



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Influencia de la depredación sobre las características de
historias de vida y la dinámica poblacional de *Poeciliopsis*
baenschi

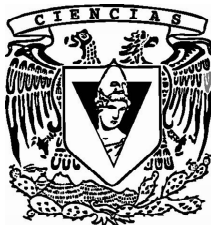
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A :

Alejandro Molina Moctezuma



DIRECTOR DE TESIS:
Dr. José Jaime Zúñiga Vega
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.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Molina
Moctezuma
Alejandro
56830171
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
30569374-3

2. Datos del tutor

Dr.
José Jaime
Zúñiga
Vega

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Luis
Medrano
González

4. Datos del sinodal 2

M. en C.
Héctor Salvador
Espinosa
Pérez

5. Datos del sinodal 3

Dr.
José Román
Latournerie
Cervera

6. Datos del sinodal 4

Dra.
María del Carmen
Uribe
Aranzábal

7. Datos del trabajo

Influencia de la depredación sobre las características de historias de vida y la dinámica poblacional de *Poeciliopsis baenschi*
Depredación sobre *Poeciliopsis baenschi*
109 p
2011

Agradecimientos

Agradezco profundamente a la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias, por los conocimientos adquiridos durante mis estudios.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la Universidad que financió este trabajo por medio del proyecto IN206309-3. Al M. en C. Pedro Eloy Mendoza Hernández, a la Bióloga Yolotzin Bravo Espinosa y a Alejandra Martínez Blancas por su apoyo en campo. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) que aportó ayuda económica por medio del proyecto CB2009/129675

A mi tutor José Jaime Zúñiga Vega por su gran dedicación en este trabajo y por todos los conocimientos que me transmitió.

A los miembros del taller Investigación Ecológica en Poblaciones y Comunidades: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, Dr. Carlos Martorell Delgado, Dr. Eduardo Alberto Pérez García, Dra. María Teresa Valverde Valdés y Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders.

A mis sinodales: Dr. Luis Medrano González, M. en C. Héctor Salvador Espinosa Pérez, Dr. José Román Latournerie Cervera, Dra. María del Carmen Uribe Aranzábal. Sus comentarios permitieron mejorar notablemente este trabajo.

A todos los miembros del Laboratorio Especializado de Ecología. En especial a mis compañeros Claudia, Fernanda, Hibraim, Lety, Jonathan, Yazmín y a la Dra. Mariana Hernández Apolinar.

A todos mis amigos y gente que me ha acompañado y ayudado durante este proyecto.

A Anita. Este año ha sido excelente gracias a ti. Eres lo mejor que me ha pasado.

A mi familia. Mis papás y mi hermano por todo el apoyo.

Índice

I. Resumen	6
Abstract	7
II. Introducción.....	8
III. Antecedentes	10
Variación inter e intra-específica en las historias de vida	10
Factores selectivos abióticos	11
Factores selectivos bióticos	12
Depredación	13
Peces de la familia Poeciliidae	15
Depredación en poecílicos	18
<i>Poeciliopsis baenschii</i>	20
IV. Planteamiento de la investigación	22
Pregunta de investigación	22
Hipótesis biológica	22
Predicciones	23
Hipótesis nula y alternativa	23
Objetivos	24
V. Métodos.....	25
Sistema de estudio	25
Estimaciones demográficas	31
Estimaciones de fecundidad	36
Análisis estadístico de las características de historias de vida	38
Matrices de proyección poblacional	41
Triángulo demográfico	47
Comparación de resultados	50
VI. Resultados	51
Experimentos de captura, marcaje y recaptura	51
Estimaciones de fecundidad	64
Matrices de proyección poblacional	76

VII. Discusión.....	84
Probabilidad de supervivencia	84
Probabilidad de transición	86
Talla a la madurez	87
Superfetación	88
Esfuerzo reproductivo y tamaño de camada	89
Tamaño del embrión	90
Tasas de crecimiento poblacional	91
Elasticidades	93
Otras fuentes de variación	95
VIII. Conclusiones	97
IX. Literatura citada.....	99

I. Resumen

Diversos estudios han demostrado que las interacciones bióticas y particularmente la depredación, pueden tener un fuerte impacto sobre la expresión y la evolución de características de historias de vida. Este impacto se da principalmente sobre las tasas de supervivencia, la edad y la talla a la madurez y el número y el tamaño de las crías. En peces vivíparos de la familia Poeciliidae se ha comprobado que la depredación ocasionada por peces de la familia Cichlidae actúa como una importante fuente de selección. El objetivo de esta investigación consiste en examinar este efecto en el poecílido *Poeciliopsis baenschi*. A través de experimentos de marcaje y recaptura y de colecta de ejemplares en 5 poblaciones de *P. baenschi* se obtuvieron, analizaron y compararon datos de mortalidad, crecimiento y fecundidad entre poblaciones con y sin peces depredadores de la familia Cichlidae. Los resultados nos demuestran que existen notables diferencias en las características de historias de vida y en la dinámica poblacional entre los dos grupos comparados. Las poblaciones que coexisten con estos peces depredadores tuvieron en general menores tasas de supervivencia. El número de camadas producidas por hembra, el número de embriones por cada camada y el esfuerzo reproductor total fueron más altos en las poblaciones con peces depredadores. En contraste, las tasas de crecimiento corporal, la talla a la madurez y el peso promedio de los embriones no fue diferente entre sitios con y sin cíclidos. Estos resultados representan evidencia de un efecto selectivo de la depredación sobre las características demográficas y de historias de vida de *P. baenschi*.

Abstract

Several studies have demonstrated that biotic interactions, and predation in particular, can have a strong impact on the expression and evolution of life-history traits. This effect occurs mainly on survival rates, age and size and maturity, and number and size of offspring. It has been demonstrated in viviparous fishes of the family Poeciliidae that predation caused by fish species of the family Cichlidae acts as an important selective agent. The main objective of this research was to examine this potential effect in the poeciliid fish *Poeciliopsis baenschi*. By means of mark-recapture experiments and collection of pregnant females in 5 populations of *P. baenschi*, I obtained, analyzed, and compared mortality, growth, and fecundity rates between populations with and without the presence of predatory cichlids. The results demonstrate that remarkable differences exist in life-history traits and population dynamics between the two groups of populations that were compared. Populations of *P. baenschi* co-occurring with these predatory fishes in general exhibited lower survival rates. Number of litters produced per female, offspring number, and total reproductive allotment were higher in populations with predatory fishes. In contrast, the rates of body growth, size at maturity, and average weight of developing embryos did not differ between sites with and without cichlids. These results provide evidence for a selective effect of predation on demographic and life-history traits of *P. baenschi*.

II. Introducción

Las historias de vida son todos aquellos atributos fenotípicos asociados con los procesos fundamentales de crecimiento, supervivencia y reproducción. Diversos estudios han demostrado que las interacciones bióticas pueden tener un fuerte impacto sobre la expresión y la evolución de características de historias de vida, principalmente sobre las tasas de supervivencia, la edad y la talla a la madurez y el número y el tamaño de las crías (Charnov et al. 2001; Day et al. 2002; Kaliszewicz et al. 2005). Particularmente, en las interacciones presa-depredador, la adecuación de la presa puede verse afectada de distintas maneras, sobre todo debido a que la depredación es una fuente muy relevante de mortalidad diferencial (Reznick & Bryga 1987; Reznick et al. 1990; Begon et al. 1996).

En una escala microevolutiva, la depredación y su consecuente mortalidad diferencial generan modificaciones notables a las estrategias de historias de vida. Las más impresionantes son cambios en la talla a la madurez, en la energía destinada a reproducción y en el número y el tamaño de la progenie (Reznick & Endler 1982, Day et al. 2002; Kaliszewicz et al. 2005; Johnson & Zúñiga-Vega 2009). La depredación puede también tener un efecto directo sobre la dinámica poblacional mediante sus efectos sobre las tasas de mortalidad y un impacto indirecto a través de la evolución de rasgos reproductores que también impactan las tasas demográficas (e.g. el número de crías o la edad a la que maduran; Johnson & Zúñiga-Vega 2009).

En peces vivíparos de la familia Poeciliidae se ha comprobado que la depredación selectiva ocasionada por peces de la familia Cichlidae actúa como una fuente de selección demográfica y de evolución de historias de vida. El fenómeno de depredación selectiva y sus consecuencias ecológicas y evolutivas se han observado principalmente en tres especies pertenecientes a este grupo de peces neotropicales: *Poecilia reticulata*

(Reznick & Endler 1982), *Brachyraphis rhabdophora* (Johnson & Belk 2001; Johnson & Zúñiga-Vega 2009) y *Brachyraphis episcopi* (Jennions & Telford 2002; Jennions et al. 2006). En estos tres trabajos se demuestra que la presencia de depredadores ha favorecido la presencia de edad a la madurez temprana, un mayor número de crías de menor tamaño y crecimiento corporal acelerado. A su vez, estos atributos generan tasas altas de crecimiento poblacional. En contraste, en ausencia de depredadores se observan mayores tallas a la madurez sexual, menos crías más grandes, lento crecimiento corporal y, en consecuencia, relativamente bajas tasas de crecimiento poblacional.

El poecílido *Poeciliopsis baenschii* constituye un excelente modelo para comprobar la influencia de la depredación sobre la evolución de historias de vida y la dinámica poblacional y, consecuentemente, para comprobar convergencia ecológica y evolutiva con los otros sistemas estudiados. Es posible suponer que algunas poblaciones de esta especie, al coexistir con peces carnívoros de la familia Cichlidae, sufren depredación selectiva. En contraste, otras localidades en las que no ocurren estos depredadores deben carecer de los efectos de la mortalidad selectiva. Por lo tanto, la pregunta central de esta investigación es ¿cuál es el efecto de la presencia de peces depredadores sobre las características de historias de vida y la dinámica poblacional de *P. baenschii*? Los resultados demuestran que la depredación es un factor selectivo crucial que promueve procesos ecológicos similares y evolución convergente en peces de la familia Poeciliidae.

III. Antecedentes

Variación inter e intra-específica en las historias de vida

En la naturaleza son evidentes las diferencias fenotípicas entre distintas especies. Esta variación está explicada en un alto grado por la filogenia (Mayr 1963; Begon et al. 2006). Esto significa que especies cercanas tienden a ser más parecidas entre sí. Sin embargo, las historias de vida no están determinadas únicamente por la historia evolutiva compartida (Stearns 1992; Roff 2002; Begon et al. 2006). También las presiones locales de selección pueden generar que especies relativamente cercanas sean muy diferentes entre sí, cuando habitan ambientes contrastantes. Este fenómeno se demuestra en numerosos ejemplos en los que taxa cercanamente emparentados tienen historias de vida completamente distintas (Partridge & Harvey 1988).

De hecho, es posible observar marcadas variaciones fenotípicas entre distintas poblaciones de la misma especie (Stearns 1992; Arthur 2000). Hay variaciones intraespecíficas tanto morfológicas, fisiológicas, conductuales, demográficas y en atributos de historias de vida (i.e., en la talla a la madurez, en el número y tamaño de las crías, en la tasa de incremento corporal, en la longevidad, etc.). Uno de los objetivos del estudio de las historias de vida es conocer las causas de esta variación (Partridge & Harvey 1988).

Los estudios comparativos han sido utilizados para identificar los agentes causantes de selección natural, estos agentes son los responsables de la divergencia entre poblaciones. La teoría de historias de vida intenta identificar los factores selectivos de los atributos asociados con la supervivencia, el crecimiento y la reproducción (también llamados tasas vitales; Brooks & McClennan 1991; Roff 1992). A diferencia de unidades taxonómicas mayores, las poblaciones de una misma especie tienden a haberse separado recientemente y, por lo tanto, muy probablemente residen actualmente en el

ambiente selectivo donde las diferencias evolucionaron (Foster 1999). A partir de las relaciones entre tipos de ambientes y combinaciones particulares de caracteres de historias de vida, se ha inferido causalidad.

Factores selectivos abióticos

Se ha observado que las principales causas de esta variación entre poblaciones son factores ambientales. Estos factores pueden ser tanto abióticos (temperatura, humedad, precipitación y su variabilidad temporal), como bióticos, (disponibilidad de recursos, competencia, depredación; Sibly & Calow 1989; Stearns 1992; Roff 2002).

La localidad geográfica determina en gran medida las condiciones abióticas, como la precipitación y la temperatura. En consecuencia, se ha observado que poblaciones que viven en diferentes altitudes o latitudes tienden a exhibir caracteres fenotípicos marcadamente diferentes (Leskovar et al. 2006).

La estocasticidad en los factores ambientales es una de las causas de variación intraespecífica más estudiadas. Se ha documentado su efecto sobre las tasas vitales y la dinámica poblacional de una gran variedad de organismos (MacArthur & Wilson 1967; Levins 1969). La expresión fenotípica de muchos atributos de historias de vida, tales como el tamaño de puesta, la tasa de crecimiento corporal y las tasas de supervivencia varía dependiendo de los cambios azarosos en la temperatura, precipitación, humedad y otros factores ambientales (Murphy 1968).

Factores selectivos bióticos

En las interacciones inter-específicas (depredación, mutualismo, competencia, parasitismo, etc.) la adecuación de ambas partes resulta de alguna manera afectada. Por lo tanto, estas relaciones se consideran fuertes presiones selectivas (Begon et al. 2006). Las interacciones pueden ser entonces causas de divergencia fenotípica entre poblaciones. Dos poblaciones en ambientes con distintas interacciones, responderán diferencialmente a éstas y tenderán a tomar caminos evolutivos diferentes (Stearns 1992).

Una de las principales interacciones es la competencia. En este tipo de interacción ambas especies se ven afectadas (en fecundidad, crecimiento o supervivencia). Es por esto que esta interacción tiene un efecto sobre la evolución de historias de vida (Begon et al. 2006)

Estos cambios se notan principalmente en la estructura demográfica y en las características de historia de vida. Por ejemplo, los parásitos tienen un efecto directo sobre la historia de vida de sus hospedadores. Cuando los parásitos son muy infecciosos, seleccionan por un ciclo de vida rápido, con un menor tamaño y una reproducción temprana. Esto en comparación con los parásitos poco infecciosos, los cuales seleccionan ciclos de vida más lentos, mayor tamaño y reproducción tardía (Hochberg et al. 1992).

Asimismo, las interacciones entre los individuos de la misma especie (intraespecíficas) pueden tener un impacto significativo sobre la evolución de historias de vida. Particularmente, la densidad poblacional genera fuerte competencia y supervivencia de los más aptos. Esta competencia causa un cambio en la estructura poblacional. Además origina cambios en la fecundidad, edad a la madurez y crecimiento. Se ha observado una relación entre la competencia generada por la densidad y la evolución de historias de vida en insectos. En este grupo, la competencia denso-dependiente genera mayor mortalidad

juvenil. Además selecciona una madurez retardada y una talla adulta reducida. Así mismo afecta de forma distinta a hembras y machos (Agnew et al. 2002).

Depredación

La depredación puede ser una fuente importante de mortalidad diferencial. Esta última ocurre cuando los depredadores seleccionan presas con determinadas características, por ejemplo individuos de talla grande, con ciertos colores u organismos débiles (Johnson & Bagley 2011). Desde luego, los organismos con las características fenotípicas seleccionadas por el depredador padecen mayores tasas de mortalidad. Esto a su vez, tiene como consecuencia cambios genéticos y demográficos en este tipo de poblaciones, en comparación con sitios que carecen de esta mortalidad diferencial (Johnson & Bagley 2011). Estos cambios pueden ser morfológicos, ontogénicos, conductuales, demográficos y finalmente los más evidentes son los que se dan en características de historias de vida (Peckarsky et al. 2001; Gibson et al. 2002).

Las variaciones morfológicas en presencia de depredadores son muy comunes. Estos cambios incluyen diferencias en la talla (normalmente los depredadores favorecen tallas menores) y diferencias en la forma, favoreciéndose formas más aerodinámicas (McCollum & Leimberger 1996). Estos cambios pueden también ser respuestas plásticas (Kusch 1993).

Los cambios ontogénicos que ocurren en función de la depredación son un fenómeno muy común que ha evolucionado principalmente debido a la depredación sobre los jóvenes. Uno de los principales cambios, es el de nacimiento de crías más pequeñas. Por ejemplo, el tritón *Taricha torosa* exhibe cambios ontogénicos al percibir la presencia de

sus depredadores (Kats et al. 1994). Otro efecto ontogénico observado en varias especies de peces cuando están en contacto con depredadores es el nacimiento de crías con un crecimiento acelerado y con preferencia conductual por profundidades donde no se encuentran los depredadores (Gibson et al. 2002).

La presencia de depredadores potenciales provoca la aparición de modificaciones en la conducta. Esto se observa principalmente en la selección de hábitat, horarios y técnicas de forrajeo (Gibson et al. 2002). Estos cambios se han detectado desde organismos de gran simplicidad como en el caso del zooplancton (Cousyn et al. 2001) hasta organismos relativamente complejos, como los peces. Un ejemplo de esto es el cambio de hábitat y de horario en el pez *Semotilus atromaculatus* cuando este coexiste con depredadores (Gilliam & Fraser 1987).

Hay muchos ejemplos que proporcionan evidencia del gran efecto de la depredación sobre la dinámica poblacional de las presas. El principal efecto observado en estos ejemplos es la mayor mortalidad. También se observan diferentes estructuras poblacionales entre poblaciones con y sin depredación. Por lo general, estos últimos no permiten que las poblaciones de presas alcancen su capacidad de carga y, por lo tanto, las tasas de crecimiento poblacional siempre tienden a ser relativamente altas. En este sentido, la depredación es considerada una forma de regulación poblacional de las presas (Ebert 1998). En contraste, las poblaciones que experimentan bajas tasas de depredación, se regulan a través de la competencia intraespecífica por los recursos que consumen (Gotelli 2008), lo que afecta el éxito reproductor y tiene un efecto directo sobre la estructura poblacional (Arcese et al. 1996).

Los cambios más evidentes causados por la depredación son aquellos que se observan en algunas características de historias de vida. Las modificaciones más marcadas en

presencia de depredadores ocurren en la edad y la talla a la madurez, en el patrón de crecimiento corporal y en las tasas de fecundidad. Estos cambios pueden estar fijados genéticamente, por lo que se consideran adaptaciones locales a la presión de depredación, o también pueden ser plásticos, es decir, expresarse solamente cuando se coexiste con el depredador. Entre las características de historias de vida que más comúnmente evolucionan como respuesta a la alta mortalidad provocada por los depredadores, se encuentran reducciones en la edad y la talla a la madurez, tasas rápidas de crecimiento corporal y mayores tasas de fecundidad, con producción de muchos vástagos pequeños (Day et al. 2002; Kaliszewicz et al. 2005). Estos efectos se han estudiado en peces, por ejemplo en *Perca fluviatilis* (Claessen et al. 2002) y *Etheostoma rupestre* (Joachim et al. 2003), en los cuales se observó un mayor esfuerzo reproductor y una estructura poblacional distinta.

Peces de la familia Poeciliidae

Los peces poecílidos (familia Poeciliidae) son un grupo de peces vivíparos (con excepción de *Tomeurus gracilis*) que se distribuyen en sistemas fluviales del Nuevo Mundo. Estos peces exhiben una gran diversidad de características reproductivas como la presencia (o ausencia) de matrotrofia (i.e. transferencia de nutrientes madre-embriónes; Wourms et al. 1988) y la presencia (o ausencia) de superfecundación (i.e., la capacidad de las hembras de llevar internamente dos o más camadas de embriónes en distintos estadios de desarrollo; Zúñiga-Vega et al. 2010). Los efectos del ambiente sobre sus atributos fenotípicos están bien documentados. De hecho, los organismos de este grupo han sido utilizados como modelos para poner a prueba modelos de evolución de historias de vida (Reznick &

Endler 1982; Reznick et al. 1990; Johnson & Belk 2001; Jennions et al. 2006; Marsh-Matthews & Deaton 2006; Zúñiga-Vega et al. 2007).

Los poecílidos son un grupo que exhibe marcadas variaciones entre especies y entre poblaciones de la misma especie. En este grupo se han estudiado los efectos que ocasionan diferentes ambientes selectivos sobre la divergencia fenotípica intraespecífica. Aparentemente, estas diferencias pueden ser tanto plásticas (Trexler & Travis 1990; Trexler et al. 1990) como fijas genéticamente (Reznick 1982; Stearns 1983a,b).

En aspectos morfológicos se ha observado que el hábitat, específicamente la velocidad de las corrientes de agua, predice la forma del cuerpo de estos peces (Langerhans 2008). Por ejemplo, *Poeciliopsis turrubarensis* es más robusto y corto en poblaciones que se localizan cerca de la costa, donde la velocidad de los ríos es baja. En contraste, estos peces son más largos y delgados en poblaciones interiores, donde los ríos tienen mayor velocidad de la corriente (Zuñiga-Vega et al. 2007). La velocidad del agua, a través de sus efectos sobre la capacidad de nadar impacta tanto la morfología como algunos rasgos de historias de vida (Ghalambor et al. 2004) También se ha observado variación del tamaño de los organismos en un gradiente ambiental e.g. *Poecilia vivípara*. En este grupo el tamaño medio de las hembras estaba relacionado con la salinidad. Mientras el número de progenie, estaba relacionado con el tamaño de la madre. (Gomes & Monteiro 2007).

En rasgos de historias de vida se han observado diversas respuestas a ambientes distintos. En poecílidos, la característica de historia de vida con más ejemplos de estas variaciones es la fecundidad. Por ejemplo, se ha observado que la competencia es un mecanismo que puede seleccionar un mayor tamaño de puesta en *Poecilia reticulata* (Bashey 2008). La fecundidad de *Poecilia mexicana*, en experimentos de laboratorio, es mayor cuando la intensidad de la luz aumenta. En el campo, este mismo organismo tiene

mayor fecundidad en hábitats superficiales en comparación con hábitats de cueva ricos en ácido sulfhídrico (H₂S; Riesch et al. 2009). Finalmente, el ambiente (particularmente la velocidad del agua) también puede predecir los niveles de superfecundación, tal como se ha observado en *Poeciliopsis turrubarensis* (Zuñiga-Vega et al. 2007).

Se ha documentado el efecto del ambiente sobre la demografía y dinámica poblacional en este grupo. Se ha observado que la mortalidad y la dinámica poblacional responden diferencialmente al ambiente. La presencia de ciertos compuestos químicos tiene un efecto sobre la supervivencia de los poecílicos, aumentando la mortalidad (y por lo tanto reduciendo la supervivencia, lo cual a su vez tiene un efecto sobre la dinámica poblacional). En *Poecilia reticulata* se ha observado que aumenta la mortalidad de poblaciones en hábitats en contacto con compuestos químicos provenientes de aguas residuales tienen una mayor mortalidad que en sitios sin estos compuestos (Goswami et al. 2010).

La densidad poblacional es también un factor muy relevante y que es muy variable entre especies y entre poblaciones de una misma especie (Schoenherr 1977; Chapman & Kramer 1991; Schaefer et al. 1994; Leips & Travis 1999; Soucy & Travis 2003). Se ha observado en este grupo, que en ausencia de una fuente extrínseca de mortalidad la densidad regula a la población. Esto se observa en *Poecilia reticulata*, especie en la cual, en ausencia de una fuente de mortalidad, los organismos se ven regulados por competencia denso-dependiente (Bronikowsky et al. 2002)

Otro efecto que puede causar gran diversificación morfológica e interesantes variantes en las historias de vida, es la co-ocurrencia con una especie del mismo género. De acuerdo con el principio de exclusión competitiva, dos especies filogenéticamente cercanas y que compiten por algún recurso, al coexistir en una misma área deben exhibir nichos de

alguna forma diferentes. De lo contrario, una especie excluirá a la otra (Gause 1932; 1934). Este fenómeno ha sido estudiado una sola vez en poecílicos con interesantes resultados. Hay grandes efectos sobre la historia de vida y la forma del cuerpo en *Poeciliopsis baenschii* cuando coexiste con *P. turneri*. Cuando coexisten, *P. baenschii* tiene un mayor tamaño a la madurez, un menor esfuerzo reproductor, con menos crías, las cuales eran de igual tamaño que aquellas que no coexistían (Scott & Johnson 2010).

