



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA  
ECOLOGÍA**

**EVOLUCIÓN CONTRA CONSERVADURISMO DEL**

**NICHO EN EL RANGO TÉRMICO:**

**REPERCUSIONES SOBRE LAS INVASIONES**

**BIOLÓGICAS EN SISTEMAS**

**DULCEACUÍCOLAS**

**TESIS**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**DOCTORA EN CIENCIAS**

**PRESENTA:**

**ELVIA MARIA RAMÍREZ CARRILLO**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. CONSTANTINO MACÍAS GARCIA,  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. ENRIQUE MARTINEZ MEYER, INSTITUTO DE  
BIOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. CARLOS CORDERO MACEDO, INSTITUTO DE  
ECOLOGÍA, UNAM**

**Marzo 2015**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA  
ECOLOGÍA**

**EVOLUCIÓN CONTRA CONSERVADURISMO DEL**

**NICHO EN EL RANGO TÉRMICO:**

**REPERCUSIONES SOBRE LAS INVASIONES**

**BIOLÓGICAS EN SISTEMAS**

**DULCEACUÍCOLAS**

**TESIS**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**DOCTORA EN CIENCIAS**

**PRESENTA:**

**ELVIA MARIA RAMÍREZ CARRILLO**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. CONSTANTINO MACÍAS GARCIA,  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. ENRIQUE MARTINEZ MEYER, INSTITUTO DE  
BIOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. CARLOS CORDERO MACEDO, INSTITUTO DE  
ECOLOGÍA, UNAM**

**Marzo 2015**

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

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina, en su sesión ordinaria del día 17 de febrero de 2014, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna RAMÍREZ CARRILLO ELVIA MARÍA con número de cuenta 98537433 con la tesis titulada "EVOLUCIÓN CONTRA CONSERVADURISMO DEL NICHOS EN EL RANGO TÉRMICO: REPERCUSIONES SOBRE LAS INVASIONES BIOLÓGICAS EN SISTEMAS DULCEACUÍCOLAS", bajo la dirección del DR. CONSTANTINO DE JESÚS MACÍAS GARCÍA:

Presidente:	DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
Vocal:	DR. OSCAR RÍOS CÁRDENAS
Secretario:	DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
Suplente:	DRA. REBECA ANELI RUEDA JASSO
Suplente	DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDÍA

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

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 18 de noviembre de 2014

*M. del Coro Arizmendi*  
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

# Agradecimientos

Agradezco al Posgrado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, así como a la misma UNAM, que me han permitido la realización de este proyecto para obtener el grado de Doctora en Ciencias Biológicas; por acogerme durante la realización de este trabajo y facilitarme los instrumentos necesarios para poder llevarlo a término. Agradezco al CONACyT que mediante el financiamiento de sus becas me permito continuar con mi desarrollo académico dedicándome exclusivamente a ello. Finalmente agradezco a los miembros de mi comité tutorial: Dr. Constantino Macías García, Dr. Enrique Martínez Meyer y Dr. Carlos Cordero Macedo. Su tutoría y aportaciones fueron fundamentales para la consecución de mi trabajo.

# Agradecimientos a título personal

Agradezco de forma muy especial a mi tutor el Dr. Constantino Macías Garcia por dirigir mi investigación, por alentar mi desarrollo académico, por enseñarme tantas cosas, por apoyarme durante todas las distintas fases que conlleva hacer un doctorado, por darme un espacio en su laboratorio, por siempre crear espacios para facilitarnos la comunicación y colaboración académica, por su apoyo económico para la realización del proyecto, por todas las cosas que tiene que resolver para que el trabajo pueda realizarse; pero sobre todas las cosas por el apoyo moral y emocional que me brindo durante toda mi formación académica, por su valor como persona, por enseñar con el ejemplo y ser un gran ejemplo a seguir, porque me hace querer ser siempre mejor y hacer un trabajo de calidad.

Agradezco al Dr. Oliver López Corona por su colaboración en el desarrollo del proyecto, en especial por ayudarme durante todo el trabajo de campo y en el desarrollo del modelo termodinámico; especialmente agradezco todo el apoyo personal y cariño que me ha brindado estos años, los cuales me han permitido poder acceder a mi grado de doctora.

Agradezco a Edgar Luna, técnico del laboratorio, por su ayuda en el trabajo de campo, por su asesoría y ayuda en el laboratorio, por su ayuda para la implementación de los experimentos, por su disposición para ayudarme ante todas las eventualidades que surgieron durante mi estancia en el laboratorio y por la amistad que me ha brindado.

Agradezco a Lisandra Ramírez Carrillo por realizar las fotografías de las especies de estudio y por estar conmigo todos estos años.

Agradezco a todos los miembros del laboratorio que de distintas maneras colab-

oraron para la realización de mi proyecto.

Finalmente agradezco con todo el corazón a toda mi familia por estar conmigo y brindarme su cariño durante todos estos años. Especialmente, gracias por todo Mamá.



# Índice general

<b>Resumen</b>	<b>10</b>
<b>1. Introducción</b>	<b>12</b>
<b>2. Selección natural y adaptaciones térmicas en peces</b>	<b>23</b>
§2.1. Introducción . . . . .	24
§2.2. Plasticidad y evolución de adaptaciones térmicas . . . . .	27
§2.3. Respuestas fisiológicas . . . . .	29
§2.3.1. Límites térmicos . . . . .	29
§2.3.2. Adaptaciones genéticas . . . . .	30
§2.3.3. Aclimatación y termotolerancia . . . . .	31
§2.3.4. Crecimiento y reproducción . . . . .	33
§2.4. Respuestas ecológicas . . . . .	34
§2.4.1. Patrones de distribución . . . . .	35
§2.4.2. Selección de hábitat . . . . .	36
§2.4.3. Comunidades . . . . .	36
§2.5. Respuestas conductuales . . . . .	38
§2.6. Conclusiones y perspectivas . . . . .	40
<b>3. Variación espacio-temporal en los patrones de abundancia nativo- invasor</b>	<b>43</b>
§3.1. El sitio . . . . .	43
§3.2. El muestreo . . . . .	44

---

§3.3. El análisis . . . . .	44
§3.3.1. Minería de Datos . . . . .	46
§3.3.2. árboles de decisión . . . . .	48
§3.4. Resultados y discusión . . . . .	49
<b>4. Desempeño conductual y desplazamiento del nicho térmico</b>	<b>53</b>
§4.1. Resultados y discusión . . . . .	57
§4.1.1. Desempeño conductual en el rango térmico . . . . .	57
§4.1.2. Interferencia . . . . .	61
§4.1.3. Desplazamiento del nicho térmico . . . . .	66
<b>5. Proyecciones demográficas bajo diferentes escenarios de Calentamiento Climático</b>	<b>70</b>
§5.1. La Ecología como un proceso termodinámico fuera de equilibrio. . . . .	70
§5.1.1. Optimización usando Algoritmos Genéticos . . . . .	78
§5.2. Resultados y discusión . . . . .	79
<b>6. Discusión general</b>	<b>86</b>
<b>7. Artículo publicado en Biological Invasions</b>	<b>90</b>

# Resumen

La sinergia entre el calentamiento climático y las invasión biológica constituye una gran amenaza para el mantenimiento de la biodiversidad. Los ecosistemas dulceacuícolas de las regiones templadas, donde dominan especies adaptadas a aguas frías, son especialmente vulnerables a los efectos de un aumento de temperatura. Adicionalmente, estas comunidades enfrentan la invasión por especies de peces de aguas más cálidas que son favorecidas por temperaturas más elevadas. Aunque ambas amenazas son reconocidas, falta explorar la respuesta de los peces nativos de estos ecosistemas templados ante la sinergia del calentamiento climático y las invasiones biológicas. Generalmente se asume que el proceso de invasión está mediado por el conservadurismo del nicho térmico, sin embargo existe la posibilidad de que el nicho térmico evolucione, proceso que efectivamente se ha demostrado en peces de aguadulce. Nosotros mostramos que la competencia entre el pez exótico *Pseudoxiphophorus bimaculatus* y el nativo *Girardinichthys multiradiatus* han promovido el desplazamiento del nicho térmico del pez nativo. El análisis de los datos de campo indican que la temperatura es el principal factor que explica la dominancia de una u otra especie; experimentos en laboratorio confirman la segregación térmica y demuestran que la población de *G. multiradiatus* presenta su óptimo térmico a una temperatura menor. La implementación de un modelo termodinámico explora las consecuencias de este proceso bajo los diferentes escenarios de cambio climático y predice en todos los casos una dominancia mayor del pez invasor. Nuestros resultados revelan que las especies de zonas templadas enfrentan un dilema al confrontarse con competidores tropicales: la necesidad de desplazar su nicho térmico hacia temperaturas más frías para escapar de la competencia con el invasor y la de desplazar

su nicho térmico hacia temperaturas más cálidas para adaptarse a las condiciones climáticas más cálidas. De esta forma, la invasión de especies exóticas de climas tropicales hacia zonas templadas incrementa el riesgo de extinción de las especies nativas ante el calentamiento climático.

## Summary

Correlative evidence shows that warmer conditions favour invasive species, creating a synergy between global climatic change and biological invasions that constitutes a major threat to the maintenance of global biodiversity. Temperate regions with fish communities dominated by cold-water species are vulnerable to the effects of warming temperatures. Additionally they face possible invasions by warm-water fishes capable to colonise new habitats as the thermal constraints on their life histories are relaxed. These processes are generally assumed to be mediated by thermal niche conservatism. The concept that invasive species have largely unchanging thermal niches is at odds with the finding that climatic niche shift has occurred amongst freshwater fish. However, the response of native cold-water fishes to the synergistic effects of climate warming and invasions remains unexplored. Here we show that competition with the tropical invasive *Pseudoxiphophorus bimaculatus* has led to thermal niche displacement in the temperate fish *Girardinichthys multiradiatus*. Data mining on field records indicates that temperature is the main factor determining which species preponderates, whereas behavioural performance profiles confirmed the thermal segregation and demonstrate that this population of *G. multiradiatus* has shifted to a lower temperature its thermal optimum. An exploration of the consequences of these processes under climate change using a thermodynamic model predicts increased preponderance of *P. bimaculatus* with global warming. This reveals a dilemma facing temperate species confronting tropical competitors; the need to adjust their thermal niche to escape competition behind a shrinking cold barrier, a lose-lose situation given current climatic trends.

# Capítulo 1

## Introducción

La invasión por especies exóticas se considera una de las mayores amenazas a la biodiversidad [147, 38], debido a que una vez establecidas, alteran las relaciones competitivas, reduciendo la densidad o la diversidad de las poblaciones nativas y llevándolas en algunos casos a la extinción. Existen numerosos ejemplos de especies invasoras que han modificado la trayectoria evolutiva de las especies nativas mediante la exclusión competitiva, el desplazamiento de nicho, la hibridación, la depredación y la extinción [102, 17]. Existe un gran número de especies que han sido translocadas desde su región de origen a diferentes partes del mundo. Por ejemplo, en Nueva Zelanda se encuentran ahora tantas especies de plantas exóticas como de nativas y muchos otros países tienen alrededor de un 20 % o más de especies exóticas en su flora [143, 102]. Las especies introducidas por la actividad humana han invadido tanto los ambientes terrestres como acuáticos. Por ejemplo, diferentes especies de poecílicos como *Poecilia reticulata*, *Gambusia holbrooki*, *G. affinis*, *Pseudoxiphophorus bimaculatus* y *Xiphophorus* spp han sido introducidas en todos los continentes con excepción de la Antártida, y han mostrado tener un efecto negativo en las comunidades nativas de diversas especies de peces, lo que se ha atribuido principalmente a la competencia por recursos [94]. Rahel (2000) [119] ha observado que la introducción de especies en los sistemas dulceacuícolas ha causado la homogenización biótica, es decir el incremento en la similitud entre la biota causado por el remplazamiento de las especies nativas por las introducidas. Otra amenaza bien reconocida para la

---

biodiversidad es el actual cambio climático que experimenta el planeta. Las actividades antropogénicas han colaborado a que desde el siglo pasado la temperatura del planeta muestre un incremento a nivel global a tasas aceleradas [10]. De hecho, en 1992 Vitousek escribió que este cambio climático global podría ser la mayor causa de alteración del funcionamiento de los ecosistemas [110]. El calentamiento global está asociado al cambio en los patrones espaciales y temporales de la precipitación, la elevación del nivel del mar, el incremento tanto en frecuencia como en intensidad de eventos extremos como El Niño, entre otras alteraciones [10]; como el calentamiento de los cuerpos de agua, regímenes de mezcla alterados, alteraciones en regímenes de caudales [37]. Todos estos cambios presentan diferentes repercusiones sobre la biota, una de las principales preocupaciones expresadas por los científicos es entender cual será el efecto del cambio climático sobre la biodiversidad [124]. En particular, en las últimas 30 décadas se han reportado cambios en la distribución y abundancia de cientos de especies atribuidos al cambio climático [110, 114], en varios casos la consecuencia llega hasta la extinción de especies [113, 73]. Por ejemplo, un 67% de especies de ranas en Centro y Sur América desaparecieron en los últimos 20-30 años (Wilson et al. 2005). No todas las especies son igualmente vulnerables, en particular se han visto más afectadas aquellas que presentan rangos de distribución estrechos, para las cuales una reducción en su área de distribución es prácticamente inviable [109, 73]. En particular, los ecosistemas acuáticos tanto de agua dulce como marinos parecen ser muy vulnerables. En décadas recientes, más del 20% de las especies de peces de agua dulce del mundo se ha extinguido, están amenazadas o en peligro. De hecho, la disminución de la diversidad biológica en cuerpos de agua dulce es mayor que la estimada para la mayoría de los ecosistemas terrestres [39, 163]. La temperatura es uno de los factores físicos más importantes en el ambiente de un organismo [156]. Varias propiedades dependen de la temperatura como la viscosidad, la fluidez, los cambios de fase o procesos como la difusión. La temperatura también afecta la tasa en que se llevan a cabo las reacciones químicas metabólicas. Así, cambios en la temperatura afectan profundamente los procesos fundamentales para la supervivencia de los organismos. Cuando la temperatura cambia, la tasa de varios procesos debe ser estabilizada o coordinada. Los organismos deben compensar los cambios induci-

dos por este cambio. En el corto plazo, los animales tienen la capacidad, en mayor o menor grado, de aclimatarse a las nuevas condiciones. A largo plazo los organismos pueden responder adaptando su fisiología y conducta a un nuevo régimen térmico. Existen diversos esfuerzos para crear modelos teóricos que nos permitan predecir los riesgos potenciales y la capacidad de expansión de las especies invasoras [93, 85]. Se han abordado diferentes aproximaciones al problema y se han estudiado diferentes casos particulares, sin embargo faltan demostraciones puntuales que nos permitan crear modelos más robustos. Estos estudios han utilizado principalmente dos diferentes perspectivas para estudiar las invasiones biológicas: el conservadurismo y la evolución del nicho. El conservadurismo del nicho, tendencia de las especies a retener sus características ecológicas ancestrales, ha ayudado a determinar cuales especies tienen la capacidad de invadir ciertas regiones y cual sería su expansión, considerando que el nicho fundamental de estas especies invasoras se conserva [111, 112]. Dado que el nicho fundamental describe las condiciones abióticas en las cuales puede persistir la especie [52], entonces se asume que ésta solo podría invadir con éxito regiones que mantuvieran condiciones ambientales similares a su rango nativo. Estudios con reptiles y anfibios introducidos en Norte América ejemplifican con éxito la idea de que el conservadurismo del nicho en la tolerancia climática determina cuales especies exóticas pueden establecerse y donde lo hacen [29, 132]. Por ejemplo, Keleher y Rachel (1996)[162] determinaron que la distribución presente de salmones en los arroyos de Wyoming, USA, está limitada por la temperatura ambiental, la cual no debe sobrepasar los 22°C en los meses de verano. Ellos también consideraron el impacto que tendría el calentamiento global sobre la distribución de estas especies, determinando que dependiendo de la magnitud del aumento de la temperatura (1 a 5°C), el área geográfica con hábitats adecuados para los salmones se reduciría de 16.8 % a 71.8 %. Si consideramos el conservadurismo del nicho, el calentamiento global puede tener serias consecuencias en la dinámica de invasión de las especies introducidas. El efecto del clima en el éxito de las especies invasoras se ha evidenciado en estudios que comprueban la dispersión masiva de especies invasoras durante los periodos más críticos de calentamiento [105, 55]. El intervalo de temperatura no solo impone límites en las condiciones abióticas del hábitat, sino que también altera las interacciones bióti-

---

cas en varias especies de peces. Por ejemplo, De Staso y Rahel (1994) encontraron que al aumentar la temperatura, dos especies de salmones (*Oncorhynchus clarki* y *Salvelinus fontinalis*) traslapaban su hábitat, incrementando considerablemente la competencia y la agresión entre ambas. En otro trabajo, Taniguchi y colaboradores (1998)[136] también demostraron que la habilidad competitiva en la interacción de tres especies de peces cambiaba al incrementarse la temperatura, causando un desplazamiento diferencial de las especies. De hecho, ellos mismos comprobaron que este patrón podía explicar con éxito la distribución de estas tres especies en un gradiente altitudinal en los arroyos de las Montañas Rocallosas. El conservadurismo del nicho, incluye casos en los que se observa una gran plasticidad del nicho. No todos los grupos de invasores presentan esta relación tan estrecha con el clima. De hecho, algunos pueden tolerar un rango bastante amplio de condiciones climáticas. Algunos mamíferos como las ratas toleran tanto climas tropicales como templados [76]. En estos casos, la competencia u otros factores bióticos han de jugar un papel más importante para limitar la distribución geográfica de las especies invasoras [76]. De forma general, la plasticidad del nicho de las especies alóctonas facilita su expansión en ambientes nuevos. Aunque el conservadurismo del nicho ha explicado satisfactoriamente varios casos de invasión, también se ha observado en diversos estudios que el nicho es algo mucho más lábil y que evoluciona rápidamente[81, 27, 91, 70, 90, 57]. Por ejemplo Losos y colaboradores (2003)[90]demostraron en estudios con lagartijas, que 10 y 14 años fueron suficientes para que las especies introducidas a una serie de islas del Caribe mostraran cambios morfológicos adaptativos relacionados con su preferencia de microhábitats. En contra parte, también se han encontrado casos de evolución del nicho en la biota nativa como respuesta a la introducción de la especie invasora [25, 166]. Por ejemplo Singer y colaboradores (1993)[129] mostraron la rápida evolución de las preferencias alimenticias de mariposas del género *Euphydras* después de la introducción de una hierba, *Plantago lanceolata*. Bajo este escenario, las especies invasoras restringidas geográficamente en primera estancia por su nicho fundamental, son capaces de responder a las nuevas presiones selectivas, tanto por factores bióticos como abióticos, modificando su nicho y de esta forma expandir su rango de distribución. Alternativamente, las especies nativas también pueden presentar evolu-



ción de su nicho y responder ante el nuevo reto. El conservadurismo o la evolución del nicho de ambas partes, dependerá posiblemente de la intensidad de selección a la cual se encuentren sometidas por la interacción entre ambas. Se ha propuesto que la flexibilidad del comportamiento de ambas especies puede ser un factor relevante para incrementar el éxito de las especies invasoras en su nuevo ambiente [102].

En las últimas décadas se han introducido un gran número de especies exóticas en las cuencas centrales de México [30] y esta introducción ha ido aumentando gradualmente, tanto en número de sitios invadidos como en número de especies [53]. Históricamente, la mayoría de estas introducciones tienen como fin mejorar la dieta de las comunidades humanas locales, aunque también ha sido frecuente la introducción de especies de acuario (poecílidos como el guppy, *Poecilia reticulata*, *Heterandria spp.* y *Xiphophorus spp.*) y especies para la pesca deportiva (*Micropterus salmoides*).

En este contexto, se ha demostrado [valerino] que el acoso de guppies invasores sobre goodeidos vivíparos en peligro de extinción (*Skiffia bilineata*) en el centro de México tiene altos costos para la especie endémica. *Skiffia bilineata* es uno de varios goodeidos vivíparos en peligro de extinción en el centro de México, cuyos hábitats restantes son cada vez más compartido con guppies invasivos. Para probar el efecto de los peces endémicos sobre los nativos los autores recolectaron treinta hembras de *S. bilineata* en noviembre de 2005, de una población sana y bien conocida conocida en Felipe Carrillo, Michoacán, donde se cohabitan con otros goodeidos, y con los *sphenops* *Poecilia* introducidos, *Xiphophorus helleri* y *Pseudoxiphophorus bimaculatus*. De forma paralela recolectaron Guppies (*P. reticulata*) en el mismo mes de un manantial en Jalisco donde cohabitan con el goodeido *Zoogoneticus tequila*. Aunque los peces utilizados en el estudio no habían interactuado con las otras especies, si habían tenido encuentros anteriores con peces heteroespecíficos antes de la captura, por lo que su prueba de interferencias de cortejo es conservadora, dado que existe una historia de interacciones que puede haber reducido su capacidad de respuesta. En el laboratorio, los peces se mantuvieron en 15 tanques de 40L aislados visualmente a una temperatura inicial de 24 °C, con aireación, musgo acuático y filtros. Todos los peces se trataron contra el estrés y mantenido con un fotoperiodo de 12L:12D.

Trios de guppies machos (machos focales) se colocaron (bajo observación) consec-

---

utivamente en tanques de tratamiento de 40L que contenían guppies en las siguientes condiciones: masculinos sesgados (cuatro machos residentes y tres hembras), iguales (dos machos residentes y cinco hembras) y hembras sesgados (siete hembras). Mediante este y otros experimentos, los autores concluyeron que muy probablemente el cortejo reiterado los guppies machos impone costos significativos a las hembras goodeido, sobre todo porque se produce a un ritmo mayor que el noviazgo de su propia especie. Por ejemplo, las hembras goodeido vibran vigorosamente al ser abordados por los machos del cortejo o hembras agresivas, lo que aumenta el consumo de oxígeno en esos momentos. Aquí, las hembras de *S. bilineata* tienden a vibrar en respuesta al guppy cortejante en la misma proporción que con los machos de la misma especie, por lo que se espera un aumento de consumo de oxígeno en las hembras expuestas al acoso heteroespecífico. Este cortejo también puede atraer a los depredadores y reducir la tasa de alimentación. Además, cuando gonopodium del guppy se engancha, puede causar lesiones a las hembras durante el apareamiento conespecífico, pues es probable que las hembras goodeido, carecen de defensas contra la gonopodia ganchuda y sufrirán así daño cloacal durante los intentos de apareamiento.

En ésta misma línea argumentativa, la introducción de especies exóticas a los cuerpos de agua en el eje neovolcánico transversal pone en peligro la diversidad de la fauna nativa. Esta región alberga una parte substancial de la riqueza ictiofaunística del país, incluyendo a las aproximadamente 41 especies endémicas de la sub-familia Goodeinae del altiplano mexicano [146], varias de las cuales están consideradas como especies amenazadas en peligro de extinción. En los últimos años, diversas especies de poecílidos han invadido las pocas localidades remanentes de goodeidos en las cuencas de la meseta central [35].

El Parque Nacional Lagunas de Zempoala, meseta central de México, es el hábitat del goodeido endémico y amenazado *Girardinichthys multiradiatus*. Este parque, situado en la meseta central de México (19°01'30"-19°06' N, 99°16'20"-99°21' W, altitud 2 830 msnm; [14], está integrado por siete lagunas: Zempoala, Tonatihua y Prieta, que son permanentes, y Compila, Seca, Quila y Hueyapan, que son temporales. Presenta un clima frío y húmedo y está rodeado de paisajes llenos de bosques pino, oyamel y encino. En particular, en la Laguna de Zempoala (Morelos) el pez nativo



**Figura §1.0.1:** Izquierda: machos (extremos) y hembra (en medio) *G. multiradiatus*. Derecha: macho (arriba) y hembra (abajo) *P. bimaculatus*.

*G. multiradiatus* convive con el poecílido introducido *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (Fig.§1.0.1). El primer registro que tenemos de su presencia es de 1998 (E. Saborío com. pers.). Dado que ningún individuo de *H. bimaculata* fue registrado durante observaciones detalladas de la conducta del pez nativo *G. multiradiatus* en la localidad durante 1990-1994, estimamos que la especie debió ser introducida a la Laguna de Zempoala entre los años 1995 y 1997 . El presente estudio se llevo a cabo en esta laguna, ya que nos permite estudiar la interacción entre el poecílido *H. bimaculta*, especie introducida proveniente de regiones tropicales, y el goodeido nativo, de climas fríos, *G. multiradiatus*. Existe la ventaja además de que, adyacente a ésta laguna, en aproximadamente 200m se enucentra la laguna de Tohatiahua, que utilizamos como control, ya que no ha tenido introducciones de este poecílido (Fig.§1.0.2).

Considerando que *G. multiradiatus* y *P. bimaculatus* presentan varias similitudes ecológicas entre ellas, efectos negativos por competencia son esperables. Ambas especies prefieren aguas sombreadas y de lento movimiento, a profundidades no mayores a 1 m; además presentan un solapamiento considerable en sus dietas, como se puede observar en la siguiente tabla 1.1.



**Figura §1.0.2:** Lagunas de Zempoala y Tonatiahua del Parque Nacional Lagunas de Zempoala en las mesetas centrales de México.

