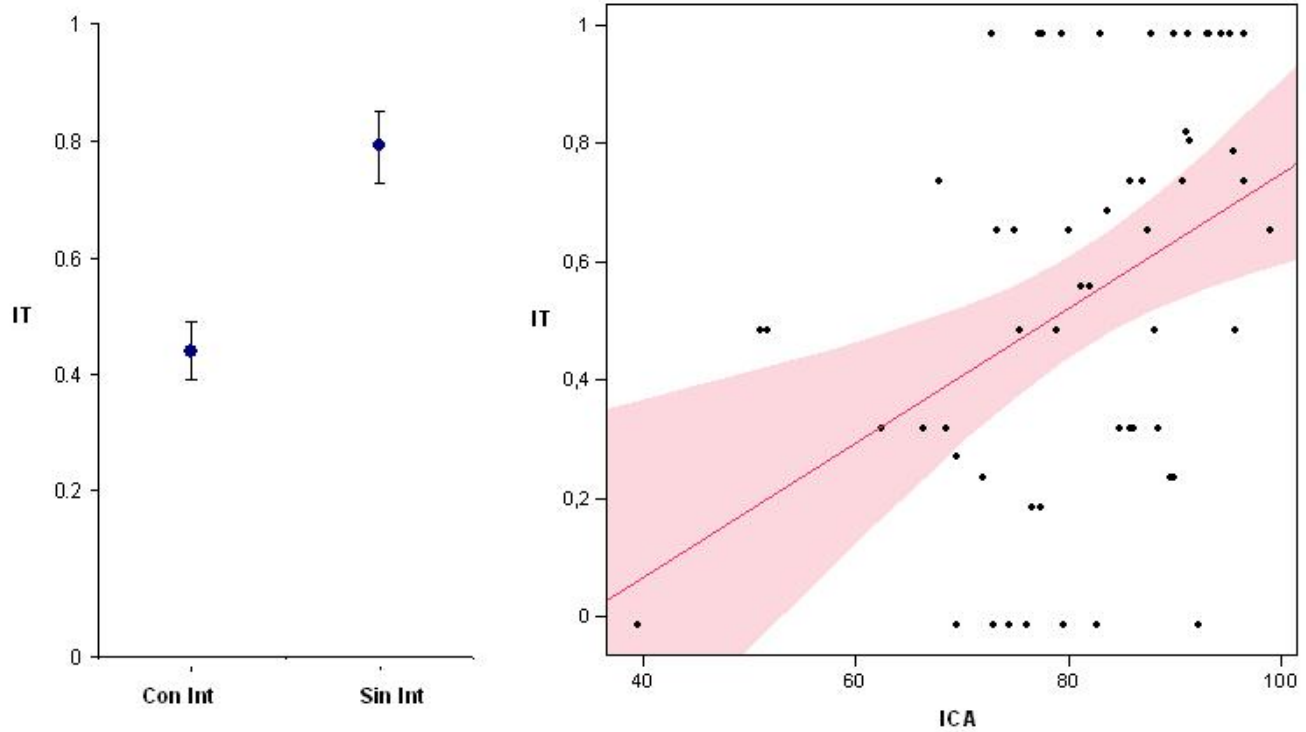


Figura 3.9. Resultados del Modelo Lineal General. Efectos individuales y comportamiento del modelo completo.

DISCUSIÓN y CONCLUSIONES

Localidades visitadas y composición de las comunidades

Los estudios de caso en la literatura muestran que los efectos de la introducción dentro de un área e ictiofauna dadas dependen de varios factores. Estos factores son variables, lo que resulta en escenarios distintos de un caso a otro. Algunas de las reglas propuestas por Moyle y Light (1996) parecen confirmarse aquí, pero el análisis no pone a prueba ninguna de ellas de manera explícita, y en cualquier caso estas son generalizaciones empíricas y no necesariamente coherentes. El carácter de las introducciones en una zona determinada resulta de la interacción de factores humanos, abióticos y bióticos, que puede ser complicada. El tipo de sociedad y actividades asociadas en la zona en cuestión determinan en buena medida la identidad de las especies que son introducidas (*e.g.* especies para pesca deportiva, especies para consumo humano, etc.), y la magnitud de dichas actividades provoca un número de especies y una presión de propágulos correspondientes (*i.e.* las sociedades y actividades económicamente desarrolladas generan una presión comparativamente mayor, en términos generales). Las condiciones abióticas locales pueden imponer ciertas restricciones a las especies que se pueden establecer, como ha sido demostrado por Baltz y Moyle (1993) y revisado por Ricciardi (2001). El componente biótico de la introducción está dado por la composición de las comunidades nativas, la identidad de las especies trasladadas y las múltiples interacciones que se establecen entre ellos.

La ictiofauna introducida en el área de estudio de este trabajo está compuesta mayormente, sobre todo en términos de biomasa, por unas pocas especies liberadas para el consumo humano, y por aportaciones de especies cuyo probable origen es el acuarismo y la pesca deportiva (Tabla 3.4). Algunas de las poblaciones introducidas probablemente sean reforzadas por introducciones sucesivas. De esta forma, y dada la tendencia de desarrollo en el área, se puede pensar en la aparición a futuro de nuevas poblaciones de estas especies (predominantemente tilapias), si es que no se toman medidas que lo prevengan. La tendencia histórica (Fig. 1.1) sugiere que seguirán apareciendo también nuevas especies. El medio abiótico en la zona de estudio parece imponer pocas restricciones al establecimiento de nuevas poblaciones de los exóticos más importantes ya presentes (*e.g.* ausencia de tilapias solamente en la zona del alto Lerma, Fig. 4.2; Zambrano *et al.* 2006). El componente biótico de las invasiones es por mucho el que mayor atención ha recibido y quizá el más interesante conceptualmente. Dedico el apartado siguiente a la discusión del mismo.

Resistencia biótica

El desarrollo conceptual en torno a la idea de la resistencia de las comunidades a la inclusión de nuevas especies puede rastrearse desde la formulación de la hipótesis de la diversidad/estabilidad en la ecología de comunidades, que inicialmente postulaba que las comunidades más diversas y ricas son también más estables (Levine y

D'Antonio 1999, McCann 2000, Begon, Harper y Townsend 2006, cap. 20). Elton (1958) colocó esta idea en el contexto de las invasiones, señalando que como consecuencia de esta relación, las comunidades más simples eran también más vulnerables a la invasión. El soporte para esta teoría ha variado a lo largo del tiempo (Simberloff 2000) y la evidencia encontrada ha sido, por lo menos de forma aparente, contradictoria (Levine y D'Antonio 1999, Ricciardi 2001, Stachowicz y Tilman 2005). De acuerdo a revisiones del tema hechas por autores como McCann (2000) o Stachowicz y Tilman (2005), se puede encontrar soporte teórico, evidencia empírica e incluso fósil del fenómeno de la resistencia biótica. Modelos como los desarrollados por Case (1990) y por los mismos Stachowicz y Tilman (2005), proveen evidencia de una relación negativa entre invasibilidad y diversidad. De hecho, todos los modelos revisados por Levine y D'Antonio (1999) resultan en una relación negativa entre riqueza e invasibilidad. Sin embargo, otros tipos de estudios, incluidos en esta revisión, arrojan resultados contradictorios: los experimentos de adición de especies y de construcción de comunidades resultan en relaciones tanto negativas como positivas entre estas dos variables; los estudios de ensamble de comunidades en general también sugieren que la relación es negativa, y finalmente, los estudios de patrones espaciales de invasión sugieren mayormente que la relación es positiva.

La resistencia biótica y propuestas relacionadas no han sido puestas a prueba de manera exhaustiva para peces de agua dulce. Baltz y Moyle (1993) hallaron que la resistencia a la invasión de una comunidad de peces en un tributario del río Sacramento, se debía a factores tanto abióticos como bióticos, particularmente el régimen de flujo y la depredación. Gido y Brown (1999) interpretaron la relación que hallaron entre la riqueza de especies nativas y especies introducidas en la zona templada de Norteamérica como resultado tanto de un posible componente de resistencia, como de efectos puramente estadísticos y de una presión humana variable. Leprieur *et al.* (2008) pusieron a prueba las asociaciones entre la riqueza de exóticos y variables relevantes para las hipótesis de la resistencia y aceptación biótica, y actividad humana, a escala global. Sólo las variables asociadas a la última resultaron ser consistentemente significativas. Parecería ser entonces que la actividad humana es el determinante más generalizado de las introducciones de peces dulceacuícolas y que la resistencia biótica y abiótica juegan roles menores, de carácter más particular y variable entre distintos casos. El papel aparentemente limitado que ha jugado la resistencia biótica en las introducciones de peces de agua dulce en el mundo, así como el gran número de peces invasores exitosos, quizás puedan ser explicados por los siguientes motivos. Primeramente, la alteración desproporcionada de los sistemas acuáticos respecto de otros hábitats es una circunstancia que los ha predispuesto a la invasión. Por otra parte, la práctica de la acuicultura, que supone una presión de propágulos incesante. Finalmente, los procesos biogeográficos que conforman a las comunidades de peces dulceacuícolas son sustancialmente diferentes a los asociados con los demás grupos de vertebrados terrestres. Los peces poseen una vagilidad mucho menor, y las cuencas hidrográficas se comportan como islas en un sentido biogeográfico. La adición infrecuente por vías naturales de nuevas especies a las cuencas ha resultado en comunidades comparativamente pobres que probablemente se encuentren por debajo de la saturación, lo que naturalmente limita el papel que la resistencia biótica pudiera jugar. En el caso del área de estudio todas estas

condiciones se cumplen: los ambientes han sido severamente alterados, la acuicultura ha sido el principal motor de las introducciones y la riqueza comunitaria es particularmente baja (ver Fig. 3.3 y texto asociado). La posición relativa de los lagos de Chapala, Pátzcuaro y Zirahuén en la curva especies-área de 70 lagos del mundo es una sugerencia adicional de la improbabilidad de que opere algún tipo de resistencia en los sistemas acuáticos en la zona de estudio (Brown y Barbour 1974; Fig. 4). Por añadidura, el aislamiento biogeográfico de las cuencas en la Faja Transvolcánica Mexicana ha sido particularmente marcado (Miller y Smith 1986) y probablemente ha resultado en una ictiofauna ingenua y poco competitiva. Todo lo anterior lleva a pensar que el proceso de resistencia probablemente no ha operado.