Depredación en poecílicos

Los efectos del ambiente sobre las historias de vida y la dinámica poblacional de poecílicos se hacen mayores y más evidentes cuando el agente de mortalidad diferencial es la depredación (Reznick et al. 1996). Los peces poecílicos son una fuente de alimento para una gran variedad de organismos. Aves, serpientes, algunos invertebrados y peces piscívoros se alimentan de este grupo (Britton & Moser 1982; Rodd & Reznick 1991; Mattingly & Butler 1994; Reznick et al. 1996; Rosenthal et al. 2001; Johansson et al. 2004; Tobler et al. 2007).

La variación espacial (i.e. entre poblaciones) en la presión de depredación es un mecanismo que tiene como resultado diferencias demográficas, principalmente en las tasas de mortalidad. Se ha observado que en hábitats con depredación la probabilidad de sobrevivencia es menor y el crecimiento poblacional decrece. Este fenómeno se ha observado en *Poecilia reticulata* (Reznick et al. 1996; Reznick & Bryant 2007), *Heterandia formosa* (Richardson et al. 2005) y *Brachyrhaphis rhabdophora* (Johnson & Zúñiga-Vega 2009). Además la mortalidad en estos ambientes aumenta primordialmente sobre algunos fenotipos, particularmente en hembras de mayor tamaño, tal como se observó en *P. reticulata* (Bronikowsky et al. 2002) y en *B. rhabdophora* (Johnson & Zúñiga-Vega 2009).

En poblaciones que coexisten con peces depredadores de la familia Cichlidae la mortalidad de los adultos grandes es mucho mayor en comparación con sitios en los que este tipo de depredadores están ausentes (Bronikowski et al. 2002, Richardson et al. 2005, Johnson & Zúñiga-Vega 2009). Este efecto demográfico tiene como resultado un impacto directo sobre la evolución de historias de vida. Este impacto se manifiesta con una tasa de crecimiento corporal acelerada, un ciclo de vida rápido, menores tallas a la madurez y un mayor esfuerzo reproductor con más crías de menor tamaño. Estos resultados se han observado sobre el guppy (*Poecilia reticulata*; Reznick & Endler 1982), y sobre *Brachyrhaphis rhabdophora* (Johnson & Belk 2001; Johnson & Zúñiga-Vega 2009). En el trabajo que se realizó sobre el guppy, se observó además que las diferencias en las historias de vida entre poblaciones con y sin depredadores tienen ya una base genética (Reznick 1982).

Como ya se mencionó, diversas especies de poecílicos experimentan las mismas consecuencias demográficas y en sus atributos de historias de vida cuando coexisten con peces piscívoros. En lo que respecta a su demografía, las tasas de mortalidad son mayores y sobre todo en hembras en etapas adultas. En lo que atañe a las historias de vida, maduran más temprano, tienen más crías pequeñas y tasas de crecimiento corporal aceleradas. Estas respuestas se han documentado en al menos tres especies (*Poecilia reticulata*, *Brachyrhaphis episcopi* y *Brachyrhaphis rhabdophora*; Reznick 1982; Reznick & Endler 1982; Johnson & Belk 2001; Bronikowski et al. 2002; Jennions & Telford 2002; Jennions et al. 2006; Johnson & Zúñiga-Vega 2009). Estos resultados son un excelente ejemplo de convergencia evolutiva: las tres especies han respondido de la misma manera a la misma presión de selección. De este fenómeno de convergencia se desprende la siguiente pregunta: ¿es posible que en otras especies de poecílicos pueda detectarse

también el mismo patrón de divergencia fenotípica en función de la presencia de peces depredadores?

Poeciliopsis baenschi es un pez poecílido que habita en los ríos de la costa oeste mexicana. Este organismo se encuentra en hábitats contrastantes; una de las mayores diferencias entre éstos es la presencia de depredadores y la intensidad de la depredación. Como se ha observado, existe convergencia evolutiva en distintos poecílicos bajo esta presión de selección. Esta evidencia nos permite predecir que *P. baenschi* responderá de la misma manera ante esta presión de selección (depredación). De comprobarse esto, se confirmaría que en esta última especie existe convergencia evolutiva ante esta presión selectiva. En este punto reside la importancia del presente trabajo.

Poeciliopsis baenschi

Poeciliopsis baenschi (Poeciliidae) es un pequeño pez vivíparo que habita en ríos en el oeste de México, desde Nayarit hasta Michoacán (figura 1). La longitud standard (longitud del hocico al extremo posterior de la última vertebra) máxima conocida es de 44 mm (Miller et al. 2005). La talla a la madurez sexual reportada en machos es de 19.5 mm, en las hembras la talla a la madurez varía dependiendo del ambiente (Scott & Johnson 2010). *P. baenschi* exhiben un marcado dimorfismo sexual, debido a que al igual que en todos los poecílicos, los machos exhiben un órgano sexual con el que fecundan a las hembras (gonopodio) y éstas últimas dan a luz a crías vivas e independientes (Meffe & Snelson 1989). Las poblaciones ocupan una amplia gama de hábitats, desde ríos de gran caudal hasta pequeños arroyos temporales. En estos distintos hábitats se encuentran muchos agentes de mortalidad. Sin embargo, en poecílicos se ha documentado repetidas veces que el principal agente de mortalidad diferencial entre poblaciones es la presencia o

ausencia de peces depredadores de la familia Cichlidae (Reznick et al. 1996; Jennions & Telford 2002; Johnson & Bagley 2011). Esta es también una de las principales diferencias entre los cuerpos de agua en los que habita *P. baenschi*.



Figura 1. Macho adulto de *Poeciliopsis baenschi*.

IV. Planteamiento de la investigación

Pregunta de investigación

¿Cuál es el efecto de la presencia de peces depredadores de la familia Cichlidae sobre la dinámica poblacional y los rasgos de historias de vida de *P. baenschii*?

Hipótesis biológica

La presencia de peces depredadores incrementa las tasas de mortalidad de *P. baenschii* lo cual ha tenido consecuencias claves sobre la evolución de historias de vida. Este factor selecciona ciclos de vida rápidos, con una reducción de la talla a la madurez, adultos de tamaño pequeño, tasas de crecimiento corporal aceleradas y mayor fecundidad con crías de menor tamaño. La consecuencia demográfica de estas características es una tasa alta de crecimiento poblacional. En contraste, en ausencia de depredadores, se favorecen ciclos de vida lentos, con una mayor talla a la madurez, adultos grandes, tasas de crecimiento corporal lentas, menor fecundidad con crías más grandes. La consecuencia demográfica de estas características es una tasa relativamente baja de crecimiento poblacional.

Predicciones

Tabla 1. Predicciones del trabajo. Características de historias de vida y dinámica poblacional esperadas para las poblaciones que se encuentran en sitios con peces depredadores de la familia Cichlidae y poblaciones que se encuentran en sitios sin éstos.

Con depredador	Sin depredador
Menor probabilidad de supervivencia	Mayor probabilidad de supervivencia
Mayor probabilidad de transición entre categorías de tamaño	Menor probabilidad de transición entre categorías de tamaño
Talla a la madurez baja	Talla a la madurez alta
Más superfetación	Menos superfetación
Mayor esfuerzo reproductor	Menor esfuerzo reproductor
Mayores tamaños de puesta	Menores tamaños de puesta
Embriones de menor peso	Embriones de mayor tamaño
Procesos más importantes: crecimiento y fecundidad	Proceso más importante: permanencia

Hipótesis nula y alternativa

H₀: No se encontrarán diferencias en las características de historias de vida (crecimiento, supervivencia y reproducción) ni en la dinámica poblacional entre poblaciones de *Poeciliopsis baenschi* que habitan sitios con otros peces depredadores y poblaciones que habitan sitios sin estos peces depredadores.

H₁: Sí se encontrarán diferencias en las características de historias de vida (crecimiento, supervivencia y reproducción) ni en la dinámica poblacional entre poblaciones de *Poeciliopsis baenschi* que habitan sitios con otros peces depredadores y poblaciones que habitan sitios sin estos peces depredadores.

Objetivos

- Objetivo general

Conocer el efecto que tiene la presencia y la ausencia de un pez depredador sobre la dinámica poblacional y las características de historias de vida de distintas poblaciones de *Poeciliopsis baenschi*.

- Objetivos particulares

1- Definir si existen diferencias en las tasas de supervivencia entre poblaciones de *Poeciliopsis baenschi* que habitan sitios en los que se encuentran peces depredadores de la familia Cichlidae y aquellas que habitan sitios libres de este tipo de depredadores.

2- Identificar si existen diferencias en las características de historias de vida (número y tamaño de las crías, talla a la madurez sexual y tasas de crecimiento corporal) entre poblaciones de *P. baenschi* que habitan sitios con y sin peces depredadores.

3- Describir las diferencias en la tasa de crecimiento poblacional entre los dos tipos mencionados de sitios habitados por poblaciones de *P. baenschi*.

4- Definir si la dinámica poblacional y las historias de vida de *P. baenschi* demuestran un fenómeno de convergencia ecológica y evolutiva con otros sistemas estudiados en la familia Poeciliidae.

V. Métodos

Sistema de estudio

En este trabajo se estimaron tasas de supervivencia, probabilidad de transición de categorías y tasas de reproducción en 4 poblaciones en las que *P. baenschi* coexiste con peces depredadores de la familia Cichlidae y en 2 poblaciones en las que estos depredadores están ausentes. Estas cuatro poblaciones pertenecen a ríos independientes sin posibilidades aparentes de flujo genético (figura 2). Las localidades de estudio se encuentran en los Estados de Colima y Jalisco. Las coordenadas geográficas y la descripción general de las poblaciones de estudio se muestran en la Tabla 2.

Tabla 2. Descripción de los seis sitios de estudio de *Poeciliopsis baenschi*. Se describe el nombre de cada sitio. A cada sitio se le asignó un número. Además se incluye si hay presencia de depredadores, las coordenadas del sitio y el estado donde se encuentra dicho sitios.

Sitio	Número	Depredador	Volumen de agua (m ³)	Río o arrollo	Abundancia relativa de cíclidos (Ind/poza)	Coordenadas	Estado
Río Purificación	1	No	40.6	Arrollo	-	19°44'43.92" N 104°33'8.94" W	Jalisco
Río Chandialbo	2	No	7.13	Arrollo	-	19°12'3.06"N 104°20'17.94"W	Colima
Río Cuzalapa	3	Sí	2.48	Río	No estimada	19°29'29.30" N 104°18'44.60"W	Jalisco
Río Pilastón	4	Sí	13.5	Río	211	19°23'27.18"N 104°31'59.10"W	Jalisco
Río Coahuayana	5	Sí	16.1	Río	5	18°54'36"N 103°39'47"W	Colima
Río Armería	6	Sí	4.0	Río	105	19°10'23"N 103°49'42"W	Colima

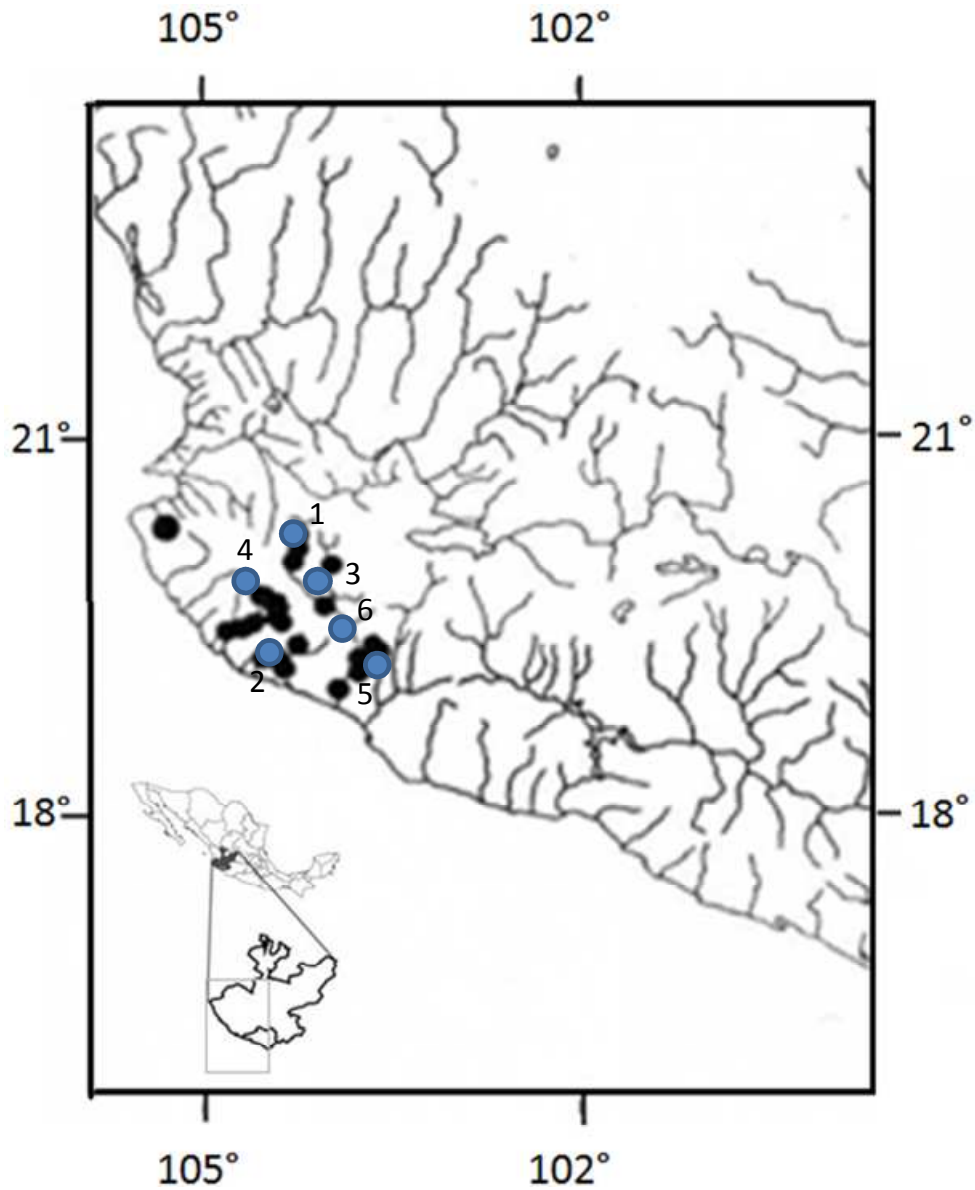


Figura 2. Mapa de la distribución de *Poeciliopsis baenschi*. En negro se muestra la distribución natural de *P. baenschi* y en azul se muestran los 6 sitios en los que se llevó a cabo los experimentos de marcaje y recaptura. Modificado de Miller et al. 2005.

Experimentos de captura, marcaje y recaptura

Para estimar tasas de mortalidad se utilizaron experimentos de marcaje y recaptura implementados en cada población. Éstos se llevaron a cabo durante octubre y noviembre de 2009 para los sitios 1, 2, 3 y 4 (ríos Purificación, Cuzalapa, Chandiablo y Pilastón) y

durante octubre y noviembre de 2010 para los sitios 5 y 6. Cada población fue visitada una vez por semana a lo largo de cinco semanas (cinco visitas en total). La única excepción fue el sitio 4 (río Pilastón), que se visitó una vez por semana durante solamente cuatro semanas (cuatro visitas). Durante estas visitas se caracterizó al río y se registro la presencia del pez depredador *Oreochromis aureus*. Igualmente se realizó un conteo de este cíclido cada ocasión que se visitaron los sitios (tabla 1).

En cada localidad, se eligió una poza en las que en cada visita se capturó a la mayor cantidad posible de individuos. Las capturas se hicieron por medio de una red de arrastre (1.3 m ancho × 5 m largo, 8 mm de luz de malla). En la primera captura cada pez fue anestesiado con ácido tricaina-metano-sulfonato (MS-222). Se utilizaron 2 gramos de MS-222, para 16 litros de agua. Cada pez fue anestesiado por aproximadamente 15 segundos. Tras esto cada pez fue marcado individualmente a través de inyecciones de tinta hecha a base de elastómero en el pedúnculo caudal. Tanto en la primera captura como en recapturas posteriores se registró de cada individuo la longitud standard (LS) y el sexo (determinado a través de la presencia o ausencia del gonopodio). Tras esto cada pez fue puesto en un recipiente con agua para la recuperación. Tras esto, los peces fueron nuevamente liberados. Cabe mencionar que uno de los supuestos de este estudio asume que el manejo no tiene ningún efecto sobre la supervivencia ni sobre la probabilidad de recaptura. Sin embargo no contamos con ninguna evidencia que nos indique si tal efecto existió, o no.

Para prevenir el impacto de la migración o del muestreo incompleto sobre la estimación de las tasas de captura y de supervivencia se llevó a cabo un diseño de marcaje y recaptura en serie (Lebreton et al. 1992). Este último requirió regresar a los sitios cada 6 días durante las 5 semanas del estudio (excepto en el sitio 4 en el que la duración del experimento fue de 4 semanas). En cada una de estos re-muestreos subsecuentes se

volvió a capturar la mayor cantidad posible de organismos. A los individuos previamente marcados se les registró la talla y el sexo, tras lo cual fueron liberados. A los nuevos organismos, además de tomarles estos mismos datos, se les asignó y marcó con un número individual.

Tras realizar el experimento de marcaje y recaptura, cada individuo contó con un número propio y una historia de captura. Las historias de captura resumen las veces que el organismo fue (o no) observado durante las visitas a los sitios de estudio. Esta historia de captura se escribe en un código multi-estado, donde el 0 denota ausencia y alguna letra presencia. Las letras varían según la categoría de tamaño del individuo. Para este experimento se estructuró a las poblaciones en tres distintas categorías de tamaño. Joven (J), se refiere a todos aquellos individuos que no han alcanzado la madurez sexual, esto es, aquellos organismos menores de 19.5 mm LE en el caso de los machos (debido a que en estos no hay diferencias en la talla a la madurez entre poblaciones). Debido a que en las hembras la talla a la madurez sí cambia entre las poblaciones (Scott & Johnson 2010), la categoría de tamaño joven, en hembras, se limitó a distintas tallas según la población (el límite superior del intervalo de la categoría joven corresponde a la talla a la madurez; tabla 3). Los adultos se dividieron en dos estadios, según su talla, los adultos pequeños (A) cuya talla varía entre la talla a la madurez definida según sexo y población y la talla utilizada para diferenciar a los adultos pequeños de los adultos grandes. La talla que se utilizó para diferenciar los adultos pequeños de los adultos grandes corresponde a la mediana de la distribución de las tallas de los adultos de de cada población. No se utilizó la media aritmética porque la distribución de tamaños mostró un considerable sesgo positivo (pocos individuos de tallas muy grandes). Por esto, los intervalos de categorías son distintos entre poblaciones, como se muestra en la tabla 3.

Tabla 3. Intervalos de talla (mm) que dividen a las poblaciones. Se presenta para cada sitio la talla a la madurez (que representa el límite superior del intervalo de la categoría joven) para hembras y para machos. También se presenta la talla que divide las categorías de "adultos pequeños" y "adultos grandes".

Sitio		Talla a la madurez (límite superior del intervalo de la categoría joven)		Talla que divide categorías A y B
Nombre	Número	Machos	Hembras	Talla Umbral
Río Purificación	1	19.5	23.1	24.91
Río Chandiablo	2	19.5	19.1	21.91
Río Cuzalapa	3	19.5	21.1	23.01
Río Pilastón	4	19.5	19.7	24.18
Río Coahuayana	5	19.5	19.1	24.5
Río Armería	6	19.5	20.7	24.5

En las historias de captura cada renglón corresponde a un organismo particular y cada columna representa una ocasión de captura. Las letras representan presencia (dependiendo de la letra, es la categoría en la que se encontró el individuo en esa ocasión) y los ceros representan ausencia. Por ejemplo en las siguientes historias de captura:

J00AA

JJ000

0A0B0

la primera línea corresponde a un individuo que fue capturado y marcado en la primera ocasión, con una talla de joven (J). No fue visto en las dos siguientes ocasiones (2 y 3), pero fue recapturado en la cuarta ocasión ya con una talla de adulto pequeño (A). Finalmente fue recapturado en la quinta ocasión y su tamaño se mantuvo dentro del intervalo de tallas correspondiente a los adultos pequeños.

La segunda línea corresponde a un individuo capturado y marcado en la primera ocasión, con una categoría de tamaño de joven. Se recapturó en esta misma categoría en la siguiente ocasión. No fue capturado en subsecuentes ocasiones de captura.

La tercera línea corresponde a un individuo capturado y marcado en la segunda ocasión de captura (no fue visto en la primera) con una talla de adulto pequeño (A). Se recapturó en la cuarta ocasión, ya con una talla de adulto grande (B). Solo fue observado en estas dos ocasiones.

Con base en estas historias de captura de los individuos de las 6 poblaciones estudiadas fue posible estimar para cada población y para cada categoría de tamaño: la tasa de supervivencia, la probabilidad de transición entre una categoría y otra de tamaño superior (que fue considerada como una estimación de las tasas de crecimiento corporal) y la probabilidad de captura en cada visita.

Estimaciones demográficas

Para la estimación de los diferentes parámetros demográficos de interés se utilizaron procedimientos de máxima verosimilitud implementados en el programa MARK (White y Burnham 1999). Este programa arroja las estimaciones demográficas que con el mayor grado de certeza resultarían en los datos observados (en las historias de captura registradas durante el experimento de campo; Lebreton et al. 1992). Particularmente, se utilizó un enfoque multi-estado de análisis (Brownie et al., 1993) en el que se estiman tres parámetros principales a partir de las historias de captura:

1. Tasa de supervivencia aparente (Φ_i): Es la probabilidad de sobrevivir del tiempo t al tiempo $t+1$.
2. Probabilidad de captura (p_i): Es la probabilidad de ser capturado en el tiempo t .
3. Probabilidad de transición (Ψ_{ij}): Es la probabilidad de transitar de una categoría a otra, del tiempo t al tiempo $t+1$.

Al considerar que estos tres parámetros pueden variar de distinta manera en las poblaciones estudiadas se construyeron diferentes modelos que representan diversas hipótesis de variación en estas tasas demográficas. Cada modelo difiere en la forma en la que Φ , p y Ψ varían. Estos tres parámetros pueden ser diferentes entre sitios (Sit), entre categorías (Cat), entre sitios con y sin peces depredadores (Dep) o simplemente ser constantes (.). También pueden resultar diferentes dependiendo de las combinaciones de estos tres factores (i.e., modelos con interacciones estadísticas como Sit \times Cat ó Dep \times Sit). Por ejemplo, la tasa de supervivencia puede ser muy diferente en los jóvenes de una sola población, mientras que en las otras tres poblaciones esta tasa puede ser estadísticamente igual. Este escenario biológico haría que un modelo de tipo sit \times cat fuera muy verosímil. Para esta investigación se asume que no hay variación temporal en

Φ , p ó Ψ debido a que las ocasiones de captura están separadas por únicamente una semana dentro de una misma estación climática. Además, también se asumió que la probabilidad de captura no difiere ni entre estadios ni entre ambientes con y sin depredador. Los diferentes escenarios biológicos de variación en los parámetros de interés que fueron puestos a prueba en esta investigación se describen en la Tabla 4.