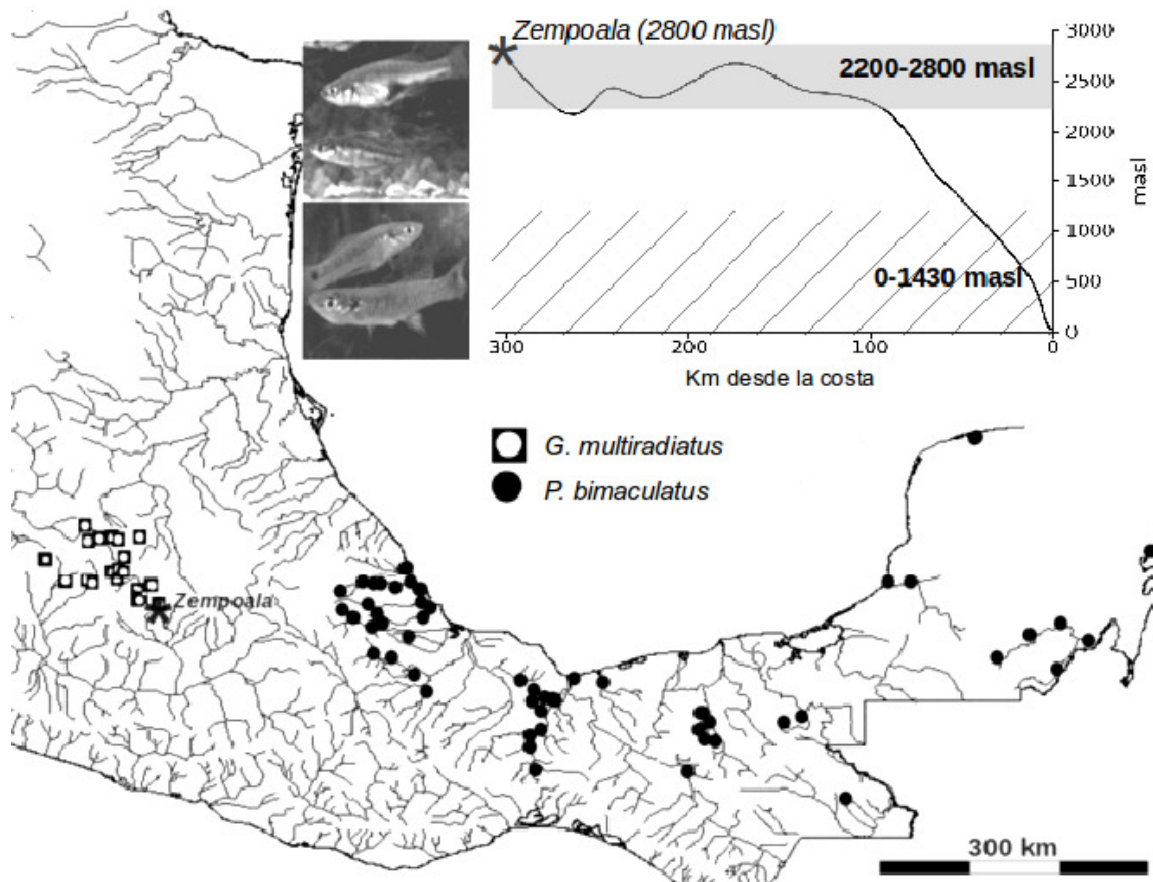
Dieta	%	
	<i>G.multiradiatus</i>	<i>H.bimaculata</i>
Diptera	28.63*	23.1*
Hymenoptera	24.47	15
Collembola	21.4	6.8
Coleoptera	3.88	10.3
Odonata	2.63	9.3
Hemiptera	3.14	8.6
Ephemeroptera	3.41	6.7
Thysanoptera	6.15	
Filamentous algae	5.29	
Osteichthyes	0.8	
Cyclops spp.	0.15	
Plecoptera		6.9
Trichoptera		6.2
Aracnida		1.2
Huevos de peces		0.9
Semillas		0.03
Plantas		0.01

**Cuadro 1.1:** Hay una amplia coincidencia en la dieta de ambas especies, *P. bimaculatus* consume presas que constituyen casi el 90 % de la dieta de *G. multiradiatus* (Trujillo Jiménez y Toledo Beto 2007, Trujillo Jiménez y Espinosa de los Monteros Viveros 2006).

A pesar de las similitudes ecológicas que presentan ambas especies, la convivencia no se esperaría considerando sus distribuciones originales; mientras que *G. multiradiatus* habita las aguas frías a altitudes de 2200 a 2800 msnm, *P. bimaculatus* se encuentra de forma natural en las aguas cálidas a altitudes inferiores a 1.430 msnm (Fig.§1.0.3). Lo anterior sugiere que después del establecimiento no esperado de este último en Zempoala, surgió una interacción no trivial mediada por la temperatura entre ambas especies, así los cambios en la temperatura de la orilla de la laguna juegan un papel determinante en la dinámica de las poblaciones y de su interacción.

Si consideramos además que actualmente experimentamos una tendencia al incremento de la temperatura ambiental que puede facilitar la invasión por las especies exóticas, resulta de gran importancia conocer las respuestas potenciales que tendrían tanto las especies invasoras como las nativas al cambiar el rango térmico. Aunque los efectos directos del clima en el desarrollo, la distribución espacial y las interacciones inter-específicas se han observado en diversas especies hacen falta más estudios empíricos que identifiquen los mecanismos individuales y específicos mediante los cuales se producen dichos efectos. El sistema de estudio, tanto por sus características como por el tiempo en que se ha mantenido la interacción, es una fuente valiosa de conocimiento para esclarecer qué tan lábil puede ser el nicho de las especies y cómo diferentes balances costo-beneficio pueden participar facilitando el cambio en una o ambas especies.

El objetivo general de este trabajo es conocer la dinámica de interacción entre el pez invasor *Pseudoxiphophorus bimaculatus* y el pez nativo *Girardinichthys multiradiatus* en función de la temperatura y su implicación sobre la evolución del nicho térmico en ambas especies; así como determinar los efectos potenciales que tendría el calentamiento de los cuerpos de agua sobre la coexistencia de ambas especies. Para lo anterior es necesario 1) determinar los patrones de distribución y abundancia de ambas especies en función del ambiente térmico en su hábitat natural; 2) comparar el patrón de distribución y abundancia de la especie *Girardinichthys multiradiatus* en hábitats con y sin la presencia de la especie invasora; 3) determinar en laboratorio el desempeño conductual de ambas especies bajo diferentes temperaturas; 4) comparar el desempeño conductual que presentan las poblaciones de ambas especies cuando



**Figura §1.0.3:** Incluso bajo los escenarios de calentamiento global más dramáticos, no habría sido posible predecir la coexistencia de estas dos especies, considerando sus rangos altitudinales nativos, *G. multiradiatus* (región sombreada del perfil altitudinal) se encuentra exclusivamente en las tierras altas del centro México entre los 2200-2800 msnm; mientras que *P. bimaculatus* habita a una altitud más baja entre 0-1300 msnm.

están cohabitando contra poblaciones donde nunca han interactuado con el fin de determinar si el nicho térmico se ha modificado; y por último 5) analizar el efecto potencial del calentamiento climático sobre la abundancia de ambas especies, por medio de un modelo matemático-computacional que nos permita hacer predicciones sobre la dinámica de la interacción de ambas especies en función de la temperatura.

Entre los resultados esperados se encuentran: 1) que la interacción entre la especie nativa y la introducida se encuentre afectada por el régimen térmico, 2) en campo, la distribución y abundancia de *Girardinichthys multiradiatus* va a ser distinta con o sin la presencia de la especie introducida, en particular, se espera que el goodeido sea desplazado a sitios más fríos de la laguna cuando convien con la especie exótica; 3) que la temperatura afecte las relación de competencia entre ambas especies, esperando que la especie introducida sea competitivamente dominante sobre el nativo al incrementarse la temperatura; 4) la interacción de competencia entre la especie nativa e invasora ha propiciado la evolución del nicho en el rango térmico para una o ambas especies, dependiendo de la presión de selección o el balance costo-beneficio a la cual se encuentran cada una.

El trabajo está estructurado en seis capítulos, el primer capítulo consta de la revisión “Selección natural y adaptaciones térmicas en peces”, que nos brinda un marco teórico pertinente a los temas abordados en la presente investigación; los siguientes capítulos desarrollan los resultados obtenidos en este proyecto, el segundo capítulo titulado “Variación espacio-temporal de los patrones de abundancia del pez nativo *G. multiradiatus* y el exótico *P. bimaculatus*” expone los resultados de campo; el tercer capítulo presenta los resultados obtenidos en los experimentos en laboratorio: “Desempeño térmico conductual y desplazamiento del nicho térmico”; en el cuarto capítulo titulado “Proyecciones demográficas bajo diferentes escenarios de Calentamiento Climático” se desarrolla el modelo matemático-computacional. Los dos últimos capítulos corresponden a una discusión general y al artículo publicado sobre este trabajo.

# Capítulo 2

## Selección natural y adaptaciones térmicas en peces

### Resumen

Una consecuencia del cambio climático global, es la elevación de la temperatura de los cuerpos de agua. La temperatura del agua tiene un efecto directo sobre las comunidades de peces al ser estos organismos poiquiloterms, que pueden llegar a duplicar su tasa metabólica con un aumento de 10°C. Una preocupación al respecto estriba en la consideración de que la velocidad del cambio climático fuera demasiado alta para que las especies presentaran una respuesta evolutiva que les permitiera sobrevivir. Sin embargo, tanto las especies como los organismos, responden diferencialmente a los cambios de su entorno no solo fisiológicamente, sino ecológica y conductualmente. Hay diversos estudios que muestran el efecto negativo del cambio climático sobre las especies de peces. No obstante, se ha observado también que durante los periodos más críticos de calentamiento, otras especies de peces se han visto favorecidas y aumentaron su potencial de desplazamiento, lo cual se encuentra relacionado con su plasticidad para adaptarse a los nuevos regímenes térmicos. Este trabajo busca por tanto, entender el marco conceptual en el que se ha estudiado esta problemática, al incluir aspectos fisiológicos, ecológicos, conductuales y evolutivos.



## §2.1. Introducción

La importancia de las condiciones ambientales en la evolución de la biota fue reconocida desde 1859 por Charles Darwin al plantear su teoría de la selección natural. En su libro *El origen de las especies* se encuentran citas como- “El clima desempeña una función importante para determinar el número medio de una especie, y temporadas periódicas de frío o sequía extremas parecen ser los obstáculos más eficaces”- entre otras, que resaltan la importancia de los factores físicos para determinar la supervivencia de los organismos. Darwin no solo reconoce los efectos directos del clima sobre las especies al imponer distintas presiones de selección por su medio abiótico, sino que propone que el clima actúa indirectamente alterando las relaciones competitivas entre especies interactuantes y con ello restringe su supervivencia y reproducción[33]. En este sentido, el estudio del impacto biológico que provocan los cambios climáticos tampoco es un tema nuevo, desde hace tiempo se encuentran estudios tanto observacionales como mecanistas del efecto de cambios climáticos o eventos climáticos extremos sobre las especies silvestres [109]. Los primeros trabajos estaban principalmente centrados en determinar los límites climáticos que presentan las especies y su papel para delimitar su distribución geográfica[6, 92, 44]. Posteriormente se comenzó a considerar al clima como un factor más dinámico, en la evolución biológica. Algunos estudios como el realizado por Ford (1945) mostró que cambios climáticos, como el calentamiento de los veranos observado entre 1915-1945 en Inglaterra, alteró el rango de distribución de varias especies de mariposas. En particular, la especie *Limenitis camilla* se expandió a regiones que antes no había logrado colonizar [142].

Actualmente, el interés por establecer las posibles consecuencias de los cambios climáticos sobre la diversidad biológica se ha intensificado ante la preocupación del calentamiento a gran escala que enfrenta nuestro planeta. Las actividades antropogénicas han colaborado a que desde el siglo pasado la temperatura del planeta muestre un incremento a nivel global a tasas aceleradas[10]. De hecho, desde 1992 Vitousek pronosticó que este cambio climático global podría ser la mayor causa de alteración del funcionamiento de los ecosistemas [110], preocupación que ha sido

compartida por diversos científicos [73, 71]. El calentamiento global está asociado con alteraciones de los patrones espacio-temporales de la precipitación, elevación del nivel del mar, incremento tanto en frecuencia como en intensidad de eventos extremos como El Niño, entre otras [10]. Todos estos cambios presentan diferentes repercusiones sobre la biota, por lo que una de las principales preocupaciones en actualidad es entender cuales serían los posibles efectos del cambio climático sobre la biodiversidad [124]. La alteración de las condiciones ambientales impone nuevas presiones de selección a los organismos, la pregunta entonces es: ¿pueden responder a ellas con la misma velocidad de cambio?. Al respecto, en las últimas 3 décadas se han reportado cambios en la distribución y abundancia de cientos de especies atribuibles al cambio climático [109, 114, 115], llegando en varios casos hasta su extinción [113, 71]. Por ejemplo, en Centro y Sur América un 67 % de especies de ranas desaparecieron en los últimos 20-30 años[150]. Por supuesto, no todas las especies son igualmente vulnerables. Debido a que uno de los efectos del cambio climático es la contracción del rango de distribución de las especies, en particular se han visto más afectadas aquellas que presentan rangos de distribución más estrechos, y para las cuales este tipo de reducción es prácticamente inviable [109, 71]. Más aún, se ha observado que es justamente en los límites de distribución donde se da la extinción de más poblaciones. Un caso claro de esto se ve en 16 especies de mariposas restringidas a ecosistemas montañosos en España, cuyo hábitat se vio reducido en un tercio durante los últimos 30 años debido al calentamiento global[150].

El calentamiento global ha traído como consecuencia el correspondiente calentamiento de los cuerpos de agua que aunado a otros efectos como las reducciones en las cubiertas de hielo, regímenes de mezcla alterados, alteraciones en regímenes de caudales y mayor frecuencia de acontecimientos extremos, como inundaciones y sequías[37]. Todos ellos fenómenos que representan un riesgo para los ecosistemas acuáticos. al respecto, se ha reconocido que los ecosistemas acuáticos tanto de agua dulce como marinos parecen ser especialmente vulnerables a estos fenómenos. En décadas recientes, más del 20 % de las especies de peces de agua dulce del mundo se han extinguido, están amenazadas o en peligro. De hecho, la disminución de la diversidad biológica en cuerpos de agua dulce es mayor que la estimada para la mayoría

de los ecosistemas terrestres [39, 163].

Debido a que las respuestas tanto de las especies, como de los organismo, al cambio climático son muy heterogéneas, los intentos por hacer generalizaciones no han tenido éxito [154]. El presente trabajo se centrará en analizar las posibles respuestas que presentan los peces ante cambios en su ambiente térmico. Los peces son un grupo muy grande, y heterogéneo, que presentan gran diversidad morfología, fisiología, y conductual. Aunado a esto, se distribuyen en gran número de habitas, por lo que sus respuestas ante cambios ambientales, son igualmente variadas. Sin embargo, una característica común a todos los peces es que son organismos poiquiloterms, por lo que son incapaces de autorregular su temperatura y dependen en la mayoría de los casos totalmente de la temperatura ambiental [4]. Dada con las condiciones térmicas externas, la mayoría puede ser muy vulnerables al calentamiento de su ambiente, en especial, aquéllos que habitan cuerpos de agua muy someros donde la temperatura tiende a homogenizarse [154].

La temperatura es uno de los factores físicos más importantes en el ambiente de un organismo [156] y que en términos generales, representa una medida de la velocidad promedio de los movimientos azarosos de las moléculas que lo conforman. Es en esta característica global de la temperatura que radica su relevancia, pues justamente afecta a todo el individuo junto con sus funciones. Adicionalmente, varias propiedades físicas como la viscosidad, la velocidad de las reacciones químicas o la difusión, dependen directa o indirectamente de la temperatura. Por todos sus efectos, es claro que los cambios en la temperatura afectan profundamente los procesos que se llevan a cabo en los organismos [154, 116, 7], afectando de esta forma factores críticos para su supervivencia y reproducción [7].

Cuando se presentan cambios en el ambiente térmico, la tasa de varios procesos debe ser estabilizada a las nuevas condiciones para mantener un adecuado nivel en las funciones biológicas. Los organismos deben compensar de alguna forma las alteraciones inducidas por este cambio en la temperatura. Las estrategias que sigan los animales ante cambios en su ambiente térmico difieren mucho dependiendo de si son endotermos o ectotermos. Los primeros tienen la capacidad de regular su temperatura corporal manteniéndose en homeostasis. Sin embargo, esta capacidad se encuentra

acotada entre un determinado rango de temperatura [51, 155, 8]. De esta forma, aunque la termoregulación permite a los animales no depender absolutamente de las condiciones térmicas externas, el incremento en el costo metabólico que conlleva si va a depender de ellas. Los ectotermos, aunque dependen de las condiciones externas, presentan adaptaciones tanto fisiológicas, ecológicas como conductuales para minimizar o estabilizarse ante nuevas condiciones térmicas que se presenten. Por ejemplo, los reptiles son capaces de mantener temperaturas corporales muy estables durante sus horas de actividad, variando con su exposición, la cantidad de radiación solar que absorben. En particular, los ectotermos acuáticos pueden enfrentar un problema más drástico ante cambios térmicos, ya que se encuentran inmersos en una matriz acuosa que tiende a homogenizarse térmicamente, en mayor o menor grado dependiendo de la profundidad del cuerpo de agua y la latitud a la que se encuentren. Además la temperatura se encuentra relacionada con la disponibilidad de otros recursos como el oxígeno. Así es que la temperatura puede afectar tanto el requerimiento de los peces por un recurso como su disponibilidad en el medio. Por ejemplo, un aumento en la temperatura incrementa el requerimiento de oxígeno de los peces, mientras que disminuye su solubilidad en el agua [159].

## §2.2. Plasticidad y evolución de adaptaciones térmicas

El cambio climático es una importante presión de selección pero la biota tiene mecanismos para amortiguar sus impactos, aunque ciertamente no todas las especies tienen la misma tolerancia ni capacidad de respuesta. Hay organismos que presentan poca habilidad para aclimatarse a cambios de temperatura, a los cuales se les denomina estenotermos, mientras que hay otros capaces de aclimatarse a un amplio rango de temperaturas, los euritermos. De forma relativa, a los primeros se les puede subdividir en estenotermos de aguas frías y de aguas cálidas, dependiendo del rango al cual responden adecuadamente[156]. Esta tolerancia permite a las especies ser flexibles y adaptarse más fácilmente a los cambios, a pesar de tener una preferencia

térmica específica [24].

Bajo los diversos escenarios de cambio climático se verían favorecidas las especies euritermas, que presentan una gran plasticidad de nicho [76]. En estos casos, la competencia u otros factores bióticos jugarían un papel más importante para determinar la supervivencia de las especies [76]. Por ejemplo, el potencial de invasión de varias especies alóctonas de peces se encuentra relacionado con su plasticidad para habitar en un amplio rango de temperaturas, lo cual queda evidenciado en estudios que comprueban su dispersión masiva durante periodos críticos de calentamiento [105]. Aunque las especies euritermas puedan tener una ventaja fisiológica sobre las estenotermas para superar un cambio ambiental, existen otras respuestas tanto ecológicas como conductuales que pueden permitir a las especies adaptarse a un incremento en la temperatura. Se ha demostrado, por ejemplo, que la especie *Gymnocharacinus bergi*, un pez estenotérmico en peligro que habita en ecosistemas muy reducidos de la Patagonia Argentina; mantiene su aislamiento por las interacciones antagonistas con *Jenynsia multidentata* [106]. Lo cual ha facilitado su adaptación a un intervalo más reducido de temperaturas. De esta forma, dado que no todas las especies presentan las mismas características de labilidad, las interacciones bióticas, como la competencia, juegan un papel determinante en el futuro de las especies.

No obstante la importancia de estas respuestas, en general los pronósticos de extinción no toman en cuenta esta capacidad de las especies a adaptarse a las nuevas condiciones de temperatura. En este tipo de aproximación, un tanto estática de las respuestas de los organismos ante cambios ambientales, se ha utilizado el conservadurismo del nicho como una herramienta para predecir la distribución de las especies.

Tampoco se suele considerar que además de la plasticidad, el propio nicho puede evolucionar, debido a que los organismos pueden adaptarse a un nuevo régimen térmico como respuesta a la presión de selección que impondría las nuevas condiciones atribuidas al cambio climático. En este contexto, una de las preocupaciones es que ante un aumento muy rápido de la temperatura, las especies no tendrían el tiempo suficiente para adaptarse. Bajo esta perspectiva, la plasticidad térmica podría ser la clave para brindar a las especies el tiempo y las condiciones necesarias para la evolu-

ción de las adaptaciones térmicas que las nuevas condiciones ambientales demandan.

## §2.3. Respuestas fisiológicas

A corto plazo los peces tienen en mayor o menor grado la capacidad de resistir o aclimatarse a nuevas condiciones térmicas, entendiendo por aclimatación todos aquellos procesos que ayudan a prevenir o minimizar los cambios en la temperatura del cuerpo [156]. A largo plazo, si las condiciones se mantienen, la selección natural favorece la evolución de adaptaciones que les permitan incrementar su adecuación bajo el nuevo régimen térmico.

### §2.3.1. Límites térmicos

La temperatura tiene un importante efecto sobre los sistemas biológicos, está influye sobre la tasa de todas las reacciones bioquímicas llevadas a cabo por los organismos, se ha encontrado que éstas pueden hasta duplicarse si hay un aumento de  $10^{\circ}$  en la temperatura corporal. En los ectotermos donde su temperatura corporal depende de las condiciones térmicas externas, generalmente las adaptaciones están ligadas a modificar funciones fisiológicas en temperaturas corporales altas o bajas para modificar las temperaturas letales[41]. Por medio de la aclimatación los peces son capaces de alterar en cierto grado sus temperaturas letales y su resistencia térmica [40, 31, 42, 54, 5]. Por ejemplo, en la carpa dorada se observa un cambio radical en la temperatura letal, la cual cambia de  $27$  a  $41^{\circ}\text{C}$ , cuando los peces han sido aclimatados a  $0$  y  $40^{\circ}\text{C}$  respectivamente [49]. Aunque la temperatura letal presenta una gran plasticidad, ciertamente la capacidad de aclimatación tiene un límite y al sobrepasarlo no se produce una tolerancia adicional [49]. La temperatura límite inferior es el punto de congelación del agua,  $0^{\circ}\text{C}$ , al cual solo muy pocos peces logran sobrevivir como las especies que habitan en los mares polares que se han adaptado a temperaturas tan bajas gracias a que presentan un anticongelante natural en sus cuerpos [156]. En general, los peces presentan una gran variabilidad interespecífica en sus límites térmicos. A diferencia del caso anterior, hay especies tropicales cuya

temperatura letal inferior son los 10°C. Por su parte, la temperatura límite superior está constriñida principalmente por la temperatura a la cual se desnaturalizan sus proteínas y también es muy variable. Muy pocos peces pueden soportar más de 40°C, pero hay especies que no toleran más de 35°C, 25°C, 15°C o en algunos casos hasta 5°C [156]. Por ejemplo, Richardson y colaboradores (1994) analizando ocho especies de peces comunes en aguas dulces de Nueva Zelanda, encontraron que el límite superior oscilaba entre los 28.3 y 39.7°C [122].

### §2.3.2. Adaptaciones genéticas

No todas las especies de peces muestran los mismos límites térmicos, lo que indica que se han adaptado a distintas condiciones ambientales y han divergido genéticamente para presentar diferencias tanto en su fisiología térmica como en sus conductas. Diversos estudios comprueban que efectivamente la existencia de diferencias interpopulacionales e interespecíficas inducidas por la temperatura como es el caso de dos especies intermareales: *Girella laevis* y *Scartichthys viridis*, que presentan diferencias en su termosensibilidad y respuesta a la temperatura acorde con su respectivo patrón de distribución local [117]. También se ha reportado que el bacalao atlántico presenta polimorfismo en su hemoglobina Hb-I y que éste se encuentra relacionado con la clina norte-sur [28].

El régimen térmico específico no siempre conlleva a divergencia genética, también se observan casos en donde la tolerancia y las preferencias térmicas se encuentran muy conservadas. Winkler (1979) encontró que poblaciones de *Gambusia affinis affinis* habitantes de ambientes térmicos muy distintos presentaron idénticas temperaturas preferidas finales [108]. Contrariamente, Hall y col. (1978) reportaron diferentes temperaturas preferidas entre diferentes poblaciones geográficas de *Morone americana* [61].

En general, se reconocen tres estrategias de adaptación térmica: 1) cambios en las secuencias de aminoácidos que producen variación adaptativa en las propiedades cinéticas y de estabilidad de las proteínas; 2) cambios en la concentración de las proteínas dirigidos por cambios en la regulación génica y el recambio protéico y 3)

cambios en la estructura primaria y modulación de la actividad protéica en respuesta a las necesidades fisiológicas [66, 131, 5]. Por ejemplo, Johnson (1977) encontró una correlación significativa entre la heterocigosidad y presencia de aloenzimas polimórficas correlacionadas con la variabilidad temporal del ambiente térmico del robalo *Anoplarchus purpurescens* en una marina interior al noroeste de Estados Unidos [104]. Esta existencia de formas alternativas de una misma enzima (isoenzimas o aloenzimas) es una importante fuente de variación y permite la selección entre enzimas con diferentes óptimos térmicos que facilitan la adaptación de los organismos a un cierto intervalo de temperaturas [104]. En particular, se ha encontrado que la estabilidad térmica de las proteínas del músculo [144] y de colágeno[12] se correlacionan con el habitat térmico preferido en diferentes especies.

También se han observado adaptaciones epigenéticas inducidas por la temperatura que pueden causar cambios en la termosensibilidad de las neuronas como resultado de condiciones térmicas prenatales (Tzschentke y Basta 2002).

Hay casos en donde las adaptaciones térmicas pueden ser muy complejas, como en algunos tiburones que muestran un grado de endotermia regional por una especialización vascular que reduce la pérdida de calor en los musculos laterales de nado [155].

### §2.3.3. Aclimatación y termotolerancia

Es importante diferenciar la aclimatación, procesos que ayudan a prevenir o minimizar los cambios en la temperatura del cuerpo, de la termoregulación o resistencia a temperaturas extremas. Los procesos que subyacen a la aclimatación son bastante complejos e involucran diversas alteraciones fisiológicas en los organismos. Generalmente estos cambios implican la síntesis de formas alternativas de enzimas clave que pueden alterar las condiciones térmicas, o bien, la síntesis de cantidades adicionales de enzimas ya existentes[66]. Por su parte, la termotolerancia involucra principalmente la producción de proteínas y compuestos que protegen a las células contra los daños causados por el estrés como las proteínas de choque térmico (Hsp) y compuestos tioles antioxidantes [1, 5]. Se ha demostrado que las proteínas de choque



térmico son muy importantes en la respuesta a temperatura, ya que tienen un papel esencial en el mantenimiento de la estabilidad de las membranas celulares [59].

Una propiedad importante en la respuesta a la temperatura es la fluidez de la membrana, la cual está relacionada con la estabilidad y conformación de las proteínas embebidas en ella y que están involucradas en el transporte celular. De hecho, la temperatura letal en los animales es similar a la temperatura que causa la inactivación de estas proteínas [31]. Por ejemplo, la muerte por calor en el cangrejo de río, *Astacus pafipes*, está asociada con el aumento en la permeabilidad de las membranas de las células musculares (Gladwell et al 1976 a,b). Por lo anterior, un mecanismo relevante tanto para la aclimatación como para la termotolerancia será mantener la homeoviscosidad de la membrana, es decir, conservar una adecuada fluidez en las membranas y con ello asegurar un eficiente transporte celular, tanto activo como pasivo, los cuales son afectados por la temperatura [66]. En particular, el transporte activo puede incapacitarse a bajas temperaturas y el pasivo ser excesivo cuando ésta incrementa [66].