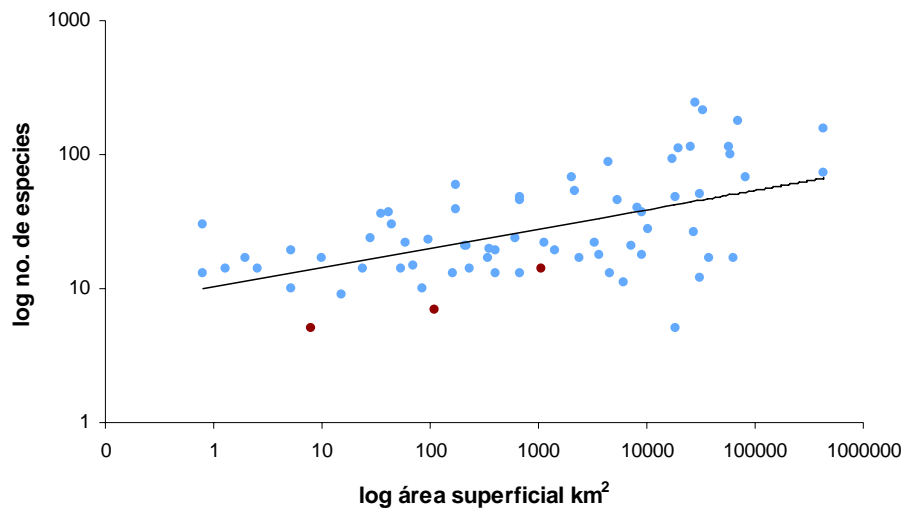


Fig. 4. La relación especies-área de un conjunto de 70 lagos del mundo. Tres lagos mexicanos (en oscuro, de izquierda derecha: Zirahuén, Pátzcuaro y Chapala) caen en la parte inferior de la nube de puntos. Recreada a partir de Barbour y Brown (1974).

En contraposición a la idea de resistencia biótica, ha sido propuesta la teoría del 'derretimiento por invasión' (*invasional meltdown*; Simberloff y Von Holle 1999). Esta considera a todas las interacciones bióticas que se establecen entre especies introducidas, y no sólo a las negativas. Muchas de estas pueden ser positivas, y de tal manera, las adiciones de especies a una comunidad pueden facilitar, en lugar de dificultar, el establecimiento de especies sucesivas. Existe evidencia que parece apoyar esta teoría para sistemas acuáticos, aunque no de manera definitiva (Ricciardi 2001). En este trabajo no pongo a prueba de manera formal la ocurrencia de resistencia biótica, ni de facilitación; pero muy probablemente ninguno de estos dos fenómenos puedan ser detectados bajo riquezas comunitarias tan bajas como las del área de estudio (Ricciardi 2001).

Algunos de los exóticos más frecuentes y abundantes en el área de estudio, las tilapias del género *Oreochromis* y la carpa común, son especies que ocupan un nicho considerablemente distinto al de las especies nativas, y por ende 'disponible'. Su talla es considerablemente mayor a la de la mayoría de las especies nativas, su conducta alimenticia y nicho trófico son distintos, así como seguramente lo son otros

aspectos de su biología. El modelo desarrollado por Stachowicz y Tilman (2005) sugiere que la probabilidad de invasión exitosa de una especie aumenta conforme sus requerimientos de recursos difieran de los requerimientos de las especies nativas. Por otra parte, estas son especies que fueron deliberadamente escogidas para la acuicultura por su tolerancia, que incluso pudo haber sido favorecida mediante selección. Respecto de la lobina negra, otro exótico importante en el área, existen en el área pocos piscívoros y muchas comunidades carecen del todo de ellos. En el caso de otros introducidos comunes como el guppy (*P. reticulata*) o el pez cola de espada (*X. hellerii*) resulta más difícil pensar en nichos sustancialmente distintos, y quizás resultaría más fértil en estos casos poner a prueba sus capacidades competitivas relativas a sus probables competidores nativos.

Estado de conservación

A partir de la información recabada en este trabajo se pueden aproximar varios aspectos acerca del estado de conservación de la ictiofauna en la zona de estudio. Los resultados de este diagnóstico son preocupantes. En un primer lugar, resulta alarmante que se encontraran en la muestra localidades en condiciones de deterioro tales que no podían sostener ningún tipo de vida macroscópica en una proporción cercana al 18%. Esta pérdida se debe a la modificación hidrológica, extracción de agua y vertido desmedido de desechos. En aquellas localidades que sí soportan vida macroscópica, los números de poblaciones y especies nativas no encontradas fueron altos relativos a los números esperados. Dos indicadores particularmente reveladores del estado de deterioro de la ictiofauna en el área de estudio son los siguientes: la riqueza promedio de las comunidades se ha reducido a la mitad respecto de su valor histórico, y la proporción de poblaciones nativas que no fueron encontradas es de 0.6, es decir, más de la mitad. El número de especies y poblaciones introducidas, así como su abundancia, fueron también altos. Solamente un 30% de las localidades muestreadas permanece libre de especies introducidas. Estas últimas son en la actualidad un componente importante de la ictiofauna en la zona de estudio. Este hecho reviste más importancia si se considera que varias de las especies introducidas más comunes son de una talla mucho mayor que las nativas, por lo que la asignación de recursos materiales y los flujos de energía en las redes tróficas en las comunidades se han visto alterados probablemente más allá de lo que los descriptores reportados aquí sugieren. Hasta este momento, se han registrado en el área aproximadamente 8 extinciones y 20 introducciones, lo que resulta en un cambio positivo en la riqueza regional de alrededor de 12 especies. Sin embargo, muchas de las especies nativas se encuentran severamente amenazadas (*Characodon audax*, *C. lateralis*, *Cyprinodon meeki*, *Algansea barbata*, *A. popoche*, *Allotoca maculata*, *A. meeki*, *A. regalis*, *A. zacapuensis*, *Ameca splendens*, *Ataeniobius toweri*, *Girardinichthys viviparus*, *Hubbsina turneri*, *Skiffia bilineata*, *Xenophorus captivus*, *Zoogoneticus tequila*, entre otras posibles, cf. de La Vega y Macías-García 2005, Domínguez-Domínguez *et al.* 2005, Miller 2005), de manera que, dependiendo de su supervivencia, el balance neto de especies podría tornarse negativo incluso en el corto plazo. Una consecuencia de los procesos simultáneos de introducción y de extinción local, que no ha sido abordada aquí, es la homogeneización biótica

(Brown 1995, cap.12). La homogeneización biótica puede ser estimada a través de la diversidad beta, una medida del recambio de especies en el espacio. El cambio histórico en la diversidad beta de la ictiofauna en el área de estudio es probablemente considerable debido al alto endemismo y a la introducción reiterada de unas pocas especies en muchas comunidades. Esta es una avenida interesante de análisis que permitiría caracterizar la manera cómo las introducciones están alterando el carácter de la biota a escala regional.

Los valores de los indicadores de deterioro a los que se arribó aquí confirman la situación desfavorable de los sistemas dulceacuícolas en el área y en el país, situación que ha sido reportada ya por otros autores (Lyons *et al.* 1998, Soto-Galera *et al.* 1998, 1999, de La Vega y Macías-García 2005, Contreras-Balderas *et al.* 2008, Domínguez-Domínguez *et al.* 2008). Este conjunto de trabajos permite trazar una tendencia de deterioro generalizado en los sistemas dulceacuícolas en el área, respecto de la cual este trabajo es la más reciente confirmación.

Especies invasoras

En este trabajo he tratado a todas las especies no nativas como especies introducidas, sin hacer distinción entre especies introducidas e invasoras. Dicha categorización está más allá de los objetivos de este trabajo y, especialmente para especies animales, es difícil debido a que no existe un criterio o metodología claros para designar a una especie introducida como invasora (cf. Colautti y MacIsaac 2004), aun cuando estas últimas atraen la mayor parte de la atención de investigadores y agencias ambientales. Sin embargo, varias de las especies introducidas encontradas son frecuentemente consideradas como invasoras. Las especies *Oreochromis aureus*, *O. mossambicus*, *O. niloticus*, *Cyprinus carpio*, *Carassius auratus*, *Ctenopharyngodon idella*, *Poecilia reticulata*, *Xiphophorus hellerii* y *Gambusia affinis* son listadas como invasoras en la *Global Invasive Species Database* (<http://www.issg.org/database>). Existen varios criterios que han sido utilizados para designar a una especie como invasora. El tamaño del área de distribución, de la cual la frecuencia de encuentro como se reporta aquí es un sucedáneo, y la abundancia son dos de ellos. Otros aspectos, como son sus efectos individuales, no pueden ser dilucidados aquí. De tal manera, para efectos del área muestreada, los candidatos más claros a ser considerados como invasores dadas sus frecuencias, y salvo en el caso de *C. carpio*, sus abundancias, son *O. aureus*, *X. hellerii*, *C. carpio* y *P. reticulata* (ver Tabla 3.5). Si bien las abundancias relativas promedio de *O. aureus* y *C. carpio* están por debajo de la media, hay que considerar su talla mayor. En otros casos, como el de *G. affinis* o *Haplochromis burtoni*, la frecuencia es baja pero la abundancia proporcional es elevada, lo que sugiere que deberían tomarse precauciones respecto a la expansión de estas especies a otras localidades. Pero deben considerarse también los efectos particulares de las especies, independientemente de su frecuencia o abundancia. Quizá el mejor ejemplo de esto sea la lobina negra, *Micropterus salmoides*, una especie que fue detectada sólo en 3 localidades y en bajas abundancias y que sin embargo es bien conocida por los efectos devastadores que puede provocar sobre las especies que depreda.