Tabla 4. Diferentes escenarios biológicos puestos a prueba en esta investigación. Se muestra, para cada uno de los parámetros demográficos del estudio los tipos de variación puestos a prueba y se describe cada uno de estos detalladamente.

Parámetro demográfico	Tipo de variación	Descripción
Supervivencia (Φ)	(.) constante	La probabilidad de supervivencia es igual entre sitios, entre grupos y entre tipos de ambiente (con y sin depredador).
	Dep	La probabilidad de supervivencia es distinta entre sitios con y sin depredador.
	Sit	La probabilidad de supervivencia es distinta entre todos los sitios.
	Cat	La probabilidad de supervivencia es distinta entre las categorías de edad.
	Sit x Cat	La probabilidad de supervivencia varía entre sitios dependiendo de la categoría de edad.
	Dep x Cat	La probabilidad de supervivencia es distinta entre sitios con y sin depredador, dependiendo de la categoría de edad.
	Sit ^b	La probabilidad de supervivencia es distinta entre sitios, con excepción de los dos sitios sin depredación (1 = 2 ≠ 3 ≠ 4 ≠ 5 ≠ 6). Esto es, los

		dos sitios sin depredadores (1 y 2) no difieren entre ellos, pero sí difieren del resto de las poblaciones (3, 4, 5 y 6). Al mismo tiempo, éstas (3, 4, 5 y 6) difieren entre ellas.
	Sit ^b × Cat	La probabilidad de supervivencia es distinta entre sitios, con excepción de los dos sitios sin depredación (1 = 2 ≠ 3 ≠ 4 ≠ 5 ≠ 6). Esto es, los dos sitios sin depredadores (1 y 2) no difieren entre ellos, pero sí difieren del resto de las poblaciones (3, 4, 5 y 6). Al mismo tiempo, éstas (3, 4, 5 y 6) difieren entre ellas. Este efecto depende de la categoría de edad.
Probabilidad de recaptura (p)	(.)	La probabilidad de recaptura es constante.
	Sit	La probabilidad de recaptura es distinta entre sitios.
Probabilidad de transición (ψ)	(.)	La probabilidad de transición es igual entre sitios, entre grupos y a través del tiempo.
	Dep	La probabilidad de transición es distinta entre sitios con y sin depredador.
	Sit	La probabilidad de transición es distinta entre todos los sitios.
	Cat	La probabilidad de transición es distinta entre la categoría de edad.
	Sit × Cat	La probabilidad de transición varía entre poblaciones dependiendo de la categoría de edad.

Dep × Cat	La probabilidad de transición es distinta entre sitios con y sin depredador, dependiendo de la categoría de edad.
Sit ^b	La probabilidad de transición es distinta entre sitios, con excepción de los dos sitios sin depredación (1 = 2 ≠ 3 ≠ 4 ≠ 5 ≠ 6). Esto es, los dos sitios sin depredadores (1 y 2) no difieren entre ellos, pero sí difieren del resto de las poblaciones (3, 4, 5 y 6). Al mismo tiempo, éstas (3, 4, 5 y 6) difieren entre ellas.
Sit ^b × Cat	La probabilidad de transición es distinta entre sitios, con excepción de los dos sitios sin depredación (1 = 2 ≠ 3 ≠ 4 ≠ 5 ≠ 6). Esto es, los dos sitios sin depredadores (1 y 2) no difieren entre ellos, pero sí difieren del resto de las poblaciones (3, 4, 5 y 6). Al mismo tiempo, éstas (3, 4, 5 y 6) difieren entre ellas. Este efecto depende de la categoría de edad.

A partir de las diferentes fuentes de variación consideradas para Φ , p y Ψ (Tabla 4) se construyeron un total de 128 modelos que resultaron de las diferentes combinaciones de los tres parámetros demográficos y sus posibles variaciones. La verosimilitud de todos y cada uno de estos modelos se calculó a través de su ajuste a los datos observados de marcaje y recaptura. Más específicamente, el programa MARK evalúa el apoyo que tiene cada uno de estos escenarios biológicos hipotéticos en los datos registrados en el campo.

Para seleccionar el modelo más verosímil, o en otras palabras, el escenario biológico que tiene la mayor certeza de ser el verdadero, se utilizó el criterio de información de Akaike

(AIC; Akaike 1973). El AIC es una medida de la verosimilitud y parsimonia de cada modelo (Burnham & Anderson 2002). El AIC se calcula de la siguiente manera:

$$AIC = 2k - 2 \ln(L)$$

donde k es el número de parámetros en el modelo y L es el valor maximizado de la función de verosimilitud del modelo correspondiente. En este estudio se utilizó el criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AIC_c). El AIC_c se calcula de la siguiente manera

$$AIC_c = [2k - 2 \ln(L)] + \left[\frac{2k(k + 1)}{n - k - 1} \right]$$

donde n es el tamaño de la muestra.

El menor valor de AIC_c indica el modelo más verosímil y parsimonioso (i.e. aquel que explica mejor los datos con el menor número de parámetros). Sin embargo, cuando la diferencia en el valor de AIC_c entre dos modelos (ΔAIC_c) es menor a dos, los dos modelos tienen aproximadamente el mismo ajuste en los datos y no es posible distinguir cuál de los dos es más verosímil (Burnham & Anderson 2002). Cuando el ΔAIC_c es mayor a dos, se puede discriminar entre modelos, y se puede afirmar que el modelo con menor AIC_c es el que tiene más certeza de ser el verdadero. MARK también calcula una medida del apoyo relativo (o peso) que tiene cada modelo en los datos. Esta medida se denota por w_i . Éste es un valor relativo que estima la probabilidad de que el modelo i sea el modelo verdadero. Al ser un valor relativo, es proporcional a 1, por lo que un $w_i = 0.79$ significa que hay un 79% de probabilidad de que éste sea el modelo verdadero.

A partir de estos pesos relativos para todos los modelos que fueron puestos a prueba se calcularon promedios ponderados de los tres parámetros de interés (Φ , p y Ψ) de la siguiente manera:

$$\text{promedio } (\theta) = \sum w_i \theta_i$$

donde, θ representa cualquier tasa de supervivencia, recaptura o crecimiento (transición) para cualquier categoría; θ_i representa el parámetro correspondiente derivado del modelo i , w_i representa el apoyo relativo que tiene el modelo i , y la suma es a través de todos los modelos ajustados a los datos de captura y recaptura. Estos promedios ponderados de Φ , p , and ψ incorporan la incertidumbre en el proceso de selección de modelos al considerar el apoyo relativo de cada uno de los modelos. Por lo tanto, estos promedios ponderados son más robustos en comparación con los que se derivan de cualquier modelo independiente (Johnson & Omland 2004).

Estimaciones de fecundidad

Se examinaron cinco características de historias de vida relacionadas con la fecundidad, para las cuales se calcularon medias por población: (1) talla a la madurez de las hembras, (2) grado de superfetación, (3) esfuerzo reproductor, (4) tamaño de puesta y (5) peso de cada embrión. La talla a la madurez se calculó como el intervalo mínimo de tallas en el que al menos la mitad de las hembras cuentan con embriones en desarrollo (Johnson & Belk 2001). El criterio para determinar que un embrión ha sido fertilizado y se encuentra en desarrollo fue que se encontrara en un estadio de desarrollo 3 o mayor según la clasificación que Haynes (1995) propuso para el desarrollo embrionario de peces poecílidos. El grado de superfetación fue calculado como el número de camadas

presentes dentro de una hembra (Turner 1937, 1940; Scrimshaw, 1944; Zúñiga-Vega et al. 2010). El esfuerzo reproductor se calculó como el peso seco de todos los embriones en desarrollo dentro de una misma hembra (i.e. tomando en cuenta todas las camadas en desarrollo que se encuentran al mismo tiempo dentro de la hembra). El tamaño de puesta fue calculado como el número de embriones en desarrollo de una puesta. En caso de que la hembra contara con más de una camada (superfetación) se calculó un promedio del número de embriones entre las distintas puestas de la hembra. El peso de cada embrión se calculó como el peso seco de 1 embrión (para lo cual se dividió el peso de la puesta entre el número de embriones). En caso de que la hembra contara con más de una puesta se tomaba una al azar. Sólo hembras reproductivamente activas fueron incluidas en la estimación de grado de superfetación, esfuerzo reproductor, tamaño de puesta y peso de cada embrión.

Todos estos parámetros se calcularon en el laboratorio a partir de muestras preservadas que se obtuvieron de cada una de las poblaciones. En el laboratorio las hembras se midieron y fueron disectadas, tras lo cual les fue retirado el tracto digestivo. En caso de tener embriones, estos también fueron retirados. De cada hembra se contó cuántas camadas tenía, cuántos embriones por camada y a qué estadio pertenecía cada camada. Finalmente se pusieron tanto las hembras disectadas como los embriones por 24 horas en un horno de desecación a 55°C. Transcurridas las 24 horas los organismos fueron retirados del horno y se tomó el peso seco en una báscula electrónica (tanto de hembras como de embriones; precisión 0.0001 g). Se registró el peso seco de cada hembra y de cada camada (Johnson & Belk 2001).

Análisis estadístico de las características de historias de vida

Para poder separar a la población entre las primeras dos categorías de edad (i.e. separar a las poblaciones en jóvenes y adultos pequeños) fue necesario calcular la talla a la madurez de hembras en cada población (debido a que ésta es una característica que difiere entre poblaciones; Scott y Johnson 2010). Para esto, se utilizaron los datos de las disecciones. La población se dividió en categorías de 0.2 mm (e.g. 18.01-18.20 mm, 18.21-18.40 mm, 18.41 mm-18.60 mm). La talla a la madurez se tomó como el valor medio de la categoría en que al menos la mitad de las hembras estuvieran preñadas. Esta característica de historias de vida se comparó entre los sitios sin depredación (1 y 2) y los sitios con depredación (3, 4, 5 y 6) utilizando una prueba U de Mann-Whitney.

Para conocer si hay un efecto de la depredación sobre el resto de las características de historias de vida (grado de superfetación, esfuerzo reproductor, tamaño de puesta y peso de cada embrión) se buscaron diferencias entre los sitios con y sin depredación. Para esto, se implementaron modelos lineales generalizados. Estos modelos permiten conocer si existe relación entre un conjunto de variables, en las cuales una es la variable de respuesta y las restantes son variables explicativas (factores) o covariables. Estos modelos permiten, además, conocer la relación entre la variable de respuesta y las interacciones de las distintas variables explicativas (Christensen 2002).

En este estudio, las variables de respuesta fueron cada una de las características de historia de vida estudiadas (grado de superfetación, esfuerzo reproductor, tamaño de puesta y peso de cada embrión). Las variables explicativas fueron ligeramente diferentes para cada variable de respuesta. En todos los casos, utilizamos el factor “depredador” como primer variable explicativa, puesto que es la variable explicativa de interés central. Este factor tenía dos niveles: presencia ó ausencia de peces depredadores de la familia

Cichlidae. La población de origen (factor "sitio") fue otra variable explicativa usada para todas las variables de respuesta. Esta variable se anidó dentro del factor "depredador", porque hay sitios con depredador y otros sin depredador. Las demás variables explicativas incluidas en los modelos dependieron de la variable de respuesta de interés. La tabla 5 muestra cuáles fueron las demás variables explicativas utilizadas. Evidentemente la predicción es encontrar un efecto significativo de la presencia o ausencia de depredadores (i.e., del factor "depredación") sobre los caracteres analizados, tomando en cuenta el efecto potencial de otras variables como el tamaño de la hembra y el estadio de desarrollo de los embriones.

Tabla 5. Variables utilizadas en el análisis de modelos lineales generalizados en *Poeciliopsis baenschi*. Para cada variable de respuesta (características de historias de vida), hay distintas variables explicativas. El efecto población tiene el efecto depredador entre paréntesis debido a que este efecto (población) está anidado dentro del efecto depredador (de esta manera vemos si hay un efecto de la población, el cual es explicado por la presencia o ausencia de peces depredadores de la familia Cichlidae).

Variables de respuesta	Variables explicativas
Grado de superfetación	Depredador
	Población (depredador)
	Peso de la hembra
	Población x peso de la hembra
Esfuerzo reproductor	Depredador
	Población (depredador)
	Peso de la hembra
	Población x peso de la hembra
Tamaño de puesta	Depredador
	Población (depredador)
	Peso de la hembra
	Población x peso de la hembra
Peso de cada embrión	Depredador
	Población (depredador)
	Peso de la hembra
	Estadio de desarrollo
	Población x peso de la hembra
	Población x estadio de desarrollo

A partir de estos modelos lineales generalizados se obtuvieron promedios ajustados de cada característica de historia de vida (grado de superfetación, esfuerzo reproductor, tamaño de puesta y peso de cada embrión) para cada una de las poblaciones estudiadas. Estos promedios ajustados son las medias por población calculadas a través del procedimiento de mínimos cuadrados que elimina el efecto de las covariables (Zar 2009).

Previamente a todos los análisis, las características de historias de vida fueron transformadas a logaritmo natural (las variables de escala continua como el peso de la hembra) o a raíz cuadrada (las variables que representan conteos como el número de embriones) para cumplir con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. No obstante, las medias ajustadas por mínimos cuadrados, los errores standard, los intervalos de confianza (95%) y las gráficas que se reportan aquí fueron obtenidas de análisis equivalentes llevados a cabo sobre las variables sin transformar con el fin de facilitar la interpretación biológica. Todos estos análisis de caracteres de historias de vida fueron implementados en el programa Statistica 8.0 (StatSoft, Inc.).

Matrices de proyección poblacional

Para analizar la dinámica poblacional se utilizaron modelos matriciales de proyección poblacional (Caswell 2001). Estas matrices resumen el ciclo de vida de los organismos y proyectan el crecimiento poblacional a largo plazo con lo que permiten estimar una tasa de crecimiento poblacional (λ). Para la construcción de estas matrices se utilizaron las tres categorías de tamaño previamente descritos (J, A y B). Los datos utilizados como entradas de las matrices se obtuvieron de los análisis demográficos (probabilidad de supervivencia y probabilidad de transición de una categoría a otra) y de las estimaciones reproductivas.

Una matriz de proyección poblacional es una representación matemática del ciclo de vida de una especie. Para el caso de *P. baenschii*, modelamos el ciclo de vida en tres fases principales, representadas por tres categorías de tamaño: jóvenes (J), adultos pequeños (A) y adultos grandes (B; figura 2). En un periodo de cinco semanas (la duración de los experimentos de marcaje y recaptura en campo), los organismos pueden: (1) sobrevivir, crecer y por lo tanto, transitar a la siguiente categoría de tamaño (G), (2) sobrevivir permaneciendo en la categoría de tamaño en la que se encontraban (P) y (3) los organismos adultos pueden contribuir a la categoría de tamaño joven, mediante la producción y supervivencia de crías (F; figura 3). Para ilustrar estos tres posibles procesos se realizó la siguiente representación gráfica del ciclo de vida:

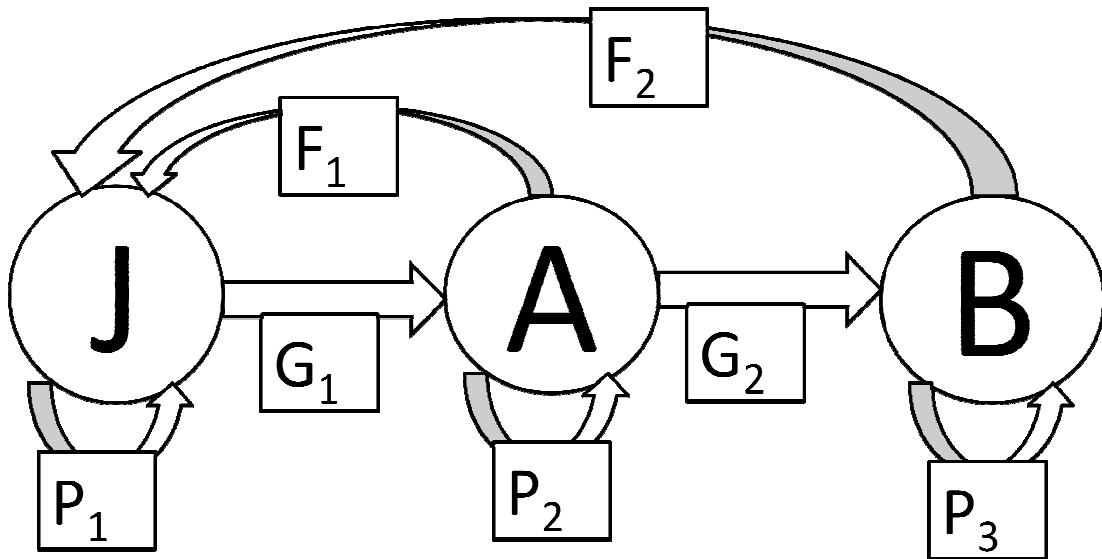


Figura 3. Ciclo de vida utilizado para realizar las matrices. Los círculos representan a las 3 categorías de edad, las flechas un proceso, las letras y número debajo de las flechas indican el proceso en particular.

donde los círculos representan una categoría de tamaño (J = jóvenes, A = adultos pequeños y B = adultos grandes), mientras que las flechas representan un proceso. La

combinación de letra y número simboliza un proceso en particular. La G_1 representa la probabilidad de supervivencia y crecimiento de la categoría J a la categoría A, del tiempo t (al inicio de las cinco semanas) al tiempo $t + 1$ (al final de las cinco semanas). La G_2 representa la probabilidad de supervivencia y crecimiento de la categoría A a la categoría B, del tiempo t al tiempo $t + 1$. La P representa supervivencia de un tiempo al siguiente sin haber transición de categorías (permanencia). P_1 , P_2 y P_3 representan este proceso para las categorías J, A y B, respectivamente. F_1 y F_2 son las contribuciones (por medio de fecundidad y supervivencia de las crías y jóvenes) de A y B a J, respectivamente.

La transcripción matemática de los procesos G , P y F a una matriz de proyección poblacional se hace de la siguiente manera. Las columnas de la matriz corresponden a las categorías J, A y B en el tiempo t y los renglones a las mismas categorías en el tiempo $t + 1$. Las entradas de la matriz corresponden a las contribuciones que hacen los organismos vivos en cada categoría durante el tiempo t (al inicio de las cinco semanas) a otras categorías (o la misma inclusive) en el tiempo $t + 1$ (al final de las cinco semanas). Estas contribuciones se hacen justamente a través de los organismos que crecen a la siguiente categoría (G), de los que permanecen en la misma categoría (P) y a través de la producción de jóvenes (F), del tiempo t al tiempo $t + 1$. Por lo tanto, el modelo matricial utilizado fue el siguiente:

$$\begin{array}{c}
 \text{J} \quad \text{A} \quad \text{B} \\
 \text{J} \left| \begin{array}{ccc} (P_{11}) & (F_{12}) & (F_{13}) \\ (G_{21}) & (P_{22}) & \\ (G_{31}) & (G_{32}) & (P_{33}) \end{array} \right. \\
 \text{A} \\
 \text{B}
 \end{array}$$

donde las columnas y las filas representan a los tres estadios de desarrollo (J, A, y B) en el tiempo t y $t + 1$, respectivamente. En la diagonal principal se encuentran, denotadas por P , las probabilidades de permanencia (i.e. la probabilidad de que un organismo en el tiempo t sobreviva al tiempo $t+1$ sin experimentar una transición de categoría). En la segunda diagonal, denotadas por G , se encuentran las probabilidades de crecimiento (i.e. la probabilidad de que un organismo en el tiempo t sobreviva al tiempo $t+1$, pasando de una categoría a la siguiente). En la primera fila, en las columnas A y B, denotadas por F , se encuentran las fecundidades. La fecundidad, en este caso, está expresada como la contribución que realizan los adultos pequeños (A) y los adultos grandes (B) a los jóvenes, por lo tanto no está expresada como fertilidad total observada sino como la progenie producida per cápita que sobrevive hasta la categoría de joven.

Específicamente las tasas de supervivencia (Φ) y transición (Ψ) estimadas a través de MARK para cada categoría se utilizaron para calcular P y G de la siguiente forma (Nichols et al. 1992):

$$\begin{array}{c}
 \begin{array}{ccc}
 & \text{J} & \text{A} & \text{B} \\
 \text{J} & [(1 - \psi)\Phi]_{11} & F_A & F_B \\
 \text{A} & \varphi\psi_{21} & [(1 - \psi)\Phi]_{22} & \\
 \text{B} & \varphi\psi_{31} & \varphi\psi_{32} & [(1 - \psi)\Phi]_{33}
 \end{array}
 \end{array}$$

donde la fórmula para calcular las permanencias (P) contempla la probabilidad de no pasar de una categoría a otra ($1 - \psi$) multiplicada por la probabilidad de supervivencia (Φ). La fórmula para calcular los crecimientos entre categorías (G) involucra la probabilidad de pasar de una categoría a otra (Ψ) multiplicada por la probabilidad de supervivencia (Φ). F_A y F_B representan las contribuciones que hacen A y B respectivamente a la categoría J (a través de la producción de crías y de la supervivencia

de éstas hasta el estadio J). Para calcular estas entradas de fecundidad, primero se requiere estimar el número total de jóvenes, adultos pequeños y adultos grandes presentes en la población de la siguiente manera:

$$N_c = \frac{n_c}{p_c}$$

donde c , representa a la categoría, ya sea jóvenes, adultos pequeños o adultos grandes, N representa el número total estimado de individuos presentes en la categoría c , n representa el número de individuos capturados en el estadio c y p representa la probabilidad de recaptura específica para cada categoría c . Después se calculó el número total de progenie producida durante 5 semanas de la siguiente manera:

$$N_{progenie} = (N_A \times TC_A) + (N_B \times TC_B)$$

donde los subíndices progenie, A y B representan las categorías correspondientes. N representa el número total estimado de individuos presentes en la categoría indicada, TC representa el tamaño promedio de camada de cada estadio. Después se calculó la proporción de progenie que sobrevivió al estadio J (supervivencia de los recién nacidos hasta ser jóvenes). Esto se realizó de la siguiente manera:

$$\phi_{Progenie} = \frac{N_J}{N_{progenie}}$$

donde los subíndices J y progenie representan a sus respectivas categorías, $\phi_{Progenie}$ representa la probabilidad de supervivencia de los recién nacidos y N el número total estimado de individuos presentes en la categoría correspondiente. Finalmente, para calcular fecundidad se utilizó la siguiente ecuación:

$$F_{ij} = TC_c \times \phi_{progenie} \times S_c \times 0.5$$

donde F_{ij} , representa la entrada (de fecundidad) en la matriz de la categoría correspondiente, TC el tamaño promedio de camada de cada categoría adulta, S representa la tasa promedio de superfetación de cada categoría (dado que hay que tomar en cuenta que las hembras pueden tener más de una camada en desarrollo al mismo tiempo) y el 0.5 representa la proporción de hembras, suponiendo una proporción sexual de 1:1 (se usa esta proporción debido a que no hay evidencia de que la proporción de sexos sea distinta a ésta). El hecho de tomar en cuenta sólo a las hembras en modelos demográficos se debe a que únicamente las hembras adultas contribuyen al reclutamiento (Caswell 2001).