Otra propiedad relevante es la capacidad motora de los peces, la cual es alterada por la temperatura, tanto por cambios en el tiempo de contracción, en las proteínas asociadas al movimiento celular, la disponibilidad de oxígeno que llega a las fibras musculares [32]. Por ejemplo, en investigaciones con el pez *Gambusia holbrooki*, que habita en un amplio rango térmico (18-30°C) por la variación en las condiciones ambientales entre los sitios nativos y donde ha sido introducida, reportan una capacidad de nado diferencial entre los sitios[149]. El mantenimiento adecuado de la velocidad de nado requiere también diferentes respuestas compensatorias. Los mecanismos de aclimatación incluyen cambios en la proporción de fibras musculares [79], cantidad relativa de organelos celulares [77] y cambios en la expresión de varios genes [56, ?], como isoformas de la clase II de miosinas[125].

La capacidad de aclimatación térmica ayuda a los animales a adaptarse a cambios ambientales, pero a ella misma la podemos considerar como un atributo favorecido por la selección natural, en particular en ambientes variables. En estas situaciones, la aclimatación térmica usualmente no está aislada, es simultánea a la aclimatación a otras variables ambientales como puede ser el fotoperiodo [67, 41]. Por ejemplo,

la temperatura letal de ciertas especies de peces que habitan los lagos de Canadá empiezan a cambiar en la primavera, antes de que se el cambio en la temperatura del agua[41]. Lo anterior sugiere que responden al cambio en el largo del día. Los procesos de aclimatacion también incluyen ajustes en el intercambio gaseoso para mantener el balance iónico y osmótico [156].

Ambos procesos, la aclimatación y la termotolerancia, participan juntos para permitir a un organismo sobrevivir ante un cambio térmico en su ambiente, sin embargo pueden tener un distinto efecto relativo. Beitinger y Benetta(2000) estimaron el efecto relativo de la aclimatacion en la tolerancia a la temperatura por medio de un particionador geométrico de un poligono de tolerancia térmica de peces de 3 localidades distintas y encontraron que la aclimatacion tienen un papel más importante en la tolerancia a bajas temperautras que a altas, en donde sería mayor el efecto relativo de la termotolerancia [165].

#### §2.3.4. Crecimiento y reproducción

La temperatura afecta también el crecimiento y la reproducción de los peces. Gerking y Lee (1980) observaron que el pez *Cyprinodon nevadensis* presenta un crecimiento diferencial dependiendo de la temperatura, mostrando su pico entre los 16 y 31°C. La diferencia en la tasa de crecimiento estuvo relacionada con el consumo y asimilación de alimento. Mientras que en temperaturas menores a 16°C, los peces presentaron una baja en su consumo y asimilación de alimento; arriba de los 30°C los peces se encontraban hiperactivos y voraces y más bien no alcanzaban a mantener su metabolismo. También se ha demostrado que el aumento de temperatura afecta la embriogénesis y el periodo larval, principalmente acelerando el ritmo del desarrollo embrionario [86, 126].

Por otro lado, Shrode y Gerking (1977) observaron diferencias significativas en la producción y viabilidad de huevos a diferentes temperaturas, aunque su relación no era la misma. Mientras que la producción de huevos fue alta al incrementarse la temperatura, la viabilidad disminuía. Lo anterior refleja que los límites térmicos óptimos son distintos para el crecimiento y la reproducción [158]. Takasuka (2008)

también encontró efectos de la temperatura en el desove de varias especies de peces pelágicos, sugiriendo que las similitudes y diferencias encontradas pueden a su vez tener consecuencias sobre su dinámica poblacional a largo plazo [134].

La temperatura también está involucrada en la determinación del sexo. En algunas especies de peces se ha observado que la proporción de sexos responde a un incremento en la temperatura que lleva a un sesgo hacia machos en la proporción. Y que tan solo un aumento de 1 o 2°C puede alterar significativamente la proporción 1:1 de sexos hasta 3:1 (machos:hembras), tanto en especies de agua dulce como marinas. En estas especies las fluctuaciones térmicas pueden tener serias implicaciones para la sobrevivencia de la especie [107].

## §2.4. Respuestas ecológicas

Los animales son organismos dinámicos con el potencial de trasladarse en respuesta a cambios en su ambiente. A escala geográfica, cambios en las condiciones térmicas pueden alterar los patrones de abundancia o distribución de las especies [122]. A escala local los animales se pueden mover entre microclimas y así mantener su temperatura corporal óptima. En algunos casos, en especial a grandes escalas, la velocidad y magnitud con las cuales se da el cambio ambiental pueden limitar la capacidad de respuesta espacial de los animales. A pesar de lo anterior, gracias a su capacidad de aclimatación o a la plasticidad en su resistencia, estos organismos tendrán más tiempo para responder dichos cambios ambientales. Por ejemplo, se ha observado que la carpa dorada (*Carassius auratus*) no se mueve de forma absoluta hacia una dirección particular, sino que se mueve preferentemente hacia aguas con la temperatura más similar a la que tenía anteriormente [40], lo que le permitiría un cambio más gradual dado que no responde a una sola temperatura sino a un cierto intervalo. La plasticidad en la aclimatación y resistencia pueden jugar un papel esencial para permitir cambios graduales que permitan a los animales adaptarse a sus nuevas áreas de distribución, considerando que aunque buscan mantener las condiciones abióticas adecuadas, estos nuevos ambientes también impondrán presiones selectivas a través de nuevas interacciones bióticas.

### §2.4.1. Patrones de distribución

Las especies de peces presentan distribuciones geográficas restringidas, en mayor o menor grado, por la heterogeneidad del ambiente físico en el cual han evolucionado [153]. Diferentes especies presentan distintas abundancias a diferentes temperaturas. Richardson (1994) encontró una relación significativa entre la densidad de dos especies de peces (*A.dieffenbachii* y *C.fosteri*) y la temperatura del agua [122]. Más ejemplos de estas relaciones, se ven en estudios de truchas y percas amarillas, las cuales son más abundantes entre los 15-16°C; mientras que los eperlanos se encuentran a 7-8°C [153]

En un estudio de Keleher y Rahel (1996) se determinó que la distribución presente de salmones en los arroyos de Wyoming, USA, está limitada por la temperatura ambiental, la cual no debe sobrepasar los 22°C en los meses de verano. Ellos también consideraron el impacto que tendría el calentamiento global sobre la distribución de estas especies, encontrando que dependiendo de la magnitud del aumento de la temperatura (1 a 5°C), el área geográfica con hábitats adecuados para los salmones se reduciría de 71.8 % a 16.8 % [162]. De esta forma, los cambios en el área de distribución como respuesta a cambios en las condiciones ambientales va a estar limitada por la propia naturaleza del medio. En particular, los hábitats de agua dulce se encuentran mucho más fragmentados que los océanos, lo cual disminuye la probabilidad de que las poblaciones dulceacuíferas encuentren las condiciones necesarias para sobrevivir; en especial en cuerpos de agua pequeños y someros.

Los cambios en la distribución de las especies pueden ser solo temporales, como es el caso de varios animales del hemisferio norte, que evaden las temperaturas extremas invernales migrando a regiones más cálidas. También se observan cambios ontogenéticos debido a que la tolerancia térmica de los individuos puede variar durante su desarrollo [126]. Por ejemplo, durante el día peces alosa se encuentran preferentemente en aguas cálidas a 17°C; mientras que los adultos presentan su abundancia máxima entre los 11-14°C [153]. Para estos peces se han observado también cambios estacionales y diurnos por la propia variabilidad térmica de los cuerpos de agua.

A nivel geográfico, tenemos además que la dinámica térmica de los cuerpos de

agua difiere en función de la latitud [87, 120]. Se ha observado por ejemplo, que en lagos de latitudes altas, como el Michigan, en verano se presentan termoclinas muy marcadas que establecen diferencias en las condiciones térmicas de diferentes partes del lago [18]. En contraparte, los lagos tropicales presentan gradientes de temperatura más superficiales, exceptuando los casos donde se dan primaveras muy calientes. En el lago Madagi, al este de Africa, los peces resisten temperaturas que alcanzan los 39°C [98].

No sólo los cambios de temperatura ejercen presiones de selección, sino también otras condiciones ambientales dependientes de ella, como el oxígeno disponible, pues éste es incluso un factor limitante para la tolerancia térmica [95].

### §2.4.2. Selección de hábitat

Los peces tienen la posibilidad de moverse hacia áreas de su hábitat donde la temperatura les permita maximizar la eficiencia de sus procesos fisiológicos [40, 89, 96]. Si se le da al pez una libertad para moverse dentro de un gradiente térmico, él ocupará sólo un rango limitado de temperaturas, denominado *preferencia térmica* [40], dentro del cual el organismo localiza su temperatura preferida en un lapso alrededor de 24 horas [156]. Estas preferencias no son absolutas, pues se observa que los peces no se mueven a una sola temperatura para luego permanecer de forma constante en ella, sino que se mueven oscilando alrededor de dicha temperatura preferida. Este comportamiento exploratorio puede darles la ventaja de encontrar la temperatura más adecuada dentro de un medio heterogéneo. También es cierto, que la temperatura preferida final está influida por otros factores independientes a la temperatura como el oxígeno, la salinidad, el fotoperiodo, el estatus reproductivo, el estado ontogenético, el estado nutricional, la salud y las interacciones bióticas.

### §2.4.3. Comunidades

Desde hace varios años se ha reconocido la importancia del ambiente físico para entender la definición del nicho de las especies y así la composición de las comunidades [75]. Actualmente, se reconoce que son tanto las interacciones bióticas como

el ambiente físico los que limitan la distribución y abundancia de especies. Al respecto, cambios en las condiciones térmicas que afectan diferencialmente a las especies, tienen repercusiones a nivel de las comunidades que conforman; ya que pueden determinar tanto el número de especies, las abundancias relativas, así como la actividad de los animales dentro de su comunidad. Considerando la importancia de la temperatura en las dinámicas ecológicas, se ha reconocido la importancia de entender los cambios en las abundancias y distribuciones de las poblaciones de peces, causados por el calentamiento global. En particular el aumento de la temperatura puede favorecer a las especies que prefieren las temperaturas altas y causar así la disminución de las especies con preferencia a bajas temperaturas.

La influencia de la temperatura sobre las comunidades ha sido registrada desde hace ya varios años [72]. Por ejemplo, en la comunidad de especies de insectos tenebriónidos del género *Eleodes*, de las praderas bajas en el noroeste de Colorado [2]. Esta comunidad presenta 7 especies, cada una de las cuales parece estar mejor adaptada a diferentes condiciones térmicas. Estacionalmente, la abundancia de estas especies se eleva y decae en diferentes momentos del año en relación al cambio promedio de temperatura. Sin embargo, aunque se observa una correlación entre la abundancia y la temperatura, no se comprueba que sea efectivamente la temperatura la que dirija estos cambios de abundancia directamente.

Por otro lado, también presentan cambios diarios en su actividad, dependiendo de la especie específica. Individuos de algunas especies parecen estar más activos temprano y en la tarde cuando la temperatura es baja, mientras que los de otras, por el contrario lo están a medio día cuando la temperatura es más alta.

Otra forma en como los cambios ambientales pueden afectar la composición o la abundancia de las poblaciones, es mediante la modificación de las relaciones competitivas, tanto debido a su fisiología térmica [68, 130], como por cambios en sus requerimientos de recursos. Se ha visto que peces que viven en aguas a bajas temperaturas necesitan mucho menos comida y por lo tanto pueden soportar periodos más largos de escasez de recursos, lo cual les daría una ventaja sobre peces que requieren una ingesta más continuada de recursos [26].

Los efectos de la temperatura sobre los peces pueden además tener implicaciones

sobre los factores abióticos que a su vez afectan a otros organismos. Al estudiar peces detritívoros se ha demostrado que el porcentaje de regeneración de nutrientes, en relación con lo que se consume, disminuye con la temperatura. Por ejemplo la regeneración de carbono a los 15°C es del 83 % y disminuye a 71 % a los 30°C. Por su parte el nitrógeno y el fósforo disminuyen de 82 % y 43 %, hasta 70 % y 36 %, respectivamente [82]. Este tipo de control térmico sobre las concentraciones de nutrientes afecta a comunidades enteras, a pesar de que su relación con las variaciones térmicas no sea evidente a primera vista.

## §2.5. Respuestas conductuales

El cambio en las condiciones térmicas puede tener efectos substanciales en la calidad o frecuencia de varias conductas. Dado que comportamientos relacionados con la alimentación, la reproducción y la locomoción están muy vinculados con la adecuación de los organismos, cambios conductuales pueden tener serias repercusiones ecológicas y evolutivas en las especies. Por otro lado, la conducta posee la labilidad suficiente para actuar como un mecanismo de primera respuesta en la adaptación térmica, permitiendo a los animales minimizar los efectos adversos de las condiciones físicas extremas, sin requerir modificaciones fisiológicas y los costos energéticos que conllevan.

Actualmente se ha reconocido la necesidad de entender más a fondo la relación entre las respuestas compensatorias y el comportamiento reproductivo, así como sus implicaciones sobre la adecuación de los organismos [148, 62, 80]. En estudios recientes con el pez *Gambusia holbrooki* se ha determinado una relación entre el régimen térmico y el comportamiento copulatorio [150, 151, ?]. En particular, en el comportamiento agresivo de los machos para robar cópulas a las hembras. En esta especie se dan apareamientos coaccionados por el macho, aunque se ha observado que la hembra es capaz de evitarlo y jugar un papel determinante en el éxito de la cópula [150, 101]. Un resultado interesante es que la temperatura no afecta de igual forma a hembras y a machos. Mientras que los machos incrementan el número de ataques y robo de cópulas al elevarse la temperatura, las hembras no mostraron

cambios en su capacidad para evitar cópulas a diferentes temperaturas de aclimatación como esperaban [151]. El incremento de la temperatura beneficia el apareamiento de los machos, lo cual se ha relacionado a cambios en su sistema muscular que afectan sus comportamientos motores [78]. Al respecto, se ha sugerido que el aumento de temperatura pueda estar volviendo a la hembra más receptiva, lo cual explica el aumento en el número de cópulas robadas.

El cambio climático global puede repercutir en cambios completos en las estrategias reproductivas. La teoría de historias de vida predice que los animales pueden cambiar su inversión en la reproducción dependiendo de la perspectiva relativa que tiene su progenie de sobrevivir, dando lugar a estrategias semélparas o iteróparas [164]. Por ejemplo el pez sábalo, que crece y madura en el océano pero regresa al río a desovar, presenta variación en sus historias de vida entre las poblaciones más sureñas y las que habitan los arroyos más norteños, las cuales se relacionan a un gradiente térmico [160]. Los primeros tienen muchas crías pero sólo se reproducen una vez en su vida. En cambio los segundos se reproducen repetidamente pero producen pocas crías por evento. La probabilidad de mortalidad de las crías difiere entre las poblaciones, en el sur las condiciones son más constantes y las crías logran sobrevivir sin tanta inversión paterna; en cambio en los arroyos norteños se presentan variaciones anuales marcadas por las condiciones del hielo y la sobrevivencia de los críos es más incierta [157]. Cambios en la temperatura además de poder afectar la inversión parental, pueden modificar las conductas asociadas al cuidado parental y a la elección de pareja, ya sea directamente por los cambios en su inversión, por cambios en su actividad locomotora o sexual; o de forma indirecta, afectando otros recursos como el oxígeno. Se ha documentado que las hembras de varias especies prefieren a machos que ya tienen huevos en el nido, sin embargo, bajo condiciones de poco oxígeno, que serían favorecidas por un aumento de temperatura, la preferencia se revierte. La reversión puede deberse a que las hembras rechazan a machos que no tengan la capacidad de satisfacer las demandas de una segunda puesta bajo condiciones de poco oxígeno, ya que necesitan aumentar la ventilación hasta tres veces más [121].

Otros estudios demuestran que la variación en la temperatura modifica el comportamiento de forrajeo, en particular se han hecho estudios con artóprodos y se ha demostrado que cambios en la temperatura están relacionados con la actividad de forrajeo y su efectividad en descomper la hojarasca. Además, se ha observado que los óptimos son diferentes entre diversos grupos [154].



El intervalo de temperatura no repercute en cambios conductuales simplemente por imponer nuevos límites en las condiciones abióticas del hábitat; sino que altera las interacciones bióticas en varias especies de peces. Por ejemplo, De Staso y Rahel (1994) encontraron que al aumentar la temperatura, dos especies de salmones (*Oncorhynchus clarki* y *Salvelinus fontinalis*) traslapaban su hábitat, incrementando considerablemente la competencia y la agresión entre ambas [161]. En otro trabajo, Taniguchi y colaboradores (1998) también demostraron que la habilidad competitiva en la interacción de tres especies de peces cambiaba al incrementarse la temperatura, causando un desplazamiento diferencial de las especies [136]. De hecho, ellos mismos comprobaron que este patrón podía explicar con éxito la distribución de estas tres especies en un gradiente altitudinal en los arroyos de las Montañas Rocallosas.

Muchos cambios conductuales ocurren como respuestas directas e indirectas a cambios en el régimen térmico; aunque algunos de estos cambios sean difíciles de detectar y determinar relaciones de causa-efecto, en especial los segundos, tienen una gran relevancia ecológica y evolutiva. Actualmente existe un gran compendio de información sobre las respuestas fisiológicas de los organismos a cambios en la temperatura, pero todavía quedan muchas preguntas sin contestar acerca de las respuestas conductuales de los animales ante estos cambios y en especial, acerca de las implicaciones que estas respuestas tienen para la sobrevivencia y reproducción de la especie.

## §2.6. Conclusiones y perspectivas

Aunque hay muchos estudios que describen las consecuencias funcionales de las variaciones ambientales, tanto en los organismos completos como en los mecanismos fisiológicos; hay muy pocos que examinan las consecuencias evolutivas de estos cambios térmicos [50, 74, 150]. De igual forma, hacen falta estudios que aborden las consecuencias de los cambios de temperatura sobre las relaciones bióticas y sus implicaciones en la diversidad biológica.

Los cambios en las condiciones térmicas aún cuando no generen lesiones directas a los individuos, pueden tener efectos sobre los requerimientos de energía, en las

relaciones competitivas, relaciones temporales y otras facetas de su biología, importantes para la persistencia de la especie. Estos impactos pueden incluso derivar en una evolución del nicho de diferentes especies.

Estimar los efectos fisiológicos directos y el impacto ecológico de un rápido calentamiento como el experimentado en la actualidad, es complicado tanto por la variación entre especies, sus respuestas y en particular por la capacidad de cada individuo a exhibir actividades compensatorias. Se sabe por ejemplo que la barracuda (*Sphyraena spp.*) puede estar representada por diferentes especies, distribuidas en regiones distintas, en función de la temperatura del agua. En el pacífico, al sur de Ecuador, donde las aguas son templadas se tiene una especie particular; en las aguas del norte, más templadas, hay una segunda; , otra más se encuentra en aguas un poco más calidas en el Golfo de California y una cuarta en aguas tropicales. Lo interesante es que no obstante el gradiente térmico entre estas aguas templadas y trópicas es de solo 6-8°C; las 4 especies presentan distintas variantes de la enzima M4-lactato deshidrogenasa. Cada una de las variantes de la M4-lactato deshidrogenasa presentan diferentes cinéticas, propiedades electroforéticas y cada una está adaptada a la temperatura local de su habitat [58].

En comparación con las barracudas, otras especies son mucho menos especializadas a su ambiente térmico y presentan mecanismos compensatorios. Sin embargo, hay casos registrados de daño inmediato en condiciones naturales. En un estudio realizado por Bailey (1955), en donde se analizó el efecto de la presencia de una carretera elevada que permitió la formación de una poza. En dicha poza, se presentó el aislamiento de un elevado número de peces con respecto al lago en el cual vivían. En esta poza se registró una temperatura de hasta 38°C en un julio caluroso, produciendo una muerte masiva de peces. Sin embargo, no todas las especies fueron afectadas, debido a diferencias en las tolerancias térmicas, lo cual crea un efecto de amplificación de las presiones de selección causadas por el ambiente térmico. Adicionalmente, se observaron también diferencias significativas en la tolerancia termica dependiendo del estadio de vida. Bailey (1955) encontró que algunos adultos presentaban mayor sensibilidad a altas temperatura que los individuos inmaduros en especies de peces [123], mientras que Huntsman (1942), encontró lo mismo en el salmon atlántico [3].

En realidad, no se tiene la certeza de que todas las especies de peces tengan el potencial genético para presentar variantes que pudieran verse favorecidas por la selección natural, bajo condiciones de un aumento rápido de temperatura. De hecho, parece ser poco probable que surjan adaptaciones evolutivas para este tipo de escenario de cambios rápidos en el ambiente, pues los procesos evolutivos requieren por lo general mayores lapsos de tiempo para manifestarse. Pero las especies pueden responder ecológica o conductualmente para tolerar o minimizar los efectos del cambio ambiental.

## Capítulo 3

# Variación espacio-temporal en los patrones de abundancia nativo-invasor

### §3.1. El sitio

El poecílido exótico *Pseudoxiphophorus bimaculatus* se introdujo hace aproximadamente 18 años a la Laguna de Zempoala (C. Macías García pers. Obs.), la mayor de las lagunas que componen el Parque Nacional Lagunas de Zempoala en México (municipio de Huitzilac y Ocuilan y Artega). Esta laguna se encuentra a una altitud de 2800 msnm, al pie del monte Zempoala ( $19^{\circ} 03' 00''$  N -  $99^{\circ} 18' 42''$  W), cubriendo entre 10.56ha (estación seca) y 12.34ha (temporada de lluvias), con una profundidad media de 8 m [14]. A menos de 200 metros al oeste, se encuentra la Laguna Tonatiahua ( $19^{\circ} 03' N$  -  $99^{\circ} 19' W$ ), a una altitud de 2810 msnm entre los montes Alumbres y Ocuilan; ésta cubre entre 5.3ha (estación seca) y 6.1ha (temporada de lluvias). El único pez nativo del parque nacional es *Girardinichthys multiradiatus*, sin embargo en ambas lagunas se ha introducido la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) y la carpa común (*Cyprinus carpio*). En la laguna Tonatiahua no se ha introducido *P. bimaculatus*. Ambos lagos están rodeados de prados y

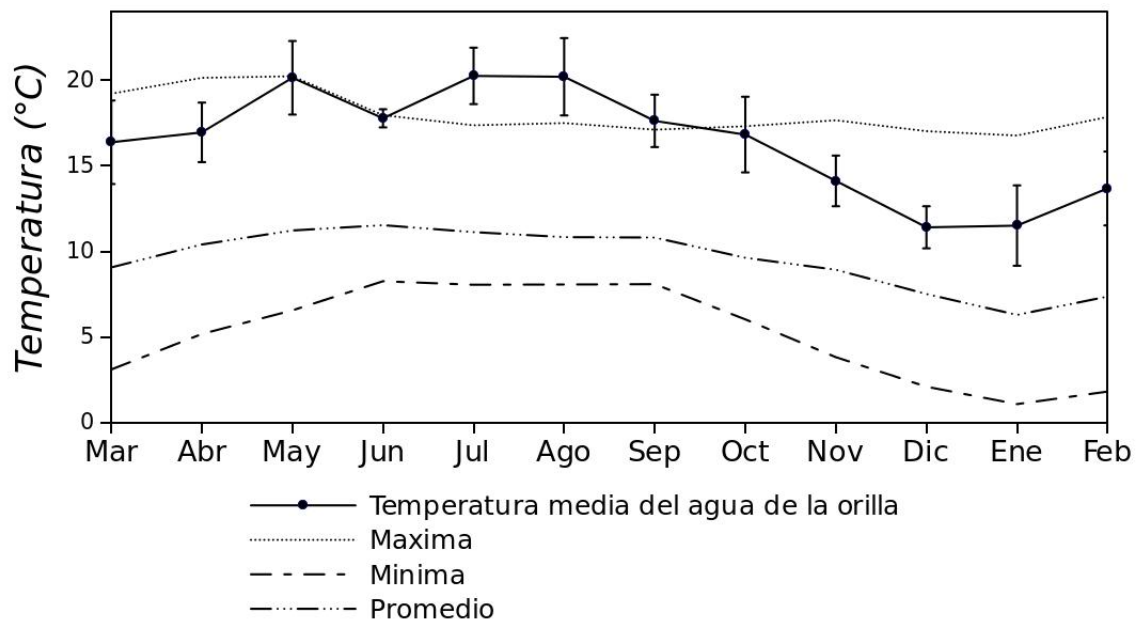
bosque de abetos (*Abies religiosa*).

### §3.2. El muestreo

Con el fin de conocer la variación espacio-temporal de los patrones de abundancia del pez nativo *G. multiradiatus* y el invasor *P. bimaculatus* llevamos a cabo censos mensuales durante un año, con el fin de incorporar la variación anual de la temperatura (Fig. §3.2.1), considerando que esperábamos que ésta fuera una variable determinante en la relación nativo/invasor. Simultáneamente se hicieron muestreos en la laguna contigua de Tonatiahua, con el fin de obtener datos control sobre los patrones de abundancia de la especie nativa sin la presencia del poecílido. Establecimos 14 sitios de muestreo alrededor de la laguna de Zempoala y 10 sitios en la laguna Tonatiahua (una densidad de sitios de muestreo equivalente por su menor tamaño). Considerando que tanto *P. bimaculatus* como *G. multiradiatus* preferentemente habitan áreas comprendidas entre 0 - 1 m de la costa, el muestreo en cada uno de los sitios consistió en 10 arrastres realizados con una red de nylon de mano (38 X 38 cm, mango = 42 cm, malla = 0.3 cm ) dentro del primer metro desde la orilla. Todos los peces encontrados fueron identificados, sexados, medidos y luego regresados al agua. En cada sitio medimos la temperatura (° C; HANNA™ HI9146) y el oxígeno disuelto (ppm; HANNA™ HI9146). Además cada mes se tomaron cinco muestras de agua por laguna para cuantificar amonio, nitritos, nitratos, ortofosfatos y fosfatos (HANNA C -200™ HI83200), la turbidez del agua (HANNA HI93703™) y pH (Hanna HI1208).