Integridad taxonómica

Los resultados del MLG sugieren que existe un efecto generalizado de la presencia de especies exóticas en la integridad taxonómica de las comunidades en el área, así como un efecto independiente de la calidad del agua. El efecto de la introducción resultó tener mayor peso que la calidad del agua en el análisis: 0.23 vs 0.07 de la varianza explicada. La afectación de las comunidades nativas por presencia de especies introducidas está de acuerdo con lo hallado en algunos trabajos previos (Strecker 2006, Light y Marchetti 2007). La ausencia de significancia en la interacción de las variables Calidad de Agua e Introducción es coherente con un escenario sin resistencia biótica, aunque se pueden ajustar varias explicaciones a este resultado particular. Bajo un escenario donde la resistencia biótica operara, podríamos esperar que el deterioro en la calidad del agua tuviera un efecto *per se*, y esto tornara a las comunidades más vulnerables a introducciones, pero el análisis sugiere que los efectos de la calidad del agua y las introducciones son independientes.

Son necesarias sin embargo algunas consideraciones en torno al análisis. Las formas en que los humanos modifican los sistemas acuáticos son varias: las alteraciones en el funcionamiento, estructura y extensión de los sistemas, que comprenden la construcción de presas, la canalización y la extracción; las descargas de desechos municipales, agrícolas o industriales; la pesca, y la introducción de especies exóticas, principalmente. La mayoría de los cuerpos de agua visitados son sujeto de al menos alguna de estas formas de presión humana. En este trabajo cuantifico formalmente la presencia de especies exóticas y la calidad del agua en su componente orgánico. Es factible que la variable de calidad del agua recupere parcialmente la información, que no he incluido explícitamente, sobre la modificación hidrológica, pues las alteraciones en el flujo y cantidad de agua en un sistema suponen una disminución en su calidad. Tampoco incluí la presión por actividad pesquera, importante sobre todo para algunas especies de charales y pescados blancos del género *Menidia*. De manera que, analíticamente, una progresión natural de este trabajo sería la inclusión de variables explicativas como las mencionadas.

Por otra parte, es necesario también considerar la temporalidad del fenómeno estudiado. Las composiciones comunitarias encontradas en el presente son el resultado de procesos de cambio y deterioro que abarcan varias décadas, y a las cuales en el modelo se asocian valores de calidad de agua y de introducción cuantificados en el presente, así que un supuesto fundamental del análisis es que estos valores actuales representan razonablemente bien la historia de sus valores a lo largo del tiempo. Dicho de otra manera, se asume que la presión encontrada en el presente en las diversas comunidades representa bien la presión histórica que han recibido. Parte de la información histórica del proceso de deterioro puede haberse perdido. Considérese por ejemplo la posibilidad de una población introducida que no logra establecerse y eventualmente se extingue, pero cuya presencia temporal provoca también la extinción de una población nativa. Tal comportamiento emerge, si bien de manera infrecuente, en el modelo propuesto por Case (1990), y en el presente análisis contribuiría al ruido estadístico. Otras instancias de carácter histórico que resultarían en una señal estadística equívoca son

posibles. La inclusión de información histórica en el análisis, que de cualquier manera es escasa, presenta un reto metodológico.

Resultaría también informativa la inclusión de datos de abundancia y biomasa. Una complicación en la inclusión de los datos de abundancia histórica disponibles es la inconstancia en el esfuerzo de muestreo de distintas colectas (y de nuevo, su escasez). El uso de abundancias proporcionales permitiría salvar esta dificultad, pero es sabido que las poblaciones de peces de agua dulce experimentan oscilaciones estacionales y anuales en sus abundancias; y que pueden ocurrir incluso cambios en la composición comunitaria (Moyle y Cech pp. 471, 490, 495). En este trabajo la cobertura taxonómica y geográfica más amplia que los trabajos previos en el país, pero esto conlleva algunos compromisos. Muestreamos las localidades una sola vez, de manera que los resultados se derivan de las condiciones en un sólo momento en el tiempo. El seguimiento temporal y caracterización más detallados de un número más reducido y menos variable de comunidades podría revelar información más fina, y permitir la inclusión de datos de abundancia, si son recabados con un esfuerzo constante. Es probable que la inclusión de las variables mencionadas en un MLG más completo resulte en un incremento en la varianza total explicada.

Por otro lado, la diversidad en el tipo comunitario, hábitat, y grado y tipo de influencia humana que registramos como consecuencia de la escala espacial del trabajo y de la naturaleza misma de la zona, se presta a la búsqueda de un efecto generalizado y promedio de la fauna exótica, y no de los efectos o mecanismos a través de los cuales las especies particulares afectan a las comunidades locales. Dada la gama de especies nativas e introducidas presentes en la zona de estudio, existe una variedad de mecanismos cuya ocurrencia e importancia podrían ser descritas y puestas a prueba en trabajos futuros. Comenzando con las interacciones bióticas, el efecto particular de la lobina negra (*M. salmoides*) como piscívoro parece ser claro (Moyle & Cech 2004, p. 615; Miller 2005, pp. 42, 334), pero en los casos de *Lepomis macrochirus*, *Pomoxis nigromaculatus*, *Amatitlania nigrofasciata*, *Haplochromis burtoni* y las especies de *Oreochromis* sería necesario establecer el efecto de sus hábitos predatorios. Es probable que estas especies depreden individuos en etapas juveniles, adultos de talla pequeña y huevos de especies nativas. *Gambusia affinis* es una especie conocida por depredar huevos de especies nativas y desplazarlas competitivamente en los lugares en los que ha sido introducida fuera del área de estudio. Han sido reportados efectos adversos también en los casos de *Poecilia reticulata* y *Xiphophorus hellerii* (Miller 2005). Para estas y el resto de las especies, pueden ser puestas a prueba distintas avenidas de competencia entre nativos y exóticos. Ha sido sugerido que los machos de *P. reticulata* pueden imponer costos sobre hembras del goodeido nativo *Skiffia bilineata* como consecuencia de acoso sexual interespecífico (Valero *et al.* 2008). Un total de 21 especies de helmintos exóticos han sido registrados en el país. Han sido documentados varios casos de transferencia de parásitos en el área de estudio (al menos cinco: *Bothriocephalus acheilognathi*, *Centrocestus formosanus*, *Gyrodactylus elegans*, *Pseudocapillaria tomentosa* y *Cyathostomum sclerosus*). El caso del céstodo exótico *B. acheilognathi* es notable, ya que se ha vuelto el helminto más común de la ictiofauna mexicana, y su vector de introducción probablemente haya sido la carpa común. Sin embargo,

para este y demás parásitos la información acerca de su patogenicidad en poblaciones naturales de peces es muy escasa (Scholz y Salgado-Maldonado 2000, Salgado-Maldonado y Pineda-López 2003, Mejía-Madrid *et al.* 2005, Salgado-Maldonado 2006). Por otro lado, como mencioné en la Introducción, las especies de *Oreochromis* y las carpas pueden afectar a las comunidades locales mediante la alteración del hábitat como consecuencia de sus hábitos de forrajeo. En cuanto a la hibridación, el riesgo más elevado para el conjunto de especies en la zona de estudio se refiere a las especies del género *Menidia* y al par de especies *Poecilia sphenops*/*P. butleri*. Para el género *Menidia* se conocen dos híbridos naturales (*chapalae* x *consocia*, *lucius* x *sphyraena*) y uno resultado de la traslocación de *M. lucius* (*lucius* x *estor*) (Miller 2005), y las dificultades taxonómicas del grupo permiten pensar en la posibilidad de otros casos más, tanto naturales como provocados (cf. Miller 2005, Bloom *et al.* 2009). La traslocación asociada a la explotación pesquera de varias de las especies de este género exacerba dichas posibilidades. Se ha descrito un híbrido natural entre *P. sphenops* y *P. butleri* (Schultz y Miller 1971). Ambas especies fueron detectadas en este trabajo en condición de introducidos, lo cual sugiere que se pueden estar generando oportunidades de hibridación entre estos dos congéneres. Por último, el movimiento de organismos dentro de la zona de estudio permite suponer que pueden estar ocurriendo también traslocaciones de individuos coespecíficos entre distintas poblaciones. Las consecuencias de dichos movimientos pueden incluir la disrupción de procesos de adaptación local.

Calidad del agua

La calidad del agua es un componente fundamental de la calidad de los ambientes acuáticos y en este trabajo fungió como una variable de contraste en el MLG. De acuerdo con datos de la CNA (2010), el área de estudio incluye a las zonas con mayor contaminación orgánica del país (definida por los parámetros de DQO, DBO y SST), notablemente las cuencas de México, del río Lerma y del río Balsas. Como señalé ya, la escasez de valores históricos de referencia disponibles hace difícil la interpretación de los valores registrados aquí, sin embargo, se pueden hacer algunas consideraciones. Las concentraciones de fósforo y nitrógeno encontradas parecen elevadas con respecto a las reportadas en la literatura, tanto para cuerpos en las zonas templadas (Kalff 2002), como para cuerpos dentro de la zona de estudio (Salas y Martino 1991, de Anda y Maniak 1997, Zambrano *et al.* 1999, de La Vega *et al.* 2003). Esto puede deberse a una tendencia histórica hacia el enriquecimiento (Salas y Martino 1991, de Anda y Maniak 1997), a diferencias en los métodos de muestreo, en los métodos analíticos, o la combinación de todos estos factores. Las localidades muestreadas halladas en condiciones hipóxicas fueron pocas, pero es necesario considerar también al conjunto de sitios que no fueron muestreados por ser ostentosamente carentes de vida animal. El 33% de las localidades resultaron tener valores de saturación de OD indeseables, de los que 19% corresponden a valores de sobresaturación. Estos resultados hacen pensar en procesos de eutroficación en la zona, pero aunque esta ha sido reportada en otros trabajos, aquí un Análisis de Componentes Principales no reveló asociaciones entre los parámetros que se asocian a ese estado.

El diagnóstico y caracterización de procesos de eutroficación requieren de un monitoreo sistemático y sostenido y difícilmente podrían ser detectados con el muestreo como el que se realizó. En algunas localidades se registraron también valores elevados de turbidez, que se asocia no sólo con este fenómeno, sino también con procesos de erosión y contaminación a partir de distintas fuentes, como ha sido señalado por Lyons *et al.* (2000).