A partir de estas matrices se calculó la tasa finita de crecimiento poblacional para cada población (λ) correspondiente a cada matriz mensual. Esta tasa poblacional (λ) se estima como el valor propio (eigenvalor) dominante de cada matriz., Valores de λ iguales a 1 indican una población estable (donde no hay crecimiento ni decrecimiento), valores mayores a uno indican potencial crecimiento de la población y valores menores a uno indican potencial disminución poblacional. Se calcularon también los vectores propios (eigenvectores) derecho (w) e izquierdo (v) asociados a cada λ . El eigenvector derecho (w) estima la distribución estable de clases de tamaño (las tres categorías tomadas en cuenta; J, A y B) y el eigenvector izquierdo (v) representa los valores reproductores específicos por categorías (Caswell 2001).

Adicionalmente, se construyeron matrices de sensibilidad y de elasticidad. Las matrices de sensibilidad son utilizadas como un paso previo para obtener las matrices de elasticidad. Las entradas de la matriz de sensibilidad (s_i) representan la sensibilidad absoluta de λ a cambios absolutos en la entrada correspondiente de la matriz y se calculan de la siguiente manera:

$$s_{ij} = \frac{\delta\lambda}{\delta a_{ij}}$$

donde $\delta\lambda$ es la diferencia absoluta en λ y δa_{ij} es la diferencia absoluta en cada una de las entradas de la matriz. A partir de los valores de sensibilidad se puede calcular una matriz de elasticidades, en la cual las entradas se calculan de la siguiente manera:

$$e_{ij} = s_{ij} \times \left(\frac{a_{ij}}{\lambda}\right)$$

donde s_{ij} representa a las sensibilidades calculadas previamente, a_{ij} a las entradas de la matriz poblacional y λ la tasa finita de crecimiento poblacional. Las elasticidades son una medida de los cambios relativos en λ que resultarían de cambios relativos en las entradas de la matriz (esto es, son sensibilidades estandarizadas), por lo cual nos permiten comparar la contribución relativa de cada entrada de la matriz a la tasa de crecimiento poblacional (de Kroon et al. 1986, 2000). Debido a que las entradas en la matriz de elasticidades representan cambios relativos, la suma de éstas es igual a uno (Mesterton-Gibbons 1993), lo que nos permitió cuantificar la contribución relativa de los distintos procesos demográficos (i.e. crecimiento, permanencias, y fecundidad; G , P y F) y de las distintas categorías (jóvenes, adultos pequeños y adultos grandes; J , A y B) a la tasa de crecimiento poblacional, únicamente sumando los valores correspondientes a cada proceso o categoría.

Triángulo demográfico

Debido a que la suma de las entradas de una matriz de elasticidades es igual a uno, esto permite cuantificar la contribución relativa de los distintos procesos demográficos (G , P y F ; Mesterton-Gibbons 1993). Para comparar la importancia relativa de estos procesos entre las distintas poblaciones se utilizó el triángulo demográfico (Silvertown et al. 1993). Este triángulo demográfico nos permitió saber si los procesos demográficos con mayor contribución relativa son distintos entre las poblaciones estudiadas. Se esperaba que en sitios con depredación el crecimiento y la fecundidad sean procesos más importantes que en sitios sin depredación, mientras en sitios sin depredación la permanencia sea el proceso más importante.

Para construir el triángulo demográfico se graficaron 5 puntos (uno por cada población) en un espacio triangular definido por los tres procesos demográficos, donde cada línea que forma parte del triángulo es un eje con valores de 0 a 1, como se muestra en la figura 4.

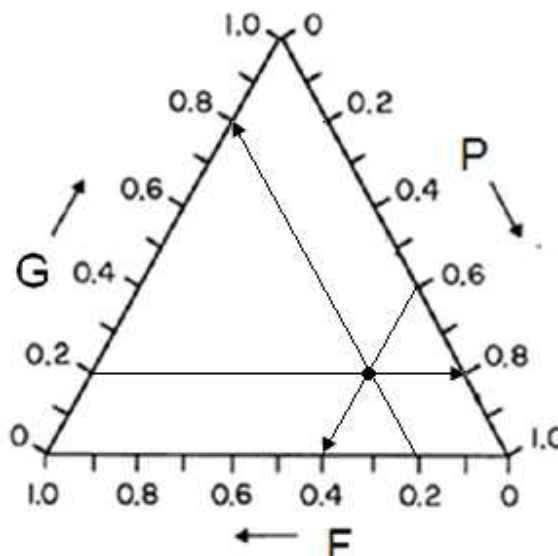


Figura 4. Triángulo demográfico. Cada lado es un eje que corresponde a un parámetro demográfico (G : crecimiento, F : fecundidad y P : permanencia). Se ejemplifica la gráfica de un punto. Las flechas indican la dirección de cada eje. EL punto graficado corresponde a los siguientes valores: G es igual a 2, P es igual a 6 y F es igual a 2.

Para graficar cada población en el triángulo demográfico se obtienen los valores de la contribución relativa de cada parámetro demográfico a partir de la matriz de elasticidades de cada población (sumando las entradas de esta matriz correspondientes a cada proceso). Tras esto, se prolonga una línea en cada eje, según el valor de contribución relativa de cada proceso, tal como se muestra en la figura 4. La ubicación de cada población dentro del triángulo al punto donde se cruzan las tres líneas.

Intervalos de confianza de la tasa de crecimiento poblacional

Se obtuvieron intervalos de confianza (95%) para todos los valores de λ utilizando el método analítico propuesto por Caswell (2001), donde la varianza de λ está dada por:

$$V(\lambda) = \sum_{ij} (s_{ij})^2 \times V(a_{ij})$$

donde $V(a_{ij})$ representa la varianza de las entradas de la matriz. Para las probabilidades de transición (G) y de permanencia (P), $V(a_{ij})$ se calcula de la siguiente manera:

$$V(a_{ij}) = a_{ij} \times \frac{1 - a_{ij}}{N}$$

donde N es el número de individuos con los que se calculó la entrada correspondiente. Las varianzas de las entradas de la matriz a_{12} y a_{13} que corresponden a los datos de fecundidad (F) se calcularon como la varianza observada directamente en los datos (la varianza en el número de puesta de las dos categorías adultas). El error estándar de λ se calculó como:

$$\sigma = \sqrt{V(\lambda)}$$

mientras los intervalos de confianza se construyeron como $\lambda \pm 2 \sigma$.

Comparación de resultados

Los resultados obtenidos se compararon entre aquellas poblaciones con depredador y aquellas con ausencia de éste. Se buscaron diferencias significativas en todas las tasas estimadas. Finalmente los resultados finales se compararon con los estudios realizados previamente en otros peces poecílidos (Reznick & Endler 1982, Johnson & Belk 2001, Jennions & Telford 2002, Jennions et al. 2009, Johnson & Zúñiga-Vega 2009).

VI. Resultados

Experimentos de captura, marcaje y recaptura

Durante el experimento de marcaje y recaptura se capturaron y marcaron un total de 4747 individuos en las seis poblaciones, de los cuales se recapturó a un total de 703 individuos. En la tabla 6 se presentan los individuos capturados y marcados y los individuos recapturados. Estos datos se presentan por población y por categoría, además de los totales.

Tabla 6. Total de individuos capturados y marcados de *Poeciliopsis baenschii* en seis poblaciones. Se muestra también el número de individuos recapturados (entre paréntesis). Los datos se encuentran organizados por categorías de tamaño y por población. Se presentan también los totales por categoría y por población.

Categoría	Sitio 1 Río Purificación	Sitio 2 Río Chandiablo	Sitio 3 Río Cuzalapa	Sitio 4 Río Pilastón	Sitio 5 Río Coahuayana	Sitio 6 Río Armería	Total por categoría
J	339 (49)	227 (19)	167 (21)	147 (2)	219 (17)	251 (12)	1350 (120)
A	276 (46)	362 (62)	343 (51)	416 (31)	149 (48)	199 (19)	1745 (257)
B	273 (56)	340 (90)	341 (42)	414 (48)	161 (61)	123 (29)	1652 (326)
Total por población	888 (151)	929 (171)	851 (114)	977 (81)	529 (126)	573 (60)	4747 (703)

Estimaciones demográficas

Se pusieron a prueba un total de 128 modelos distintos en el programa MARK. Debido a que el ΔAIC_c entre los cuatro mejores modelos es menor a 2, no se puede diferenciar cuál de estos escenarios es el que ocurrió en realidad. Los cuatro mejores modelos se muestran a continuación:

- $\Phi (\text{Sit} \times \text{Cat}) \rho (\text{Sit}) \Psi (\text{Cat})$: la probabilidad de supervivencia es distinta entre sitios, dependiendo de la categoría de tamaño, la probabilidad de recaptura es distinta entre sitios y la probabilidad de transición es distinta entre categorías ($AIC_c = 66518.057$; tabla 7).
- $\Phi (\text{Sit}^b \times \text{Cat}) \rho (.) \Psi (\text{Cat})$: la probabilidad de supervivencia es distinta entre los sitios (con excepción de los sitios sin depredación, que son iguales entre ellos), la probabilidad de recaptura es constante y la probabilidad de transición es distinta entre categorías ($AIC_c = 66518.547$; tabla 7).
- $\Phi (\text{Sit}^b \times \text{Cat}) \rho (\text{Sit}) \Psi (\text{Cat})$: la probabilidad de supervivencia es distinta entre los sitios (con excepción de los sitios sin depredación, que son iguales entre ellos), la probabilidad de recaptura es distinta entre sitios y la probabilidad de transición es distinta entre categorías ($AIC_c = 66518.754$; tabla 7).
- $\Phi (\text{Sit} \times \text{Cat}) \rho (.) \Psi (\text{Cat})$: la probabilidad de supervivencia es distinta entre sitios, dependiendo de la categoría de tamaño, la probabilidad de recaptura es constante y la probabilidad de transición es distinta entre categorías ($AIC_c = 66519.314$; tabla 7).

De estos cuatro mejores modelos, que tuvieron un ajuste similar se destaca lo siguiente.

(1) La probabilidad de transición fue distinta entre categorías de tamaño. (2) Las diferencias en las tasas de supervivencia entre categorías dependieron del sitio. Sin

embargo, dados los datos de captura, marcaje y recaptura, no es posible saber si las diferencias ocurren entre todos los sitios ($1 \neq 2 \neq 3 \neq 4 \neq 5 \neq 6$) o si todos los sitios con depredación son distintos entre si y a su vez, distintos a los sitios sin depredación que son iguales entre sí ($1 = 2 \neq 3 \neq 4 \neq 5 \neq 6$). (3) Dados los datos tampoco es posible saber si la probabilidad de captura fue distinto entre sitios o simplemente constante.

El apoyo relativo que tiene el primer modelo fue de 30.2%. El apoyo relativo del segundo modelo fue de 23.6%. El del tercer modelo fue de 21.3%. El del cuarto modelo fue de 16.1% (tabla 7). El apoyo de estos cuatro modelos que tuvieron un ajuste similar en los datos (ΔAIC_c menor a 2) fue considerablemente mayor al del siguiente mejor modelo. este último modelo (modelo 5, en la tabla 7) tuvo un apoyo de tan solo el 2.9%. En la tabla 7 se encuentran todos los modelos que se pusieron a prueba, el valor de AIC_c de cada modelo, la diferencia de AIC_c entre cada modelo y el modelo más verosímil (ΔAIC_c) y el peso relativo de cada modelo (w).

Tabla 7. Resultados del proceso de selección de modelos que representan distintas hipótesis de variación en parámetros demográficos de *Poeciliopsis baenschi*. Para cada modelo se muestra la fuente de variación en la probabilidad de supervivencia (Φ) en la probabilidad de recaptura (p) y en la probabilidad de transición (Ψ). Las distintas fuentes de variación se explican con detalle en la tabla 4. Se muestra el valor del criterio de información de Akaike (AIC_c) para cada modelo. Se muestra también la diferencia en el valor de AIC_c entre cada modelo y el modelo más verosímil (ΔAIC_c) y el apoyo relativo de cada modelo (w).

Modelo (tipo de variación)			AIC_c	ΔAIC_c	w
Φ	p	Ψ			
Sit x Cat	Sit	Cat	66518.057	0.000	0.302
Sit ^b x Cat	(.)	Cat	66518.547	0.490	0.236
Sit ^b x Cat	Sit	Cat	66518.754	0.697	0.213
Sit x Cat	(.)	Cat	66519.314	1.257	0.161
Sit x Cat	Sit	Dep x Cat	66522.726	4.669	0.029
Sit ^b x Cat	(.)	Dep x Cat	66523.293	5.236	0.022
Sit ^b x Cat	Sit	Dep x Cat	66523.506	5.449	0.020
Sit x Cat	(.)	Dep x Cat	66523.952	5.895	0.016
Sit x Cat	Sit	Sit ^b x Cat	66535.938	17.881	0.000
Sit ^b x Cat	(.)	Sit ^b x Cat	66536.611	18.554	0.000
Sit ^b x Cat	Sit	Sit ^b x Cat	66536.693	18.636	0.000
Sit x Cat	Sit	Sit x Cat	66536.878	18.821	0.000
Sit ^b x Cat	Sit	Sit x Cat	66537.182	19.125	0.000
Sit x Cat	(.)	Sit ^b x Cat	66537.296	19.239	0.000
Cat	Sit	Cat	66538.022	19.965	0.000

Sit x Cat	(.)	Sit x Cat	66538.193	20.135	0.000
Sit x Cat	(.)	Sit x Cat	66538.193	20.135	0.000
Dep x Cat	Sit	Cat	66542.007	23.950	0.000
Cat	Sit	Dep x Cat	66542.617	24.560	0.000
Dep x Cat	Sit	Dep x Cat	66546.763	28.706	0.000
Sit ^b	(.)	Cat	66546.969	28.912	0.000
Sit ^b	Sit	Cat	66547.761	29.703	0.000
Dep	(.)	Cat	66548.945	30.888	0.000
Sit	Sit	Cat	66549.176	31.119	0.000
(.)	Sit	Cat	66550.443	32.386	0.000
Sit x Cat	Sit	(.)	66551.398	33.341	0.000
Sit	(.)	Dep x Cat	66551.537	33.480	0.000
Sit ^b x Cat	(.)	(.)	66552.303	34.246	0.000
Sit	Sit	Dep x Cat	66552.342	34.285	0.000
Sit ^b x Cat	Sit	(.)	66552.389	34.332	0.000
Dep	Sit	Cat	66552.427	34.369	0.000
Sit x Cat	(.)	(.)	66552.671	34.614	0.000
Sit x Cat	Sit	Dep	66553.288	35.231	0.000
Sit	(.)	Dep x Cat	66553.516	35.459	0.000

Sit	Sit	Dep x Cat	66553.760	35.703	0.000
Sit ^b x Cat	(.)	Dep	66554.158	36.101	0.000
Sit ^b x Cat	Sit	Dep	66554.255	36.198	0.000
Sit x Cat	(.)	Dep	66554.554	36.497	0.000
(.)	Sit	Dep x Cat	66555.014	36.957	0.000
Cat	Sit	Sit ^b x Cat	66555.804	37.747	0.000
Cat	Sit	Sit x Cat	66556.425	38.368	0.000
Dep	Sit	Dep x Cat	66557.001	38.943	0.000
Sit x Cat	Sit	Sit ^b	66557.400	39.342	0.000
Sit ^b x Cat	Sit	Sit ^b	66558.356	40.299	0.000
Sit ^b x Cat	(.)	Sit ^b	66558.465	40.408	0.000
Sit x Cat	(.)	Sit ^b	66558.870	40.813	0.000
Sit x Cat	Sit	Sit	66559.311	41.254	0.000
Dep x Cat	Sit	Sit ^b x Cat	66560.109	42.052	0.000
Sit ^b x Cat	Sit	Sit	66560.332	42.275	0.000
Sit ^b x Cat	(.)	Sit	66560.437	42.380	0.000
Dep x Cat	Sit	Sit x Cat	66560.572	42.515	0.000
Sit x Cat	(.)	Sit	66560.766	42.709	0.000
Sit ^b	(.)	Sit ^b x Cat	66564.508	46.451	0.000

Sit ^b	(.)	Sit x Cat	66565.010	46.953	0.000
Sit ^b	Sit	Sit ^b x Cat	66565.356	47.299	0.000
Sit ^b	Sit	Sit x Cat	66565.873	47.815	0.000
Sit	(.)	Sit ^b x Cat	66566.496	48.439	0.000
Sit	Sit	Sit ^b x Cat	66566.783	48.726	0.000
Sit	(.)	Sit x Cat	66567.001	48.944	0.000
Sit	Sit	Sit x Cat	66567.302	49.245	0.000
(.)	Sit	Sit ^b x Cat	66567.994	49.937	0.000
(.)	Sit	Sit x Cat	66568.499	50.442	0.000
Dep	Sit	Sit ^b x Cat	66569.989	51.932	0.000
Dep	Sit	Sit x Cat	66570.496	52.439	0.000
Cat	Sit	(.)	66572.249	54.192	0.000
Cat	Sit	Dep	66574.161	56.103	0.000
Dep x Cat	Sit	(.)	66575.911	57.854	0.000
Dep x Cat	Sit	Dep	66577.829	59.771	0.000
Cat	Sit	Sit ^b	66578.193	60.135	0.000
Sit ^b	(.)	(.)	66579.541	61.483	0.000
Cat	Sit	Sit	66580.158	62.101	0.000
Sit ^b	Sit	(.)	66580.323	62.266	0.000

Sit ^b	(.)	Dep	66581.441	63.384	0.000
Sit	(.)	(.)	66581.515	63.458	0.000
Sit	Sit	(.)	66581.735	63.678	0.000
Dep × Cat	Sit	Sit ^b	66581.900	63.843	0.000
Sit ^b	Sit	Dep	66582.228	64.171	0.000
(.)	Sit	(.)	66583.013	64.956	0.000
Sit	(.)	Dep	66583.417	65.360	0.000
Sit	Sit	Dep	66583.643	65.585	0.000
Dep × Cat	Sit	Sit	66583.866	65.809	0.000
(.)	Sit	Dep	66584.915	66.858	0.000
Dep	Sit	(.)	66584.995	66.938	0.000
Sit ^b	(.)	Sit ^b	66585.536	67.478	0.000
Sit ^b	Sit	Sit ^b	66586.337	68.280	0.000
Dep	Sit	Dep	66586.897	68.840	0.000
Sit	(.)	Sit ^b	66587.514	69.457	0.000
Sit ^b	(.)	Sit	66587.524	69.467	0.000
Sit	Sit	Sit ^b	66587.754	69.697	0.000
Sit ^b	Sit	Sit	66588.330	70.273	0.000
(.)	Sit	Sit ^b	66589.012	70.955	0.000

Sit	(.)	Sit	66589.503	71.446	0.000
Sit	Sit	Sit	66589.748	71.691	0.000
Dep	Sit	Sit ^b	66590.997	72.940	0.000
(.)	Sit	Sit	66591.001	72.944	0.000
Dep	Sit	Sit	66592.988	74.930	0.000
Dep × Cat	(.)	Cat	66621.684	103.627	0.000
Dep × Cat	(.)	Dep × Cat	66626.351	108.294	0.000
Dep	(.)	Cat	66626.459	108.402	0.000
Dep	(.)	Dep × Cat	66631.019	112.962	0.000
Cat	(.)	Cat	66631.451	113.393	0.000
Cat	(.)	Dep × Cat	66635.929	117.872	0.000
(.)	(.)	Cat	66637.876	119.819	0.000
Dep × Cat	(.)	Sit ^b × Cat	66639.317	121.260	0.000
Dep × Cat	(.)	Sit × Cat	66639.789	121.732	0.000
(.)	(.)	Dep × Cat	66642.433	124.376	0.000
Dep	(.)	Sit ^b × Cat	66643.964	125.907	0.000
Dep	(.)	Sit × Cat	66644.457	126.400	0.000
Cat	(.)	Sit ^b × Cat	66648.674	130.617	0.000
Cat	(.)	Sit × Cat	66649.180	131.123	0.000

(.)	(.)	Sit ^b × Cat	66655.370	137.313	0.000
Dep × Cat	(.)	(.)	66655.809	137.752	0.000
(.)	(.)	Sit × Cat	66655.860	137.803	0.000
Dep × Cat	(.)	Dep	66657.668	139.611	0.000
Dep	(.)	(.)	66659.036	140.979	0.000
Dep	(.)	Dep	66660.934	142.877	0.000
Dep × Cat	(.)	Sit ^b	66661.415	143.358	0.000
Dep × Cat	(.)	Sit	66663.378	145.321	0.000
Dep	(.)	Sit ^b	66665.020	146.963	0.000
Cat	(.)	(.)	66665.605	147.548	0.000
Dep	(.)	Sit	66667.006	148.949	0.000
Cat	(.)	Dep	66667.544	149.487	0.000
(.)	(.)	(.)	66670.456	152.399	0.000
Cat	(.)	Sit ^b	66671.176	153.119	0.000
(.)	(.)	Dep	66672.352	154.295	0.000
Cat	(.)	Sit	66673.144	155.087	0.000
(.)	(.)	Sit ^b	66676.436	158.378	0.000
(.)	(.)	Sit	66678.420	160.363	0.000

Los promedios ponderados calculados para la tasa de supervivencia (Φ) revelan patrones interesantes de variación (figura 5). (1) No hay diferencias en la probabilidad de supervivencia entre las dos poblaciones que habitan sitios sin presencia de peces depredadores de la familia Cichlidae, ni entre las categorías de tamaño de estas poblaciones. (2) Sí hay diferencias en la probabilidad de supervivencia entre las poblaciones que habitan sitios con presencia de peces depredadores de la familia Cichlidae y entre sus categorías de tamaño como se muestra en la figura 5. (3) Las diferencias entre sitios y categorías son especialmente notorias en los sitios 4 y 5. En estos sitios, los jóvenes tienen una supervivencia notablemente menor que los adultos. (4) La población del sitio 4 tuvo una supervivencia relativamente baja en las tres categorías de tamaño. Tuvo una supervivencia muy baja en la categoría de tamaño jóvenes (media \pm EE: 0.119 ± 0.167), baja en la categoría adultos pequeños (0.417 ± 0.169) y ligeramente superior en la categoría de tamaño de adultos grandes (0.593 ± 0.197). (5) Este mismo patrón se observó en el sitio 5, donde los jóvenes tuvieron menor supervivencia (0.499 ± 0.211) que los adultos pequeños (0.779 ± 0.129) y que los adultos grandes (0.830 ± 0.121). Sin embargo, en este último sitio las tasas de supervivencia, en general no son tan bajas como en el sitio 4. (6) El patrón general observado es que en casi todas las poblaciones la probabilidad de supervivencia incrementa conforme incrementa el tamaño (i.e. los adultos grandes tienen mayores tasas de supervivencia). (7) Sin embargo, en la población que habita el sitio 3 se observa el patrón contrario, donde los adultos grandes tienen la menor supervivencia (0.450 ± 0.113) comparados con los jóvenes y los adultos pequeños ($J = 0.623 \pm 0.176$; $A = 0.591 \pm 0.133$; figura 5).