### §3.3. El análisis

Los datos de campo se analizaron mediante técnicas de minería de datos [118, 63], en particular, con un enfoque de aprendizaje automático. Se utilizó la aplicación J48 java en el software WEKA [60] con el algoritmo de clasificación C4.5. En este trabajo, el árbol de decisión se construyó utilizando tres atributos nominales que describen la distribución espacial de: 1) tipo de sustrato (arena, roca, mixto), 2)



**Figura §3.2.1:** En esta figura se puede comparar la temperatura media medida en campo con las temperaturas ambientales promedio de dos estaciones tres cumbres y hutzilac.

tipo de pendiente en la orilla (suave, abrupto) y 3) la densidad de la vegetación (alta, baja); ocho variables temporales de la calidad del agua: 1) turbidez (NTU), 2) el pH y las concentraciones de 4) amonio, 5) ortofosfatos, 6) fosfatos, 7) nitritos y 8) nitratos (mg / L); y las variables espacio-temporales de temperatura ( $^{\circ}$  C) y oxígeno disuelto (ppm). La dimensión espacial se incluye gracias a la variación ambiental que presentan los diferentes sitios de muestreo a lo largo de las lagunas, mientras que la dimensión temporal se incorpora por la variación ambiental que presentan los diferentes meses del año. El atributo de respuesta que clasifica los casos (muestras) es una variable nominal definida por seis combinaciones posibles dentro de las poblaciones de peces: 1) sólo se encontró la especie *G. multiradiatus*, 2) sólo se encontró la especie *P. bimaculatus*, 3) predomina la especie *G. multiradiatus* ( $\geq 70\%$ ); 4) predomina la especie *P. bimaculatus* ( $\geq 70\%$ ), 5) se encuentran ambas especies, y 6) no se encuentra ninguna especie. Los datos sobre la abundancia (y tipo de hábitat) provienen de cada uno de los 14 sitios de muestreo en cada una de las 12 visitas, por lo tanto el árbol de decisión resultante brinda información sobre las variables que determinan la distribución local y temporal de ambas especies.

### §3.3.1. Minería de Datos

Se considera a la minería de datos como el proceso de extracción no trivial de información que reside de manera implícita en los datos y engloba todo un conjunto de técnicas encaminadas a la extracción de conocimiento procesable, implícito en las bases de datos; usando para ello métodos de inteligencia artificial y análisis estadístico [63, 83]. La minería de datos se ha usado satisfactoriamente para muchos problemas con datos históricos almacenados, en donde se pueden hacer diferentes búsquedas como: *Búsqueda de lo inesperado* (que es útil para entender mejor el comportamiento de algún grupo de observaciones particulares); *búsqueda de asociaciones, definición de tipologías, detección de ciclos temporales y predicciones*.

Para dar solución a cada tipo de problema, la minería de datos usa una basta colección de técnicas estadísticas y de inteligencia artificial [63, 83] como:

- Redes neuronales.- Se trata de un sistema de interconexión de neuronas en una

red que colabora para producir un estímulo de salida.

- **Análisis Factoriales Descriptivos.**- Permiten hacer visualizaciones de realidades multivariantes complejas y, por ende, manifestar las regularidades estadísticas, así como eventuales discrepancias respecto de aquella, permitiendo sugerir hipótesis explicativas.
- **Análisis de series de tiempo.**- A partir de la serie de comportamiento histórica, permite modelar o las componentes básicas de la serie, tendencia, ciclo y estacionadas y así poder hacer predicciones.
- **Redes bayesianas.**- Consiste en representar todos los posibles sucesos en que estamos interesados mediante un gráfico de probabilidades condicionales de transición entre sucesos. Permite establecer relaciones causales y efectuar predicciones.
- **Árboles de decisión.**- Un árbol de decisión es un modelo de predicción utilizado en el ámbito de la inteligencia artificial. Dada una base de datos se construyen estos diagramas de construcciones lógicas, muy similares a los sistemas de predicción basados en reglas, que sirven para representar y categorizar una serie de condiciones que suceden de forma sucesiva, para la resolución de un problema. Algunos ejemplos de esta aproximación son los algoritmos ID3 y C4.5.
- **Modelos estadísticos.**- Se usan con mucha frecuencia los modelos lineales generalizados, que son una generalización flexible de la regresión de mínimos cuadrados ordinaria. Relaciona la distribución aleatoria de la variable dependiente en el experimento (la función de distribución) con la parte sistemática (predictor lineal) a través de una función llamada la función de enlace.
- **Agrupamiento (Clustering).**- Es un procedimiento de agrupación de una serie de vectores según criterios habitualmente de distancia; se tratará de disponer los vectores de entrada de forma que estén más cercanos aquéllos que tengan características comunes.



Para aquellos problemas que no cuentan con un modelo teórico o estadístico particular, sino que solo están caracterizados por una base de datos es particularmente útil una aproximación basada en el concepto de aprendizaje y que al ser realizado mediante algoritmos computacionales se le ha llamado “aprendizaje de máquina”. Esta rama de la inteligencia artificial, adopta una definición de aprendizaje basada en sus características operacionales, considerando que algo se aprende cuando produce una modificación en el comportamiento del sistema que está aprendiendo, mejorando su desempeño en el futuro.

De forma más concreta, se trata de crear programas capaces de generalizar comportamientos a partir de una información no estructurada suministrada en forma de ejemplos. Es, por lo tanto, un proceso de inducción del conocimiento. En muchas ocasiones el campo de actuación del aprendizaje de máquina se solapa con el de la Estadística, ya que las dos disciplinas se basan en el análisis de datos. Sin embargo, el aprendizaje de máquina se centra más en el estudio de la complejidad computacional de los problemas.

### §3.3.2. árboles de decisión

Una de las salidas más usadas son los árboles de decisión, también denominados árboles de clasificación o de identificación. El dominio de aplicación de los árboles de decisión no está restringido a un ámbito concreto sino que pueden ser utilizados en diversas áreas (desde aplicaciones de diagnóstico médico hasta juegos como el ajedrez o sistemas de predicción meteorológica). El conocimiento obtenido en el proceso de aprendizaje se representa mediante un árbol en el cual cada nodo interior contiene una pregunta sobre un atributo concreto (con un hijo por cada posible respuesta) y cada hoja del árbol se refiere a una decisión (una clasificación). Un árbol de decisión puede usarse para clasificar un caso comenzando desde su raíz y siguiendo el camino determinado por las respuestas a las preguntas de los nodos internos hasta que encontremos una hoja del árbol. La construcción de los árboles de decisión se hace recursivamente de forma descendente (se parte de conceptos generales que se van especificando conforme se desciende en el árbol), por lo que se emplea el acrónimo

TDIDT (*Top-Down Induction on Decision Trees*) para referirse a la familia completa de algoritmos de este tipo.

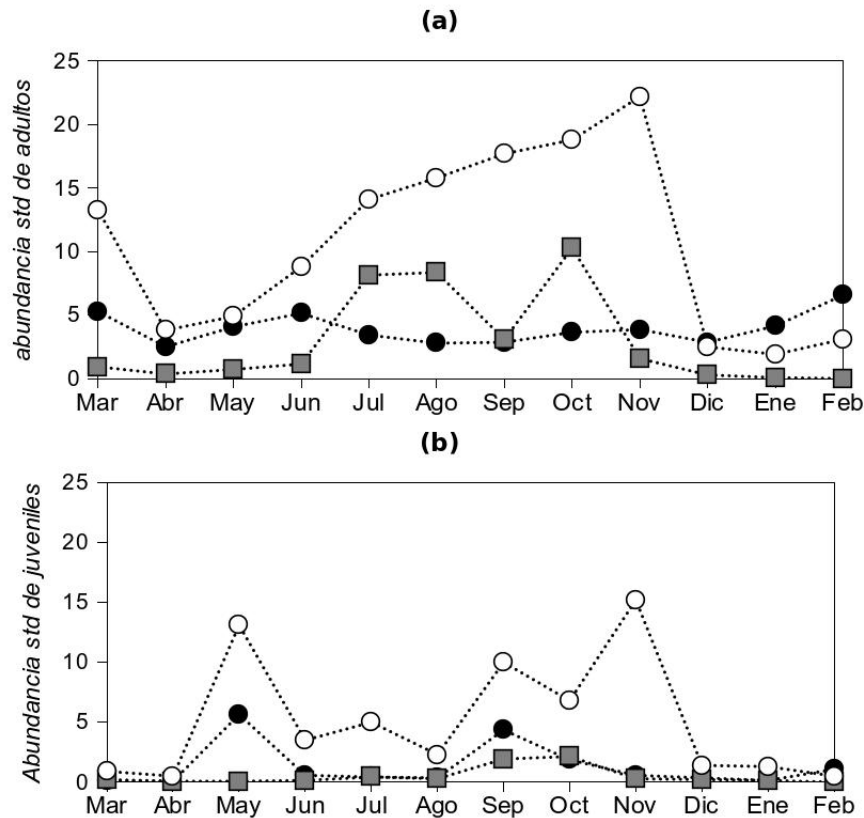
### §3.4. Resultados y discusión

Encontramos que la variación local y temporal en la abundancia de peces de ambas especies en la laguna de Zempoala está en función de la temperatura. Tal como se esperaba, basándonos en el nicho térmico original de ambas especies, la especie nativa *G. multiradiatus* predomina durante los meses más fríos, mientras que la especie introducida *P. bimaculatus* es más abundante durante los meses cálidos de verano (Figura 1.2a). Por su parte, el protocolo de muestreo equivalente en la laguna control Tonatiahua nos permitió esclarecer los efectos demográficos que tiene la presencia de la especie introducida en la dinámica que sigue la variación local y temporal de la abundancia de *G. multiradiatus*. La comparación nos permitió descubrir: (1) un bajo número de adultos *G. multiradiatus* en Zempoala, de marzo a noviembre, en contraste con su gran abundancia en Tonatiahua, donde *H. bimaculata* no se ha introducido; (2) que el déficit anterior coincide con el incremento poblacional del poecílido exótico; y (3) un patrón invertido en los meses más fríos, lo que sugiere que en Zempoala la especies nativas se está beneficiando de la disminución de la población del poecílido invasor. Este resultado sugiere una modificación en el nicho térmico de la especie nativa para evadir la competencia con el invasor.

La comparación de la abundancia de juveniles también arrojó información relevante, ya que la abundancia de juveniles de *G. multiradiatus* difiere marcadamente entre los lagos (Figura 1.2b). Primero, la abundancia de juveniles siempre es mayor en Tonatiahua que en Zempoala. Segundo, mientras que en Tonatiahua se observan juveniles de *G. multiradiatus* durante todo el año, en Zempoala solo se observan dos picos reproductivos en los meses de mayo y septiembre. Por otro lado, hay una brecha interesante entre los picos reproductivos de ambas especies. El pico reproductivo temprano de *G. multiradiatus* ocurre casi dos meses antes del pico de la cría de *P. bimaculatus*, que tiene lugar en el verano (Figura 1.2b). De esta forma, la diferencia entre las curvas de puntos negros y blancos de la figura se interpreta como un

50 **3. VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL EN LOS PATRONES DE ABUNDANCIA NATIVO-INVASOR**

indicativo de los efectos demográficos de la especie introducida sobre la nativa.

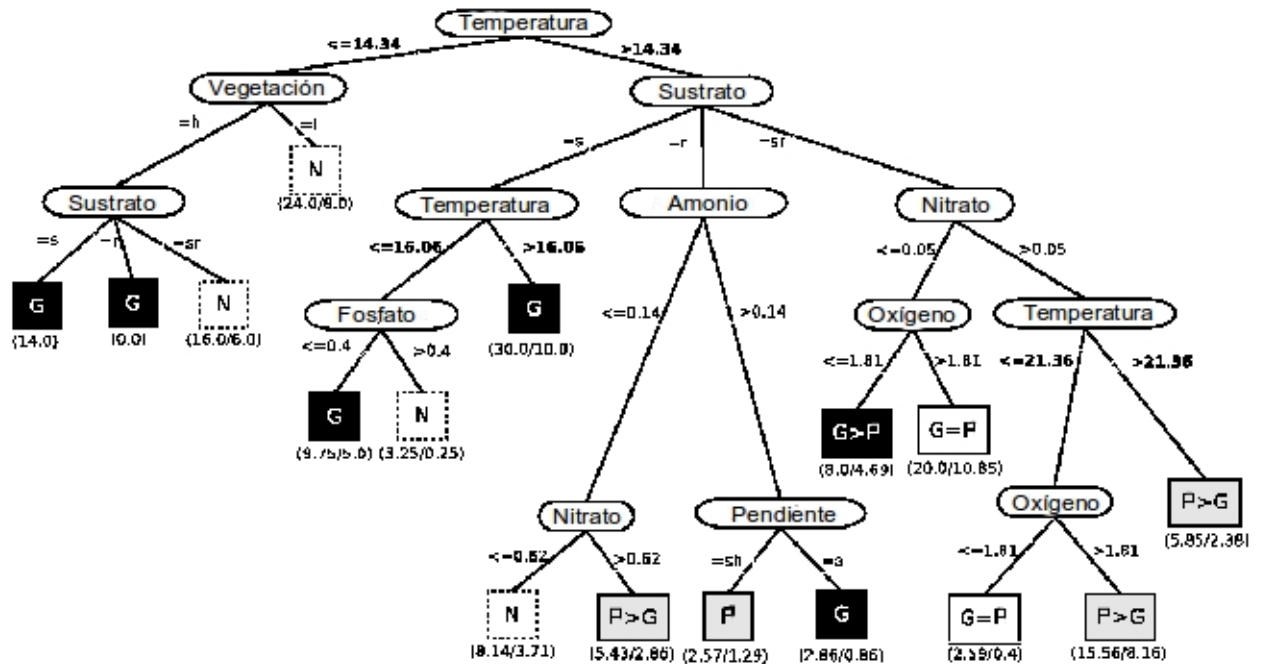


**Figura §3.4.1:** a) La abundancia de adultos estandarizada (abundancia total entre sitios de muestreo por especie) de *G. multiradiatus* es menor en Zempoala (puntos negros), que en Tonatiahua (puntos blancos), excepto los meses fríos. El poecílido introducido *P. bimaculatus* (cuadros grises) es más abundante durante el verano. La diferencia entre las curvas de puntos negros y blancos se interpreta como un indicativo de los efectos demográficos de la especie introducida sobre la nativa. b) Muestra el efecto negativo de la presencia del poecílido (cuadros grises) sobre la abundancia de *G. multiradiatus* juveniles en Zempoala (puntos negros) con respecto a los juveniles de Tonatiahua (puntos blancos).

Para analizar la relación de la abundancia relativa de ambas especies con las variables ambientales (temperatura, tipo de hábitat y calidad del agua) se utilizó un enfoque de minería de datos para construir un árbol de decisión. El modelo reveló

que la temperatura es la variable de decisión principal (primer nodo) para clasificar cada una de las 168 muestras (14 puntos muestreados mensualmente a través de un año; Figura 1.3) en relación a la dominancia entre ambas especies. A temperaturas menores de 14.08°C la especie nativa *G. multiradiatus* (G) siempre predomina, mientras que por encima de 21.36°C es el exótico *P. bimaculatus* (P) quien predomina. A temperaturas intermedias es la estructura del micro hábitat la que determina cual es la especie predominante. Mientras que en sustratos arenosos domina *P. multiradiatus* (G > P); en los sustratos rocosos domina *P. bimaculatus* (P > G). Cuando el sustrato es una mezcla de rocas y arena, son las altas concentraciones de oxígeno disuelto y nitrato las que favorecen una mayor proporción de *P. bimaculatus* (P > G).

### 3. VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL EN LOS PATRONES DE ABUNDANCIA NATIVO-INVASOR



**Figura §3.4.2:** Árbol de decisión obtenido para los datos de campo. La composición de especies (cuadros negros=predomina *P. multiradiatus*; grises= predomina *P. bimaculatus*; blancos= no se observa que ninguna de las dos especies domine) está explicada en primer orden por la temperatura (nodo principal), la cual además juega un papel a diferentes niveles del árbol. La química del agua (concentración de nutrientes y el oxígeno disuelto); los atributos del hábitat como el tipo de sustrato (arenoso o rocoso) y el tipo de pendiente (suave o abrupto) también explican la composición de especies, donde las condiciones degradadas generalmente favorecen a *P. bimaculatus*. Los números entre paréntesis expresan la relación entre los casos clasificados satisfactoriamente y los incorrectos.

# Capítulo 4

## Desempeño conductual y desplazamiento del nicho térmico

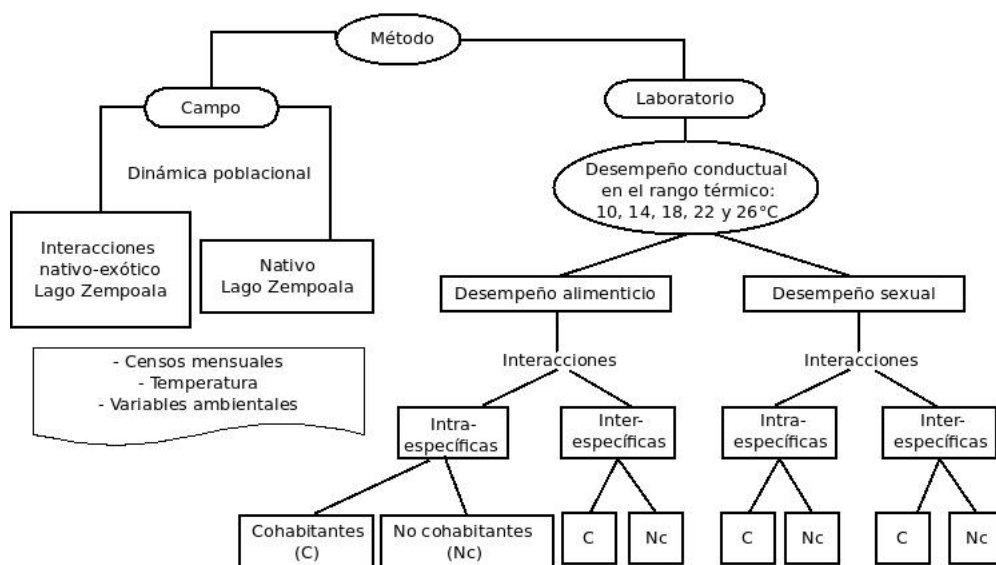
Turnbull (2014) dice que cierta envidia de la física está muy extendida entre los ecólogos. La autora postula que la mayoría de los ecólogos anhelan en secreto tener un equívano teórico del mundo newtoniano en el que un conjunto de leyes bien definidas permitan hacer predicciones exactas sobre el mundo natural. Pero la física también tiene sus problemas, afirma al argumentar que los físicos creen que aproximadamente las cinco sextas partes del universo está hecho de un tipo de materia extraña e invisible que no ha sido detectada. Esta materia (llamada oscura) fue una propuesta teórica para tratar de entender la gravedad extra (que no puede provenir de la materia normal) necesaria para explicar el movimiento de las galaxias. En resumen, los físicos creen en la materia oscura, porque tienen que; su modelo del universo simplemente no tiene sentido sin ella, al menos en el paradigma dominante.

La autora argumenta que del mismo modo, los ecólogos creemos en los nichos - no porque se les haya visto - sino porque sin ellos el universo ecológico no tiene sentido. Los nichos son necesarios debido a que proporcionan estabilidad, sin la cual las comunidades ecológicas colapsan. En concreto, la existencia de los nichos hacen que las especies se limiten más así mismas que lo que pueden limitar a otras - a partir de este principio fundamental, uno puede explicar un mundo biodiverso lleno de es-

peces que pueden surgir y prosperar. La otra posibilidad es un mundo neutral en el que las diferencias que observamos entre las especies no tienen consecuencias reales - una suposición que parece estar en desacuerdo con todo lo que sabemos acerca de la biología. Dado que las especies se limitan más ellas mismas que lo que lo que limitan a otras, el efecto observable de los nichos es una respuesta negativa al aumento en la frecuencia. Esto significa que a medida que una especie se hace más común (más frecuente), los individuos pertenecientes a ella experimentan un aumento en la competencia lo que reduce la tasa de crecimiento de la población. En contraste, los individuos de especies raras (poco frecuentes) experimentan una baja competencia y por lo tanto sus poblaciones tenderán a aumentar. Esta retroalimentación intraespecífica es la clave de la diversidad ecológica, ya que impide que a cualquier especie de dominar la comunidad a expensas de los demás; pero sólo puede ocurrir cuando los nichos están presentes[137].

Por otro lado, la temperatura además de afectar la dinámica poblacional de los peces en el campo, también va a tener un efecto directo sobre su desempeño. En particular, a nosotros nos interesaba entender la relación que tenía la temperatura con el desempeño de los peces en dos ámbitos esenciales para su sobrevivencia: el desempeño alimenticio y el sexual. Para medir lo anterior trabajamos con variables conductuales relacionadas a cada tipo de respuesta. Además analizamos como afecta la temperatura el comportamiento agresivo de los peces, ya que este puede interferir de forma importante en el desempeño. Lo siguiente que nos preguntamos es cómo el desempeño conductal de la especie nativa *G. multiradiatus* es afectado por la coexistencia con la especie exótica *P. bimaculata*. Para esto se compararon observaciones de dos tratamientos: 1) con interacción intraespecífica, donde solo interaccionaban individuos de la misma especie y 2) con interacción interespecífica, donde interaccionaba una pareja de cada especie (figura §4.0.1).

Finalmente, una de las preguntas centrales de este trabajo es si la presencia de la especie exótica puede causar un desplazamiento del nicho térmico en la especie nativa. Para estudiar esto se comparó el desempeño conductal de *G. multiradiatus* en ambas condiciones: una población que nunca ha interactuado con el invasor y otra que lleva más de una década interaccionando.



**Figura §4.0.1:** Representación diagramática del método.

El desempeño conductual se determinó en el laboratorio utilizando cuatro poblaciones distintas: 1) *G. multiradiatus* del lago Zempoala, 2) *G. multiradiatus* del lago Tonatiahua, 3) *P. bimaculata* del lago Zempoala y 4) *P. bimaculata* de Xalapa. Se realizaron dos series de experimentos; una para medir la repuesta alimenticia (forrajeo) y otra para medir los comportamientos sexuales y agresivos (diagrama 2 metodo). Para ambos tipos de respuestas se realizaron 6 tratamientos: 1)interacción intraespecífica de *G. multiradiatus* de Zempoala; 2)interacción intraespecífica de *G. multiradiatus* de Tonatiahua; 3)interacción intraespecífica de *P. bimaculata* de Zempoala; 4)interacción intraespecífica de *P. bimaculata* de Xalapa; 5)interacción interespecífica entre cohabitantes (*G. multiradiatus* de Zempoala y *P. bimaculata* de Zempoala); y 6)interacción interespecífica entre no cohabitantes (*G. multiradiatus* de Tonatiahua y *P. bimaculata* de Xalapa).

Los experimentos se midieron dentro del intervalo 10 - 26°C, probando 5 temperaturas distintas: 10, 14, 18, 22 y 26 °C (estas temperaturas están dentro del rango térmico medido en el campo). Los experimentos se realizaron dentro de una cámara ambiental Conviron CMP3244. Los peces se mantuvieron en acuarios individuales de 2 L. Inicialmente los peces se introdujeron en la cámara a temperatura de labo-



ratorio (22 °C), para permitir su aclimatación durante tres días; después de lo cual se aumentó la temperatura 1 °C por día hasta llegar a la primera temperatura de medición (26 °C). Las mediciones se realizaban entonces después de otros tres días de aclimatación a la nueva temperatura. A continuación, la temperatura se reduce en 1 °C por día hasta llegar a la siguiente temperatura de medición (22 °C), que fue seguido por un período de tres días de aclimatación. De esta forma se iba bajando la temperatura de medición hasta finalizar el intervalo deseado. Este procedimiento fue diseñado para asegurar que los peces no se vieran afectados por los cambios de temperatura, de hecho el cambio tuvo un ritmo más lento que el utilizado en otros estudios de curvas de desempeño térmico [152, 128], e inclusive que los cambios que los peces suelen experimentar en Zempoala dentro de un día ( $5.07 \pm 2.31$ ). Esto permitió que los peces expuestos a este protocolo fueran devueltos sanos al campo, considerando que son una especie amenazada.

Tanto las respuestas alimenticias como sexuales y agresivas se midieron mediante el registro de 8 minutos usando dos pares de peces de cada especie (dos hembras y dos machos por réplica). Se observó un total de 12 machos y 12 hembras de cada población. En el caso de las interacciones intraespecíficas la observación de cada individuo presentaba una réplica en donde se incorporaba la variación de tamaño, en este caso se formaron 12 pares diferentes de peces de tamaño similar de cada población, entonces los peces se volvieron a montar en 12 pares nuevos de diferentes tamaños para incorporar la variación de tamaño durante los encuentros. En la primera serie de experimentos interactuaban individuos de *G. multiradiatus* y *P. bimaculata* de Zempoala y por lo tanto son individuos que suelen cohabitar en el campo. En la segunda serie de experimentos interaccionaron individuos de ambas especies que no cohabitan nunca en el campo, ya que los *G. multiradiatus* provienen de la laguna de Tonatiahua, donde no se ha introducido el poecílido y los *P. bimaculata* provienen de una población dentro de su rango original de distribución.

La respuesta alimenticia se determinó por medio de un experimento que consistía en introducir las dos parejas de peces, ya aclimatados a cada temperatura de prueba, a una pecera de 3L ambientada con grava y vegetación, donde después de 2 minutos se les ofrecía a los peces pequeñas cantidades de alimento (Sera-vipan™) cada dos

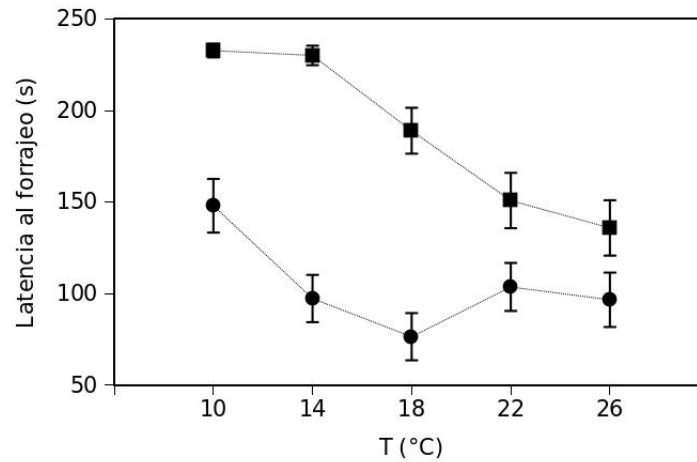
minutos durante los que se contaba el número de veces que cada pez se alimentaba (frecuencia de forrajeo) y el tiempo de tardaba cada pez en tomar el alimento por primera vez (latencia). Al finalizar los peces eran devueltos a sus tanques individuales. Para medir el comportamiento sexual y agresivo de los peces, se introducía a las dos parejas de peces en un nuevo tanque de 3L dividido en dos compartimentos por una partición de vidrio. Los machos ocuparon la partición frontal y la hembra de cada especie ocupaba un diferente compartimento del fondo. De esta forma, los machos fueron expuestos visualmente a las hembras de cada especie en la parte posterior. Después de dos minutos se registró la conducta de cada pez por los siguientes 8 minutos. En este caso se registró la frecuencia de veces que cada macho se acercó a cada hembra y la duración que mostró cada acercamiento. Simultáneamente se registró la frecuencia y la duración de los ataques entre los machos de cada especie.