Recomendaciones

Aunque los resultados obtenidos en este trabajo no pueden considerarse definitivos, sugieren, junto con otras experiencias– el colapso de la pesquería en Pátzcuaro, el colapso de la pesquería en la presa del Infiernillo, entre otras– que sería deseable implementar un programa planeado y regulado de acuicultura en el país, y detener las introducciones indiscriminadas. La perturbación generalizada, las condiciones abióticas moderadas y las riquezas bajas en las comunidades de la zona de estudio abren la posibilidad a nuevas introducciones de magnitud considerable, dada una presión de propágulos suficiente. Sería deseable también instaurar un programa de monitoreo sistemático de los cuerpos de agua del país, que permitiera la detección oportuna de individuos de especies introducidas, así como contar con un inventario actualizado del estatus de las especies nativas. De igual manera, sería recomendable una mayor atención a las descargas de todos los tipos a los cuerpos de agua. La remoción de exóticos y restauración de los cuerpos deteriorados no es en la mayoría de los casos una alternativa plausible, al menos por ahora. Además, la recuperación de los nativos después de la remoción de los exóticos no está garantizada; aun cuando existan interacciones bióticas fuertes entre ellos, el sistema pudo haberse desplazado ya a otro estado que lo impide (Didham *et al.* 2005), lo que demandaría de esfuerzos mayores para su recuperación. Varios manantiales y algunos otros pequeños cuerpos de agua sin embargo, sí son candidatos viables a ser restaurados, debido a dos características que los hacen apropiados para dichos esfuerzos: su pequeño tamaño y el alto endemismo que se asocia a ellos (ver por ejemplo Lozano-Vilano *et al.* 2006).



REFERENCIAS

- Alcocer, J. y Bernal-Brooks, F.W. 2010. Limnology in Mexico. *Hydrobiologia* 644, 15-68.
- Álvarez Romero, J.G., R.A. Medellín, A. Oliveras de Ita, H. Gómez de Silva, O. Sánchez. 2008. Animales Exóticos en México: una amenaza para la biodiversidad. CONABIO, Instituto de Ecología-UNAM, SEMARNAT. México, D.F. 518 pp.
- Ball, R.O., Church, R. L. 1980. Water quality indexing and scoring. *Journal of the Environmental Engineering Division* Vol. 6, 757-771.
- Baltz, D.M., Moyle, P.B. 1993. Invasion resistance to introduced species by a native assemblage of California stream fishes. *Ecological Applications* 3(2), 246-255.
- Barroso de Magalhaes, A.L., De Carvalho, P.A. 2007. Occurrence of exotic ornamental fish in streams in the states of Minas Gerais and Rio de Janeiro, Brazil. *Natureza & Conservação* Vol. 5, No. 2, 124-129.
- Beeman, J.W., Venditti, D.A., Morris, R.G., Gadomski, D.M., Adams, B.J., VanderKooi, S.P. Robinson, T.C., Maule, A.G. 2003. Gas bubble disease in resident fish below Grand Coulee Dam. Final Report of Research. USGS. 159 pp.
- Bernal-Brooks, F.W., Dávalos-Lind, D. Lind, O.T. 2003. Seasonal and spatial variation in algal growth potential and growth-limiting nutrients in a shallow endorheic lake: Lake Pátzcuaro (Mexico). *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 8: 83-93.
- Bloom, D.D., Piller, K.R., Lyons, J., Mercado-Silva, N., Medina-Nava, M. 2009. Systematics and biogeography of the silverside tribe Menidiini (Teleostomi: Atherinopsidae) based on the mitochondrial ND2 gene. *Copeia* 2009, No. 2, 408-417.
- Brown, J.H. 1995. Macroecology. The University of Chicago Press. EUA. 269 pp.
- Brown, J.H., Barbour, C.D. 1974. Fish species diversity in lakes. *The American Naturalist* 108, No. 962, 473-489.
- Brown, R.M., McClelland, N.I., Deiningner, R.A. Tozer, R.G. 1970. A water quality index—do we dare? *Water & Sewage Works* 11, 339-343.
- Canónico, G.C., Arthington, A., McCrary, J.K, Thieme, M.L. 2005. The effects of introduced tilapias on native biodiversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15, 463-483.
- Carlton, J.T. 1999. Editorial. *Biological Invasions* 1: 1.
- Casal, C.M.V. 2006. Global documentation of fish introductions: the growing crisis and recommendations for action. *Biological Invasions* 8: 3-11.
- Case, T.J. 1990. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*. Vol. 87, 9610-9614.
- CCA. 2009. Directrices trinacionales para la evaluación de riesgos de las especies acuáticas exóticas invasoras. Comisión para la Cooperación Ambiental. 88 pp.
- Clavero, M. García-Berthou, E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution* 20, 110.
- CNA. 2010. Estadísticas del Agua en México. Comisión Nacional del Agua. México, D.F. 249 pp.
- Colautti, R.I. y MacIsaac, R.H. 2004. A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions* 10, 135-141.

- Collette, B.B. y Lachner, E.A. 1976. Fish collections in the United States and Canada. *Copeia*, 1976(3): 625-642.
- CONABIO. 2008. Capital Natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México, D.F.
- CONABIO. 2009. Capital Natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. CONABIO. México, D.F.
- CONABIO. 2010. Estrategia nacional sobre especies invasoras en México, prevención, control y erradicación. CONABIO, CONANP, SEMARNAT. México. 114 pp.
- Contreras-Balderas, S. 1999. Annotated checklist of introduced invasive fishes in Mexico, with examples of some recent introductions. En: R. Claudi, J.H. Leach, eds. *Nonindigenous Freshwater Organisms*. Lewis Publishers, Boca Raton, FLA, EUA.
- Contreras-Balderas, S., Escalante-C., M.A. 1985. Distribution and known impacts of exotic fishes in Mexico. En: Courtenay, Jr., W.R., Stauffer Jr., J.R., eds. *Distribution, Biology, and Management of Exotic Fishes*, The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, EUA.
- Contreras-Balderas, S., Ruiz-Campos, G., Schmitter-Soto, J.J., Díaz-Pardo, E., Contreras-McBeath, T., Medina-Soto, M., Zambrano-González, L., Varela-Romero, A., Mendoza-Alfaro, R., Ramírez-Martínez, C., Leija-Tristán, M.A., Almada-Villela, P., Hendrickson, D.A., Lyons, J. 2008. Freshwater fishes and water status in México: A country-wide appraisal. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 11(3):246-256.
- Crawley, M.J. 2007. *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd. West Sussex, Inglaterra. 942 pp.
- Cude, C.G. 2001. Oregon Water Quality Index: A tool for evaluating water quality management effectiveness. *Journal of the American Water Resources Association*. Vol. 37, No. 1, 125-137.
- De Anda, J., Maniak, U. 2007. Modificaciones en el régimen hidrológico y sus efectos en la acumulación de fósforo y fosfatos en el lago de Chapala, México. *Interciencia* Vol.32, No.2, 100-107.
- De Buen, F. 1941. El *Micropterus (Huro) salmoides* y los resultados de su aclimatación en el Lago de Patzcuaro. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 2(1), 69-78.
- De La Vega-Salazar, M.Y., Avila-Luna, E., Macías-García, C. 2003. Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera of endemic fish, *Zoogoneticus* and *Skiffia*. *Biodiversity and Conservation* 12, 2043-2056.
- De La Vega Salazar, M., Macías García, C. 2005. Principal factors in the decline of the Mexican endemic viviparous fishes (Goodeinae:Goodeidae). En: Uribe, M.C. y H.J. Grier, eds. *Viviparous Fishes*, New Life Publications, Florida. 603 pp.
- Didham, R.K., Tylianakis, J.M., Hutchison, M.A., Ewers, R.M., Gemmill, N.J. 2005. Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology and Evolution* Vol. 20, No. 9, 470-474.
- Diez, J.M., Sullivan, J.J., Hulme, P.E., Edwards, G., Duncan, R.P. 2008. Darwin's naturalization conundrum: dissecting taxonomic patterns of species invasions. *Ecology Letters* 11, 674-681.
- Dinius, S.H. 1987. Design of an index of water quality. *Water Resources Bulletin* Vol. 23, No. 5, 833-843.
- Dixon, W. y Chiswell, B. 1996. Review of aquatic monitoring program design. *Water Research* Vol. 30, No. 9, 1935-1948.
- Domínguez-Domínguez, O., Mercado-Silva, N., Lyons, J. Grier, H. 2005. The viviparous goodeid species. En: Uribe, M.C. y H.J. Grier, eds. *Viviparous Fishes*. New Life Publications, Florida. 603 pp.
- Domínguez-Domínguez, O., Zambrano, L., Escalera-Vázquez, L.H., Pérez-Rodríguez, R., Pérez-Ponce de León, G. 2008. Cambio en la distribución de goodeidos (Osteichthyes: Cyprinodontiformes) en cuencas hidrológicas del centro de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79, 501-512.