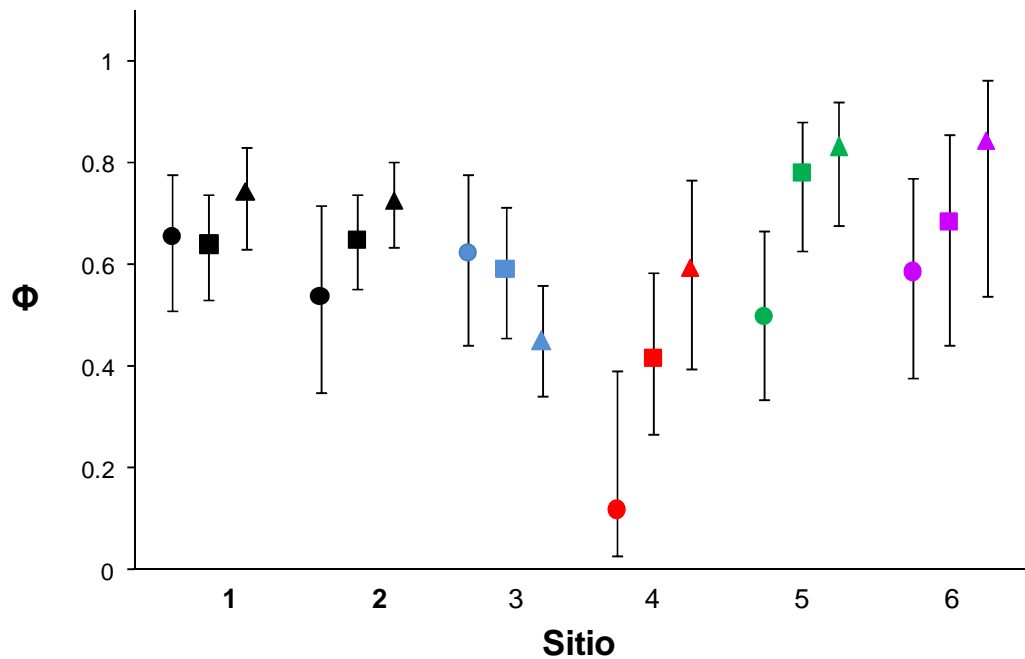


Figura 5. Tasa de supervivencia (Φ) por categoría de tamaño y por sitio de colecta para *Poeciliopsis baenschi*. Los círculos muestran la probabilidad de supervivencia de la categoría de jóvenes (J), los cuadrados representan a la categoría de adultos pequeños (A) y los triángulos a la categoría de adultos grandes (B). Los sitios sin depredación (1 y 2) se encuentran en color negro.

Los promedios ponderados de la probabilidad de recaptura (p), variaron ligeramente entre sitios, pero no entre categorías (tabla 8). Esta probabilidad fluctuó entre 0.16 y 0.23. En la tabla 8 se presentan los valores puntuales de p para cada población junto con sus intervalos de confianza (95%).

Tabla 8. Probabilidades de recaptura para cada sitio de colecta de *Poeciliopsis baenschi*. Se muestran también los límites inferior y superior de los intervalos de confianza (95%).

Sitio		p	Límite inferior	Límite superior
Río Purificación	1	0.195	0.158	0.239
Río Chandiablo	2	0.213	0.168	0.266
Río Cuзалapa	3	0.179	0.130	0.242
Río Tequesquitlán	4	0.165	0.102	0.256
Río Coahuayana	5	0.231	0.165	0.313
Río Armería	6	0.170	0.112	0.251

Los promedios ponderados de la probabilidad de transición (Ψ) fueron distintos entre categorías, sin efecto del sitio (figura 5). La Ψ más alta fue la de pasar de jóvenes a adultos pequeños (0.239 ± 0.020), seguida por la probabilidad de pasar de adultos pequeños a adultos grandes (0.139 ± 0.017). La probabilidad de pasar de jóvenes a adultos grandes (i.e. sin pasar por la categoría de adultos pequeños) fue muy baja (0.019 ± 0.012 ; figura 5).

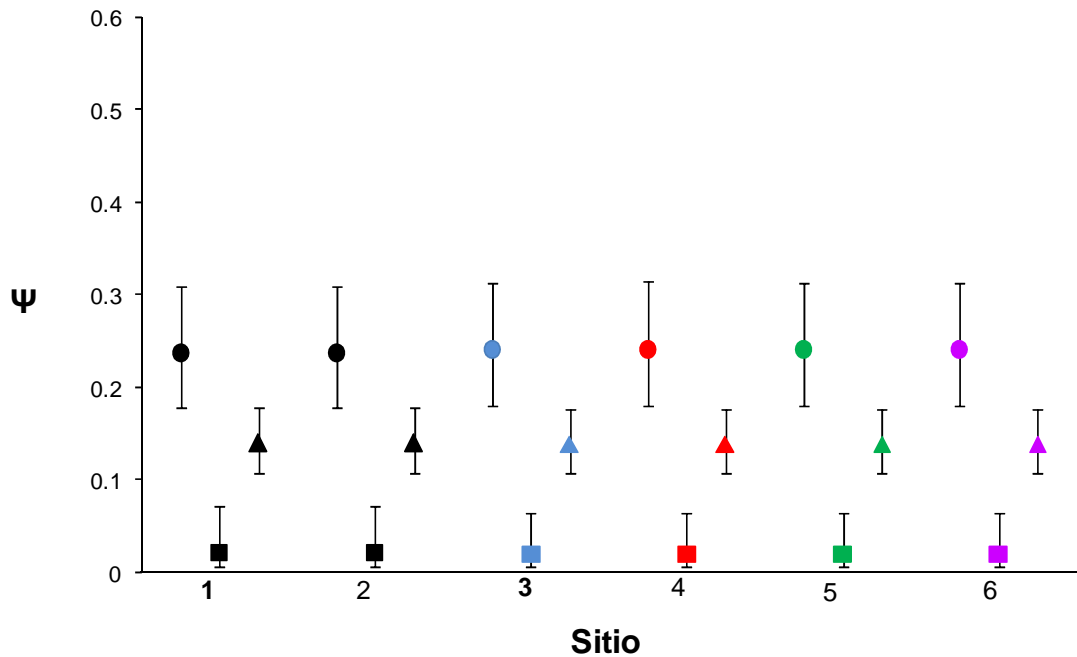


Figura 6. Probabilidad de transición (Ψ) por categoría de tamaño y por sitio de colecta para *Poeciliopsis baenschi*. Los círculos muestran la probabilidad de transición de la categoría de tamaño jóvenes (J) a la categoría adultos pequeños (A). Los cuadrados muestran la probabilidad de transición de la categoría jóvenes (J) a la categoría adultos grandes (B). Los triángulos muestran la probabilidad de transición de la categoría A a la categoría B. Los sitios sin depredación (1 y 2) se encuentran en color negro.

Estimaciones de fecundidad

La talla a la madurez de hembras, varió entre poblaciones de la siguiente manera: sitio 1 (23.1 mm SL), sitio 2 (19.1), sitio 3 (21.1) sitio 4 (19.7), sitio 5 (19.1) y sitio 6 (20.7). La comparación de los sitios 1 y 2 (sin depredación) con los sitios 3, 4, 5 y 6 (con depredación) no resultó significativa ($U = 3.5$, $P = 0.80$).

Para el grado de superfecundación hubo un efecto significativo del factor “depredación” (i.e. del tipo de sitio: con o sin depredadores), del sitio (anidado en el factor “depredación”), del peso de la hembra y de la interacción entre población y peso de la hembra (tabla 9). En

otras palabras, el grado de superfetación fue distinto entre poblaciones con y sin depredadores y fue diferente también entre sitios. Además, el peso de la hembra tuvo una relación significativa con el grado de superfetación (hembras de mayor peso tuvieron más superfetación). También hay que destacar que esta relación entre peso de la hembra y superfetación fue distinta entre poblaciones tal como lo indica la interacción significativa entre estos dos factores (tabla 9).

Tabla 9. Resultados de un modelo lineal generalizado que examina la variación en el grado de superfetación de *Poeciliopsis baenschii*. Se muestra para cada variable explicativa: la suma de cuadrados (SC), los grados de libertad (gl), el cuadrado medio (CM), el resultado de la prueba (F) y su valor P asociado. Los efectos significativos se muestran en negritas.

Efecto	SC	gl	CM	F	P
Depredador	0.320	1	0.320	10.309	0.001
Sitio (Depredación)	0.426	4	0.107	3.432	0.009
Peso hembra	1.256	1	1.256	40.422	<0.001
Sitio × Peso hembra	0.459	5	0.092	2.957	0.013
Error	7.703	248	0.031		

Claramente las hembras de las poblaciones en las que hay peces depredadores de la familia Cichlidae produjeron un mayor número de camadas (más superfetación) en comparación con aquellas que habitan sitios sin estos depredadores (medias ajustadas \pm EE): sitios sin depredador (0.780 ± 0.2949), sitios con depredador (1.793 ± 0.251 ; figura 7).

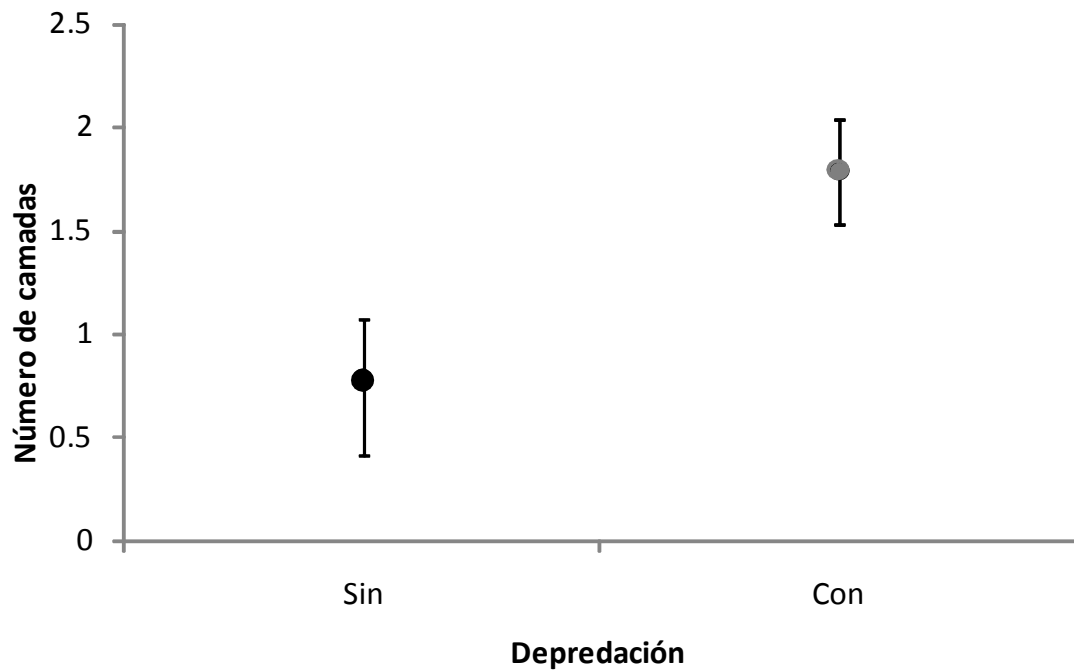


Figura 7. Número de camadas (superfetación) producidas por hembras de poblaciones con y sin depredadores de *Poeciliopsis baenschi*. Los promedios están ajustados por el efecto de la covariable “peso de la hembra”. Las barras representan intervalos de confianza (95%).

También hubo un claro efecto del sitio en el nivel de superfetación (figura 8). La prueba post-hoc demuestra que los sitios 5 y 6 fueron iguales entre sí y diferentes a todos los demás. Además, hay una diferencia entre los sitios 3 y 4. Los sitios 1 y 2 (sitios sin peces piscívoros) fueron similares entre sí.

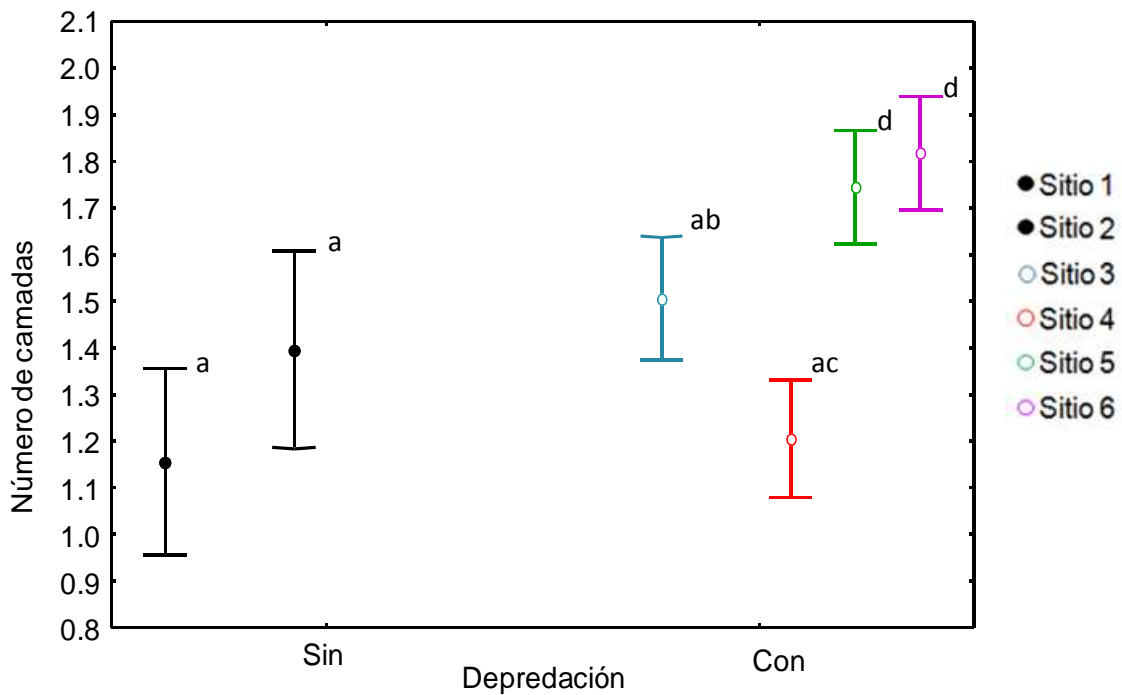


Figura 8. Número de camadas (superfetación) producidas por hembras de cada sitio de *Poeciliopsis baenschi*. Los promedios están ajustados por el efecto de la covariable “peso de la hembra”. Las barras representan intervalos de confianza (95%). Los superíndices representan diferencias entre sitios.

Para el esfuerzo reproductor (peso total de todas las camadas dentro de una hembra) hubo un efecto significativo del factor “depredación”, del peso de la hembra y de la interacción entre población y peso de la hembra (tabla 10). En otras palabras, el grado de superfetación fue distinto entre poblaciones con y sin depredadores. Además, el peso de la hembra tuvo una relación significativa con el esfuerzo reproductor (hembras de mayor peso tuvieron un mayor esfuerzo reproductor). También hay que destacar que esta relación entre peso de la hembra y superfetación fue distinta entre poblaciones tal como lo indica la interacción significativa entre estos dos factores (tabla 10). Notablemente, no hubo un efecto del sitio (anidado en el factor “depredación”).

Tabla 10. Resultados de un modelo lineal generalizado que examina la variación en el esfuerzo reproductor de *Poeciliopsis baenschi*. Se muestra para cada variable explicativa: la suma de cuadrados (SC), los grados de libertad (gl), el cuadrado medio (CM), el resultado de la prueba (F) y su valor P asociado. Los efectos significativos se muestran en negritas.

Efecto	SC	gl	CM	F	P
Depredador	11.3896	1	11.38959	13.68226	<0.001
Sitio (depredador)	3.8851	4	0.97127	1.16678	0.326
Peso hembra	49.8681	1	49.86813	59.90636	<0.001
Sitio × Peso hembra	19.1270	5	3.82539	4.59543	<0.001
Error	206.4438	248	0.83243		

Los resultados muestran que las hembras de las poblaciones que habitan sitios con peces depredadores de la familia Cichlidae tuvieron un mayor esfuerzo reproductor (la suma del peso de todas las camadas en una hembra) en comparación con aquellas que habitan sitios sin estos depredadores (medias ajustadas \pm EE): sitios sin depredador (0.001 ± 0.0005), sitios con depredador (0.013 ± 0.006 ; figura 9).

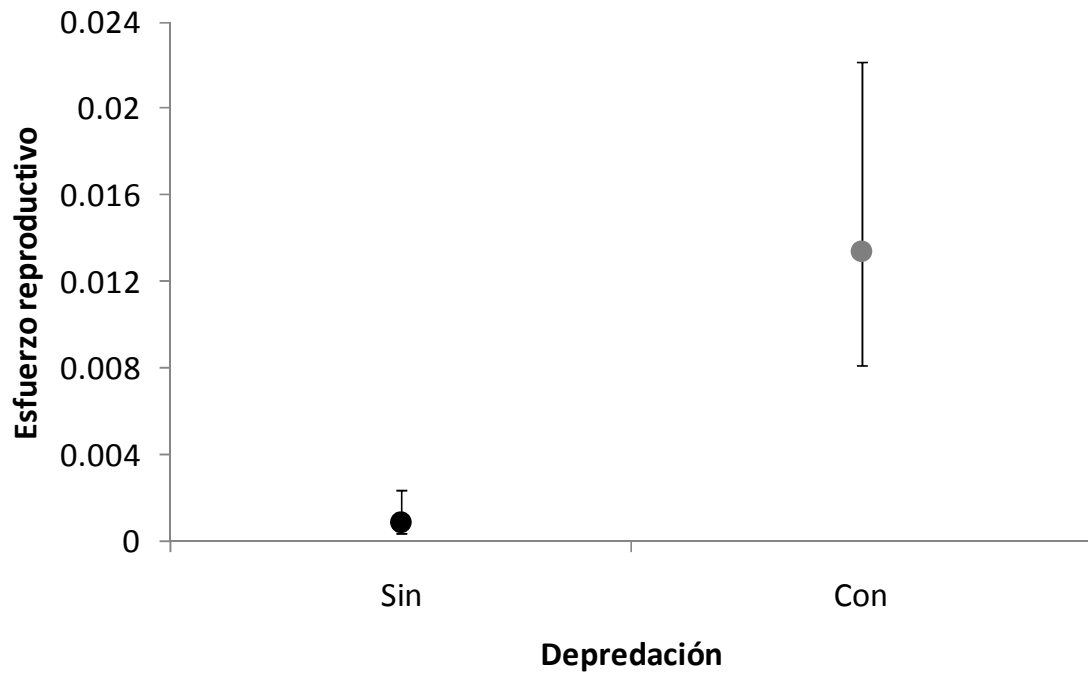


Figura 9. Esfuerzo reproductivo (suma del peso de todas las camadas presentes en una hembra) en hembras de poblaciones con y sin depredadores de *Poeciliopsis baenschi*. Los promedios están ajustados por el efecto de la covariable "peso de la hembra". Las barras representan intervalos de confianza (95%).

A pesar de que el análisis de modelos lineales generalizados no encontró ningún efecto del sitio sobre el esfuerzo reproductivo (tabla 10), la prueba post-hoc demuestra que el sitio 6 es distinto de los sitios 1, 2, 3 y 4, pero no distinto del sitio 5 (figura 10).

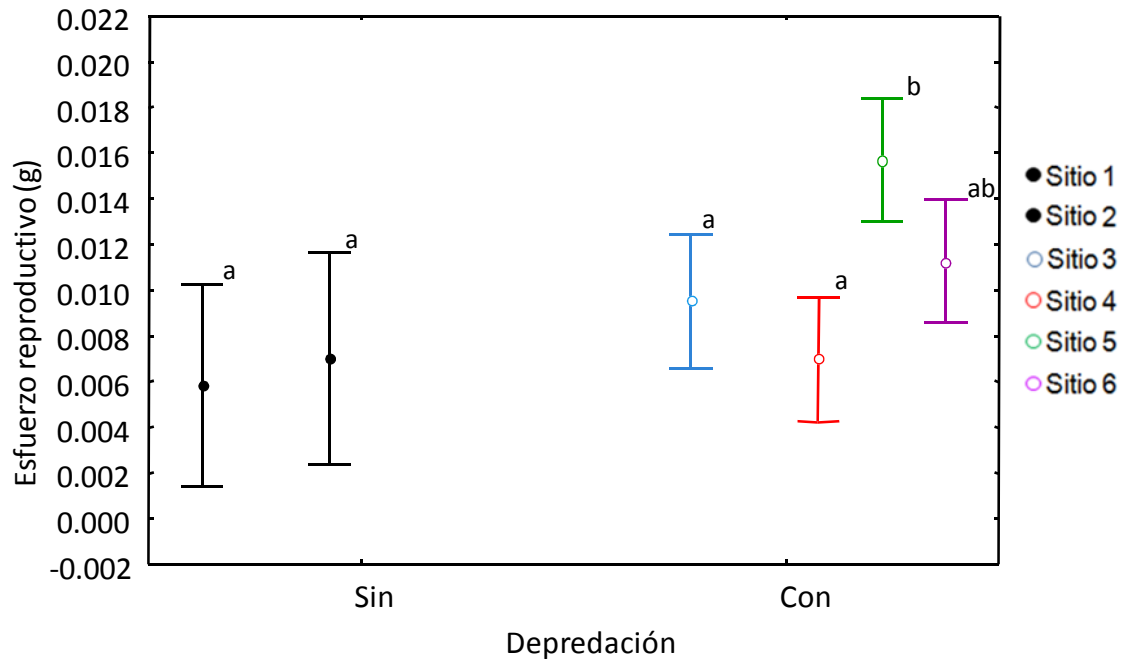


Figura 10. Esfuerzo reproductivo (suma del peso de todas las camadas presentes en una hembra) en hembras de cada sitio de *Poeciliopsis baenschi*. Los promedios están ajustados por el efecto de la covariable "peso de la hembra". Las barras representan intervalos de confianza (95%). Los superíndices representan diferencias entre sitios.

Para el tamaño de puesta hubo un efecto significativo del factor "depredación", del sitio (anidado en el factor "depredación"), del peso de la hembra y de la interacción entre población y peso de la hembra (tabla 11). En otras palabras, el tamaño de puesta fue distinto entre poblaciones con y sin depredadores y fue diferente también entre sitios. Además, el peso de la hembra tuvo una relación significativa con el tamaño de puesta (hembras de mayor peso produjeron un mayor número de embriones por puesta). También hay que destacar que esta relación entre peso de la hembra y superfetación fue distinta entre poblaciones tal como lo indica la interacción significativa entre estos dos factores (tabla 11).

Tabla 11. Resultados de un modelo lineal generalizado que examina la variación en el tamaño de puesta de *Poeciliopsis baenschi*. Se muestra para cada variable explicativa: la suma de cuadrados (SC), los grados de libertad (gl), el cuadrado medio (CM), el resultado de la prueba (*F*) y su valor *P* asociado. Los efectos significativos se muestran en negritas.

Efecto	SC	gl	CM	<i>F</i>	<i>P</i>
Depredador	6.51694	1	6.51694	24.2722	<0.001
Sitio (depredador)	6.76278	4	1.69070	6.2970	<0.001
Peso hembra	22.38773	1	22.38773	83.3826	<0.001
Sitio × Peso hembra	9.53741	5	1.90748	7.1044	<0.001
Error	66.58654	248	0.26849		

Claramente las hembras que habitan sitios en los que hay peces depredadores de la familia Cichlidae producen tamaños de puesta mayores en comparación con aquellas hembras que habitan sitios sin estos depredadores: sitios sin depredador (0.425 ± 0.020), sitios con depredador (6.905 ± 0.072 ; figura 11).