## §4.1. Resultados y discusión

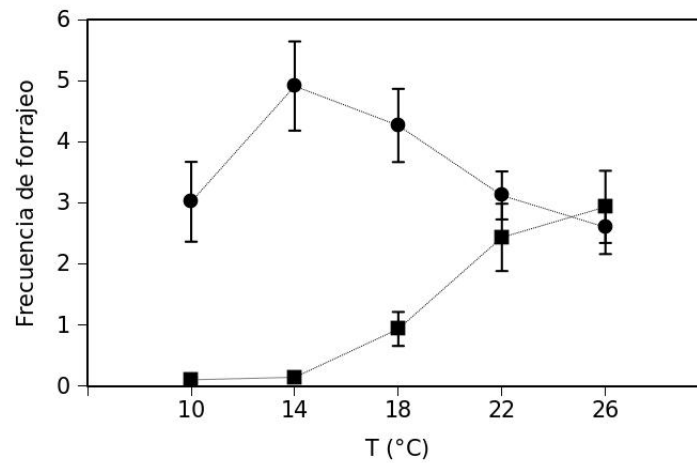
### §4.1.1. Desempeño conductual en el rango térmico

#### Desempeño alimenticio

Se encontró que las especies difieren en sus respuestas alimenticias entre las temperaturas probadas y también difieren entre ellas (Tabla4.1). En las siguientes gráficas (figuras§4.1.1 y§4.1.2) se puede observar que *G. multiradiatus* presenta su máximo de forrajeo a los 14°C, mientras que *P. bimaculata* lo presenta a mayor temperatura, a los 26°C. En cuanto a la latencia al forrajeo se observó que los *G. multiradiatus* presentan su mínima latencia y por lo tanto empiezan a comer más rápido a los 10°C, mientras que los *P. bimaculata* lo hacen a los 26°C.



**Figura §4.1.1:** Tiempo que tardan los peces en comenzar a comer. Círculos= *G. multiradiatus* y cuadrados= *H. bimaculata*.

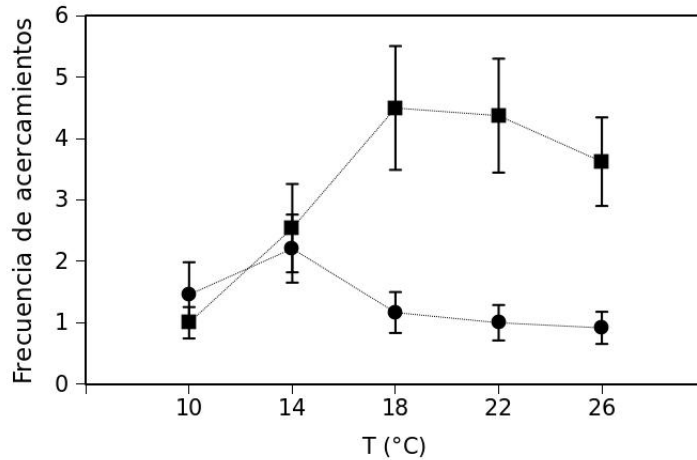


**Figura §4.1.2:** Número de veces que muerde comida cada pez. Círculos= *G. multiradiatus* y cuadrados= *H. bimaculata*.

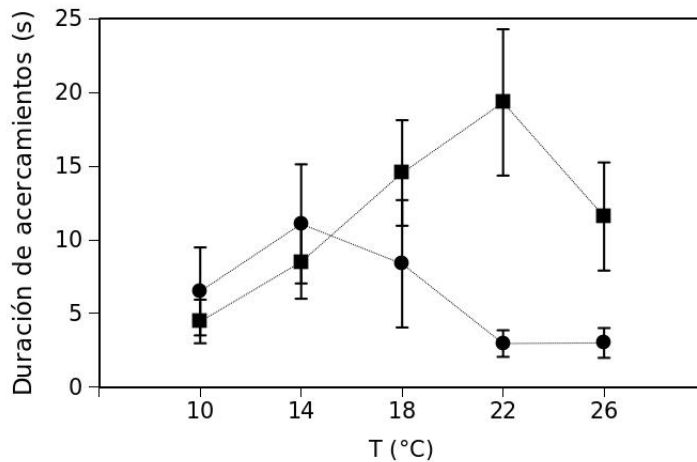
### Desempeño sexual

Se encontró que ambas especies difieren en su desempeño sexual en las distintas temperaturas y entre temperaturas. Mientras que *G. multiradiatus* presenta la frecuencia de acercamientos máxima a los 14°C y es a esta misma temperatura donde

pasa más tiempo cortejando a la hembra; los machos *H. bimaculata* se acercan más veces a las hembras entre los 18-22°C y pasan más tiempo cortejando a los 22°C (figuras §4.1.3 y §4.1.4). El que los machos se acerquen más veces y pasen más tiempo cortejando a las hembras incrementa su probabilidad de fertilizarlas e incrementar su éxito reproductivo.



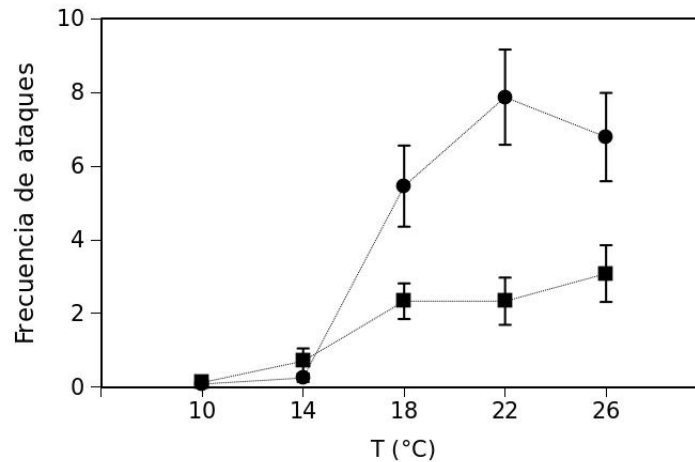
**Figura §4.1.3:** Número de veces que los machos se acercan a las hembras. Círculos= *G. multiradiatus* y cuadrados= *H. bimaculata*.



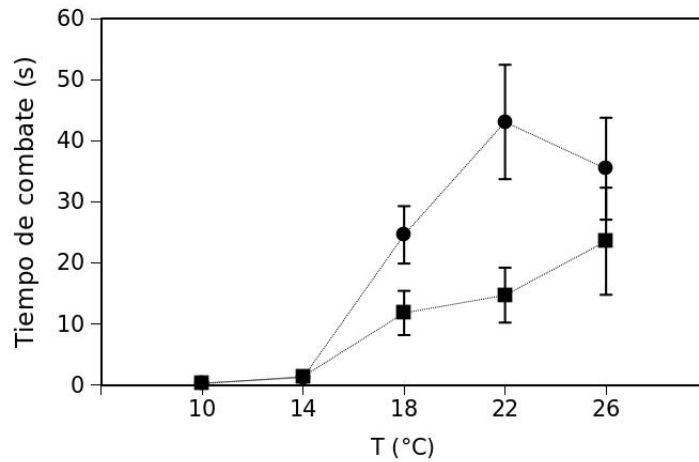
**Figura §4.1.4:** Tiempo que pasan los machos cerca de las hembras. Círculos= *G. multiradiatus* y cuadrados= *H. bimaculata*.

## Comportamiento agresivo

En ambas especies el número de ataques y tiempo que pasan los machos combatiendo se incrementan al elevarse la temperatura. Conforme aumenta el tiempo que se invierte en conductas agresivas, disminuye el que se invierte en alimentarse y cortejar, en especial los machos *G. multiradiatus* a partir de los 18°C incrementan rápidamente sus comportamientos agresivos, de hecho en una taza mayor que los machos de la especie invasora (figuras).



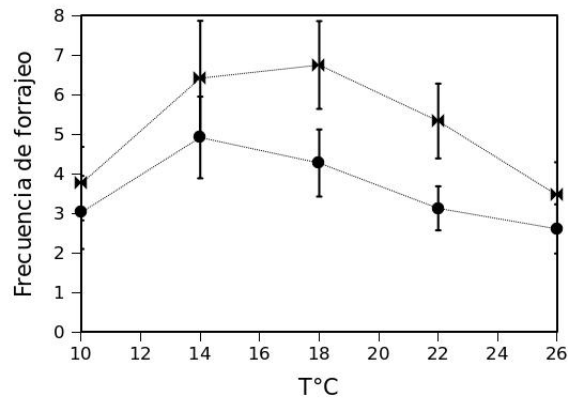
**Figura §4.1.5:** Número de veces que ataca cada pez. Círculos= *G. multiradiatus* y cuadrados= *H. bimaculata*.



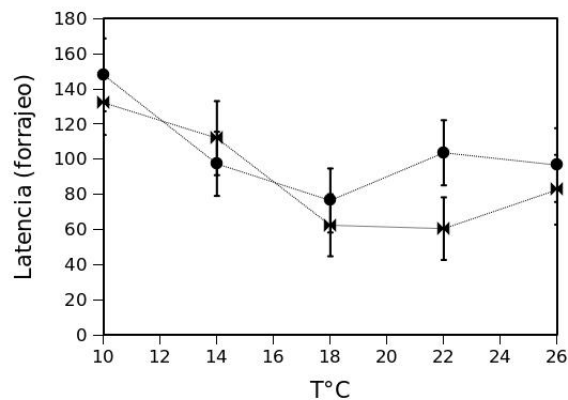
**Figura §4.1.6:** Tiempo que permanecen peleando los peces. Círculos= *G. multiradiatus* y cuadrados= *H. bimaculata*.

### §4.1.2. Interferencia

Para analizar el efecto que tiene la presencia del invasor en el desempeño conductual de la especie nativa, comparamos las conductas que mostró *G. multiradiatus* cuando interaccionaba con puros individuos de la misma especie contra sus conductas al interaccionar con *P. bimaculata*. Respecto al desempeño alimenticio se observó que los *G. multiradiatus* se alimentan con mayor intensidad cuando están en presencia del invasor (figura §4.1.7), lo cual puede sugerir una respuesta para atenuar la competencia por el alimento. El tiempo que tardan en alimentarse siguió el mismo patrón (figura §4.1.8).



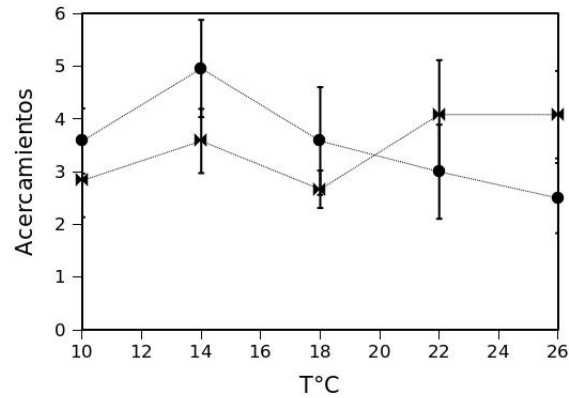
**Figura §4.1.7:** Número de veces que muerde comida cada pez. Círculos=*G. multiradiatus* (Zempoala) bajo interacción intraespecífica. Doble triángulo=*G. multiradiatus* (Zempoala) bajo interacción interespecífica.



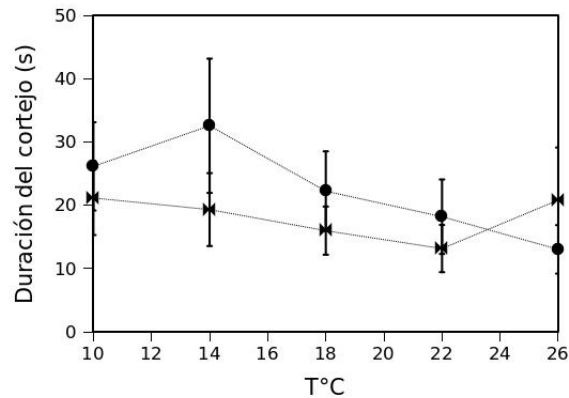
**Figura §4.1.8:** Tiempo que tardan los peces en comenzar a comer. Círculos=*G. multiradiatus* (Zempoala) bajo interacción intraespecífica. Doble triángulo=*G. multiradiatus* (Zempoala) bajo interacción interespecífica.

En cuanto al desempeño sexual se observa que la interacción con el invasor resultó en la disminución tanto del número de acercamientos como de la duración del cortejo a los 14°C (máximo para el tratamiento sin interacción) y de hecho en ninguna temperatura alcanzaron la misma intensidad. De forma contraria, se observa que en las temperaturas más altas la interacción interespecífica causó que las respuestas

sexuales se elevaran, lo que sugiere que responden a la conducta que tiene el invasor, ya que es en estas temperaturas cuando *P. bimaculata* muestra su máximo en la frecuencia y duración de acercamientos (figuras §4.1.9y§4.1.10).



**Figura §4.1.9:** Número de veces que los machos se acercan a las hembras de su especie. Círculos=*G. multiradiatus* (Zempoala) bajo interacción intraespecífica. Doble triángulo= *G. multiradiatus* (Zempoala) bajo interacción interespecífica.

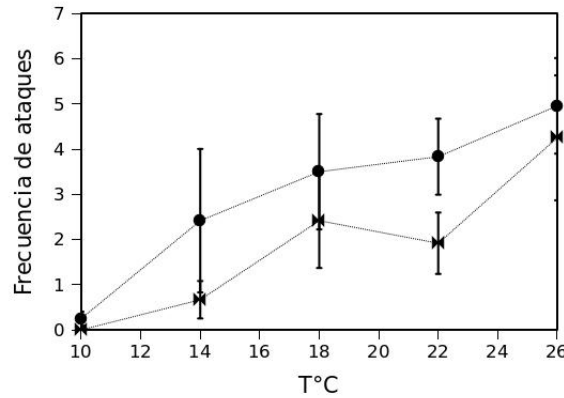


**Figura §4.1.10:** Tiempo que pasan los machos cerca de las hembras de su especie. Círculos=*G. multiradiatus* (Zempoala) bajo interacción intraespecífica. Doble triángulo= *G. multiradiatus* (Zempoala) bajo interacción interespecífica.

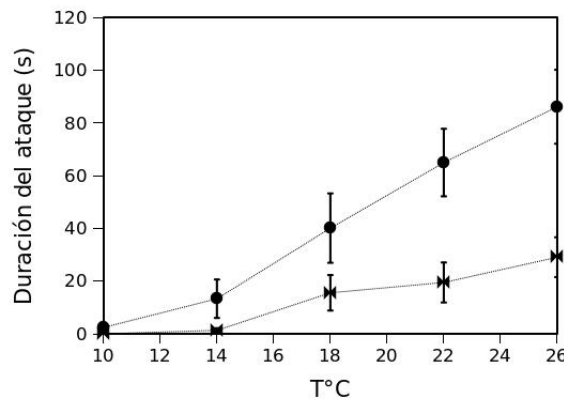
Finalmente, al analizar el comportamiento agresivo, se observa que tanto el número como la duración de ataques que realizan los machos de *G. multiradiatus*



disminuyeron en presencia del invasor, lo cual sugiere que los machos evitan el conflicto con la especie introducida, en especial en la duración que tienen los ataques (figuras §4.1.11y§4.1.12 ).



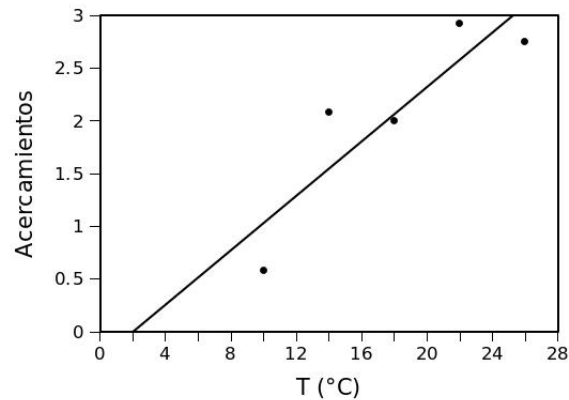
**Figura §4.1.11:** Número de veces que los machos atacan. Círculos=*G. multiradiatus* (Zempoala) bajo interacción intraespecífica. Doble triángulo=*G. multiradiatus* (Zempoala) bajo interacción interespecífica.



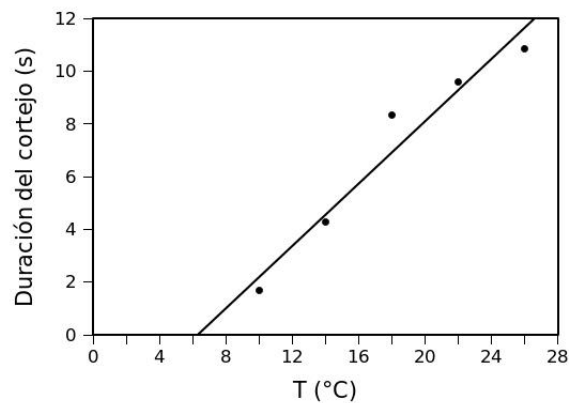
**Figura §4.1.12:** Tiempo que permanecen los machos peleando. Círculos=*G. multiradiatus* (Zempoala) bajo interacción intraespecífica. Doble triángulo=*G. multiradiatus* (Zempoala) bajo interacción interespecífica.

La interferencia en el cortejo puede estar causada por los acercamientos que tienen los machos de *P. bimaculata* hacia las hembras *G. multiradiatus*. De hecho, estás

conductas se asocian a menudo con los intentos de cópula [138] y constituyen una forma de acoso que pueden imponer una carga adicional a *G. multiradiatus* [139] Lo que observamos es que ésta conducta se incrementa conforme aumenta la temperatura (fig). Por lo tanto, un incremento de temperatura expone a las hembras a un mayor número de intentos de cópula por parte de los machos invasores.



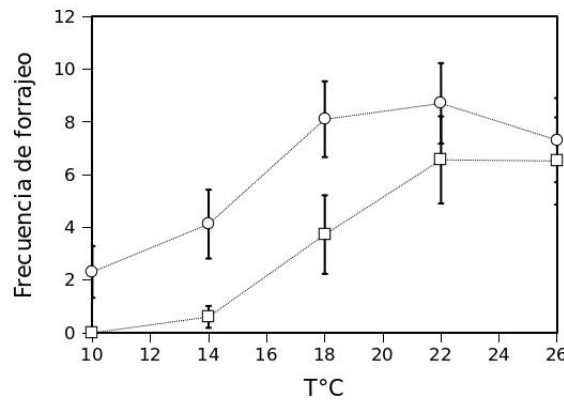
**Figura §4.1.13:** Relación lineal positiva entre la frecuencia de acercamientos interespecíficos por parte de los machos *H.bimaculata* y la temperatura.  $R=0.88$ ,  $F=11.04$ ,  $p=0.04$ .



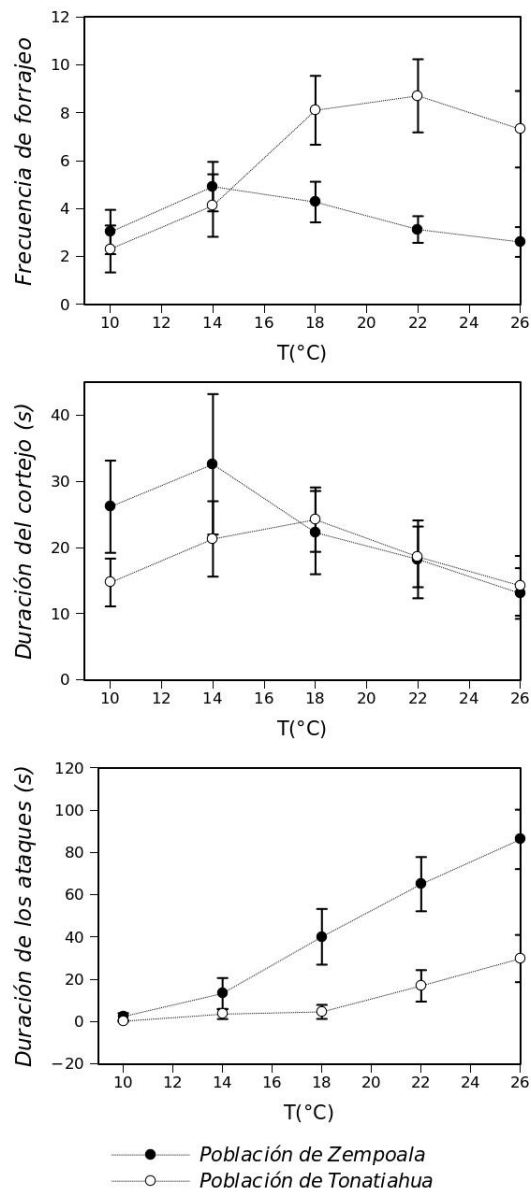
**Figura §4.1.14:** Relación lineal positiva entre la duración de los acercamientos interespecíficos por parte de los machos *H.bimaculata* y la temperatura.  $R=0.97$ ,  $F=53.87$ ,  $p=0.00$

§4.1.3. Desplazamiento del nicho térmico

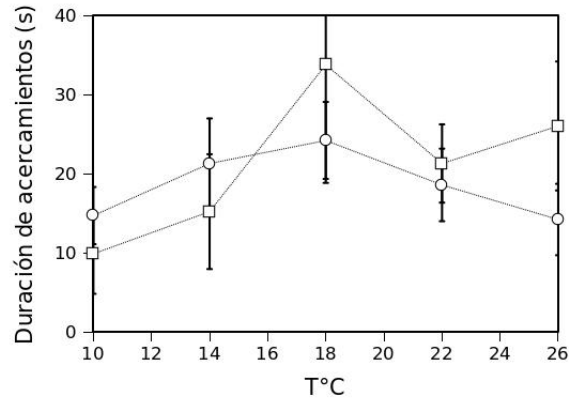
Los *G. multiradiatus* de la laguna de Tonatiahua presentan su máximo de forrajeo a los 22°C, temperatura más alta que los de Zempoala, también presentan su máxima duración del cortejo a una temperatura más alta, 18°C. En todas las temperaturas probadas presentan un menor comportamiento agresivo (figura §4.1.15). Los resultados anteriores, aunados a los resultados de campo, sugieren que la especie nativa a desplazado su nicho térmico hacia temperaturas más bajas para escapar de la competencia con la especie introducida. De hecho, si observamos las curvas de desempeño de la población de *G. multiradiatus* de Tonatiahua y la de *P. bimaculata* de Xalapa, desempeños conductuales esperados en el inicio de la invasión, podemos observar que los máximos de desempeño tanto en forrajeo como en duración del cortejo se translanan en la misma temperatura (figuras §4.1.16 y §4.1.17).



**Figura §4.1.16:** Número de veces que los peces muerden el alimento. Círculos blancos= *G. multiradiatus* de Tonatiahua. Cuadrados blancos= *H. bimaculata* de Xalapa.



**Figura §4.1.15:** Perfiles de desempeño conductual. Círculos negros= *G. multiradiatus* de Zempoala. Círculos blancos= *G. multiradiatus* de Tonatiagua.



**Figura §4.1.17:** Tiempo que pasan los machos cerca de las hembras. Círculos blancos= *G. multiradiatus* de Tonatiahua. Cuadrados blancos= *H. bimaculata* de Xalapa.

**Cuadro 4.1:** Resultados de las ANCOVAs de dos factores para los perfiles de desempeño conductual obtenidos en el laboratorio.

I. Behavioural differences between species						
Variables	FACTOR	Wilks' Lambda	Rao's R	df1	df2	p-level
Feeding responses (latency, foraging frequency)						
	Temperature	0.893	6.801	8	934	0.000
	Species	0.812	54.139	2	467	0.000
	Both	0.926	4.563	8	934	0.000
Sexual responses (latency, approaches frequency, approaches duration)						
	Temperature	0.925	6.107	3	226	0.001
	Species	0.839	3.417	12	598	0.000
	Both	0.916	1.675	12	598	0.068
Agressive responses (attaks frequency, attaks duration)						
	Temperature	0.864	17.867	2	227	0.000
	Species	0.685	11.814	8	454	0.000
	Both	0.908	2.821	8	454	0.005
II. Behavioural differences between populations						
Variables	FACTOR	Wilks' Lambda	Rao's R			p-level
Feeding responses (latency, foraging frequency)						
	Temperature	0.900	25.890	2	467	0.000
	Species	0.892	6.841	8	934	0.000
	Both	0.939	3.754	8	934	0.000
Sexual responses (latency, approaches frequency, approaches duration)						
	Temperature	0.737	26.891	3	226	0.000
	Species	0.882	2.415	12	598	0.005
	Both	0.886	2.330	12	598	0.006
Agressive responses (attaks frequency, attaks duration)						
	Temperature	0.786	30.827	2	227	0.000
	Species	0.650	13.631	8	454	0.000
	Both	0.842	5.080	8	454	0.000

# Capítulo 5

## Proyecciones demográficas bajo diferentes escenarios de Calentamiento Climático

### §5.1. La Ecología como un proceso termodinámico fuera de equilibrio.

La Ecología se define comúnmente como el estudio de las distribuciones y abundancias de organismos; así como las relaciones entre ellos y su entorno físico. Esta definición tradicional puede ser reinterpretada como un caso particular de diferentes procesos físicos de origen mecánico, químico o de transporte. En estudios recientes, se ha demostrado que varios patrones de forrajeo animal pueden ser conceptualizados como procesos de difusión anómala, que es a su vez es un fenómeno de transporte [16, 15, 84, 88, 140, 141].