- Doupé, R.G., Knott, M.J. 2010. Rapid digestion of fish prey by the highly invasive 'detritivore' *Oreochromis mossambicus*. *Journal of Fish Biology* 76, 1019-1024.
- Dunnette, D.A. 1979. A geographically variable water quality index used in Oregon. *Journal of the Water Pollution Control Federation* Vol. 51, No. 1, 53-61.
- Efford, I.E., Macías García, C., Williams, J.D. 1997. Facing the challenge of invasive alien species in North America. *Global biodiversity* Vol. 7, No. 1, 25-30.
- Elton, C. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. The University of Chicago Press, 4a. ed., 2000. EUA. 181 pp.
- Escalante, M.A., Contreras, S. 1985. Especies exóticas. *Ciencias del Mar*, 18-24.
- Fernández, N., Ramírez, A., Solano, F. 2004. Physico-chemical water quality indices – a comparative review. *Revista BISTUA*. Vol. 2, No. 001, 19-30.
- Fridley, J.D., Stachowicz, J.J., Naeem, S., Sax, D.F., Seabloom, E.W., Smith, M.D., Stohlgren, T.J., Tilman, D., Von Holle, B. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88(1), 3-17.
- Gido, K.B., Brown, J.H. 1999. Invasion of North American drainages by alien fish species. *Freshwater Biology* 42, 387-399.
- Gozlan, R.E., Britton, J.R., Cowx, I., Copp, G.H. 2010. Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology* 76, 751-786.
- Gurevitch, J., Padilla, D.K. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution* Vol. 19, No. 9, 470-474.
- Guzmán, A.F., Barragán S.J., 1997. Presencia de bagre sudamericano (Osteichthyes: Loricariidae) en el río Mezcala, Guerrero, México. *Vertebrata Mexicana* No. 3, 1-4.
- Habit, E., Piedra, P., Ruzzante, D.E., Walde, S.J., Belk, M.C., Cussac, V.E., González, J., Colin, N. 2010. Changes in the distribution of native fishes in response to introduced species and other anthropogenic effects. *Global Ecology and Biogeography* 19, 697-710.
- Harkins, R.D. 1974. An objective water quality index. *Journal of the Water Pollution Control Federation*. Vol. 46, No. 3, 589-591.
- Hierro, J.L., Maron, J.L., Callaway, R.M. 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology* 93, 5-15.
- Ibáñez, A.L., García-Calderón, J.L. Fecha de publicación desconocida. ¿Cuencas o entidades federativas? Los repoblamientos de peces realizados por el gobierno federal. http://www.ine.gob.mx/descargas/cuencas/cong_nal_06/tema_03/13_ibanez_y_garcia.pdf
- Jiménez-García, M.I., Vidal-Martínez, V.M., López-Jiménez, S. 2001. Monogeneans in introduced and native cichlids in Mexico: evidence for transfer. *Journal of Parasitology* 87(4), 907-909.
- Kalff, J. 2002. *Limnology*. Prentice Hall. EUA. 592 pp.
- Landwehr, J.M., Deininger, R.A. 1976. A comparison of several water quality indexes. *Journal of the Water Pollution Control Federation*. Vol. 48, No. 5, 955-958.
- Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T., Brosse, S. 2008. Fish invasions in the world's river systems: When natural processes are blurred by human activities. *PLoS Biology* 6(2): e28, 404-410.

- Levine, J.M. y D'Antonio, C.M. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87, 15-26.
- Light, T., Marchetti, M.P. 2007. Distinguishing between invasions and habitat changes as drivers of diversity loss among California's freshwater fishes. *Conservation Biology* Vol. 21, No. 2, 434-446.
- Lozano-Vilano, M.D., Contreras-Balderas, A.J., García-Ramírez, M.E. 2006. Eradication of spotted jewelfish, *Hemichromis guttatus*, from Poza San José del Anteojo, Cuatro Ciénegas Bolsón, Coahuila, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 51, 553-555.
- Lyons, J., Navarro-Pérez, S., Cochran, P.A., Santana C., E., Guzmán-Arroyo, M. 1995. Index of biotic integrity based on fish assemblages for the conservation of streams and rivers in west-central Mexico. *Conservation Biology* Vol. 9, No. 3, 569-584.
- Lyons, J., González-Hernández, G., Soto-Galera, E., Guzmán-Arroyo, M. 1998. Decline of freshwater fishes and fisheries in selected drainages of West-central Mexico. *Fisheries* Vol. 23, No. 4, 10-18.
- Lyons, J., Gutiérrez-Hernández, A., Díaz-Pardo, E., Soto-Galera, E., Medina-Nava, M., Pineda-López, R. 2000. Development of a preliminary index of biotic integrity (IBI) based on fish assemblages to assess ecosystem condition in the lakes of central Mexico. *Hydrobiologia* 418, 57-72.
- Maitland, P.S. 1978. *Biology of Fresh Waters*. Blackie & Son Limited. Glasgow. 244 pp.
- MacDougall, A.S. y Turkington, R. 2005. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology* 86(1), 42-55.
- Marchetti, M.P., Moyle, P.B., Levine, R. 2004. Alien fishes in California watersheds: characteristics of successful and failed invaders. *Ecological Applications* 14(2), 587-596.
- McCann, K.S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405, 228-233.
- Meek, Seth E. 1904. *The freshwater fishes of Mexico north of the Isthmus of Tehuantepec*. Field Columbian Museum, Zoological Series, vol. 5.
- Mejía-Madrid, H.H., Domínguez-Domínguez, O., Pérez-Ponce de León, G. 2005. Adult endohelminth parasites of Goodeinae (Cyprinodontiformes: Goodeidae) from México with biogeographical considerations. *Comparative Parasitology* 72(2): 200-211.
- Mercado-Silva, N., Lyons, J.D., Salgado Maldonado, G., Medina Nava, M. 2002. Validation of a fish-based index of biotic integrity for streams and rivers of central Mexico. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12, 179-191.
- Miller, R.R., Smith, M.L. 1986. Origin and geography of the fishes of Central Mexico. En: Hocutt, C.H. y E.O. Wiley, eds. *Zoogeography of North American Freshwater Fishes*. John Wiley, Nueva York, EUA.
- Miller, R.R. 2005. *Freshwater Fishes of México*. Chicago University Press. EUA, 490 pp.
- Miller, S.A., Crowl, T.A. 2006. Effects of common carp (*Cyprinus carpio*) on macrophytes and invertebrate communities in a shallow lake. *Freshwater Biology* 51, 85-94.
- Moyle, P., Cech, J. 2004. *Fishes: An Introduction to Ichthyology*. Prentice Hall. 5a Ed. Upper Saddle River, NJ, EUA. 726 pp.
- Moyle, P.B., Light, T. 1996. Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation* 78, 149-161.
- Muckle-Jeffs, E. 2006. Introduction. *Biological Invasions* 8, 1.

- Nagl, S., Tichy, H., Mayer, W.E., Samonte, I.E., McAndrew, B.J., Klein, J. 2001. Classification and phylogenetic relationships of African tilapiine fishes inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Vol. 20, No. 3, 361-374.
- Ogutu-Ohwayo, R. 1993. The effects of predation by Nile Perch, *Lates niloticus* L., on the fish of Lake Nabugabo, with suggestions for conservation of endangered endemic cichlids. *Conservation Biology* Vol. 7, No. 3, 701-711.
- Parenti, L. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bulletin of the AMNH*. 168, 4, 335-557.
- Pauchard, A., McKinney, M.L. 2006. Introduction. *Biological Invasions* 8, 397-398.
- Pimentel, D., Zuniga, R., Morrison, D. 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* 52, 273-288.
- Poss, S.G., Collette, B.B. 1995. Second survey of fish collections in the United States and Canada. *Copeia*, 1995(1): 48-70.
- Prati, L., Pavanello, R., Pesarin, F. 1971. Assessment of surface water quality by a single index of pollution. *Water Research*. Vol. 5, 741-751.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Ricciardi, A. 2001. Facilitative interactions among aquatic invaders: is an "invasional meltdown" occurring in the Great Lakes? *Canadian Journal of Aquatic Sciences* 58, 2513-2525.
- Rosenzweig, M.L. 2001a. Loss of speciation rate will impoverish future diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* Vol. 98, No. 10, 5404-5410.
- Rosenzweig, M.L. 2001b. The four questions: What does the introduction of exotic species do to diversity? *Evolutionary Ecology Research* 3, 361-367.
- Salas, H.J., Martino, P. 1991. A simplified phosphorus trophic state model for warm-water tropical lakes. *Water Research* Vol. 25, No. 3, 341-350.
- Salgado-Maldonado, G., Pineda-López, R. 2003. The Asian fish tapeworm *Bothriocephalus acheilognathi*: a potential threat to native freshwater fish species in Mexico. *Biological Invasions* 5: 261-268.
- Salgado-Maldonado, G. 2006. Checklist of helminth parasites of freshwater fishes from Mexico. *Zootaxa* 1324: 1-357.
- Sax, D.F., Stachowicz, J.J., Brown, J.H., Bruno, J.F., Dawson, M.N., Gaines, S.D., Grosberg, R. K., Hastings, A., Holt, R. D., Mayfield, M. M., O'Connor, M. I., Rice, W.R. 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* Vol. 22, No. 9, 465-471.
- Scholz, T., Salgado-Maldonado, G. 2000. The introduction and dispersal of *Centrocestus formosanus* (Nishigori, 1924) (Digenea: Heterophyidae) in Mexico: a review. *The American Midland Naturalist* 143: 185-200.
- Schultz, R.J., Miller, R.R. 1971. Species of the *Poecilia sphenops* complex (Pisces: Poeciliidae) in México. *Copeia* 1971, No. 2, 282-290.
- Sedeño-Díaz J.E., López-López E. 2007. Water quality in the río Lerma, Mexico: An overview of the last quarter of the twentieth century. *Water Resources Management* 21:1797-1812.
- Simberloff, D. 2000. Foreword. En: Elton, C. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. The University of Chicago Press, 4a ed. EUA. 181 pp.
- Simberloff, D., Von Holle, B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1, 21-32.