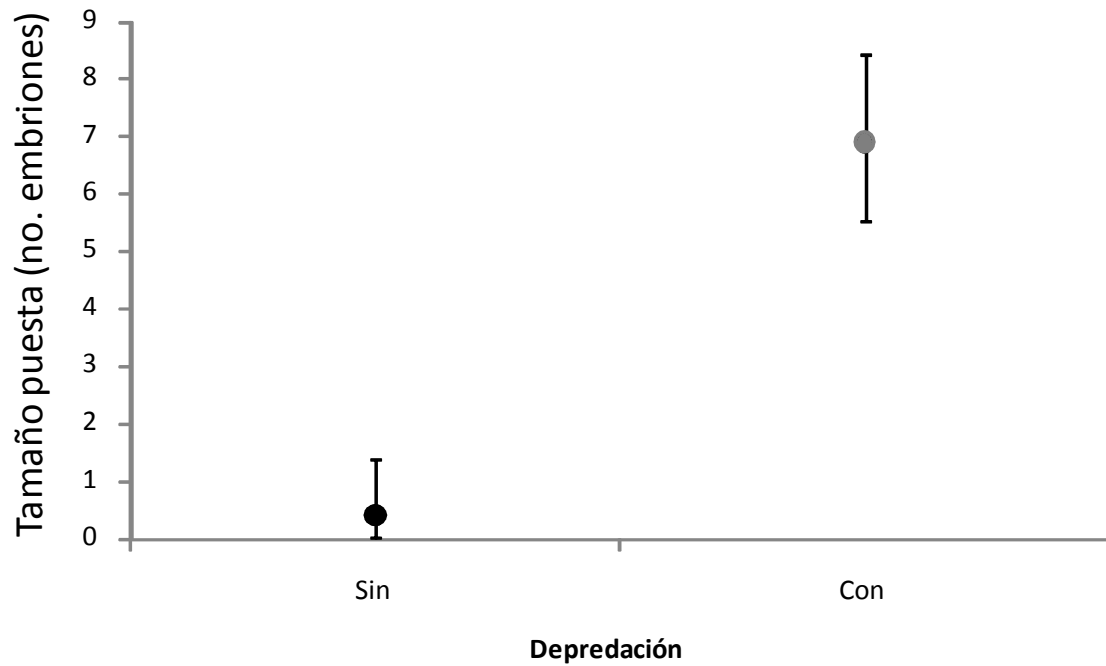


Figura 11. Tamaño de puesta en hembras de poblaciones con y sin depredadores de *Poeciliopsis baenschi*. Los promedios están ajustados por el efecto de la covariable “peso de la hembra”. Las barras representan intervalos de confianza (95%).

También hubo un claro efecto del sitio en el tamaño de puesta (figura 12). La prueba post-hoc demuestra que los sitios 5 y 6 (sitios con depredador) fueron iguales entre sí y diferentes a todos los demás.

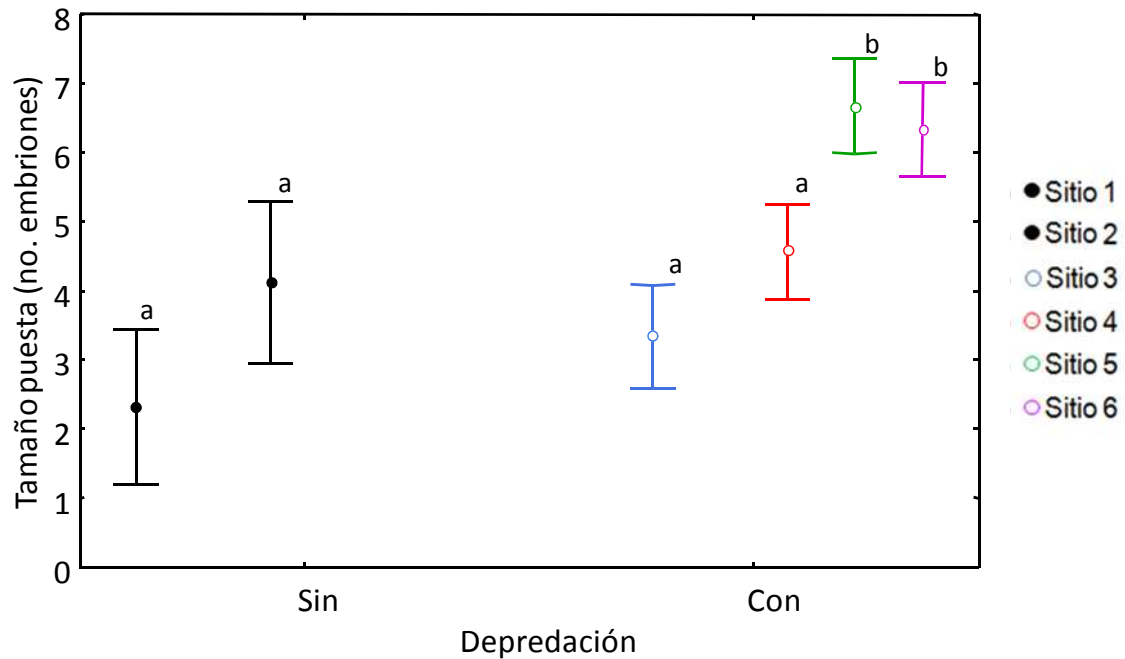


Figura 12. Tamaño de puesta en hembras de cada sitio de *Poeciliopsis baenschi*. Los promedios están ajustados por el efecto de la covariable “peso de la hembra”. Las barras representan intervalos de confianza (95%). Los superíndices representan diferencias entre sitios.

Para el peso de cada embrión no hubo efectos significativos del factor “depredación”, del factor sitio (anidado en depredación), del peso de la hembra, ni del estadio de desarrollo. Las interacciones entre población y peso de la hembra y entre estadio y peso de la hembra tampoco tuvieron un efecto significativo sobre el peso promedio de los embriones (tabla 12). En otras palabras, el peso del embrión no fue distinto entre poblaciones con y sin depredadores, ni entre sitios. Además, tampoco tuvo una relación ni con el peso de la hembra ni con el estadio de desarrollo. En otras palabras, hembras de distinto peso producen embriones de peso similar. Además el peso de los embriones no cambia a lo largo del desarrollo (tabla 12).

Tabla 12. Resultados de un modelo lineal generalizado que examina la variación en el peso de cada embrión de *Poeciliopsis baenschi*. Se muestra para cada variable explicativa: la suma de cuadrados (SC), los grados de libertad (gl), el cuadrado medio (CM), el resultado de la prueba (F) y su valor P asociado. Los efectos significativos se muestran en negritas.

Efecto	SC	gl	CM	F	P
Depredador	0.0917	1	0.0917	0.2312	0.631078
Sitio (depredador)	1.2814	4	0.3203	0.8075	0.521431
Estadio	0.6516	1	0.6516	1.6424	0.201225
Peso hembra	0.4545	1	0.4545	1.1456	0.285530
Sitio × Peso hembra	1.3474	5	0.2695	0.6793	0.639557
Estadio × Peso hembra	2.3966	5	0.4793	1.2082	0.305853
Error	96.0069	242	0.3967		

Los resultados muestran que no hay diferencias entre los sitios con depredación y los sitios sin depredación en el peso promedio de los embriones. Sitios sin depredador (0.002 ± 0.0007), sitios con depredador (0.001 ± 0.0003 ; figura 13). Tampoco hubo un efecto del sitio sobre el peso de cada embrión (figura 14).

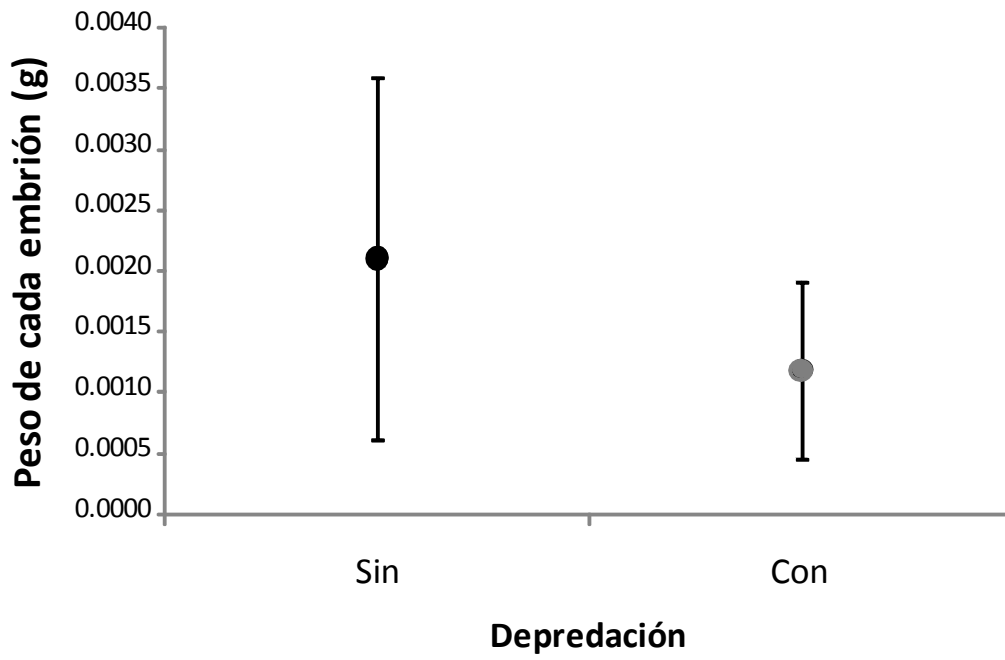


Figura 13. Peso de cada embrión producido por hembras de poblaciones con y sin depredadores de *Poeciliopsis baenschi*. Los promedios están ajustados por el efecto de la covariable "peso de la hembra". Las barras representan intervalos de confianza (95%).

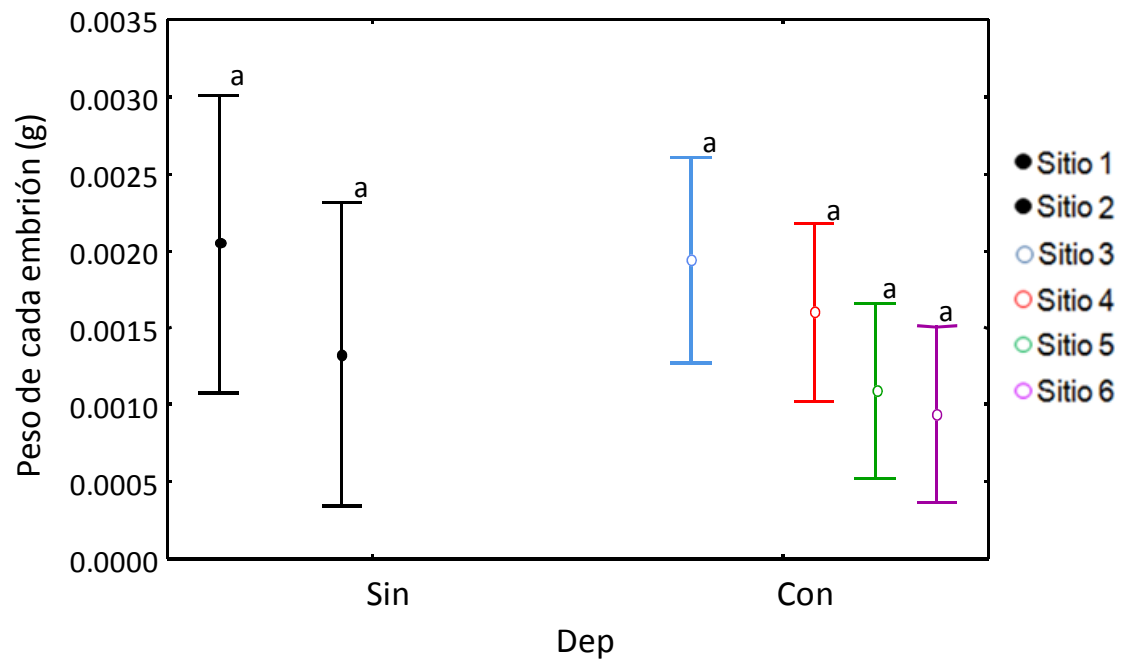


Figura 14. Peso de cada embrión en hembras de cada sitio de *Poeciliopsis baenschi*. Los promedios están ajustados por el efecto de la covariable "peso de la hembra". Las barras representan intervalos de confianza (95%). Los superíndices representan diferencias entre sitios.

Matrices de proyección poblacional

Las matrices de proyección poblacional mostraron diferencias entre sitios (tabla 13). Sin embargo dos patrones fueron consistentes en las seis poblaciones. Las tasas vitales más altas correspondieron a la permanencia en la misma categoría (diagonales principales en las matrices). La tasa vital más baja en todas las matrices fue el crecimiento de jóvenes a adultos grandes. Las dos matrices de los sitios sin depredación (sitios 1 y 2) no mostraron ninguna diferencia fundamental con las matrices correspondientes a los sitios con depredación (sitios 3, 4, 5 y 6).

Tabla 13. Matrices de proyección poblacional para seis poblaciones de *Poeciliopsis baenschi*. Estas matrices resumen las tasas vitales (crecimiento, permanencia y reproducción) que experimentan los individuos durante 5 semanas. Se presenta una matriz por cada sitio. Las matrices a y b corresponden al sitio 1 y sitio 2 (sitios sin depredación). Las matrices c, d, e y f corresponden a los sitios 3, 4, 5 y 6 (sitios con depredación).

a) Sitio 1. Río Purificación				b) Sitio 2. Río Chandiablo			
	J	A	B		J	A	B
J	0.486	0.240	0.486	J	0.398	0.156	0.302
A	0.155	0.550	0.000	A	0.127	0.558	0.000
B	0.014	0.089	0.742	B	0.011	0.090	0.725
c) Sitio 3. Río Cuзалapa				d) Sitio 4. Río Pilastón			
	J	A	B		J	A	B
J	0.461	0.118	0.224	J	0.088	0.055	0.160
A	0.15	0.509	0	A	0.029	0.359	0.000
B	0.012	0.082	0.45	B	0.002	0.058	0.593
e) Sitio 5. Río Coahuayana				f) Sitio 6. Río Armería			
	J	A	B		J	A	B
J	0.369	0.319	0.923	J	0.433	0.381	1.101
A	0.120	0.671	0.000	A	0.141	0.590	0.000
B	0.010	0.108	0.830	B	0.011	0.095	0.842

Las tasas de crecimiento poblacional (λ) también variaron entre poblaciones. En la figura 15 se puede observar λ para cada uno de los sitios. Los valores de λ para los dos sitios sin depredadores fueron similares y significativamente menores a uno. Una λ menor a uno indica un potencial decremento poblacional. Las poblaciones con depredador mostraron valores de λ contrastantes. Por un lado, las poblaciones 3 y 4 resultaron en los valores de λ más bajos de entre todas las poblaciones, significativamente menores a uno y similares entre sí. Por otro lado, las poblaciones 5 y 6 resultaron en los valores de λ más altos, no significativamente diferentes de la unidad y similares entre sí (figura 15). Una λ estadísticamente igual a uno indica aparente equilibrio demográfico. Cabe señalar aquí que, aunque ninguna población tuvo un valor de λ significativamente mayor a uno, este resultado hubiera indicado un potencial de crecimiento poblacional.

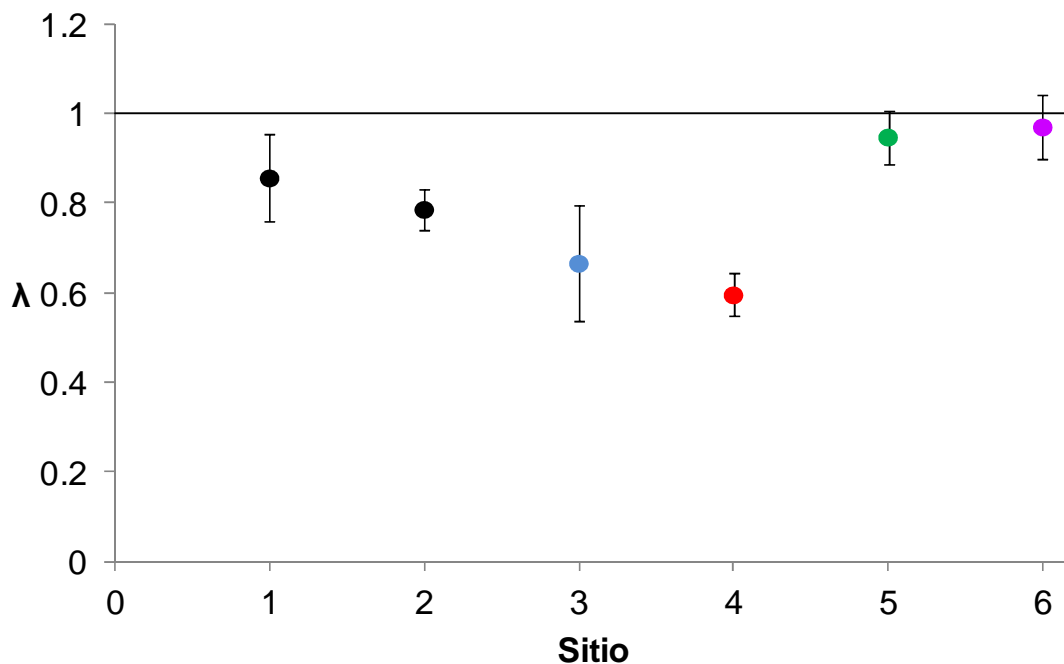


Figura 15. Tasa de crecimiento poblacional (λ) para seis poblaciones de *Poeciliopsis baenschi*. Las barras de error representan intervalos de confianza (95%). La línea horizontal representa el umbral entre crecimiento y decremento poblacional. Las poblaciones sin depredador (1 y 2) se presentan en negro.

Las matrices de elasticidades resumen la contribución (i.e. importancia) relativa de cada tasa vital a λ . A partir de estas matrices (tabla 14) se puede observar lo siguiente. (1) Las tasas vitales más importantes fueron considerablemente distintas entre sitios. (2) En general, la permanencia de los adultos grandes, fue la tasa más importante. La única excepción fue el sitio 3 (sitio con depredador), donde fue un proceso muy poco importante. De hecho, en este sitio 3 los adultos grandes experimentaron la mayor mortalidad comparada con el resto de los sitios (figura 5). (3) En contraste en este sitio 3, las tasas vitales más importantes fueron la permanencia de jóvenes y de adultos pequeños, el crecimiento de jóvenes a adultos pequeños, y la contribución de adultos pequeños a jóvenes (por medio de fecundidad y supervivencia de neonatos). (4) Los dos sitios sin peces depredadores de la familia Cichlidae (sitios 1 y 2) tuvieron matrices de elasticidad distintas. En el sitio 1, en general las permanencias son los procesos con mayor contribución relativa a λ , sobre todo la permanencia de los adultos grandes. En el sitio 2, los procesos más importantes son la permanencia de adultos grandes, la contribución de adultos grandes a jóvenes y el crecimiento de éstos a adultos grandes. (5) El sitio 4 (sitio con depredadores) fue drásticamente distinto a los demás. La permanencia de adultos grandes es el proceso más importante, mientras que todas las demás tasas vitales tuvieron una importancia muy reducida (la permanencia de adultos grandes tuvo una importancia relativa de 0.988). Este sitio 4 corresponde al sitio con la mayor mortalidad en jóvenes y en adultos pequeños (figura 5). (6) Las matrices de elasticidad de los sitios 5 y 6 fueron muy similares. Las tasas vitales más importantes en estos dos sitios con depredadores fueron la permanencia de adultos grandes, la contribución de adultos grandes a jóvenes y el crecimiento de jóvenes a adultos grandes.

Tabla 14. Matrices de elasticidad para seis poblaciones de *Poeciliopsis baenschii*. Estas matrices resumen la contribución relativa de cada tasa vital a λ . Se presenta una matriz por cada sitio. Las matrices a y b corresponden a los sitios 1 y 2 (sitios sin depredación). Las matrices c, d, e y f corresponden a los sitios 2, 4, 5 y 6 (sitios con depredación). En negritas se resaltan las elasticidades de mayor valor.

a) Sitio 1. Río Purificación			b) Sitio 2. Río Chandiablo				
	J	A	B		J	A	B
J	0.135	0.034	0.069	J	0.032	0.010	0.156
A	0.087	0.156	0.000	A	0.047	0.014	0.000
B	0.016	0.053	0.448	B	0.120	0.037	0.584

c) Sitio 3. Río Cuзалapa			d) Sitio 4. Río Pilastón				
	J	A	B		J	A	B
J	0.184	0.186	0.079	J	<0.001	<0.001	0.006
A	0.226	0.229	0.000	A	<0.001	<0.001	0.000
B	0.039	0.040	0.017	B	0.006	<0.001	0.988

e) Sitio 5. Río Coahuayana			f) Sitio 6. Río Armería				
	J	A	B		J	A	B
J	0.048	0.025	0.179	J	0.062	0.022	0.191
A	0.087	0.046	0.000	A	0.072	0.025	0.000
B	0.117	0.062	0.437	B	0.141	0.050	0.435

Al analizar las elasticidades por categoría de tamaño (tabla 15) resaltan los siguientes patrones. (1) La categoría de tamaño que hizo una mayor contribución a λ fueron los adultos grandes, con excepción del sitio 3. (2) En este sitio 3 (sitio con depredador) los adultos grandes hicieron una contribución muy baja (0.096), mientras que los jóvenes y adultos pequeños fueron muy importantes (tabla 15). Este patrón coincide con la alta mortalidad de adultos observada en el sitio 3 (donde se observa una mayor mortalidad de los adultos que de los jóvenes; figura 5). (3) Los dos sitios sin depredación (sitios 1 y 2) fueron distintos una vez más. En el sitio 1 los adultos grandes tuvieron la mayor elasticidad, seguidos de los adultos pequeños y jóvenes. Estas últimas dos categorías tuvieron elasticidades parecidas (valores). En el sitio 2, los adultos grandes también tuvieron la mayor elasticidad, pero los adultos pequeños tuvieron una elasticidad notablemente baja (valor). (4) De nueva cuenta, el sitio 4 tuvo valores drásticamente diferentes en las elasticidades por categoría de tamaño. De hecho la única categoría con un valor considerable de elasticidad fueron los adultos grandes (0.988). Este patrón es consistente con la alta mortalidad observada en este sitio en los jóvenes y adultos pequeños (figura 5). Los sitios 5 y 6 (sitios con depredador) tuvieron una vez más elasticidades en las categorías de tamaño muy similares, con la mayor elasticidad en los adultos grandes, seguida de los jóvenes y finalmente de los adultos pequeños.

Tabla 15. Contribución relativa (elasticidades) de cada categoría de tamaño a λ en seis poblaciones de *Poeciliopsis baenschi*. La suma de la contribución de las tres categorías es igual a 1.

Categoría	Sitio 1. Río Purificación	Sitio 2. Río Chandiablo	Sitio 3. Río Cuzalapa	Sitio 4. Río Pilastón	Sitio 5. Río Coahuayana	Sitio 6. Río Armería
Jóvenes	0.239	0.198	0.449	0.006	0.252	0.276
Adultos pequeños	0.243	0.061	0.455	<0.001	0.133	0.097
Adultos grandes	0.518	0.741	0.096	0.994	0.616	0.627

Las elasticidades por proceso demográfico (permanencia, crecimiento y fecundidad) demuestran que el proceso demográfico más importante en todas las poblaciones fue el de permanencia (tabla 16). Sin embargo, surgieron ciertas diferencias interesantes entre sitios. Estas diferencias se pueden observar gráficamente en el triángulo demográfico (figura 16). (1) La posición del sitio 4 (sitio con depredador), en el triángulo demográfico fue la más extrema. De hecho se ubicó justo en el vértice de la permanencia, lo que indica que este proceso determinó totalmente el valor de λ . (2) Otro sitio con depredación (sitio 3) tuvo una posición relativamente extrema en el triángulo, pero opuesta a la del sitio 4 (figura 16). Este sitio dos tuvo el menor valor de elasticidad para la permanencia, mientras que tuvo los valores más altos de elasticidad para la fecundidad y el crecimiento. (3) Los sitios sin depredación (sitios 1 y 2) tienen una posición cercana en el triángulo demográfico (i.e. cada proceso tiene una contribución similar a λ). Sin embargo, el sitio 2 tuvo una contribución ligeramente más alta del crecimiento y de la fecundidad (tabla 16). (4) Los sitios 5 y 6 tienen una posición casi igual dentro del triángulo (figura 16).