Dentro del marco teórico tradicional de la Ecología [97], la dinámica de poblaciones se modela con ecuaciones diferenciales del tipo

$$\frac{dp_\gamma(t)}{dt} = F_i(p_1(t), p_2(t), \dots, p_n(t)), \quad (\S 5.1.1)$$

donde  $F_i$  es una función empírica, usualmente no lineal, de las poblaciones  $P_\gamma$ . Una forma funcional típica de  $F_i$  es

$$F_\gamma = p_\gamma \left( b_\gamma + \sum_{\gamma'}^n p_{\gamma'} C_{\gamma\gamma'} \right), \quad (\S 5.1.2)$$

que da origen a las conocidas ecuaciones de Lotka-Volterra. Donde  $b_\gamma$  representa la tasa de crecimiento inherente a la especie  $\gamma$ ,  $C_{\gamma\gamma'}$  cuantifica el efecto de las especies  $\gamma'$  sobre la tasa de crecimiento poblacional de la especie  $\gamma$ . Mismas ecuaciones que en un contexto físico, modelan diversas reacciones químicas fuera del equilibrio [135].

De esta forma, si los sistemas biológicos efectivamente obedecen las mismas leyes que el resto de los sistemas naturales, entonces un marco teórico basado en primeros principios debería formularse dentro de la Termodinámica fuera de equilibrio por varias razones: (i) Las leyes termodinámicas son las más generales de todas las leyes físicas ya que son independientes del tipo de sistema, funciona en todas las escalas de la misma forma y permite una descripción jerárquica de la naturaleza; (ii) la descripción macroscópica de la Ecología se podría beneficiar de la capacidad inherente de la Termodinámica de reducir el número de variables necesarias a un pequeño conjunto de variables efectivas.

Este cambio de paradigma ecológico fue sugerido por primera vez por Schrödinger y más tarde por Prigogine ganador del nobel de química, quien ha señalado las similitudes notables de sistemas vivos y estados estacionarios en la termodinámica fuera de equilibrio. En la misma línea de pensamiento, ha habido un número creciente de trabajos que apoyan tanto cualitativa como cuantitativamente la descripción termodinámica de la Biología ([133, 127, 167]).

Sin embargo, todavía no es muy común incorporar la interpretación termodinámica de la naturaleza, debido en gran medida a una conceptualización equivocada del significado de la entropía. La construcción del concepto de entropía comenzó con los trabajos en motores de Clausius, que le llevaron a enunciar la primera, pero no única, versión de la segunda ley de la termodinámica: el calor no puede fluir espontáneamente de un material con temperatura  $T_l$  a otro a otro temperatura  $T_h$  si  $T_h > T_l$ .



Por supuesto, si uno ve esta versión de la segunda ley, no podría imaginar que tiene algo que ver con la ecología. Tomó más de treinta años y el genio peculiar de Boltzmann para comprender el significado estadístico de la segunda ley, un sentido que hace que a la segunda ley de una de las más elegantes y universal de la naturaleza.

Lo que Boltzmann entendió fue que todo sistema macroscópico puede verse como un ensamble de pequeñísimos, pero todavía macroscópicos, subsistemas. Cada uno de estos subsistemas a su vez, podría estar en un estado termodinámico distinto llamado microestado con una probabilidad  $P_i$ , dependiendo de las fluctuaciones térmicas.

Entonces el estado macroscópico (conjunto de todos los observables físicos como temperatura o presión) del sistema, se definen por la distribución de probabilidad de los microestados accesibles al sistema en el curso de sus fluctuaciones térmicas.

Desde esta perspectiva estadística, se puede definir una nueva cantidad relacionada con la incertidumbre existente sobre un sistema, después de que sus propiedades macroscópicas han calculadas. Esta nueva cantidad llamada entropía ( $S$ ) se define en termodinámica clásica como

$$S = -k_B \sum_i p_i \ln p_i , \quad (\S 5.1.3)$$

donde  $k_B$  es una constante fundamental llamada constante de Boltzmann y  $p_i$  es la densidad de probabilidad de microestados accesibles al sistema dada una energía particular.

Podemos entonces renunciar a la 2da ley desde esta perspectiva estadística, “dado un sistema cerrado en equilibrio termodinámico, sujeto a ciertas restricciones externas, si una de dichas restricciones es retirada, entonces el sistema tendera a un nuevo estado de equilibrio, donde el numero de estados accesibles al sistema es el máximo posible”, lo cual implica que

$$\frac{dS}{dt} \geq 0. \quad (\S 5.1.4)$$

Desafortunadamente el desarrollo histórico de la termodinámica, siguió una línea basada en el modelo de gas ideal nada mas lejos de los sistemas biológicos . En este desarrollo histórico, la entropía fue lamentablemente asociada al concepto de

desorden, la antítesis de la complejidad. Esto dio pie al surgimiento de aparentes paradojas como ¿cómo puede un sistema biológico aumentar aparentemente su complejidad (reducir su grado de desorden) durante la ontogénesis, cuando la segunda ley demanda lo contrario?

Muchas explicaciones aparentemente válidas, aunque incompletas, se han formulado. La más aceptada es que la 2da ley sólo se aplica a sistemas cerrados y dado que los sistemas biológicos no lo son, no tendrían por que seguirla. De esta forma, podrían aumentar su orden (reducir su entropía) a costa de sus alrededores, con los que en conjunto se considera un sistema cerrado. Sin embargo, esto implicaría que sólo los sistemas biológicos tiene esta habilidad especial y por lo tanto persistiría la idea de la singularidad de la biología dentro de las ciencias naturales. Por supuesto, este tipo de aparentes paradojas tienen más que ver con la introducción no formal de conceptos como orden, desorden y complejidad. De hecho, una definición termodinámica de orden fue dada desde hace mucho tiempo por Hemholtz, asociada a su energía libre. La energía libre de Hemholtz  $F$  esta definida coma

$$F = E - TS, \quad (\S 5.1.5)$$

con  $E$  la energía interna del sistema a una temperatura  $T$  dada. Hemholtz notó que si se permite a un sistema evolucionar libremente, este tiende a estados de menor energía libre, mayor estabilidad y orden. De esta forma, al incrementarse la entropía, disminuye la energía libre y con ello aumenta el orden del sistema [?].

Dentro de la termodinámica fuera de equilibrio (TFE), el cambio total en el tiempo de la entropía de un sistema abierto es la suma de un termino externo (intercambio de entropía del sistema con sus alrededores) y un termino de producción interna de entropía de signo positivo definido, como requiere la 2da ley de la termodinámica,

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \frac{d_i S}{dt}, \quad (\S 5.1.6)$$

$$\frac{d_i S}{dt} > 0 \quad (\S 5.1.7)$$

## Modelo

Supongamos un espacio de  $i$  recursos naturales definido por la base  $\vec{R}_i$  en el que definimos a  $\vec{r}_i$  como el vector ecológico de la especie  $\gamma$ . Las componentes  $s_i$  determinan la cantidad del recurso  $i$  que consume la especie  $\gamma$ .

Michaelian ([100]) mostró que dado un espacio ecológico como el descrito anteriormente:

1. Que los sistemas ecológicos quedan bien descritos por la termodinámica fuera de equilibrio, la cual implica: (a) linealidad entre fuerzas y flujos generalizados; (b) si se considera al individuo como la unidad elemental de análisis entonces, la dinámica del sistema queda bien descrita usando interacciones de hasta segundo orden (dos cuerpos), donde las interacciones de primer orden serían las de el individuo con el medio, las de segundo las interacciones íter e intraespecífica y las de tercer orden serían interacciones sociales.
2. Se satisface la 2da ley de la termodinámica  $\frac{d_e S}{dt} > 0$ .
3. Bajo condiciones ambientales constantes, si el sistema esta fuera del equilibrio pero suficientemente cerca de él, entonces se satisface el principio de mínima producción de entropía de Prigogine. En esta régimen los sistemas ecológicos tienden a estados estacionarios donde  $\frac{dS}{dt} = 0$  y  $\frac{dF}{dt} = 0$ .

En este esquema conceptual, la producción de entropía externa dada por interacciones de primer orden se puede calcular como

$$\frac{d_e S}{dt} = \sum_{\gamma}^n p_{\gamma} \Gamma_{\gamma}^e, \quad (\S 5.1.8)$$

donde  $p_{\gamma}$  es la población de la especie  $\gamma$  y  $n$  es el numero total de especies en el ecosistema.  $\Gamma_{\gamma}^e$  cuantifica el promedio de entropia entre la especie  $\gamma$  y el medio ambiente.

Por su parte, la producción de entropía debida a interacciones de hasta segundo orden esta dada por

$$\frac{d_i S}{dt} = \sum_{\gamma} p_{\gamma} \left[ \Gamma_{\gamma}^i + \sum_{\gamma'} p_{\gamma'} \Gamma_{\gamma\gamma'} \right] > 0, \quad (\S 5.1.9)$$

siendo  $\Gamma_{\gamma}^i$  la producción de entropía asociada a procesos como fotosíntesis, evapotranspiración, respiración, metabolismo, etc. El coeficiente  $\Gamma_{\gamma\gamma'}$  es la producción de entropía relacionada con procesos como predación, competición, simbiosis, mutualismo, etc. Como la producción de entropía interna es positiva definida por efecto de la 2da ley y dado que el sistema se espera tienda a u estado estacionario donde  $dS/dt = 0$ , entonces necesariamente

$$\frac{d_e S}{dt} < 0. \quad (\S 5.1.10)$$

En general

$$\Gamma_{\gamma}^e = \frac{1}{T} \frac{de_{\gamma} + dq_{\gamma}}{dt} - \frac{1}{T} \sum_{\alpha} \mu_{\gamma\alpha} \frac{dn_{\gamma\alpha}}{dt}, \quad (\S 5.1.11)$$

para el cual  $de_{\gamma}$  es la energía promedio por individuo de la especie  $\gamma$  que es tomada del ambiente, por efecto de la fotosíntesis; mientras que  $dq_{\gamma}$  es el intercambio de calor con el medio y  $dn_{\gamma i}$  es el cambio de concentración del nutriente tipo  $i$  debido a la ingesta del mismo por la especie  $\gamma$ . Como en esta trabajo describiremos la interacción entre dos peces ectotérmicos, entonces podemos aproximar a  $\Gamma_{\gamma}^e$  por la intensidad de forrajeo de  $F_{\gamma}$ , con lo que

$$\Gamma_{\gamma}^e = -\frac{1}{T} F_{\gamma}. \quad (\S 5.1.12)$$

Se puede demostrar (Michaelian 2005) entonces que para  $n = 2$ , la producción de entropía interna y externa se pueden escribir como

$$\frac{d_i S}{dt} = \left[ p_1 \left( \Gamma_1^i - \frac{1}{T} F_1 \right) + p_2 \left( \Gamma_2^i - \frac{1}{T} F_2 \right) \right] > 0 \quad (\S 5.1.13)$$

$$\frac{d_e S}{dt} = [D_{11}p_1^2 + D_{22}p_2^2] + \left[ D_{12}p_1p_2 \left( \Gamma_1^i - \frac{1}{T}F_1 \right) + D_{21}p_1p_2 \left( \Gamma_2^i - \frac{1}{T}F_2 \right) \right] < 0. \quad (\S 5.1.14)$$

En este caso los coeficientes  $D_{\gamma\gamma'} = B_{\gamma\gamma'}/b_\gamma$ , corresponden a los coeficientes de Lotka-Volterra §5.1.2. Debido a que el trabajo de campo de este estudio duró sólo un año y considerando la dificultad de medir la producción de entropía interna, tanto los coeficientes de Lotka-Volterra como los coeficientes  $\Gamma_\gamma^i$  se usarán como parámetros libres de calibración del modelo. Por supuesto que estos coeficientes podrían no ser parámetros libres si se contara con datos poblacionales de más años y se conocieran al menos las tasas metabólicas de las especies bajo estudio.

Por otro lado, hemos dicho ya que el sistema tenderá a estados estables, en los cuales la energía interna  $E$  es mínima.

Considerando nuevamente sólo hasta interacciones de segundo orden,

$$E = \sum_{\gamma}^n \left[ p_{\gamma} E_1(\vec{r}_{\gamma}) + \sum_{\gamma \neq \gamma'} p_{\gamma} p_{\gamma'} E_2(\vec{r}_{\gamma}, \vec{r}_{\gamma'}) + \frac{p_{\gamma}^2}{2} E_3(\vec{r}_{\gamma}) \right] \quad (\S 5.1.15)$$

La energía interna tiene tres componentes: las interacciones de la especie  $\gamma$  con el medio ambiente, interacciones interespecíficas entre individuos de la especie  $\gamma$  con individuos de la especie  $\gamma'$  (competencia, simbiosis, parasitosis, etc) y las interacciones intraespecíficas entre individuos de la misma especie debidas a la naturaleza finita de los recursos.

Definimos a la componente de la energía interna  $E_1$  como

$$E_1(\vec{r}_{\gamma}) = A_{\gamma} r_{\gamma}, \quad (\S 5.1.16)$$

siendo  $r_{\gamma} = \|\vec{r}_{\gamma}\|$  el valor raíz cuadrático medio de recursos consumidos por la especie  $\gamma$  y  $A_{\gamma}$  una constante de calibración.

La componente de interacciones interespecíficas de la energía interna deberá ser una función de la distancia  $r_{\gamma\gamma'} = \|\vec{r}_{\gamma} - \vec{r}_{\gamma'}\|$  entre las especies  $\gamma$  y  $\gamma'$  en el espacio de recursos. Debido a la competencia por los recursos, a cortas distancias esta inter-

acción deberá tener un carácter repulsivo. A distancias suficientemente grandes, los requerimientos de cada especie serían en principio tan diferentes que se esperaría una interacción casi nula. Sin embargo, a distancias intermedias la forma de la interacción debería predecir el surgimiento de relaciones simbióticas o parasitarias, por lo cual deberá tener un carácter atractivo en ese régimen. Tomando en cuenta todas estas características,

$$E_2(\vec{r}_\gamma, \vec{r}_{\gamma'}) = r_\gamma r_{\gamma'} \{B_{\gamma\gamma'} \exp[-u(r_{\gamma\gamma'} - 1)] - C_{\gamma\gamma'} \exp[-v(r_{\gamma\gamma'} - 1)]\}, \quad (\S 5.1.17)$$

con  $B_{\gamma\gamma'}$  un coeficiente de competencia por recursos abióticos y  $C_{\gamma\gamma'}$  un coeficiente de competencia por recursos bióticos. Para nuestro sistema de estudio estos coeficientes se tomarán como el coeficiente de agresión e interferencia en el cortejo respectivamente. La constante  $u$  se escoge grande en comparación con  $v$ , para reflejar que estamos considerando sólo hasta interacciones de dos cuerpos.

Finalmente para las interacciones intraespecíficas tomaremos a

$$E_3(\vec{r}_\gamma) = \begin{cases} B_{\gamma\gamma} r_\gamma^2 & ; 0 < r_\gamma < a \\ \infty & ; r_\gamma \leq 0, r_\gamma \geq a \end{cases} \quad (\S 5.1.18)$$

con  $a$  la capacidad de carga y  $B_{\gamma\gamma}$  positiva definida para evitar configuraciones insostenibles por el medio.

De esta forma nuestro modelo esta basado en minimizar le energía libre descrita por §5.1.15, sujeta a las restricciones §5.1.13, §5.1.14. El modelo considera en su análisis: las poblaciones medidas en campo  $p_\gamma$ , la intensidad de forrajeo  $F_\gamma$ , un coeficiente de agresión  $B_{\gamma\gamma'}$  y un coeficiente de interferencia en el cortejo  $C_{\gamma\gamma'}$ , así como los parámetros de calibración  $D_{\gamma\gamma'}$ ,  $\Gamma_\gamma^i$ ,  $A_\gamma$ ,  $u$ ,  $v$ . Como en la naturaleza, el modelo fue resuelto usando un algoritmo genético.

En esta implementación particular del modelo general de modificado de Michaelian, se asume que el sistema ecológico tenderá a estados estacionarios que minimizan la energía interna y maximizan la producción de entropía. Tomando estas dos condiciones maximales como funciones objetivo y los coeficientes  $f$ ,  $a$ ,  $s$ ,  $i$ , se puede calcular

las abundancias. Todos los demás coeficientes se dejaron libres y se resolvió el modelo usando un algoritmo genético (Sastry, 2007).

### §5.1.1. Optimización usando Algoritmos Genéticos

A principios de los 1960s, el biólogo Alexander S. Fraser [45, 46, 47] publicó una serie de trabajos sobre la evolución de sistemas biológicos iniciando lo que se convertiría más tarde en los Algoritmos Genéticos (AG) [48]. Puede decirse que el trabajo de Fraser se anticipó a la propuesta del algoritmo genético simple de John Holland y la de la estrategia evolutiva de dos miembros de Hans-Paul Schwefel [69]; considerados como los padres de los AG.

La concepción de la evolución como un proceso de optimización fue propuesto por primera vez por Hans Joachim Bremermann [19], quien realizó una de las primeras simulaciones de la evolución usando cadenas binarias que se procesaban por medio de reproducción (sexual o asexual), selección y mutación, en lo que sería otro claro predecesor del algoritmo genético. Más tarde, Bremermann y Rogson [20, 22] utilizaron una técnica evolutiva para resolver problemas de optimización con restricciones lineales, donde la idea principal era usar un individuo factible el cual se modificaba a través de un operador de mutación hacia un conjunto de direcciones posibles de movimiento. Al extender esta técnica a problemas más complejos, Bremermann y Rogson utilizaron además operadores de recombinación especializados [23]. El concepto de “población” en la simulación de procesos evolutivos fue introducido por el mismo Bremermann, incluyendo además una característica de co-evolución [19]. De esta manera se pudo aprovechar el potencial de las técnicas evolutivas para entrenar redes neuronales [21].

La necesidad de utilizar este tipo de métodos de inteligencia artificial se debe a que para resolver muchos problemas reales no existen algoritmos deterministas lo suficientemente rápidos y robustos para encontrar su solución. Por el contrario, métodos probabilísticos exhaustivos como los de tipo Monte Carlo, han probado tener éxito en una gama amplia de problemas [34]. Sin embargo, cuando el espacio de posibles soluciones no es lo suficientemente pequeño, el tiempo y poder de cómputo

que se requeriría para hallar una solución óptima es demasiado grande. Es en ese escenario donde los AG han mostrado ser sumamente adecuados [9, 11, 43].

Sin embargo, es necesario recalcar que los algoritmos evolutivos son técnicas heurísticas, por lo que no se garantiza la convergencia al óptimo global de un problema dado; aunque en la práctica suelen lograrlo en un tiempo promedio considerablemente menor que los algoritmos deterministas.

La estructura básica propuesta por John H. Holland, a principios de los 1960s, para los algoritmos genéticos usan un lenguaje prestado de la biología, donde un *individuo* es una posible solución al problema. De forma que cada individuo está caracterizado por un *cromosoma* o *genotipo* (que es su representación codificada, donde cada cromosoma esta formado por un conjunto de *genes*, que son los bits individuales); un *fenotipo* (que es la forma decodificada de la solución y que esta definida por el usuario de forma externa al AG) y una *adecuación* (que es el valor de la función objetivo evaluada en dicha solución y es el parámetro a través del cual los individuos son seleccionados).

De esta manera, un conjunto de posibles soluciones en un tiempo de computo determinado se denomina *población*, las cuales van cambiando la composición de sus genotipos mediante la aplicación de diferentes *operadores evolutivos*, como son: *Entrecruzamiento* (operación entre dos individuos, llamados *padres*, mediante la cual parte de su cromosoma es intercambiado para generar nuevos individuos llamados *hijos*), *Mutación* (operación sobre el genotipo de un individuo, mediante la cual uno o mas de sus genes son alterados) y *Selección* (operación sobre una población, mediante la cual los individuos con mejores adecuaciones son seleccionados para pasar su información genética a la siguiente generación).

## §5.2. Resultados y discusión

En la figura §5.2.1 presentamos la convergencia de las abundancias relativas esperadas para cada especie a diferentes temperaturas, comenzando a 10°C y terminando en 26°C. Las gráficas muestran una muy clara convergencia que se alcanza rápidamente y aunque se puede observar un poco de dispersión sobre todo en la subfigura



(b) para *H. birmaculata*, los valores oscilan alrededor de un valor medio.

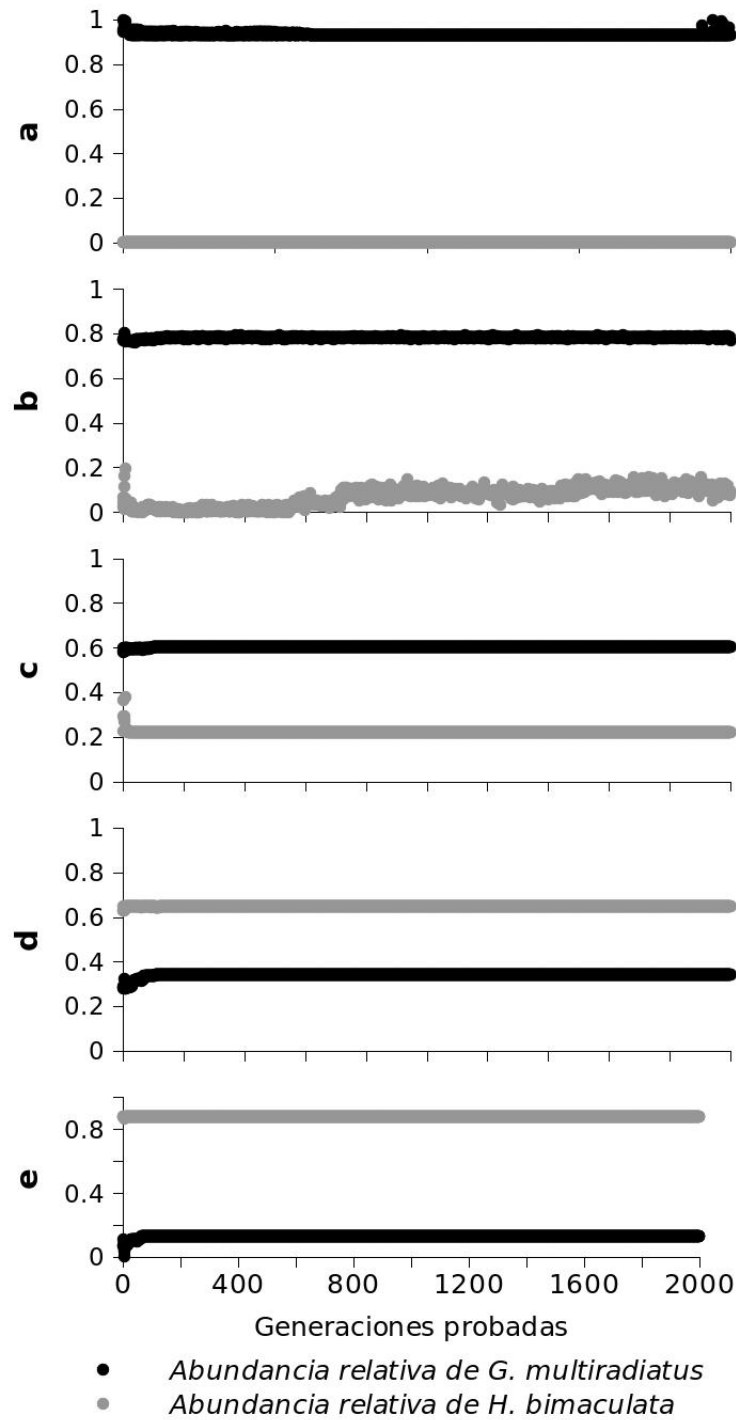
Para validar el modelo se comparo una una regresión lineal directa sobre las abundancias mensuales registradas en campo con respecto a la temperatura media de la orilla del lago (Figura 2 línea punteada), con una regresión lineal sobre las abundancias predichas por el modelo termodinámico (en régimen estacionario de mínima energía libre de Helmholtz) a diferentes temperaturas (figura §5.2.3 línea continua). Se puede apreciar que si bien las abundancias calculadas por el modelo caen un poco por debajo de los datos de campo, los primeros están dentro de un intervalo de confianza del 95% respecto de lo observado. Con estas regresiones, analizamos el destino de ambas especies bajo diferentes escenarios de cambio climático (figura §5.2.2 ).

Para tener un indicador más claro de la dinámica poblacional, introdujimos un índice de ventaja competitiva, CAI por sus siglas en inglés definido como

$$CAI = \frac{\frac{RG - RH}{Na}}{R_{max}}$$

Donde RG es la abundancia relativa de *G. multiradiatus*; RH la abundancia relativa de *P. bimaculatus*; Na representa la abundancia normalizada total de peces y Rmax la abundancia relativa máxima. De esta forma cuando CAI=0 significa que ninguna especie muestra predominancia sobre la otra; si CAI>0 entonces *G. multiradiatus* predomina sobre *P. bimaculatus*; cuando CAI<0 la predominancia corresponde ahora a *P. bimaculatus*.

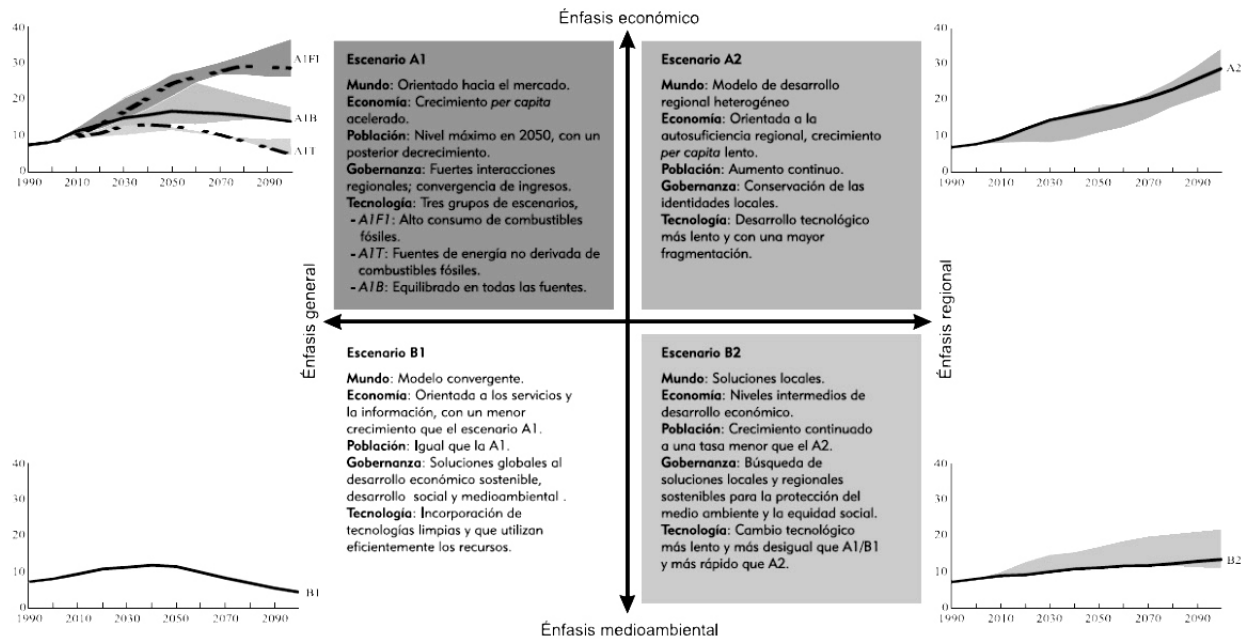
Nuestro modelo termodinámico toma como entradas solamente los datos de laboratorio (rendimiento a diferentes temperaturas), y un coeficiente relativo de la abundancia de *G. multiradiatus* en los lagos. Para este análisis termodinámico se supone que el sistema ecológico se moverá hacia estados estacionarios en donde la energía libre de Helmholtz alcanza un mínimo consistente con las condiciones de frontera. Nuestro modelo muestra que, en todos los escenarios previstos por el IPCC, el aumento de la temperatura dará lugar a la pérdida de dominancia de las especies nativas, con el devenir del invasor dominante la mayor parte del año. En la situación de *status quo*, las especies nativas exhibe una ventaja sobre el invasor durante la mayor parte del año, salvo sólo el más caluroso de julio, cuando la situación se invierte.