- Smith, D.G. 1989. A new form of water quality index for rivers and streams. *Water Science and Technology*. Vol. 21. No. 2, 123-127.
- Soto-Galera, E., Díaz-Pardo, E., López-López, E., Lyons, J. 1998. Fish as indicators of environmental quality in the Río Lerma Basin, México. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 1, 267-276.
- Soto-Galera, E., Paulo-Maya, J., López-López, E. Serna-Hernández, J.A., Lyons, J. 1999. Change in fish fauna as indication of aquatic ecosystem condition in Río Grande de Morelia-Lago de Cuitzeo Basin, Mexico. *Environmental Management* Vol. 24, No.1, 133-140.
- Stachowicz, J.J., Tilman, D. 2005. Species invasions and the relationships between species diversity, community saturation, and ecosystem functioning. En: Sax, D.F., J.J. Stachowicz, S.D. Gaines. *Species Invasions*. Sinauer Associates, EUA. 495 pp.
- Stauffer, Jr., J.R. 1985. Colonization theory relative to introduced populations. En: Courtenay, Jr., W.R., J.R. Stauffer Jr., eds. *Distribution, Biology, and Management of Exotic Fishes*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, EUA.
- Strayer, D.L. 2010. Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology* 55 (Suppl. 1), 152-174.
- Strecker, U. 2006. The impact of invasive fish on an endemic *Cyprinodon* species flock (Teleostei) from Laguna Chichancanab, Yucatan, Mexico. *Ecology of Freshwater Fish* 15, 408-418.
- Tamayo, J.L. 1999. *Geografía Moderna de México*. Ed. Trillas. 11a Ed. México. 512 pp.
- Tapia, M., Zambrano, L. 2003. From aquaculture goals to real social and ecological impacts: carp introduction in rural central Mexico. *Ambio* 32, 252-257.
- Vellend, M., Harmon, L.J., Lockwood, J.L., Mayfield, M.M., Hughes, A.R., Wares, J.P., Sax, D.F. 2007. Effects of exotic species on evolutionary diversification. *Trends in Ecology and Evolution* Vol. 22, No. 9, 481-488.
- Valero, A., Macías García, C., Magurran, A.E. 2008. Heterospecific harassment of native endangered fishes by invasive guppies in Mexico. *Biology Letters* (2008), 4, 149-152.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmánek, M.M., Westbrooks, R. 1997a. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21(1), 1-16.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M. Human domination of Earth's ecosystems. 1997b. *Science* Vol. 277, 494-499.
- Wilcove, D.S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A., Losos, E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* 48, 607-615.
- Witte, F., Msuku, B.S., Wanink, J.H., Seehausen, O., Katunzi, E.F.B., Goudswaard, P.C., Goldschmidt, T. 2000. Recovery of cichlid species in Lake Victoria: an examination of factors leading to differential extinction. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10, 233-241.
- World Resources Institute (WRI). 1999. The decline of freshwater ecosystems. Consultado en línea. <http://www.wri.org/publication/content/8391>
- Zambrano, L., Contreras, V., Mazari-Hiriart, M. y Zarco-Arista, A.E. 2008. Spatial heterogeneity of water quality in a highly degraded tropical freshwater ecosystem. *Environmental Management* DOI 10.1007/s00267-008-9216-1.
- Zambrano, L., Hinojosa, D. 1999. Direct and indirect effects of carp (*Cyprinus carpio* L.) on macrophyte and benthic communities in experimental shallow ponds in central Mexico. *Hydrobiologia* 408/409, 131-138.
- Zambrano, L., Macías-García, C. 2000. Impact of introduced fish for aquaculture in Mexican freshwater systems. En: R. Claudi, J.H. Leach, eds. *Nonindigenous Freshwater Organisms*. Lewis Publishers, Boca Raton, FLA, EUA.

Zambrano, L., Martínez-Meyer, E., Menezes, N., Peteron, A.T. 2006. Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American freshwater systems. *Canadian Journal of Aquatic Sciences* 63, 1903-1910.

Zambrano, L., Perrow, M.R., Macías-García, C., Aguirre-Hidalgo, V. 1999. Impact of introduced carp (*Cyprinus carpio*) in subtropical shallow ponds in Central Mexico. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery* 6, 281-288.

Apéndice 1. Localidades visitadas y muestreadas.

	Localidad	Cuenca	Muestreada
1	Texcoco - 1	de México	
2	Texcoco - 2		
3	Arroyo en Teotihuacan		
4	Lago de Zumpango		x
5	Canales de Xochimilco		x
6	Lago de Chalco		x
7	Laguna Zempoala	Alto Lerma	x
8	Presa Ignacio Ramírez		x
9	Río Lerma cerca de Solís		x
10	Canales en la Ex-Hacienda El Porvenir		x
11	Río Tilostoc		x
12	Presa San Juanico (Edo. de México)		x
13	Laguna de Zacapu	Medio Lerma	x
14	Río Lerma en Puerto del Valle		x
15	Río Turbio cerca de El Nopal		x
16	Río Turbio cerca de Manuel Doblado		
17	Río Turbio cerca de Cuerámara		
18	Río Turbio en San Juan de La Puerta		
19	Río de La Laja		x
20	Tributario del Río Lerma en Tanhuato	Bajo Lerma	
21	Lago de Chapala		x
22	Lago de Cuitzeo	Lago de Cuitzeo	x
23	Canales en Zinzimeo		x
24	Presa Cointzio		x
25	Laguna de La Minzita		x
26	Lago de Pátzcuaro	Lago de Pátzcuaro	x
27	Manantial Molino de Chapultepec		x
28	Lago de Yuriria	Lago de Yuriria	x
29	Lago de Zirahuén	Lago de Zirahuén	x
30	Arroyo en Acatlán	Lagunas de Sayula	x
31	Laguna de San Marcos		
32	Laguna de Magdalena	Río Ameca	
33	Represa en Hacienda San Sebastián		x
34	Río de La Pola		x
35	Río Ameca en Los Murillos		x
36	Río Ameca en La Vega		x
37	Manantial/Balneario El Rincón		x
38	Laguna La Colorada		x
39	Tributario del Río Ayuquila	Río Armería	x
40	Río Ayuquila		x
41	Arroyo La Yerbabuena		x
42	Río de Comala		x
43	Río Ayutla		x
44	Río Salado	Río Coahuayana	x
45	Tributario del Río Tuxpan		x
46	Tributario del Río Tamazula		x
47	Río Yautepec	Río Balsas	x
48	Arroyo Los Pajaritos		x
49	Río Nexapa		x

50	Presa de Santa Catarina		x
51	Manantial/Balneario El Ojo de Agua		x
52	Río Minatitlán	Río Cihuatlán	x
53	Río El Huizcolote		x
54	Río Higuierilla	Río Cuitzmala	x
55	Río La Eca		x
56	Arroyo El Conejo	Río Purificación	x
57	Río Amborín		x
58	Manantial El Sacristán	Río Gde. de Santiago	
59	Balneario Los Rosales		x
60	Río en 6 de Enero		x
61	Laguna de Santa María		x
62	Río Barranquitas		x
63	Río Grande de Santiago en Poncitlán		
64	Río Grande de Santiago en Ocotlán		x
65	Río Cuarenta		x
66	Río Ayuquila en Belén del Refugio		x
67	Presa El Gigante		
68	Los Vergeles		
69	Río Santa María	Río Pánuco	x
70	Laguna de La Media Luna		x
71	Manantial en Puerta del Río		x
72	Río Tunal	San Pedro Mezquital	x
73	Manantial en Los Berros		x
74	Manantial en Cerro Gordo		
75	Río El Mimbre		x
76	Manantial en 27 de Noviembre		x
77	Manantial en El Toboso		x
78	Manantial cerca de Illescas	El Salado	
79	Arroyo en Agua de Enmedio		x

Apéndice 2. Especies nativas esperadas y halladas.

	Especie	Hallada	n = 64	n = 57	Familia
1	<i>Atherinella balsana</i>		•	•	Atherinopsidae
2	<i>Menidia aculeata</i>				
3	<i>Menidia arge</i>		•	•	
4	<i>Menidia attenuata</i>	x	•		
5	<i>Menidia chapalae</i>		•	•	
6	<i>Menidia charari</i> †		•	•	
7	<i>Menidia consocia</i>		•	•	
8	<i>Menidia estor</i>	x	•		
9	<i>Menidia grandocule</i>		•		
10	<i>Menidia humboldtiana</i>		•	•	
11	<i>Menidia jordani</i>	x	•	•	
12	<i>Menidia labarcae</i>		•	•	
13	<i>Menidia lucius</i>		•		
14	<i>Menidia mezquital</i>	x	•	•	
15	<i>Menidia patzcuaro</i>	x	•		
16	<i>Menidia riojai</i>	x	•	•	
17	<i>Scartomyzon austrinus</i>	x	•	•	Catostomidae
18	<i>Astyanax aeneus</i>	x	•	•	Characidae
19	<i>Astyanax mexicanus</i>	x	•	•	
20	<i>Cichlasoma bartoni</i>	x	•	•	Cichlidae
21	<i>Cichlasoma beani</i>		•	•	
22	<i>Cichlasoma istlanum</i>	x	•	•	
23	<i>Cichlasoma labridens</i>	x	•	•	
24	<i>Algansea aphaea</i>		•	•	Cyprinidae
25	<i>Algansea avia</i>		•		
26	<i>Algansea lacustris</i>		•		
27	<i>Algansea monticola</i>		•	•	
28	<i>Algansea popoche</i>		•	•	
29	<i>Algansea tincella</i>	x	•	•	
30	<i>Aztecula sallaei</i>		•	•	
31	<i>Dionda dichroma</i>	x	•	•	
32	<i>Dionda mandibularis</i>		•	•	
33	<i>Gila sp.</i>	x	•	•	
34	<i>Hybopsis amecae</i>		•	•	
35	<i>Hybopsis boucardi</i>	x	•	•	
36	<i>Hybopsis calientis</i>	x	•	•	
37	<i>Yuriria alta</i>		•	•	
38	<i>Yuriria chapalae</i>		•		
39	<i>Cualac tessellatus</i>		•		Cyprinodontidae
40	<i>Cyprinodon meeki</i>	x	•	•	
41	<i>Sicydium multipunctatum</i>	x	•	•	Gobiidae
42	<i>Gobiesox fluviatilis</i>		•	•	Gobiesocidae
43	<i>Allodontichthys hubbsi</i>		•	•	Goodeidae
44	<i>Allodontichtys polylepis</i> †		•	•	
45	<i>Allodontichthys tamazulae</i>	x	•	•	
46	<i>Allodontichthys zonistius</i>	x	•	•	
47	<i>Allophorus robustus</i>	x	•	•	
48	<i>Allotoca catarinae</i>	x	•	•	
49	<i>Allotoca diazi</i>	x	•	•	