Tabla 16. Contribución relativa (elasticidades) de cada proceso demográfico a λ en seis poblaciones de *Poeciliopsis baenschi*. La suma de la contribución de los tres procesos es igual a 1.

Proceso	Sitio 1. Río Purificación	Sitio 2. Río Chandiablo	Sitio 3. Río Cuzalapa	Sitio 4. Río Pilastón	Sitio 5. Río Coahuayana	Sitio 6. Río Armería
Permanencia	0.740	0.631	0.430	0.988	0.531	0.523
Crecimiento	0.157	0.203	0.305	0.006	0.265	0.263
Fecundidad	0.103	0.166	0.265	0.006	0.204	0.213

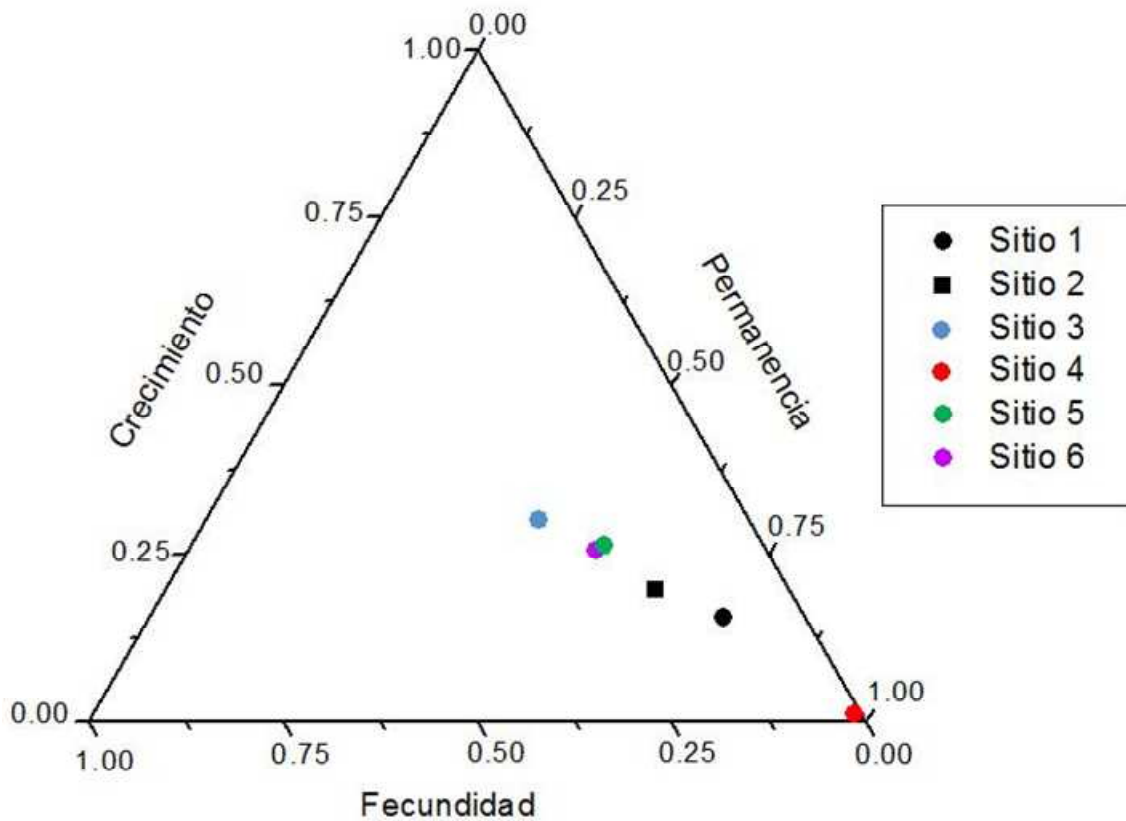


Figura 16. Triángulo demográfico para 6 poblaciones de *Poeciliopsis baenschi*. Cada eje representa la elasticidad de λ a un proceso demográfico (permanencia, crecimiento y fecundidad). Los sitios sin depredación se presentan en negro.

VII. Discusión

Se encontró que existe una influencia de la depredación sobre las características de historias de vida y la dinámica poblacional de *Poeciliopsis baenschi*. Esto significa que ante esta presión selectiva (depredación) las poblaciones de *P. baenschi* que habitan sitios con peces depredadores de la familia Cichlidae tienen características de historias de vida y dinámica poblacional distintas a las poblaciones de *P. baenschi* que habitan sitios sin estos depredadores. Específicamente, se encontraron claras diferencias en algunas estimaciones demográficas (probabilidad de supervivencia) y en caracteres asociados a la fecundidad. En las matrices de proyección poblacional, en la tasa de crecimiento poblacional (λ) y en las estimaciones de elasticidades (contribución relativa de tasas vitales, de procesos demográficos y de categorías de tamaño a λ) las diferencias fueron poco evidentes. A continuación se discute cada resultado en el contexto de las predicciones planteadas en este trabajo.

Probabilidad de supervivencia

El resultado esperado para este parámetro demográfico era que sitios con presencia de otros peces depredadores tuvieran una menor tasa de supervivencia (Φ) que sitios sin presencia de estos depredadores. Los resultados muestran que sí hubo diferencias en la probabilidad de supervivencia (Φ) entre sitios y que esta diferencia dependió de la categoría de tamaño. En una escala más fina, no se pudo distinguir si la Φ fue distinta entre todos los sitios o solo entre los sitios con depredación (i.e. los sitios sin depredación son iguales entre sí pero distintos de los sitios con depredación, que a su vez, son distintos entre sí). Esto último indica que sí existe un efecto de la depredación, pero que este factor actúa de manera distinta en cada sitio, posiblemente debido a que la

intensidad de la depredación y a que los tamaños que consumen estos depredadores fueron diferentes entre poblaciones. Este resultado es consistente con el observado en el guppy *Poecilia reticulata* donde la supervivencia en sitios con depredación es menor y más variable que en sitios sin depredación (Bronikowsky et al. 2002).

Los resultados muestran que de las cuatro poblaciones con depredación, una (sitio 6) no fue diferente en supervivencia que los sitios sin depredación. Las poblaciones de los sitios 4 y 5 tuvieron menor supervivencia en las categorías de tamaño más pequeñas en comparación con los sitios sin depredación. En contraste, la población 3 tuvo mayor mortalidad en las tallas más grandes. Esto indica que hubo una depredación selectiva distinta en cada sitio (i.e. los depredadores preferían peces de distintas categorías de tamaño en las diferentes poblaciones). Este resultado también se ha observado en *P. reticulata*, donde poblaciones que coexisten con el mismo depredador tienen una mortalidad diferencial en las categorías de tamaño entre sitios (Reznick 1996; Bronikowsky et al. 2002).

Los resultados muestran que de los cuatro sitios con depredación, tres experimentan mayor mortalidad en las categorías de tamaño menores. Esto podría explicarse por la conducta selectiva del depredador, que podría estar consumiendo tallas pequeñas. El depredador potencial que coexiste con *P. baenschi* es la tilapia azul *Oreochromis aureus*. Se ha observado que este cíclido depreda peces de tamaño pequeño (Jiménez-Badillo & Nepita-Villanueva 2000). Sin embargo, en uno de los sitios con depredación se encontró que los peces de categorías de tamaño mayores experimentaron una mayor mortalidad. Este resultado se podría deber a que la preferencia de ciertas tallas por parte del depredador cambia entre sitios. Esto se ha observado en poblaciones de *Poecilia reticulata* que coexisten con otro pez depredador de la familia Cichlidae. Este depredador

en general consume peces de tallas mayores, aunque se encontraron algunas poblaciones en las que consume las tallas pequeñas (Bronikowsky et al. 2002).

De estos resultados se puede concluir que los depredadores tuvieron un impacto sobre la supervivencia. Sin embargo, la intensidad de depredación y la selección de fenotipos por parte de los depredadores fueron distintas entre sitios. Estas diferencias en intensidad de depredación y selección de fenotipos por parte de los depredadores se pueden deber a las diferencias entre los sitios con depredación (como el volumen de agua en la poza, si esta pertenece a un río o a un arrollo u otras características como podría ser la topografía de cada sitio; ver tabla 1). Otra posible causa de la distinta intensidad y selectividad del depredador (*Oreochromis aureus*) entre sitios es que el número poblacional y la estructura poblacional del depredador es distinta entre sitios (ver abundancia relativa; tabla 1).

Debido a esta diferencia de intensidad y de depredación selectiva, se esperaría que las características de historias de vida hayan respondido de manera diferente en cada sitio.

Probabilidad de transición

El resultado esperado para este parámetro demográfico era que sitios con presencia de otros peces depredadores tuvieran una mayor probabilidad de transición de una categoría a otra (Ψ) que sitios sin presencia de estos depredadores. Esto significaría que los peces de estos sitios tienen un crecimiento acelerado potencialmente favorecido por el alto riesgo de morir. Los resultados muestran que no existieron diferencias en Ψ entre poblaciones. Esto significa que no hubo un crecimiento más acelerado en sitios con depredación. Este resultado es contrario al que se ha visto en otros sistemas, por ejemplo, en *Brachyrhaphis rhabdophora* se ha observado que los individuos de sitios con

depredación tienen tasas de crecimiento mayores que los sitios sin peces depredadores (Johnson & Zúñiga-Vega 2009).

En general, la teoría de historias de vida sugiere que especies o poblaciones con alta mortalidad evolucionan ciclos de vida rápidos (Promislow & Harvey 1990; Sterns 1992).

Por ciclo de rápido se entiende alta fecundidad, madurez temprana y crecimiento acelerado. Los resultados con *Poeciliopsis baenschi* indican que la alta mortalidad no necesariamente favorece estos tres componentes de la adecuación de forma similar.

Específicamente no parece estar generando crecimiento corporal acelerado.

Talla a la madurez

La talla y la edad a la madurez son características de historias de vida que tienden a cambiar fácilmente en respuesta a presiones de selección locales. Esta expectativa se basa en que un pequeño cambio en la madurez usualmente tiene un fuerte impacto en la adecuación (Sterns 1992; Roff 2002). Por lo tanto, el resultado esperado para esta característica era que en sitios con depredación la talla a la madurez fuera significativamente menor que en sitios sin depredación. Sin embargo, no se encontraron diferencias en esta característica entre los sitios con depredación y los sitios sin depredación. El promedio de talla a la madurez con presencia de peces depredadores fue igual a 20.15, mientras que este promedio para sitios sin estos peces fue de 21.1. Este resultado contrasta con lo encontrado en otros peces poecílidos, en los cuales los peces que habitan sitios con depredación tienen una menor talla a la madurez (e.g. *Poecilia reticulata*; Reznick & Endler 1982; Reznick et al 1997, *Brachyrhaphis rhabdophora*; Johnson & Belk 2001; Johnson & Zúñiga-Vega 2009, *Brachyrhaphis episcopi*; Jennions 2002). Más aún, en otros sistemas se ha encontrado la misma respuesta ante la misma

presión selectiva: menor talla a la madurez bajo alta mortalidad (e.g. el roedor *Cavia magna*; Kraus et al. 2005 y el mosquito *Aedes aegypti*; Agnew et al. 2002).

Sin embargo, sí hay variación entre poblaciones en la talla a la madurez. ¿Qué factores promueven estas diferencias entre sitios? Esta pregunta puede guiar investigaciones futuras con la especie. Entre los factores que podrían determinar también la talla a la madurez están la cantidad de recursos, la competencia intraespecífica, la estocasticidad ambiental o incluso puede haber un efecto de la temporada (Stearns & Koella 1986).

Superfetación

La superfetación se define como la capacidad de una hembra de llevar internamente dos o más camadas de embriones en distintos estadios de desarrollo (Turner 1937; Zúñiga-Vega et al. 2010). En este caso, el resultado esperado era que sitios con presencia de peces depredadores de la familia Cichlidae tuvieran un mayor nivel de superfetación (i.e. más puestas por hembra) que sitios sin depredación. Se encontraron diferencias claras que muestran que los sitios con depredación tienen más superfetación, en comparación con los sitios sin depredación. Por lo tanto, se cumplió la predicción planteada.

¿Por qué cuando hay mayor mortalidad se favorecería mayor superfetación? Una de las respuestas observadas en poecílicos ante la presión selectiva causada por la depredación es la de generar más progenie (Reznick & Endler 1982; Johnson & Belk 2001; Jennions 2002). Hay evidencia que indica que la superfetación incrementa la tasa reproductiva, lo que se traduce en producción de más progenie (Burley 1980). Esto ocurriría si la superposición de puestas (superfetación) permite producir más crías por unidad de tiempo. De esta forma, un mayor nivel de superfetación podría compensar la alta

mortalidad y por lo tanto favorecerse en sitios con mayor depredación. De hecho una de las hipótesis que explican la evolución de la superfetación sugiere que ésta incrementa las tasas reproductivas (Zúñiga-Vega et al. 2010). El resultado con *P. baenschi* aporta evidencias a favor de esta hipótesis. Poblaciones bajo una presión selectiva que favorece fenotipos que produzcan una mayor progenie, tienen una mayor tasa de superfetación. *Heterandria formosa* (otro poecílido) experimenta altas tasas de mortalidad adulta, y este fenómeno se ha interpretado como el responsable del alto nivel de superfetación que exhibe la especie (hasta ocho camadas simultáneas; Travis et al. 1987).

Esfuerzo reproductivo y tamaño de camada

En ambientes donde hay una mortalidad alta y no predecible se favorecen fenotipos que asignan más recursos a la reproducción y que producen más progenie. Debido a que la presencia de depredadores corresponde a este tipo de ambientes, se esperaría que sitios bajo esta presión selectiva favorezcan en las presas un mayor esfuerzo reproductor y un mayor tamaño de camada. En este caso, el esfuerzo reproductor se tomó como la suma del peso seco de todas las camadas dentro de una hembra. Para el tamaño de camada se tomo un promedio del número de embriones que tenía cada camada dentro de una hembra.

Los resultados muestran que sí hubo diferencias tanto en el esfuerzo reproductor como en el tamaño de la camada. Los peces que habitan sitios con depredación tuvieron un mayor esfuerzo reproductor y un mayor tamaño de camada. Esta respuesta coincide con lo observado en otros poecílidos bajo la misma presión selectiva (e.g. *Poecilia reticulata*; Reznick & Endler 1982, *Brachyrhaphis rhabdophora*; Johnson & Belk 2001, *Brachyrhaphis episcopi*; Jennions 2002). Estos resultados, junto con el resultado del

grado de superfecundación, indican que las poblaciones de *P. baenschi* que coexisten con depredadores producen más prole (por medio de camadas con más embriones y mayor superposición de camadas) y tienen un mayor esfuerzo reproductor que sitios sin depredadores.

Tamaño del embrión

En una gran variedad de grupos taxonómicos, la producción de más prole está asociada con embriones de menor tamaño (Smith & Fretwell, 1974; Stearns, 1992). Por lo tanto, en poblaciones que coexisten con depredadores se esperarían camadas grandes de embriones pequeños. En este caso los resultados mostraron que sí hubo diferencias en el tamaño de las camadas, por lo tanto, se esperaba que hubiera diferencias en el tamaño del embrión. Sin embargo, no hubo diferencias en el tamaño individual de los embriones entre ambientes con depredación y sin depredación. Cabe resaltar que tampoco hubo diferencias entre sitios. Este resultado, contrasta con el encontrado en otras poblaciones de poecílicos que sí tienen diferencias entre sitios en el tamaño individual de los embriones (Reznick & Endler; 1982, Reznick *et al.* 1996; Johnson & Belk 2001; Jennions 2002; Bashey 2008; Riesch *et al.* 2010a,b). Sin embargo, hay un resultado parecido en *Poecilia butleri*, donde no se encontraron diferencias en el peso del embrión entre sitios, a pesar de que sí se encontraron diferencias en el número de embriones (Zúñiga-Vega *et al.* 2011).

Otro resultado destacable es que el peso del embrión tampoco varió dependiendo del peso de la hembra (i.e. hembras de tallas mayores no producen embriones más grandes). El hecho de que el peso del embrión no cambie entre ambientes (con y sin depredador), ni entre sitios, ni cambie dependiendo del peso de la hembra indica que éste es un

carácter muy poco variable. Por lo tanto, puede haber una restricción genética que impida que este carácter se modifique a pesar de haber presiones selectivas. Alternativamente puede haber selección estabilizadora sobre este carácter entre todas las poblaciones de *P. baenschi*. Finalmente, el peso del embrión tampoco se modificó dependiendo del estadio de desarrollo. Por lo tanto *Poeciliopsis baenschi* exhibe una matrotrofia moderada (los embriones mantienen un peso constante durante el desarrollo debido a que la hembra les provee de cierta cantidad de nutrientes para contrarrestar los costos metabólicos del desarrollo; Wourms *et al.* 1988; Reznick *et al.* 2002; Riesch *et al.* 2010c).

Tasas de crecimiento poblacional

En sitios donde no hay una alta mortalidad ocasionada por factores externos como depredadores, parásitos o eventos catastróficos naturales (mortalidad extrínseca), la principal causa de mortalidad es la competencia intraespecífica (mortalidad intrínseca; Gotelli 2008). Los resultados de este tipo de competencia son recursos muy limitados que no permiten producir mucha descendencia y, por lo tanto, el número de individuos en las poblaciones no cambia a lo largo del tiempo. Por lo mismo, las poblaciones que se encuentran en un equilibrio mediado por la competencia intraespecífica, no tienen crecimiento ni decremento poblacional (se encuentran alrededor de su capacidad de carga). En este sentido, se esperaría que sitios mediados por mortalidad intrínseca y alta competencia intraespecífica tengan una tasa de crecimiento poblacional (λ) igual a uno. Esta tasa significa que la población no crece ni decrece. En contraste, en sitios donde la principal causa de muerte es extrínseca (como es el caso de la depredación), las poblaciones no pueden llegar a su equilibrio poblacional debido a que el alto número de muertes las mantiene muy por debajo de su capacidad de carga. Por lo tanto siempre hay

recursos relativamente abundantes y las poblaciones que habitan estos sitios tienen un potencial de crecimiento poblacional mayor a uno (Gotelli 2008). Como la depredación es considerada una de las principales fuentes de mortalidad extrínseca, se esperaría que los sitios con depredación tuvieran una λ mayor a uno. En resumen los resultados esperados eran que en sitios sin depredación tuvieran una λ igual a uno y menor que en los sitios con depredación donde se esperarían valores de λ mayores a uno.

Los resultados no coincidieron totalmente con lo esperado. Dos de los sitios con depredación (sitios 5 y 6) tuvieron los valores de λ más altos. Sin embargo, no fueron significativamente distintos de la unidad aún a pesar de que se esperaba que fueran significativamente mayores a uno. Todos los demás sitios tuvieron tasas de crecimiento poblacional significativamente por debajo de uno. Los dos sitios sin depredación (sitios 1 y 2) tuvieron valores de λ prácticamente iguales. Notablemente, los otros dos sitios con depredación (sitios 3 y 4) exhibieron los menores valores de λ .

De estos resultados el patrón más notable está en los sitios 3 y 4 que tuvieron las menores tasas de crecimiento poblacional. Estas dos poblaciones corresponden a las que experimentaron las mortalidades más diferentes con respecto al resto de los sitios y, además, contrastantes entre sí (figura 5). En el sitio 3 las categorías de tamaño más grandes tienen una mayor mortalidad que las categorías de tamaño más pequeñas, presumiblemente porque los depredadores prefieren consumir a los adultos. Este patrón es contrario al del resto de las poblaciones, lo cual pudo tener un efecto negativo sobre λ . El sitio 4 experimentó una mortalidad mucho mayor en todas las categorías que el resto de los sitios, sobre todo en los jóvenes. Esta alta mortalidad temprana puede ser la causa de que la población tenga un notorio potencial de decremento.

Hay que destacar que los estimados obtenidos de λ , corresponden únicamente a los periodos en los cuales se llevo a cabo el estudio (algunos meses durante la temporada seca). Así que los resultados que se obtuvieron resumen la tasa de crecimiento poblacional solamente durante esos meses. Es muy probable que la tasa de crecimiento poblacional varíe temporalmente, tal como se ha observado en muchas poblaciones de distintos grupos taxonómicos (Coulson et al. 2002). Por lo tanto, es necesario un estudio más largo para poder incluir toda la variabilidad temporal en la dinámica de las poblaciones.

Elasticidades

En poblaciones de *Poeciliopsis baenschi* que habitan sitios sin presencia de peces depredadores de la familia Cichlidae el resultado esperado era que los procesos más importantes fueran las permanencias (supervivencia). Lo anterior debido a que, dada la baja mortalidad, potencialmente se ha llegado a la capacidad de carga. Por lo tanto, se favorece la supervivencia de las tallas adultas, hay poca importancia de la fecundidad y poca importancia del crecimiento. En cambio, en las poblaciones que habitan sitios con presencia de estos depredadores se esperaba que los procesos más importantes fueran el crecimiento y la fecundidad. Esto debido a que alta mortalidad favorece ciclos de vida rápidos con alta inversión en el crecimiento corporal y en la producción de crías (Promislow & Harvey 1990).

En general los resultados de elasticidades muestran que los sitios con depredación sí tuvieron una mayor importancia relativa de los procesos de crecimiento y fecundidad en comparación con los sitios sin depredación. Esto se observa en tres de los cuatro sitios con depredación (sitios 3, 5 y 6). La excepción fue el sitio 4. Este sitio tuvo un resultado

extremo debido a que prácticamente una sola tasa vital determinó a λ . Esta tasa vital fue la permanencia de los adultos grandes. Este resultado puede deberse a la gran mortalidad que existe en este sitio (especialmente sobre los jóvenes y los adultos pequeños; figura 5). Se ha observado que la supervivencia de los adultos es el proceso demográfico más importante en las especies y poblaciones con gran mortalidad en las fases tempranas de desarrollo y/o en las tallas pequeñas (Begon et al. 1992).

De manera particular un resultado destacable es que los sitios 5 y 6 (sitios con depredación) tuvieron resultados prácticamente idénticos en la importancia relativa de tasas vitales, procesos y categorías. Hay que recalcar que estos dos sitios fueron los únicos con una λ no distinta a 1. Los sitios sin depredación (sitios 1 y 2) tuvieron resultados similares, sin embargo éstos no tuvieron el grado de similitud como el observado en los sitios 5 y 6. El sitio 3 (también con depredación), tuvo la mayor importancia de crecimiento y de fecundidad comparado con el resto de los sitios. Esto se puede deber a que este sitio experimentó un patrón de mortalidad contrario al resto de los sitios (i.e. en este sitio las categorías de talla mayores sufrieron mayor mortalidad comparadas con las categorías de tallas menores). Este último resultado se explica una vez más, porque alta mortalidad en tallas grandes favorece alta inversión en crecimiento y reproducción (Stearns 1992).

Estos resultados coinciden con los observados en otros poecílicos. Tanto en *Poecilia reticulata* y en *Brachyrhaphis rhabdophora* los peces que habitan sitios con depredación tienen una mayor importancia relativa del crecimiento y una menor importancia de las permanencias comparados con sitios con depredación. En *P. reticulata* se observó que la fecundidad es ligeramente menos importante en sitios con depredación, este resultado es contrario al observado en *B. rhabdophora* y al observado en este estudio con *Poeciliopsis baenschi* (Bronikowsky et al. 2002; Johnson & Zúñiga-Vega 2009). Sin

embargo en general, independientemente del tipo de ambiente (con o sin depredación) la fecundidad en los poecílicos es el proceso demográfico menos importante para λ (Bronikowsky et al. 2002; Richardson 2005; Johnson & Zúñiga-Vega 2009).