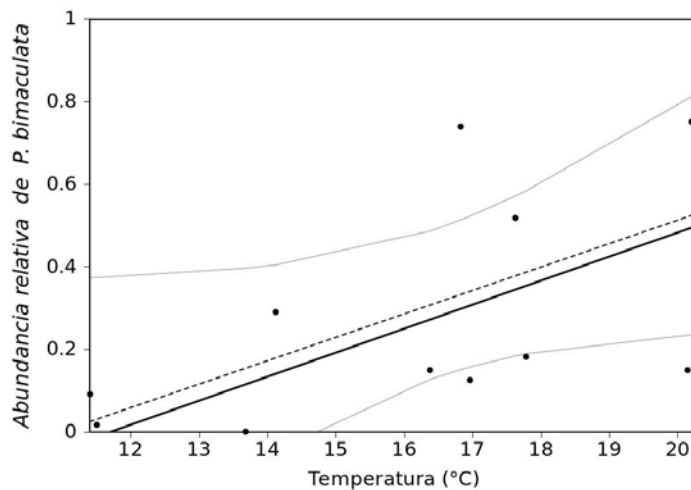
**Figura §5.2.1:** Convergencia de la abundancia relativa esperada de cada especie a diferentes temperaturas utilizando el desempeño conductual obtenido en laboratorio (a = 10, b = 14, c = 18, d = 22, e = 26°C).

## 5. PROYECCIONES DEMOGRÁFICAS BAJO DIFERENTES ESCENARIOS DE CALENTAMIENTO CLIMÁTICO

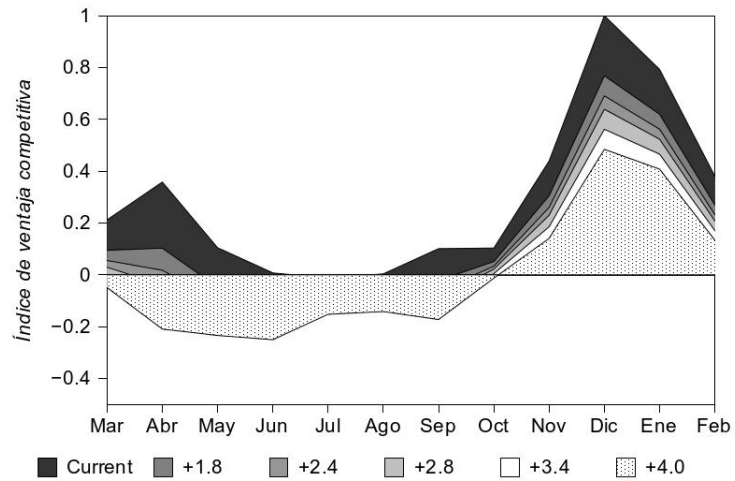
82



**Figura §5.2.2:** En el año 2000 el IPCC presentó diferentes escenarios alternativos de evolución futura de las emisiones mundiales de gases de efecto invernadero (GEI) en su Informe Especial sobre Escenarios de Emisiones (SRES). Estos escenarios de emisiones se agrupan en 4 grandes familias (A1, A2, B1 y B2), caracterizados en base a un análisis de las tendencias mundiales de los principales factores de carácter social, económico, tecnológico y político con posible influencia en la emisión de gases a lo largo del siglo XXI. Para cada uno de estos escenarios de evolución de las emisiones, se predice cómo va a ser el clima futuro, mediante modelos climáticos conocidos como Modelos de Circulación Global (MCG). Estos modelos simulan flujos de energía, masa y cantidad de movimiento entre los puntos de una retícula tridimensional (de entre 200 y 500 km de lado) que se extiende por la atmósfera y la superficie terrestre; están muy condicionados por la cantidad de GEI y aerosoles presentes en la atmósfera. La aplicación de estos modelos hacia el futuro, bajo las diferentes hipótesis de evolución de las emisiones (escenarios), permite obtener datos de temperaturas y precipitaciones a lo largo del próximo siglo. Los valores medios de estas previsiones a lo largo de periodos de tiempo suficientemente largos (del orden de una década) permiten conocer las características del clima futuro en comparación con el actual. A partir de esta proyección del clima del futuro se emplean otros modelos específicos para la determinación de las posibles efectos de este cambio en diferentes aspectos ambientales (nivel del mar, deshielo, hidrología, biodiversidad, ecosistemas, incendios, etc.), sociales (salud, hambrunas, desigualdades, etc.) y económicos (agricultura, industria, etc.)



**Figura §5.2.3:** La abundancia relativa de *P. bimaculatus* ( $P. bimaculatus/P. bimaculatus + G. multiradiatus$ ) está en función de la temperatura. La línea continua ( $y=0.05x-0.68$ ;  $R^2=0.93$ ,  $t(m)=6.47$ ,  $p=0.007$ ) representa el modelo termodinámico usando los coeficientes de desempeño en laboratorio y el índice demográfico de competencia interespecífica de campo, que está en buen acuerdo con la abundancia relativa de ambas especies observada en campo (línea punteada;  $y=0.05x-0.62$ ;  $R^2=0.38$ ,  $t(m)=2.50$ ,  $p=0.03$ ; 95 % ic).



**Figura §5.2.4:** Proyecciones demográficas usando diferentes escenarios de Calentamiento Global. El índice de ventaja competitiva (CAI) representa una ventaja relativa de abundancia de *G. multiradiatus* a diferentes temperaturas, de acuerdo con las predicciones del modelo termodinámico propuesto. Bajo las condiciones existentes *G. multiradiatus* predomina la mayoría del año (polígono negro); pero incrementos en la temperatura promueven la ventaja competitiva de la especie invasora, de tal forma que para el escenario A1F1 (+4°C), *G. multiradiatus* sólo será dominante en los meses de invierno.

Sin embargo, aun teniendo en cuenta el escenario más conservador *G. multiradiatus* pierde su ventaja competitiva en los meses de cría (figura §5.2.4).

**Cuadro 5.1:** Coeficientes usados para el modelo termodinámico. Los valores de temperatura fueron los mismos que los usados en laboratorio para estudiar el desempeño contractual, de tal forma que f= desempeño alimenticio; c=desempeño intraespecífico de cortejo; a= interacciones intraespecíficas negativas (agresión); i=coeficiente de interacción interespecífica (obtenida de campo), para la especie 1 (G.multiradiatus) y la especie 2 (P. bimaculata).

<i>T</i> (°C)	f1	c11	a11	f2	c22	a22	i12*
<b>10</b>	0.614	0.336	0.008	0.021	0.231	0.006	0.464
<b>14</b>	1	0.573	0.029	0.03	0.44	0.033	0.058
<b>18</b>	0.869	0.433	0.571	0.191	0.752	0.274	-0.348
<b>22</b>	0.636	0.153	1	0.496	1	0.342	-0.753
<b>26</b>	0.53	0.155	0.822	0.597	0.599	0.547	-1.159

# Capítulo 6

## Discusión general

Un preocupante efecto ecológico del calentamiento global es la alteración de los procesos de los ecosistemas. Esto puede provocar cambios fenológicos en las especies [109, 99, 36, 13] que potencialmente pueden alterar la comunidad entera [103]. Pero difícilmente nos encontraremos un caso donde un ecosistema o una especie se encuentren afectados por una sola amenaza, en realidad se ven afectadas por diferentes amenazas a la vez. En este caso los ecosistemas o las especies son afectadas por la suma de los efectos negativos que tiene cada amenaza; sin embargo el problema no es tan sencillo porque además tenemos que considerar los efectos sinérgicos que tienen, los cuales acrecentan los efectos negativos. Como vemos en el presente estudio, donde la sinergia del calentamiento climático y la invasión de especies potencian el declive de las poblaciones de la especie nativa, endémica y amenazada *G. multiradiatus*, al promover cambios fenológicos en direcciones opuestas.

Nuestros datos sugieren que las diferencias en los patrones fenológicos de las poblaciones de *G. multiradiatus* de Tonatiahua (presumiblemente la condición natural de *G. multiradiatus* en estos lagos de montaña) y Zempoala están relacionadas con la introducción de *P. bimaculatus*. Mientras que la población de *G. multiradiatus* de Tonatiahua experimenta varios picos de reproducción durante todo el año (excepto en los meses más fríos); la población de Zempoala sólo presenta dos picos reproductivos, uno en mayo y uno en septiembre, justo antes de la temporada reproductiva del pez invasor. Este cambio en la historia de vida del pez nativo parece ser una

estrategia para evitar la competencia entre los juveniles. Por su parte, la abundancia de adultos *G. multiradiatus* en la presencia del poecílido se mantuvo prácticamente constante a través del año con valores considerablemente más bajos que en Tonatiahua. Se encontró que en Zempoala la abundancia máxima de *G. multiradiatus* se da durante el invierno; justo cuando su abundancia decrece en Tonatiahua. Esta mayor abundancia de *G. multiradiatus* en Zempoala coincide con el declive de la población de *P. bimaculatus* en invierno. Aunque, se caracterizaron los cambios en la abundancia durante un año, la proximidad de los dos lagos y sus condiciones físico-químicas similares sugieren que las diferencias entre las dos poblaciones de *G. multiradiatus* son significativas, y aunque la magnitud real de los diferencias pueden diferir entre años, nuestros datos proporcionan una imagen suficientemente precisa de la magnitud y dirección de los efectos de la presencia del invasor *P. bimaculatus* sobre la población de *G. multiradiatus* en Zempoala.

En el laboratorio, la divergencia entre las curvas de desempeño conductual de las dos poblaciones de *G. multiradiatus* sugiere que la respuesta de las especies nativas ante la interacción con la especie invasora implica un desplazamiento de su nicho térmico. Ya sea este desplazamiento de caracteres el resultado de la selección natural en el nicho térmico o una expresión de la plasticidad fenotípica, la especie nativa se va limitando a los períodos y micro-hábitats más fríos. Lo anterior, a la vista del calentamiento global enfrenta a *G. multiradiatus* ante un dilema insoluble, ya que las condiciones a las que se está adaptando progresivamente como consecuencia de la interacción con *P. bimaculatus* serán cada vez más raras; mientras que las condiciones ambientales mejorarán constantemente para su competidor, un poecílido de aguas más cálidas [145]. Esto apoya la idea de Sorte *et al.* (2010) de que el calentamiento climático puede afectar a las comunidades, tanto a través de los efectos directos sobre la diversidad y abundancia de las especies nativas, como por efectos indirectos debido al aumento de la dominancia de las especies introducidas.

Nuestras predicciones para todos los escenarios del IPCC muestran que un aumento en la temperatura favorecerá a la población de la especie invasora, así como el número de meses en los que predominan. Este resultado es consistente con los hallazgos de Carmona-Catot y colaboradores (2013), quienes examinaron los efectos



de la temperatura sobre las interacciones competitivas entre el pez invasor *Gambusia holbrooki* y el pez endémico *Aphanius iberus*. Como sugieren Rahel y Olden (2008), es necesario desarrollar nuevas estrategias de control y prevención de la introducción de especies, tales como la construcción de barreras y esfuerzos de remoción. Consideramos que también es necesario incrementar la educación ambiental al respecto y crear políticas más eficientes para prevenir la introducción de especies invasoras en más ecosistemas. Es importante considerar, que aunque actualmente una especie exótica parezca solamente tener efectos moderados o limitados estacionalmente, esta situación puede cambiar drásticamente ante un cambio en las condiciones climáticas.

Respecto al modelo utilizado, la termodinámica fuera del equilibrio mostró ser una herramienta útil para estudiar las interacciones entre especies en escenarios de cambio climático, como se ejemplifica por la precisión con la que se describe la dinámica poblacional en nuestro estudio. Este marco conceptual propone que los sistemas ecológicos evolucionan tendiendo a estados estacionarios donde la energía interna se minimiza y la producción de entropía se maximiza.

Por otro lado, si bien las consecuencias de los cambios fenológicos intraspecíficos han sido bien documentados, su efecto sobre las interacciones interespecíficas y sus consecuencias evolutivas siguen estando relativamente inexploradas [65]. así pues, resulta prioritario estudiar los efectos sinérgicos del cambio climático y la competencia con especies exóticas. Otro factor de complejidad que también debe incorporarse al estudiar la respuesta ante cambios ambientales es cómo dichos cambios en las interrelaciones interespecíficas afectan la respuesta que se presenta a nivel de comunidades y ecosistemas [64].

En resumen, nuestros resultados sugieren que considerando las tendencias actuales, el dilema de supervivencia que presenta la especie nativa *G. multiradiatus*, se convertirá en algo común para las especies en hábitats templados, donde la competencia con especies invasoras tropicales / subtropicales promueven el desplazamiento del nicho térmico hacia condiciones más frías, mientras que el calentamiento global promueve un desplazamiento en dirección opuesta hacia condiciones más cálidas. En este caso si el pez nativo escapa de la competencia con el invasor desplazando su nicho a temperaturas más bajas, no tendrá la oportunidad de desplazar su nicho

térmico en respuesta al calentamiento climático esperado.

## Capítulo 7

Artículo publicado en *Biological  
Invasions*

*Limited options for native goodeid fish  
simultaneously confronted to climate  
change and biological invasions*

**Elvia Ramírez Carrillo & Constantino  
Macías García**

**Biological Invasions**

ISSN 1387-3547

Biol Invasions  
DOI 10.1007/s10530-014-0723-0



Your article is protected by copyright and all rights are held exclusively by Springer International Publishing Switzerland. This e-offprint is for personal use only and shall not be self-archived in electronic repositories. If you wish to self-archive your article, please use the accepted manuscript version for posting on your own website. You may further deposit the accepted manuscript version in any repository, provided it is only made publicly available 12 months after official publication or later and provided acknowledgement is given to the original source of publication and a link is inserted to the published article on Springer's website. The link must be accompanied by the following text: "The final publication is available at [link.springer.com](http://link.springer.com)".

## Limited options for native goodeid fish simultaneously confronted to climate change and biological invasions

Elvia Ramírez Carrillo ·  
Constantino Macías García

Received: 24 May 2013 / Accepted: 15 May 2014  
© Springer International Publishing Switzerland 2014

**Abstract** The process by which climate warming promotes the invasive expansion of tropical and subtropical species is commonly studied within the niche conservatism framework, which ignores the possibility of rapid evolution of thermal niche. We demonstrate that competition with the tropical invasive *Pseudoxiphophorus bimaculatus* has led to thermal niche displacement in the temperate fish *Girardinichthys multiradiatus*. Data mining of field records indicates that temperature is the main factor determining which species is dominant, behavioural performance profiles confirmed thermal segregation of these species and laboratory trials demonstrate that *G. multiradiatus* co-occurring with *P. bimaculatus* has shifted their thermal optimum to a lower temperature. An exploration of the consequences of these processes under climate change using a thermodynamic model predicts increased frequency of *P. bimaculatus* with global warming. This reveals a dilemma facing temperate species confronting tropical competitors; the need to adjust their thermal niche to escape competition behind a shrinking cold barrier, a lose–lose situation given current climatic trends.

**Electronic supplementary material** The online version of this article (doi:10.1007/s10530-014-0723-0) contains supplementary material, which is available to authorized users.

E. Ramírez Carrillo (✉) · C. Macías García  
Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, AP 70-275, 04510 Coyoacán, D.F., México  
e-mail: elviarc@otrasenda.org; elviarc@gmail.com

**Keywords** Fish invasions · Climate change · Thermal niche · Niche displacement · Data mining · Ecological modelling

### Introduction

Warmer conditions favour invasive species from various taxa (Mainka and Howard 2010; Sorte et al. 2010; Song et al. 2010; Clements and Ditommaso 2011; Zerebecki and Sorte 2011; Crossman et al. 2011), creating a synergy between global climatic change and biological invasions that constitutes a major threat to the maintenance of global biodiversity (Thomas et al. 2004; Holzapfel and Vinebrooke 2005; Chown et al. 2007; Pejchar and Mooney 2009). Fish communities in temperate regions, normally dominated by cold-water species, are vulnerable to the effects of warming temperatures. Additionally, they face possible invasions by warm-water fishes capable to colonise new habitats as the thermal constraints on their life histories are relaxed (Britton et al. 2010). These processes are generally assumed to be mediated by thermal niche conservatism (Broennimann et al. 2007; Stebbins 2003; Jarnevich and Stohlgren 2009; Reino et al. 2009), yet the concept that invasive species have largely unchanging thermal niches is at odds with the finding that climatic niche shift has occurred amongst freshwater fish and lizards (Lauzeral et al. 2011; Kolbe et al. 2012).

Models linking climatic change and biodiversity emphasize the effects of increased habitat availability for invasive species, ignoring the possible changes in thermal niche of either invasive or native species. We present evidence of adaptive shifts in the thermal niche to reduce direct competition with an invasive species, and the observation that this shift makes a native species increasingly maladapted to a warming environment. This unexpected twist challenges several aspects of current range shift predictions: the assumptions of (1) thermal niche constancy; (2) limited adaptive responses; and (3) the tendency to ignore synergistic effects of multiple aspects of global change. Poeciliid fishes, which are considered excellent colonizers and invaders (Magurran 2009; Gesundheit and Macías García 2007), have invaded multiple sites in Central Mexico, including the last few remaining localities of some endangered members of the Goodeidae (splitfins). The approximately 41 endemic species of the subfamily Goodeinae, many of which are considered endangered and some already extinct in the wild (Webb et al. 2004; De la Vega-Salazar et al. 2003), constitute a substantial part of the fish fauna of central Mexico. Goodeids are often the only local native fish species, such as the distinct population of the threatened *Girardinichthys multiradiatus* at Zempoala lakes (Macías García et al. 2012), which has been cohabiting with the introduced poeciliid *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (Morales-Cazan and Albert 2012) for about 12 years (C. Macías García pers. obs.).

Negative effects resulting from competition for resources are expected, given ecological similarities between *G. Multiradiatus* and *P. bimaculatus*. Both display the same preferences for shaded slow-moving waters at depths no greater than 1 m, and there is substantial diet overlap between them (Trujillo Jiménez and Toledo Beto 2007; Trujillo Jiménez and Espinosa de los Monteros Viveros 2006). As *G. multiradiatus* inhabits cold waters at altitudes from 2,200 to 2,800 m above mean sea level (mamsl) and *P. bimaculatus* is naturally found in warm waters at altitudes below 1,430 mamsl (Fig. 1), coexistence was not expected. This suggests that following the unexpected establishment of the latter at Zempoala, a temperature-mediated interaction between the two species may have ensued.

Fish use of lacustrine habitat is normally constrained by water temperature and concentration of

dissolved oxygen (Jiang et al. 2012). Thus, it is likely that shore temperature is a key factor mediating the interactions between *G. multiradiatus* and *P. bimaculatus* at Zempoala. It would be expected that montane *G. multiradiatus*, adapted to colder waters, possesses a thermal advantage over *P. bimaculatus* in its high-altitude habitat. Given the current climatic change, understanding the role of thermal regimes in mediating the interactions between these species is important since a rise in water temperature would eliminate the hypothesized advantage of *G. multiradiatus*.

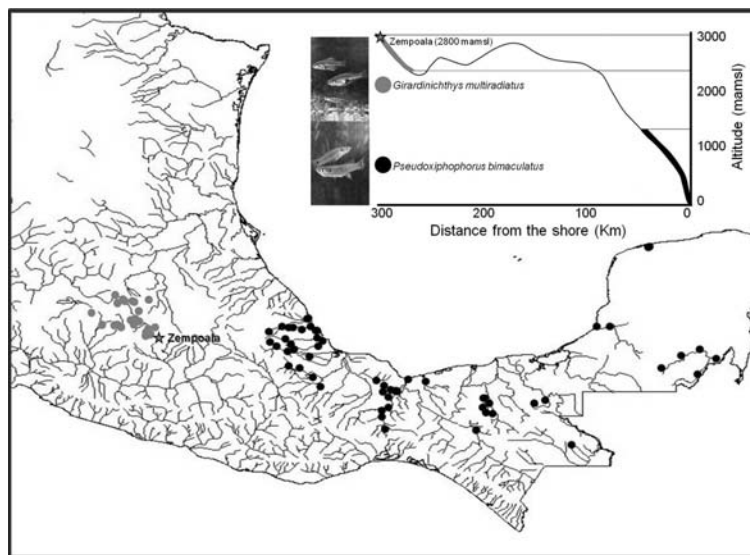
Here we sought to understand the joint effects of facing an invasive tropical competitor (*P. bimaculatus*) and of (shifting) ambient temperature, on the abundance and distribution of *G. multiradiatus* at the temperate Zempoala lakes. We hypothesised that the sign of the interactions between the two species would be negative, and that their intensity and outcome would be a function of water temperature. In the laboratory, we used standardised behavioural essays to quantify the interactions between the species at different temperatures, and used the data to build thermal performance curves. In the field we conducted monthly censuses at fixed collecting sites from two lakes; one where *P. maculatus* was introduced and one where it is absent. We used a multivariate approach based on machine-learning techniques to evaluate which sequence of rules (i.e. a decision tree; Hand 1998) drawn from our limnological descriptions best explained the abundance and distribution of both species. Finally we used coefficients of performance from the laboratory trials, and limnological data, to predict population trends using a thermodynamics-inspired model (Michaelian 2005).

## Materials and methods

The poeciliid *P. bimaculatus* was introduced to Zempoala at some time between 1995 and 1997 (C. Macías García pers. obs.). Zempoala is the largest of three (extant) lakes comprising the Lagunas de Zempoala National park, near Mexico City. Lake Zempoala (19°03'00"N–99°18'42"W) lies at an altitude of 2,800 mamsl at the foot of the mount Zempoala. It covers between 10.56 ha (dry season) and 12.34 ha (rainy season), with an average depth of 8.0 m (Bonilla-Barbosa and Lases 1997). Less than

Limited options for native goodeid fish

**Fig. 1** Native altitudinal ranges of *P. bimaculatus* (black thick line) and *G. multiradiatus* (gray thick line in the inset); *G. multiradiatus* is found exclusively in the highlands of central Mexico (inset; altitudinal profile of central Mexico from southern Veracruz to the south of the trans-Mexican volcanic belt), at a lowest altitude some 1,300 m above the highest native populations of *P. bimaculatus*. The native drainages of both species are separated by the mountains of the trans-Mexican volcanic belt



200 meters to the west is the smaller (5.3–6.1 ha) Tonatiahua (19°03'N–99°19'W), at an altitude of 2,810 mamsl between mounts Alumbres and Ocuilan. The only fish native to the national park is *G. multiradiatus*, but exotic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and common carp (*Cyprinus carpio*) have long been established in both Zempoala and Tonatiahua. Both lakes are fed by independent springs, and although they belong to the same national park, they lie at opposite sides of the border between the States of Morelos and Mexico, and are thus managed in somewhat different ways from their respective municipalities. *P. bimaculatus* is present in Zempoala but not in Tonatiahua.

Monthly censuses of fish were conducted for 1 year in both Zempoala and Tonatiahua, beginning in June 2009 and ending in May 2010. We established 14 evenly-spaced sampling sites around Zempoala shores, and 10 along the perimeter of smaller Tonatiahua (an equivalent density of sampling sites considering the lakes perimeters: 1500 m for Zempoala lake and 1150 m for Tonatiahua lake). As *P. bimaculatus* and *G. multiradiatus* preferentially occupy areas between 0 and 1 m from the shore, 10 standardized hauls were made at each site with a square (38 × 38 cm) nylon dip net (handle = 42 cm, mesh = 0.3 cm) within 1 m from the shore. All

captured fish were identified, sexed, measured and then released. At each site we measured temperature (°C; HANNA™ HI9146) and dissolved oxygen (ppm; HANNA™ HI9146), and categorised habitat structure according to substrate type (sandy, rocky, mixed), shore slope (gentle, abrupt) and vegetation density (high, low). Additionally, we collected monthly water samples at five sites from each lake to quantify ammonium, nitrites, nitrates, orthophosphates and phosphate (mg/L; HANNA C-200™ HI83200), water turbidity (NTU; HANNA™ HI93703) and pH (Hanna HI1208). The monthly average values of these seven variables were deemed to describe the water quality of all sites within a lake at any given date.

Field data were analysed using data mining (Quinlan 1993; Hand 1998). This is a set of techniques developed to find patterns in large datasets using machine-learning. Machine-learning is the training of an analytical system based on the nature of the data that are analysed, on multivariate statistics and on data-base processing techniques. A usual output of data mining is a decision tree (see below). We processed the field data using the J48 java implementation in WEKA software (Hall et al. 2009) of the C4.5 classification algorithm in order to construct a decision tree that would describe the pathways linking the habitat variables with the abundance of both fish



species. Nodes in a decision tree are built using information-gain criteria and represent logical decision rules that can be used to understand causal links between the input (independent variables; i.e. our habitat categories and water quality data) and the response variable (fish abundance). We classified the 168 fish censuses from Zempoala (14 sites sampled 12 times each) into six categories according to whether we found: (1) only *G. multiradiatus*, (2) only *P. bimaculatus*, (3) a majority ( $\geq 70\%$ ) of *G. multiradiatus*; (4) a majority ( $\geq 70\%$ ) of *P. bimaculatus*, (5) both species, but neither preponderates, and (6) no fish. The 70% criterion of preponderance was reached following an analytic hierarchy process (AHP) based on paired comparisons corresponding to a “Very strong importance” in the fundamental scale of pairwise comparisons (see Saaty 2008).