50	<i>Allotoca dugesii</i>	x	•	•	
51	<i>Allotoca goslinei</i> †		•	•	
52	<i>Allotoca maculata</i>	x	•	•	
53	<i>Allotoca meeki</i>		•		
54	<i>Allotoca zacapuensis</i>		•	•	
55	<i>Ameca splendens</i>	x			
56	<i>Ataeniobius toweri</i>	x	•	•	
57	<i>Chapalichthys encaustus</i>	x	•	•	
58	<i>Chapalichthys pardalis</i>	x	•	•	
59	<i>Characodon audax</i>	x	•	•	
60	<i>Characodon lateralis</i>	x	•	•	
61	<i>Girardinichthys multiradiatus</i>	x	•	•	
62	<i>Girardinichthys viviparus</i>	x	•	•	
63	<i>Goodea atripinnis</i>	x	•	•	
64	<i>Hubsina turneri</i>	x	•	•	
65	<i>Ilyodon furcoidens</i>	x	•	•	
66	<i>Ilyodon whitei</i>	x	•	•	
67	<i>Skiffia bilineata</i>	x	•	•	
68	<i>Skiffia francesae</i> †				
69	<i>Skiffia lermae</i>	x	•	•	
70	<i>Xenophorus captivus</i>	x	•	•	
71	<i>Xenotaenia resolanae</i>	x	•	•	
72	<i>Xenotoca eiseni</i>	x	•	•	
73	<i>Xenotoca melanosoma</i>	x	•	•	
74	<i>Xenotoca variata</i>	x	•	•	
75	<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>	x	•	•	
76	<i>Zoogoneticus tequila</i>	x			
77	<i>Ictalurus dugesii</i>		•	•	Ictaluridae
78	<i>Ictalurus mexicanus</i>		•	•	
79	<i>Agonostomus monticola</i>	x	•	•	Mugilidae
80	<i>Gambusia senilis</i>	x	•	•	Poeciliidae
81	<i>Poecilia butleri</i>	x	•	•	
82	<i>Poecilia chica</i>		•	•	
83	<i>Poecilia mexicana</i>	x	•	•	
84	<i>Poecilia sphenops</i>	x	•	•	
85	<i>Poeciliopsis baenschi</i>	x	•	•	
86	<i>Poeciliopsis balsas</i>		•	•	
87	<i>Poeciliopsis infans</i>	x	•	•	
88	<i>Poeciliopsis turneri</i>	x	•	•	
89	<i>Poeciliopsis turrubarensis</i>	x	•	•	
90	<i>Poeciliopsis viriosa</i>	x	•	•	

† Extinta o probablemente extinta en la naturaleza

Apéndice 3. Publicaciones y claves de identificación utilizadas para la identificación de especies.

Gosline, W.A. 1949. The sensory canals of the head in some cyprinodont fishes, with particular reference to the genus *Fundulus*. *Occasional Papers of the Museum of Zoology* No. 519, 1-17.

Hilton Brett, B.L., Turner, B.J. 1983. Genetic divergence in the *Poecilia sphenops* complex in Middle America. *Biochemical Systematics and Ecology* Vol. 11, No. 2, 127-137.

Miller, R.R. 1974. Mexican species of the genus *Heterandria*, subgenus *Pseudoxiphophorus* (Pisces: Poeciliidae). *San Diego Soc. Nat. Hist. Trans.* 17(17), 235-250.

Rauchenberger, M. 1989. Systematics and biogeography of the genus *Gambusia* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *American Museum Novitates* No. 2951, 74 pp.

Rosen, D.E., Mendelson, J.R. 1960. The sensory canals of the head in Poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), with reference to dentitional types. *Copeia* 1960, No. 3, 203-210.

Schmitter-Soto, J.J. 1998. Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo. ECOSUR, San Cristóbal de las Casas. 239 pp.

Schofield, P.J., Williams, J.D., Nico, L.G., Fuller, P., Thomas, M.R. 2005. Foreign nonindigenous carps and minnows (Cyprinidae) in the United States – a guide to their identification, distribution, and biology. U.S. Geological Survey Scientific Investigations Report 2005-5041. 103 pp.

Schultz, R.J., Miller, R.R. 1971. Species of the *Poecilia sphenops* complex (Pisces: Poeciliidae) in México. *Copeia* 1971, No. 2, 282-290.

Apéndice 4. Funciones de los subíndices utilizados en el ICA y sus gráficas.

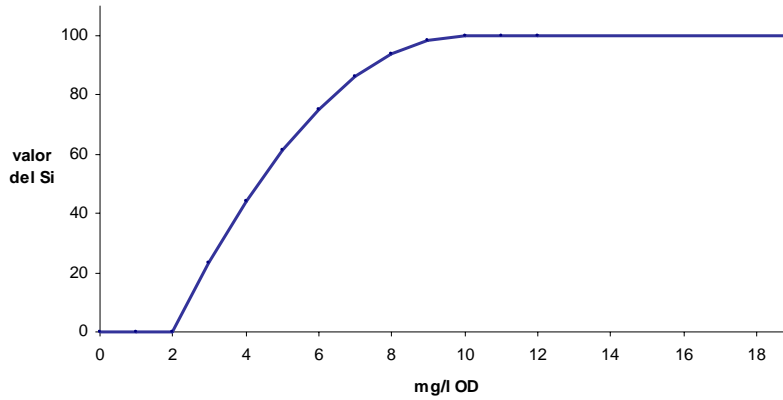


Figura 5.1. Función del subíndice de OD a lo largo del intervalo de valores registrado, para concentraciones por debajo de la saturación. $Si_{OD} = 0$ si $OD < 2$ mg/l, $-1.58OD^2 + 31.45OD - 56.58$ si $2 \text{ mg/l} \leq OD \leq 10$ mg/l, 10 si $OD > 10$ mg/l.

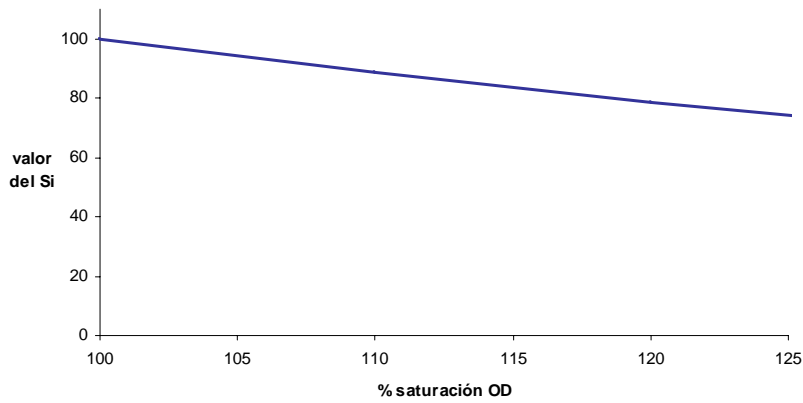


Figura 5.1.1. Función del subíndice de OD a lo largo del intervalo de valores registrado, para concentraciones por arriba de la saturación en cuerpos lóticos. $Si_{OD} = 100 * e^{((satOD-100)*-0.005)}$.

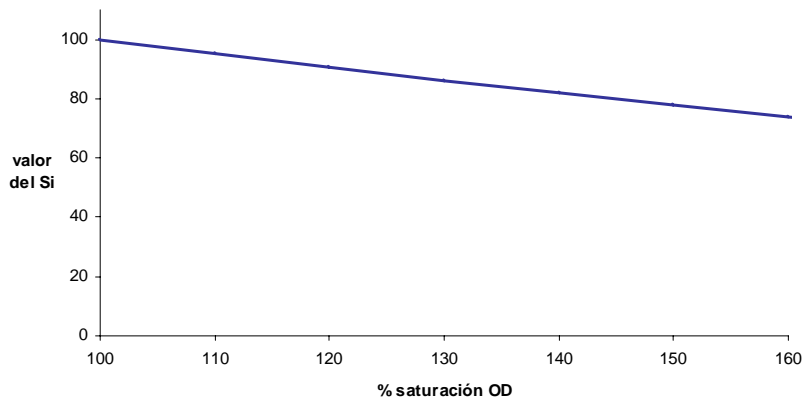


Figura 5.1.2. Función del subíndice de OD a lo largo del intervalo de valores registrado, para concentraciones por arriba de la saturación en cuerpos lénticos. $Si_{OD} = 100 * e^{((satOD-100)*-0.01197)}$

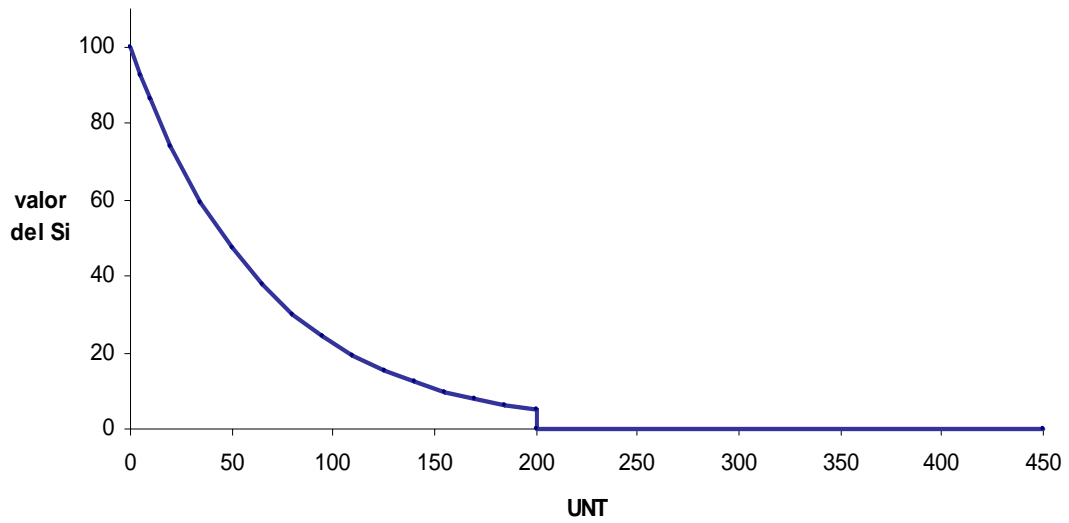


Figura 5.2.1. Función del subíndice de turbidez a lo largo del intervalo de valores registrado para los cuerpos lóticos.
 $S_{i_{Tur}} = 100$ si $Tur < 10$ UNT, $143.84e^{-0.0364Tur}$ si $10 \text{ UNT} \leq Tur \leq 200 \text{ UNT}$, 0 si $Tur \geq 200 \text{ UNT}$.