Otras fuentes de variación

En general los resultados muestran que hubo diferencias en algunas características de historias de vida y en la dinámica poblacional de *Poeciliopsis baenschii* entre sitios con depredación y sitios sin depredación. Sin embargo existen otros factores, además de la depredación, que podrían explicar estos resultados. La cantidad de recursos, las características físicas de cada sitio, las interacciones con otras especies y la calidad del agua podrían causar las diferencias observadas (Alo & Turner 2005; McKellar & Hendry 2011). Por ejemplo, en el sitio 4 los jóvenes sufrieron de una mortalidad notablemente alta. Alta competencia entre jóvenes de otras especies existentes en este sitio también pudieron haber ocasionado esta alta mortalidad. En el sitio 2, los adultos grandes sufrieron también alta mortalidad. Si la disponibilidad de recursos (alimento) es relativamente baja en este sitio, los adultos reproductivos tendrían justamente una elevada probabilidad de morir.

Particularmente un efecto temporal podría explicar algunas de las diferencias que se obtuvieron. Se ha demostrado cierta variación temporal en características demográficas de peces poecílicos (Suárez et al. 2009). Hay que recordar que cuatro de los seis sitios de estudio se trabajaron durante el 2009, mientras que los otros dos durante el 2010.

Notoriamente, los sitios en los que se trabajó en el 2010 (sitios 5 y 6) muestran diferencias constantes y similares con el resto de los sitios en los que se trabajó en 2009 (1, 2, 3, 4).

Por lo cual, estas diferencias podrían deberse a un efecto anual. Sin embargo, uno de los

supuestos de este trabajo es que la variación entre años es notablemente menor en comparación con la variación entre sitios. Desde luego, es muy necesario comprobar este supuesto en futuros estudios a través del análisis temporal de las historias de vida y la demografía de *P. baenschi*.

VIII. Conclusiones

En general sí se observaron diferencias en algunas características de historias de vida y dinámica poblacional entre poblaciones de *Poeciliopsis baenschi* que habitan sitios con presencia de peces depredadores de la familia Cichlidae y poblaciones en las que estos depredadores no ocurren. Estas diferencias coinciden con las observadas en otros poecílicos como *Poecila reticulata*, *Brachyrhaphis rhabdhophora* y *Brachyrhaphis episcopi* (Reznick & Endler 1982; Reznick 1996; Johnson & Belk 2001; Bronikowsky 2002; Jennions & Telford 2002; Jennions et al. 2006; Johnson & Zúñiga-Vega 2009). Sin embargo, no se encontraron diferencias en otras características. A continuación se presenta una lista de las predicciones que sí se cumplieron y las predicciones que no se cumplieron.

Las predicciones que se cumplieron fueron las siguientes:

- Los sitios con depredación tuvieron una menor probabilidad de supervivencia que los sitios sin depredación.
- Los sitios con depredación tuvieron un mayor grado de superfecundación que los sitios sin depredación.
- Los sitios con depredación tuvieron un mayor esfuerzo reproductor que los sitios sin depredación.
- Los sitios con depredación tuvieron camadas con más embriones.
- Los sitios con depredación tuvieron una mayor importancia relativa del crecimiento y la fecundidad para la tasa de crecimiento poblacional en comparación con sitios sin depredación.

Las predicciones que no se cumplieron fueron las siguientes:

- No hubo diferencias entre sitios en la probabilidad de transitar de una categoría de tamaño a otra.
- No hubo diferencias entre sitios con y sin depredación en la talla a la madurez.
- No hubo diferencias entre sitios en el peso promedio del embrión.

Estos resultados muestran que características de historias de vida y la dinámica poblacional de *Poeciliopsis baenschii* bajo la presión selectiva “depredación” respondieron de igual manera que en otros poecílidos (*Poecila reticulata*, *Brachyrhaphis rhabdhophora* y *Brachyrhaphis episcopi*; Reznick & Endler 1982; Reznick 1996, Johnson & Belk 2001; Bronikowsky 2002; Jennions & Telford 2002; Jennions et al. 2006; Johnson & Zúñiga-Vega 2009). Esto nos indica la existencia de convergencia ecológica y evolutiva en este tipo de atributos en peces vivíparos.

IX. Literatura citada

Agnew P, Hide M, Sidobre C, Michalakis Y. 2002. A minimalist approach to the effects of density-dependent competition on insect life-history traits. *Ecological Entomology* 27:396-402.

Akaike H. 1973. Information theory and the maximum likelihood principle. In 2nd International Symposium on Information Theory, Tsahkadsor, Armenia, USSR. Edited by Petrov N, Csádki F. Ed. Akadémiai Kiadó. Budapest, Hungary. 267-281.

Alo D, Turner TF. 2005. Effects of habitat fragmentation on effective population size in the endangered Rio Grande silvery minnow. *Conservation Biology* 19:1138-1148.

Arcese P, Smith JN, Hatch MI. 1996. Nest predation by cowbirds and its consequences for passerine demography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:4608-4611.

Arthur W. 2000 Intraspecific Variation in Developmental Characters: The Origin of Evolutionary Novelties. *American Zoologist* 40:811-818.

Bashey F. 2008. Competition as a selective mechanism for larger offspring size in guppies. *Oikos* 117:104-113.

Begon M, Mortimer M, Thompson DJ. 1992. *Population Ecology*. Editorial Blackwell Science. Cambridge, GB. 256p.

Begon M, Harper JL, Townsend CR. 2006. *Ecology: individuals, populations and communities*. Ed. Malden, Massachusetts, USA. 1068p.

Britton RH, Moser ME. 1982. Size specific predation by herons and its effect on the sex-ratio of natural populations of the mosquito fish *Gambusia affinis* baird and girard. *Oecologia* 53:146-151.

Bronikowski AM, Clark ME, Rodd FH, Reznick DN. 2002. Population-dynamic consequences of predator-induced life history variation in the guppy. *Ecology* 83:2194–2204.

Brooks DR, McClennan DA. 1991. *Phylogeny, ecology, and behavior: a research program in comparative biology*. Ed. University of Chicago Press. Chicago, Illinois, EE.UU. 441pp.

Brownie C, Hines JE, Nichols JD, Pollock KH, Hestbeck JB. 1993. Capture-recapture studies for multiple strata including non-Markovian transitions. *Biometrics* 49:1173–1187.

Burley N. 1980. Clutch overlap and clutch size: alternative and complementary reproductive tactics. *American Naturalist* 115:223-246.

Burnham KP, Anderson DR. 2002. *Model selection and multimodal inference*. Editorial Springer. Nueva York, Nueva York, EE.UU.

Caswell H. 2001. *Matrix population models. Construction, analysis, and interpretation*. Ed. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts, USA. 722p.

Chapman LJ, Kramer DL. 1991. The consequences of flooding for the dispersal and fate of poeciliid fish in an intermittent tropical stream. *Oecologia* 87:299-306.

Charnov EL, Turner TF, Winemiller KO. 2001. Reproductive constraints and the evolution of life histories with indeterminate growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:9460-9464.

Christensen R. 2002. *Plane Answers to Complex Questions: The Theory of Linear Models*. Ed. Springer. New York, USA. 496p.

Claessen D, Van-Oss C, de Ross AM, Persson L. 2002. The impact of size-dependent predation on population dynamics and individual life history. *Ecology* 83:1660-1675.

Coulson T, Mace GM, Hudson E, Possingham H. 2001. The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 16:219-221.

Cousyn C, de Meester L, Colbourne JK, Brendonck L, Verschuren D, Volckaert F. 2001. Rapid, local adaptation of zooplankton behavior to changes in predation pressure in the

absence of neutral genetic changes. *Proceedings of the National Academy of Science* 98:6256-6260.

Crowl TA, Covich AP. 1990. Predator-Induced Life-History Shifts in a Freshwater Snail. *Science* 247:949-951.

Day T, Abrams PA, Chase JM. 2002. The role of size-specific predation in the evolution and diversification of prey life histories. *Evolution* 56:877-887.

de-Kroon H, Plaisier A, van Groenendael J, Caswell H. 1986. Elasticity: The Relative Contribution of Demographic Parameters to Population Growth Rate. *Ecology* 67:1427–1431.

de-Kroon H, van Groenendael J, Ehrlén J. 2000. Elasticities: A Review of Methods and Model Limitations. *Ecology* 81:607–618.

Ebert TA. 1998. *Plant and Animal Populations: Methods in Demography*. Ed. Academic-Press. California, USA. 312p.

Foster SA. 1999. The geography of behavior: an evolutionary perspective. *Trends in Ecology and Evolution*. 14: 190–194.

Gause GF. 1932. Experimental studies on the struggle for existence. *Journal of Experimental Biology* 9:389–402.

Gause, G.F. 1934. *The struggle for existence*. Ed. Williams & Wilkins. Maryland, USA. 312p.

Ghalambor CK, Reznick DN, Walker JA. 2004. Constraints on Adaptive Evolution: The Functional Trade-Off between Reproduction and Fast-Start Swimming Performance in the Trinidadian Guppy (*Poecilia reticulata*). *The American Naturalist* 164:38-50.

Gibson RN, Robb L, Wennhage H, Burrows MT. 2002. Ontogenetic changes in depth distribution of juvenile flatfishes in relation to predation risk and temperature on a shallow-water nursery ground. *Marine Ecology Progress Series* 229:233-244.

Gilliam JF, Fraser DF. 1987. Habitat Selection Under Predation Hazard: Test of a Model with Foraging Minnows. *Ecological Society of America* 68:1856-1862.

Gomes Jr, Monteiro LR. 2007. Size and fecundity variation in populations of *Poecilia vivipara* Block & Schneider (Teleostei; Poeciliidae) inhabiting an environmental gradient. *Journal of Fish Biology* 71:1799-1809.

Gotelli NJ. 2008. A primer of ecology. Ed. Sinauer associates. Massachusetts, USA. 265p.

Goswami MR, Bhattacharya U, Roy SS, Mallick CB, Talapatra S, Mukhopadhyay A. 2010. Effect of effluent from an oil blending industry on guppy fish, *Poecilia reticulata*: A bioassay approach. *Journal of Environment and Sociobiology* 7:113-120.

Haynes JL. 1995. Standardized classification of poeciliid development for life-history studies. *Copeia* 1995:147-154.

Hochberg ME, Michalakis YE, de Meeus T. 1992. Parasitism as a constraint on the rate of life-history evolution. *Journal of Evolutionary Ecology* 5:491-504.

Jennions MD, Telford SR. 2002. Life-history phenotypes in populations of *Brachyrhaphis episcopi* (Poeciliidae) with different predator communities. *Oecologia* 132:44-50.

Jennions MD, Wong BBM, Cowling A, Donnelly C. 2006. Life-history phenotypes in a live-bearing fish *Brachyrhaphis episcopi* living under different predator regimes: seasonal effects? *Environmental Biology of Fishes* 76: 211-219.

Jiménez-Badillo ML, Nepita-Villanueva MR. 2000. Espectro trófico de la tilapia *Oreochromis aureus* (Perciformes: Cichlidae) en la presa Infiernillo, Michoacán-Guerrero, México. *Revista de Biología Tropical* 48:487-494.

Joachim RD, Guill JM, Heins DC. 2003. Female Reproductive Life-History Traits of the Rock Darter, *Etheostoma rupestre*, from Flat Creek, Alabama. *American Midland Naturalist* 150:268-274.

Johansson J, Turesson H, Persson, A. 2004. Active selection for large guppies, *Poecilia reticulata*, by the pike cichlid, *Crenicichla saxatilis*. *Oikos* 105: 595-605.

Johnson JB, Belk MC. 2001. Predation environment predicts divergent life-history phenotypes among populations of the livebearing fish *Brachyrhaphis rhabdophora*. *Oecologia* 126:142-149.

Johnson JB, Zúñiga-Vega JJ. 2009. Differential mortality drives life-history evolution and population dynamics in the fish *Brachyrhaphis rhabdophora*. *Ecology* 90:2243-2252.

Johnson JB, Bagley JC. 2011. Ecological drivers of life-history divergence in Poeciliid fishes. In *Ecology and Evolution of Livebearing Fishes*. Edited by Evans J, Pilastro A, Schlupp I. Ed. University of Chicago Press, Illinois, USA. 38-49.

Kaliszewicz A, Johst K, Grimm V, Uchmanski. 2005. Predation effects on the evolution of life-history traits in a clonal oligochaete. *American Naturalist* 166:409–417.

Kats LB, Breeding JA, Hanson KM, Smith P. 1994. Ontogenetic Changes in California Newts (*Taricha torosa*) in Response to Chemical Cues from Conspecific Predators. *The North American Benthological Society* 13:321-325.

Kraus C, Thomson DL, Künkele J, Trillmic F. 2005. Living slow and dying young? Life-history strategy and age-specific survival rates in a precocial small mammal. *Journal of Animal Ecology* 74:171-180.

Kush J. 1993. Behavioural and morphological changes in ciliates induced by the predator *Amoeba proteus*. *Oecologia* 196:354-359.

Langerhans RB. 2008. Predictability of phenotypic differentiation across flow regimes in fishes. *Integrative & Comparative Biology* 48:750-768.

Lebreton JD, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR. 1992. Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals. A unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67-118.

Leips J, Travis J. 1999. The Comparative Expression of Life-History Traits and Its Relationship to the Numerical Dynamics of Four Populations of the Least Killifish. *Journal of Animal Ecology* 68:596-616.

Leskovar C, Oromi N, Sanuy D, Sinsch U. 2006. Demographic life history traits of reproductive natterjack toads (*Bufo calamita*) vary between northern and southern latitudes. *Amphibia-Reptilia* 27:365-375.

Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237–240.

MacArthur RH, Wilson EO. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Ed. Princeton University Press. New Jersey, USA. 224p.

Marsh-Matthews E, Deaton R. 2006. Resources and offspring provisioning: a test of the Trexler-DeAngelis model for matrotrophy evolution. *Ecology* 87:3014-3020.

Mattingly HT, Butler-IV MJ. 1994. Laboratory Predation on the Trinidadian Guppy: Implications for the Size-Selective Predation Hypothesis and Guppy Life History Evolution. *Oikos* 69:54-64.

Mayr E. 1963. *Animal species and Evolution*. Harvard University Press. Londres, Londres, Reino Unido.

McCollum SA, Leimberger JD. 1997. Predator-induced morphological changes in an amphibian: predation by dragonflies affects tadpole shape and color. *Oecologia* 109:615-621.

McKellar AE, Hendry AP. 2011. Environmental factors influencing adult sex ratio in *Poecilia reticulata*: laboratory experiment. *Journal of Fish Biology* 79:937-953.

Meffe GK, Snelson Jr FF. 1989. An ecological overview of Poeciliid fishes. In: *Ecology and evolution of livebearing fishes*. Edited by: Meffe G, Snelson F, Parenti L, Rauchenberger M, Constantz D, Angus R. Ed. Simon & Schuster. New Jersey, USA. 13-31

Mesterton-Gibbons M. 1993. Why demographic elasticities sum to one: a postscript to de Kroon et al. *Ecology* 74:2467–2468.

Miller RD, Minckley WL, Norris SM. 2005. *Freshwater fishes of Mexico*. Ed. The University of Chicago Press. Chicago, USA. 652p.

Murphy GI. 1968. Pattern in Life History and the Environment. *American Naturalist* 102:391-403.

Nichols JD, Sauer JR, Pollock KH, Hestbeck JB. 1992. Estimating Transition Probabilities for Stage-Based Population Projection Matrices Using Capture-Recapture Data. *Ecology* 73:306-312.

Partridge L, Harvey PH. 1988. The Ecological Context of Life History Evolution. *Science* 241:1449-1455.

Peckarsky BL, Taylor BW, McIntosh AR, McPeck MA, Lytle DA. 2001. Variation in mayfly size at metamorphosis as a developmental response to risk of predation. *Ecology* 82:740-757.

Promislow DEL, Harvey PH. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals. *Journal of Zoology* 220:417-437.

Reznick DN. 1982. The Impact of Predation on Life History Evolution in Trinidadian Guppies: Genetic Basis of Observed Life History Patterns. *Evolution* 36:1236-1250.

Reznick, DN, Endler JA. 1982. The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution* 36:160-172.

Reznick DN, Bryga H. 1987. Life-history evolution in guppies. 1. Phenotypic and genotypic changes in an introduction experiment. *Evolution* 41:1370-1385.

Reznick DN, Bryga H, Endler JA. 1990. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature* 346:357-359.

Reznick DN, Butler IV MJ, Rodd FH, Ross P. 1996. Life history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*). 6. Differential mortality as a mechanism for natural selection. *Evolution* 50:1651-1660.

Reznick DN, Bryant MJ, Bashey F. 2002. *r*- and *K*-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution. *Ecology* 83:1509-1520.

Reznick DN, Bryant M. 2007. Comparative long-term mark-recapture studies of guppies (*Poecilia reticulata*): differences among high and low predation localities in growth and survival. *Annales Zoologici Fennici* 44:152-160.

Richardson JML, Gunzburger MS, Travis J. 2005. Variation in predation pressure as a mechanism underlying differences in numerical abundance between populations of the poeciliid fish *Heterandria formosa*. *Oecologia* 147:596–605.

Riesch R, Tobler M, Plath M, Schlupp I. 2009. Offspring number in a livebearing fish (*Poecilia mexicana*, Poeciliidae): reduced fecundity and reduced plasticity in a population of cave mollies. *Environment Biology of Fishes* 84:89-94.

Riesch R, Plath M, Schlupp I. 2010a. Toxic hydrogen sulfide and dark caves: lifehistory adaptations in a livebearing fish (*Poecilia mexicana*, Poeciliidae). *Ecology* 91:1494–1505.

Riesch R, Plath M, García de León FJ, Schlupp I. 2010b. Convergent life-history shifts: toxic environments result in big babies in two clades of poeciliids. *Naturwissenschaften* 97:133–141.

Riesch R, Plath M, Schlupp I, Marsh-Matthews E. 2010c. Matrotrophy in the cave molly: an unexpected provisioning strategy in an extreme environment. *Evolutionary Ecology* 24:789–801.

Rodd FH, Reznick DN. 1997. Variation in the Demography of Guppy Populations: The Importance of Predation and Life Histories. *Ecology* 78:405-418.

Roff DA. 2002. *Life History Evolution*. Ed. Sinauer Associates. Massachusetts, USA. 527p.

Rosenthal H. L. 1952. Observations on reproduction of the poeciliid *Lebistes reticulatus* (Peters). *Biology Bulletin* 102: 30-38.

Schaefer JF, Heulett ST, Farrell TM. 1994. Interactions between Two Poeciliid Fishes (*Gambusia holbrooki* and *Heterandria formosa*) and Their Prey in a Florida Marsh. *Copeia* 1994:516-520 .

Schoenherr AA. 1977. Density dependent and density independent regulation of reproduction in the gila topminnow *Poeciliopsis occidentalis* (Baird and Girard). *Ecology* 58:438-444.

Scott L, Johnson JB. 2010. Does sympatry predict life history and morphological diversification in the Mexican livebearing fish *Poeciliopsis baenschii*? *Biological Journal of the Linnean Society* 100:608-618.

Scrimshaw NS. 1944. Superfetation in poeciliid fishes. *Copeia* 1944:180-183.

Sibly RM, Calow P. 1989. A life-cycle theory of responses to stress. *Biological Journal of the Linnean Society* 37:101–116.

Silvertown J, Franco M, Pisanty I, Mendoza A. 1993. Comparative Plant Demography--Relative Importance of Life-Cycle Components to the Finite Rate of Increase in Woody and Herbaceous Perennials. *Journal of Ecology* 81:465-476.

Smith CC, Fretwell SD. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108:499–506.

Soucy S, Travis J. 2003. Multiple paternity and population genetic structure in natural populations of the poeciliid fish, *Heterandria formosa*. *Journal of Evolutionary Biology* 16:1328-1336.

Stearns SC. 1983a. The evolution of life-history traits in mosquito fish since their introduction to Hawaii in 1905: rates of evolution, heritabilities, and developmental plasticity. *American Zoologist* 23:65-76.

Stearns SC. 1983b. The genetic basis of differences in life-history traits among six stocks of mosquito fish (*Gambusia affinis*) that shared ancestors in 1905. *Evolution* 37:618-627.

Stearns SC, Koella JC. 1986. The Evolution of Phenotypic Plasticity in Life-History Traits: Predictions of Reaction Norms for Age and Size at Maturity. *Evolution* 40:893-913.

Stearns SC. 1992. The evolution of life histories. Ed. Oxford University Press. New York, USA. 264p.

Stibor H. 1992. Predator induced life-history shifts in a freshwater cladoceran. *Oecologia* 92:162-165.

Súarez YR, Silva JP, Vasconcelos LP, Antonialli-Júnior WF. 2009. Ecology of *Phallotorynus pankalos* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) in a first-order stream of the upper Paraná Basin. *Neotropical Ichthyology* 7:49-54.

Travis J, Farr JA, Henrich S, Cheong RT. 1987. Testing theories of clutch overlap with the reproductive ecology of *Heterandria formosa*. *Ecology* 68:611-623.

Tobler M, Schlupp I, Plath M. 2007. Predation of a cave fish (*Poecilia mexicana*, Poeciliidae) by a giant water-bug (*Belostoma*, Belostomatidae) in a Mexican sulphur cave. *Ecological Entomology* 32: 492-495.

Trexler JC, Travis J. 1990. Phenotypic plasticity in the sailfin molly (Pisces: Poeciliidae). I. Field experiment. *Evolution* 44:143-156.

Trexler JC, Travis J, Trexler M. 1990. Phenotypic plasticity in the sailfin molly (Pisces: Poeciliidae). II. Laboratory experiments. *Evolution* 44:157-167.

Trexler JC, Travis J. 1992. Effects of Habitat and Body Size on Mortality Rates of *Poecilia latipinna*. *Ecology*. 73: 2224-2236.

Turner CL. 1937. Reproductive cycles and superfetation in poeciliid fishes. *The Biological Bulletin* 72:145-164.

Turner CL. 1940. Superfetation in viviparous cyprinodont fishes. *Copeia* 1940:88-91.

White GC, Burnham KP. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46-Supplement:120–138.

Wourms JP, Grove BD, Lombardi J. 1988. The maternal-embryonic relationship in viviparous fishes. In *Fish Physiology, Volume XI- The Physiology of Developing Fish, Part B, Viviparity and Posthatching Juveniles*. Edited by Hoar WS, Randall DJ. Academic Press, London, GB. 1-134.

Zar HS. 2009. *Biostatistical Analysis*. Ed. Pearson. New York, USA. 662

Zúñiga-Vega JJ, Johnson JB, Reznick DN. 2007. Habitat predicts reproductive superfetation and body shape in the livebearing fish *Poeciliopsis turrubarensis*. *Oikos* 116:995-1005.

Zúñiga-Vega JJ, Macías-García C, Johnson JB. 2010. Hypothesis to Explain the Evolution of Superfetation in Viviparous Fishes. In *Viviparous Fishes II*. Edited by Uribe MC, Grier HJ. New Life Publications. Florida, USA. 13-30.

Zúñiga-Vega JJ, Suárez-Rodríguez M, Espinosa-Pérez H, Johnson JB. 2011, Morphological and reproductive variation among populations of the Pacific molly *Poecilia butleri*. *Journal of Fish Biology* 79:1029–1046.