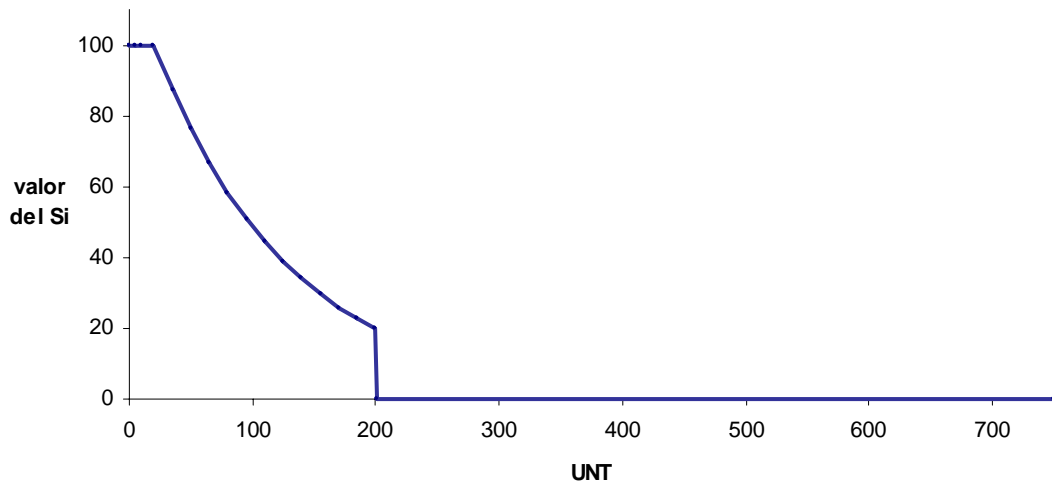


Figura 5.2.2. Función del subíndice de turbidez a lo largo del intervalo de valores registrado para los cuerpos lénticos.
 $S_{i_{Tur}} = 100$ si $Tur < 40$ UNT, $562.34e^{-0.0432Tur}$ si $40 \text{ UNT} \leq Tur \leq 200 \text{ UNT}$, 0 si $Tur \geq 200 \text{ UNT}$.

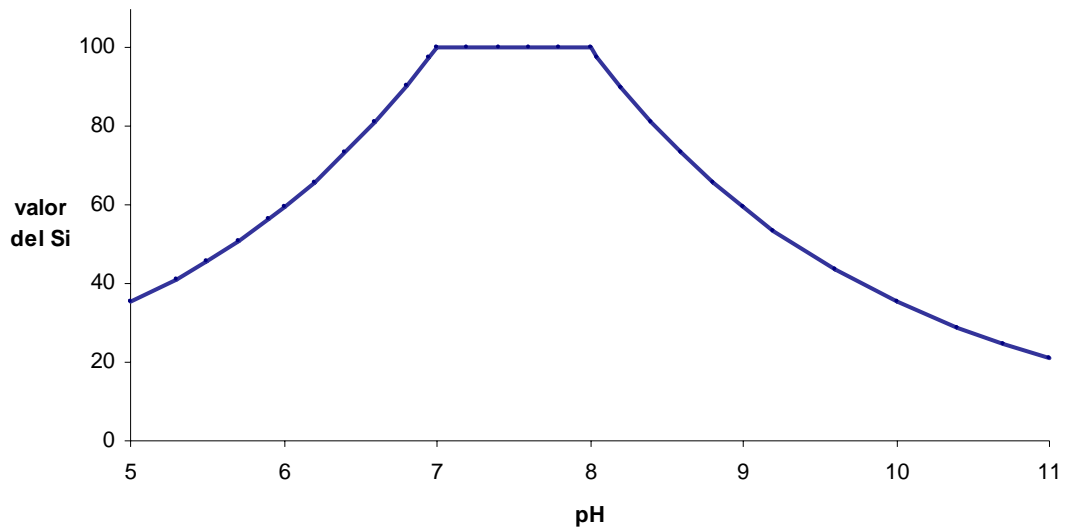


Figura 5.3.1. Función del subíndice de pH a lo largo del intervalo de valores registrado para los cuerpos lóticos.
 $S_{i_{pH}} = 2.628 * e^{0.052pH}$ si $pH < 7$, 100 si $7 \leq pH \leq 8$, $100 * e^{(pH-8)-0.5188}$ si $pH > 8$.

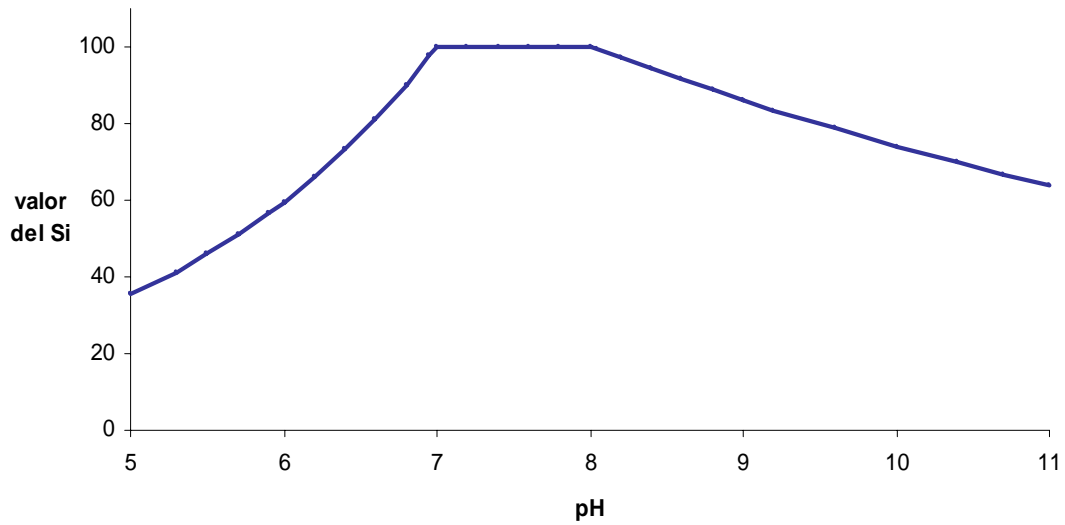


Figura 5.3.2. Función del subíndice de pH a lo largo del intervalo de valores registrado para los cuerpos lóticos.
 $S_{i_{pH}} = 2.628 * e^{0.052pH}$ si $pH < 7$, 100 si $7 \leq pH \leq 8$, $100e^{(pH-8)-0.15}$ si $pH > 8$

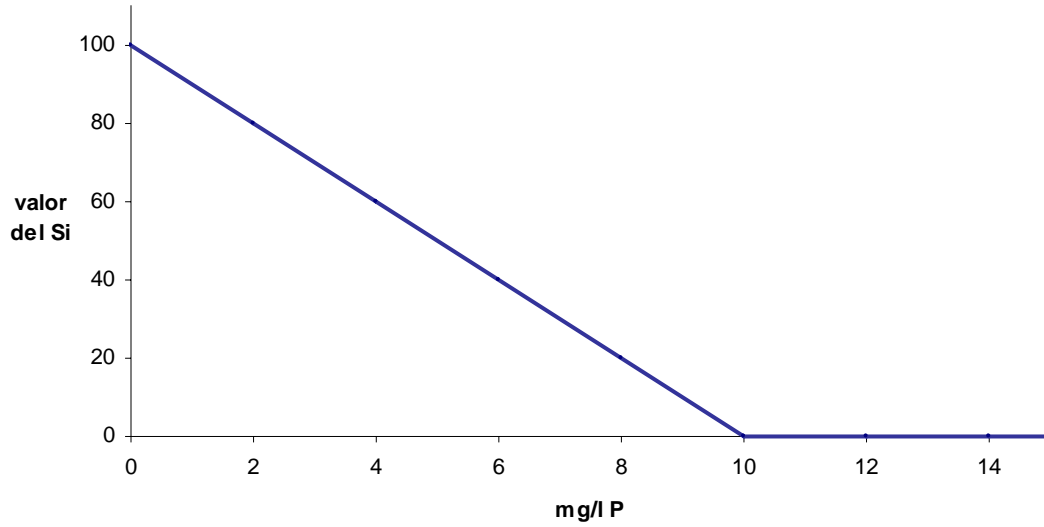


Figura 5.4. Función del subíndice de P a lo largo del intervalo de valores registrado.
 $S_{iP} = -10P + 100$ si $0 \text{ mg/l} \leq P \leq 10 \text{ mg/l}$, 0 si $P > 10 \text{ mg/l}$.

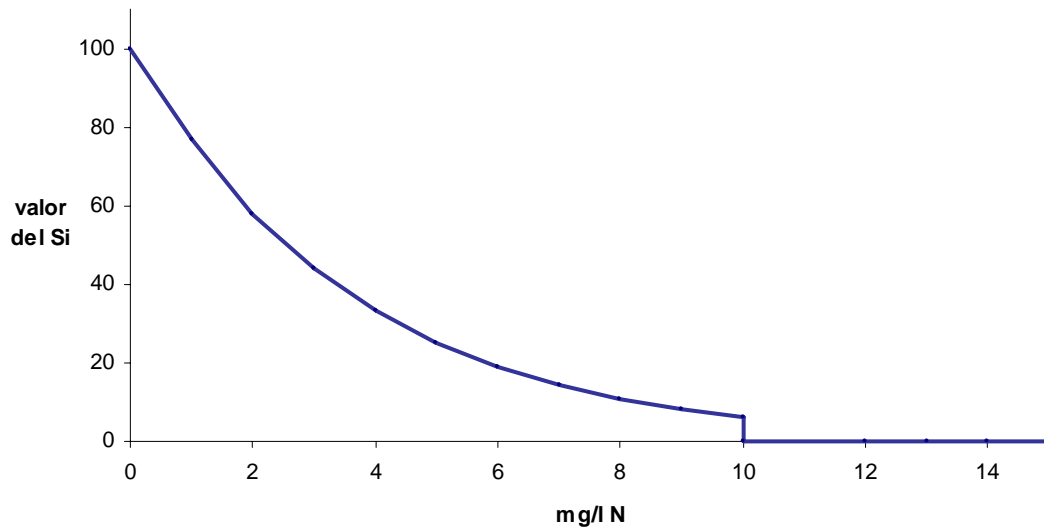


Figura 5.5. Función del subíndice de N a lo largo del intervalo de valores registrado.
 $S_{iN} = 101.82e^{-0.2809N}$ si $N \leq 10 \text{ mg/l}$, 0 si $N > 10$.