Fish used for thermal profiling were collected at Zempoala (both species) and Tonatiagua (*G. multiradiatus*), and transported in plastic bags containing water from the collection site, protective skin coating (Stress-coat<sup>TM</sup> or Pentabiocare<sup>TM</sup>) and antiseptic. In the laboratory fish were separated by sex and kept in 40 L tanks under a 12/12 h photoperiod, fed commercial fish food flakes (SeraVipan<sup>TM</sup>) twice daily, and maintained at 22 °C until trials began 2–3 weeks later. Behavioural performance was measured at 10, 14, 18, 22 and 26 °C inside a Conviron<sup>TM</sup> plant growth chamber fitted with a CMP3244 controller, where they were maintained under a 12/12 light/dark schedule and fed twice daily. These temperatures are within the range measured at the shores of Zempoala, and a few pilot trials indicated that at 27 °C *G. multiradiatus* struggled (and a few died during a single pilot trial at 28 °C), whereas at 8 °C *P. bimaculatus* became sluggish/motionless. Focal fish were individually kept in 2-L aquaria for acclimation between test temperatures.

Fish were initially introduced into the chamber at laboratory temperature (22 °C), allowed to acclimate for 3 days, and then the temperature was increased 1 °C/day until reaching the first test temperature (26 °C; the closest to the temperature to which fish had been acclimated in the laboratory). Behavioural performance was then measured after three days of acclimation. Then the temperature was decreased by 1 °C/day until reaching the next test temperature (22 °C), which was followed by a 3-day acclimation period, behavioural tests, and a new gradual reduction

of temperature until fish had been tested at all the specified temperatures. This procedure involves a slower rate of temperature shifts than normally used in studies of fish thermal performance curves (Wilson et al. 2001; Schulte et al. 2011), and exposed them to a smaller change of temperature than that measured at the shores of Zempoala within a day ( $5.07 \pm 2.31$ ). All fish exposed to this protocol were returned unharmed to the field.

We conducted four types of trials, in which we measured (1) feeding, or (2) sexual behaviour of *G. multiradiatus* either on their own (allowing only intraspecific interactions) or with *P. bimaculatus* (heterospecific interactions allowed). There were three replicates per type of trial, each involving two male and two female *G. multiradiatus* ( $n = 12$ ) or one male and one female of each species (interspecific interactions;  $n = 6$  fish per species).

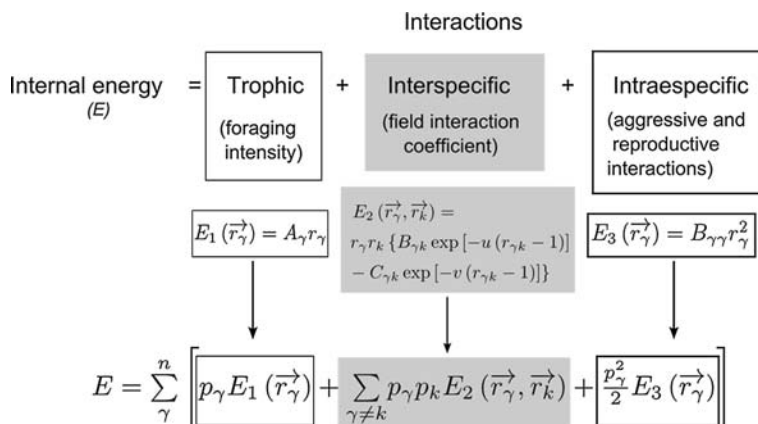
#### Feeding behaviour

Fish were not fed for 24 h before feeding trials; then they were transferred to the 3-L observation tank, and after 5 min of habituation, a single fish food flake (Sera-Vipan<sup>TM</sup>) was dropped on the tank every 2 min. For 8 min following the dropping of the first flake we recorded from each fish: latency to nibble the food (one per fish per flake), number of feeding bites and number of feeding events (swallowing a portion of the flake).

#### Sexual behaviour

First we formed 12 different pairs of similar-sized fish of each species, then we re-assembled them into 12 pairs of fish of different size in order to incorporate the variance due to size differences during fish encounters. Fish, which had been acclimated in individual tanks, were then introduced to a 3-L tank divided into two compartments by a glass partition. Males occupied the front partition and were visually exposed to the females in the back. We measured sexual behaviour as both the frequency and duration of male approaches to females, and simultaneously recorded the frequency and duration of attacks between males.

For demographic projections under different climate warming scenarios, we used a thermodynamics-inspired model based on Michaelian (2005) with a genetic algorithm optimisation process (see



**Fig. 2** Thermodynamic model simplified to show how laboratory and field data were incorporated into it; a full description of the model is found in the supplementary materials.  $E$  = internal energy;  $p$  = population size;  $E_1$  contribution of trophic interactions to  $E$ ;  $r$  = mean food intake;  $E_2$  = contribution of interspecific interactions to  $E$ ;  $B_{\gamma k}$  = competition coefficient for

abiotic resources;  $C_{\gamma k}$  = competition coefficient for biotic resources;  $E_3$  = contribution of intraspecific interactions to  $E$ ;  $B_{\gamma\gamma}$  = coefficient of intraspecific interactions;  $A$ ,  $u$  and  $v$  are normalization constants;  $\gamma$  denotes *G. multiradiatus* and  $k$  denotes *P. bimaculatus*

Michaelian 2005; Chávez and Michaelian 2011 for details). This conceptual framework has been successfully applied before to the study of ecological systems (Swenson 1989, 1997; Michaelian 2005; Vallino 2010; Kleidon et al. 2010; Dyke and Kleidon 2010; Chávez and Michaelian 2011). Our thermodynamic analysis assumes that: (1) ecological systems are well described by thermodynamics away from equilibrium; (2) if the individual is regarded as the basic unit of analysis, then the dynamics of the system is well described by using second-order interactions; (3) the system satisfies the 2nd law of thermodynamics; (4) even away from equilibrium, and with environmental conditions dependent on time (extension of Michaelian's work), thermodynamic systems are governed by the principle of maximum entropy production (Swenson 1989, 1997; Vallino 2010; Kleidon et al. 2010; Dyke and Kleidon 2010); and (5) ecological systems tend to stationary states where internal energy ( $E$ ) is minimized.

The internal energy ( $E$ ) expressed by equation (1) depends on the population sizes ( $p$ ) and has three components: the trophic interactions of the species with the environment ( $E_1$ ), where  $r_\gamma$  is the mean food intake; the interspecific interactions ( $E_2$ ), where  $B_{\gamma k}$  and  $C_{\gamma k}$  are competition coefficients for abiotic and

biotic resources; and the intraspecific interactions ( $E_3$ ), where  $B_{\gamma\gamma}$  is an intraspecific competition coefficient (Fig. 2; Table 1). These coefficients were derived from our data as follows. From the results obtained in the environmental chambers we took the mean food intake as a measure of foraging intensity ( $f_\gamma$ ), and the joint effects of aggressiveness ( $a_{\gamma\gamma}$ ) and reproductive approaches ( $c_{\gamma\gamma}$ ) as a coefficient of intraspecific interactions. From the field data we calculated an interspecific interaction coefficient ( $i_{12}$ ) that measures the effect of the presence of the exotic species on the native one, and is based on the standardized differences between the abundances of *G. multiradiatus* in Zempoala and in Tonatiagua ( $sd$ ), thus reflecting the long term effect of the coexistence of the native and invasive species (Fig. 2). For simplicity, we standardized all coefficients.

Taking the two extreme conditions (minimization of internal energy and maximization of entropy production) as objective functions, and the corresponding values of coefficients  $f$ ,  $a$ ,  $c$  and  $i$ , it is possible to determine the corresponding species' relative abundances using an optimization search procedure of the type known as genetic algorithms (Sastry 2007). To use these results as a predictive tool, a linear model was obtained with R software for the

Author's personal copy

E. R. Carrillo, C. M. Garcia

**Table 1** Coefficients used in the thermodynamic model

T(°C)	f1	c11	a11	f2	c22	a22	i12*
10	0.614	0.336	0.008	0.021	0.231	0.006	0.464
14	1	0.573	0.029	0.03	0.44	0.033	0.058
18	0.869	0.433	0.571	0.191	0.752	0.274	-0.348
22	0.636	0.153	1	0.496	1	0.342	-0.753
26	0.53	0.155	0.822	0.597	0.599	0.547	-1.159

Temperatures were those used in the laboratory to test behavioural performance, whence most of the following coefficients originated: f = feeding performance (mean food intake); c = intraspecific courtship performance; a = negative intraspecific (aggression) interactions; and i = interspecific interaction coefficient (from the field; Fig. 2); for species 1 (*G. multiradiatus*) and 2 (*P. bimaculatus*)

\* Calculated from field data

**Table 2** Results of two-factor ANCOVAs on behavioural performance profiles obtained in the laboratory

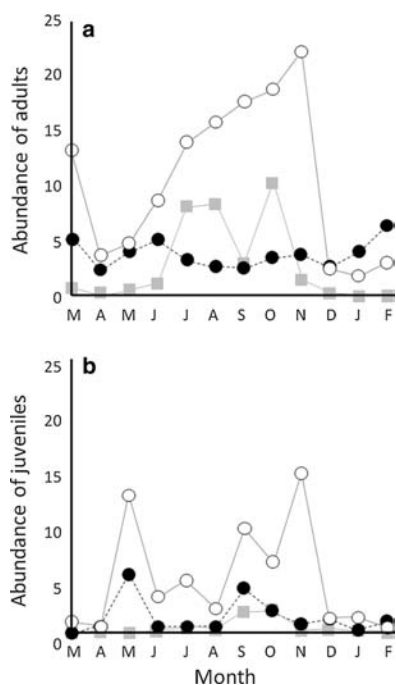
Variables	Factor	Wilks' Lambda	Rao's R	df1	df2	p level
<i>I. Behavioural differences between species</i>						
Feeding responses (latency, foraging frequency)	Temperature	0.893	6.801	8	934	0.000
	Species	0.812	54.139	2	467	0.000
	Both	0.926	4.563	8	934	0.000
Sexual responses (latency, approaches frequency, approaches duration)	Temperature	0.925	6.107	3	226	0.001
	Species	0.839	3.417	12	598	0.000
	Both	0.916	1.675	12	598	0.068
Agressive responses (attacks frequency, attacks duration)	Temperature	0.864	17.867	2	227	0.000
	Species	0.685	11.814	8	454	0.000
	Both	0.908	2.821	8	454	0.005
<i>II. Behavioural differences between populations</i>						
Feeding responses (latency, foraging frequency)	Temperature	0.900	25.890	2	467	0.000
	Species	0.892	6.841	8	934	0.000
	Both	0.939	3.754	8	934	0.000
Sexual responses (latency, approaches frequency, approaches duration)	Temperature	0.737	26.891	3	226	0.000
	Species	0.882	2.415	12	598	0.005
	Both	0.886	2.330	12	598	0.006
Agressive responses (attacks frequency, attacks duration)	Temperature	0.786	30.827	2	227	0.000
	Species	0.650	13.631	8	454	0.000
	Both	0.842	5.080	8	454	0.000

stationary thermodynamic states at the five temperatures used to construct the performance curves. Using the resulting model and the adjusted curves of both the mean-water-depth lake shore temperature, and monthly total fish abundance from the field, we calculated the expected native-invasive population abundances under the different scenarios of climate change proposed by the IPCC (Solomon et al. 2007). As the IPCC scenarios are based on ambient (air) temperature, whereas we are working with mean water

shore lake temperature, the scenarios were corrected after calculating the difference between the two temperatures.

For the sake of clarity, a competitive advantage index for *G. multiradiatus* (CAI) was introduced:  $CAI = ((RG - RH) / Na) / Rmax$ . Where *RG* is the relative abundance of *G. multiradiatus*; *RH* is the relative abundance of *P. bimaculatus*; *Na* is the normalized total abundance of fishes and *Rmax* the largest value of *RG - RH* in our sample, divided by *Na*. In this form,

Limited options for native goodeid fish



**Fig. 3** **a** The standardized abundance (total capture per species per number of sampling points in each lake) of adult *G. multiradiatus* was lower at Zempoala (closed circles), than at Tonatiagua (open circles) except in the coldest months. The invasive *P. bimaculatus* (gray squares) was abundant only in the summer. **b** Negative effect of the presence of *P. bimaculatus* (gray squares) on the abundance of juvenile *G. multiradiatus* in Zempoala (closed circles) with respect with Tonatiagua juveniles (open circles)

when  $CAI = 0$  no species predominates over the other; if  $CAI > 0$  then *G. multiradiatus* predominates over *P. bimaculatus*; and for  $CAI < 0$  the predominant species is *P. bimaculatus*.

## Results

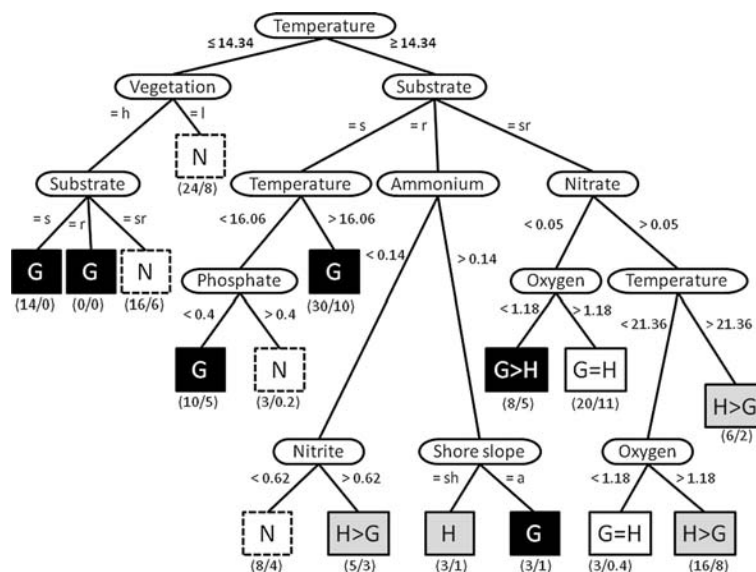
Local and temporal variation in fish abundance was a function of temperature. During the cooler months the native species predominated, whereas *P. bimaculatus* was the most abundant in the warmer months (Fig. 3). A population deficit of *G. multiradiatus* in the warmer months was correlated with the presence of the *P. bimaculatus*. This is evidenced by the low numbers of adult *G. multiradiatus* in Zempoala from March to

November and their high abundance at Tonatiagua, where *P. bimaculatus* has not been introduced (Fig. 3). This pattern was reversed in the colder months.

The abundance of juvenile *G. multiradiatus* differed markedly between lakes (Fig. 3). Juvenile *G. multiradiatus* remained abundant throughout the year in Tonatiagua, while the peak abundance of juveniles in Zempoala closely followed the recruitment peak of *P. bimaculatus*. There was also an interesting gap between the recruitment peaks of both species. The early peak of *G. multiradiatus* occurred nearly 2 months before the peak of *P. bimaculatus*, which took place in the summer (Fig. 3).

The decision tree resulting from our data mining exercise revealed that temperature was indeed the principal decision variable (first node) to classify each of the 168 samples by species dominance (14 points sampled monthly through a year; accuracy = 50.59 %; Fig. 4). The accuracy is relatively low, probably because of the small sample size for this type of analysis (Kohavi 1996). In particular the *G* classification (only *G. multiradiatus*) had the greatest accuracy. At temperatures  $\leq 14.08$  °C the native *G. multiradiatus* (*G*) invariably dominated, whereas above 21.36 °C the lowland exotic *P. bimaculatus* (*H*) always predominated. At intermediate temperatures, the micro habitat structure determined which species (if any) dominated, with  $G > H$  in sandy substrates, and  $H > G$  in areas of rocky substrate. Where the substrate is a mixture of rocks and sand, high dissolved Oxygen and nitrate concentrations also tipped the balance towards *P. bimaculatus* preponderance ( $H > G$ ).

Laboratory trials at controlled temperatures at which both species survive (10, 14, 18, 22 and 26 °C) showed that the thermal performance profiles of both species and both populations are different for foraging, sexual and aggressive behaviours. Performance profiles of feeding and sexual behaviour of *G. multiradiatus* peaked at lower temperatures (14 °C) than those of *P. bimaculatus*, which either peaked at 22–24 °C, or were open-ended within the thermal interval used here (Fig. 5; Table 2). Interestingly, laboratory maximum performance temperatures were consistent with the field temperatures at places/times when fish of either species were numerically superior (below or above 14 °C), as the decision tree revealed (Fig. 4). The number of approaches of male *P. bimaculatus* towards *G. multiradiatus* females increased with temperature



**Fig. 4** Decision tree obtained through data mining (see text). Species composition (black = *G. multiradiatus* preponderance; gray = *P. bimaculatus* preponderance; white = either coexistence or absence of both [dashed blocks]) is first explained by temperature (°C; initial node), which plays a role at different levels in the tree. Water chemistry, including nutrient concentrations and dissolved oxygen (mg/L), and habitat attributes such as type of substrate (sandy and/or rocky) and location (in shore or away from shore) also explain species composition, with degraded conditions generally favouring the invasive *P.*

*bimaculatus*. The numbers in parentheses below each box indicate the bootstrapped ratio of times when samples in each condition (e.g.  $T^{\circ}\text{C} < 14.34$ , high vegetation coverage and sandy substrate) were assigned to the correct (=observed) category of fish abundance (e.g. preponderance of *G. multiradiatus*), to the number of times they were assigned an incorrect category of fish abundance (figures >1 rounded to the nearest integer; 0/0 denotes an environmental combination of variables that was not found in our sample but was expected to occur and to harbour a particular fish composition)

(Fig. 5). These were often associated with copulation attempts (not quantified). *G. multiradiatus* from Zempoala were more abundant than the lowland poeciliid during the cold months, and its performance peak occurred at lower temperatures than that of conspecifics from adjacent, poeciliid-free, Tonatiahua (Figs. 3 and 5). Also, its abundance was higher during the coldest months than that of their Tonatiahua counterparts. The standardized difference between the abundance of *G. multiradiatus* in Zempoala and in Tonatiahua (*sd*) can be described as a linear function of temperature ( $sd = -0.1T + 1.47$ ,  $t_{(\text{intercept})} = 2.30$ ,  $p = 0.04$ ;  $t_{(\text{slope})} = -2.64$ ,  $p = 0.02$ ;  $R^2 = 0.41$ ).

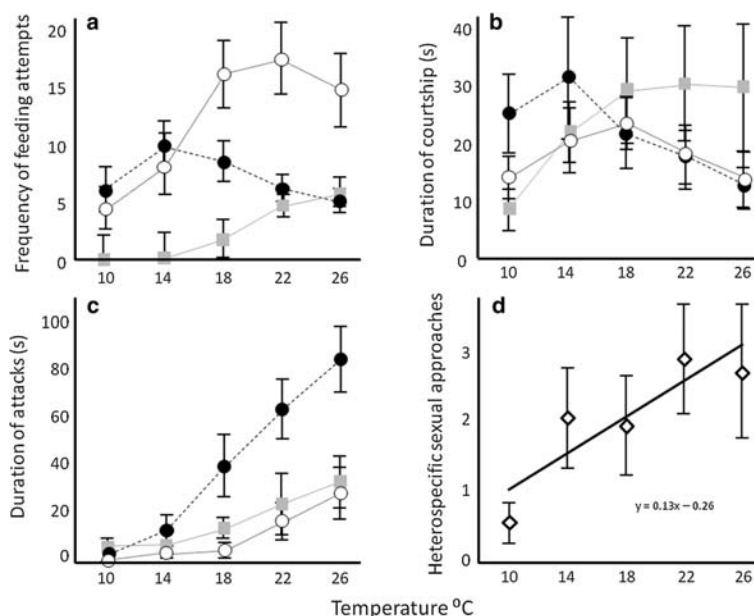
Our thermodynamic linear model takes laboratory data (performance at different temperatures) as inputs, and one coefficient relating the abundance of *G. multiradiatus* in the lakes with- and without the invasive poeciliid (i.e. abundance data from Zempoala are not part of the model). For this thermodynamic

analysis we assumed that the ecological system will move towards stationary states where the internal energy is minimized and entropy production is maximized. Our model predicts that under all the scenarios predicted by the IPCC, increases of temperature will result in the decrease of the native species, with the invasive becoming dominant most of the year (Fig. 6). In *status quo* situation, the native species exhibits an advantage over the invasive during most of the year, barring only the warmest month of July, when the situation is reversed. However, even considering the more conservative scenario, *G. multiradiatus* loses its competitive advantage in the breeding months (Fig. 6).

## Discussion

One of the most pervasive ecological effects of the current climate warming is the alteration of the timing

Limited options for native goodeid fish

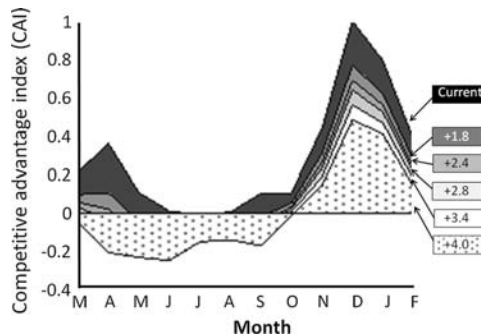


**Fig. 5** Feeding (a) and courtship performance (b) of adult *G. multiradiatus* collected from Zempoala (closed circles) was maximal at lower temperatures than that of their conspecifics from Tonatiagua (where the poeciliid has not been introduced; open circles) and of *P. bimaculatus* (gray squares), which may perform even better at higher temperatures. Aggression

(c) increased with temperature in all fish, but the raise was steeper for *G. multiradiatus* from Zempoala. The number of approaches (d) of male *P. bimaculatus* towards *G. multiradiatus* females increased with temperature (approaches often included gonopodial thrusts;  $R^2 = 0.79$ ;  $F = 11.04$ ,  $p = 0.04$ ;  $t_{\text{slope}} = 3.32$ ,  $p = 0.04$ )

of ecosystem processes. This can induce phenological changes (Parmesan 2006; McEwan et al. 2011; Diamond et al. 2011; Blanchet and Dubut 2012), potentially resulting in large effects on species assemblages (Moussus et al. 2011). A major complication occurs when species simultaneously face the consequences of climatic change and of interactions with invasive species, each promoting opposite phenological shifts. Our data suggest that the differences in phenology between Tonatiagua -presumably the natural condition of *G. multiradiatus* in these mountain lakes- and at Zempoala are linked to the introduction of the invasive *P. bimaculatus* to the latter. In Tonatiagua, *G. multiradiatus* experiences several recruiting peaks throughout the year (except in the colder months) and has two smaller recruiting peaks just before the invasive species' breeding season, one in May and one September. This change in the life history is likely to result in a reduction of interspecific competition faced by the juveniles, and

favour surviving climate change as suggested by Blanchet and Dubut (2012). Nevertheless the abundance of adult *G. multiradiatus* in the presence of the invasive poeciliid remained virtually constant through the year, though at considerably lower values than at Tonatiagua. Interestingly, the maximum number of *G. multiradiatus* at Zempoala was found during winter, when it exceeded the abundance of their Tonatiagua counterparts, and which coincided with the decline of the numbers of *P. bimaculatus*. We characterized the shifts in abundance during a single year, yet the proximity of the two lakes and our descriptions of their very similar physicochemical conditions suggest that the differences between the two populations of *G. multiradiatus* are causally linked to the introduction of *P. bimaculatus*. While the actual magnitude of those differences may differ between years, we suspect that our data provide an accurate snapshot of the magnitude and direction of the effects of *P. bimaculatus* on the Zempoala population of *G. multiradiatus*.



**Fig. 6** Demographic projections under different climate warming scenarios. The competitive advantage index (CAI; see [Methods](#)) represents the expected relative abundance of *G. multiradiatus* at different temperatures as predicted by a thermodynamic model that incorporates the performance curves of both species, and the demographic deficit of *G. multiradiatus* in Zempoala with respect to the demography at Tonatiahua. Under current conditions *G. multiradiatus* predominates for most of the year (black polygon, positive values); but increases in temperature promote the competitive advantage of the invasive species (dashed polygon, negative values); and under scenario A1F1 (+4 °C), *G. multiradiatus* will be competitively superior only during the winter months

In the laboratory, peak performance of *G. multiradiatus* from Zempoala occurred at lower temperatures than that of fish from adjacent Tonatiahua. Since the only major ecological difference between the two lakes is the presence of *P. bimaculatus*, it appears that the difference is due to the selection to reduce the impact of (negative) interactions with the introduced poeciliid, which is least competitive at low temperatures. It thus appears that the response of the native species to the interaction with the invasive exotic has led to displacement of its thermal niche. However, in the absence of data before the introduction of *P. bimaculatus*, we cannot prove this hypothesis. This characters displacement, whether the consequence of natural selection on thermal niche or an expression of phenotypic plasticity, may increasingly confine *G. multiradiatus* to colder periods and micro-habitats. In the face of global climate warming, this confronts *G. multiradiatus* in Zempoala with a seemingly insoluble dilemma, since the cold conditions to which it may be progressively adapting as a consequence of the interaction with *P. bimaculatus* will become increasingly rare, while at the same time climate warming will steadily improve condition for its poeciliid

competitor (Walther et al. 2002). Our data may thus lend weight to the warning expressed by Sorte et al. (2010) that climate warming can affect natural communities both via direct impacts on the diversity and abundance of native species, and indirect effects due to increased dominance of the introduced ones. In the view of current climatic trends, this survival dilemma may become commonplace for species in temperate habitats, as competition with invasive tropical/sub-tropical species would promote thermal niche character displacement towards colder conditions, while global warming would impose an opposite pressure to adapt to warmer circumstances.

Our predictions for all the IPCC scenarios suggest that an increase in temperature will benefit the invader, with the number of months in which it achieves competitive advantage increasing with temperature. This result is similar to the findings of Carmona-Catot et al. (2013) who examined the effects of temperature on competitive interactions between invasive mosquitofish, *Gambusia holbrooki*, and an endemic Iberian toothcarp, *Aphanius iberus*. Our prediction is probably conservative, since an increase in the number of months in which *P. bimaculatus* predominates will probably limit a decreasing population of *G. multiradiatus* to an increasingly impoverished environment in winter. As suggested in Rahel and Olden (2008), new prevention and control strategies such as barrier construction or removal efforts may be needed to control invasive species such as *P. bimaculatus* that currently have only moderate effects or that are limited by seasonally unfavourable conditions.

Because they naturally lend themselves to the incorporation of temperature as an explanatory variable, out-of-equilibrium thermodynamics models like the one developed here may be a useful tool to study species interactions under climatic change scenarios. This conceptual framework proposes that ecological systems evolve to stationary states where the internal energy is minimized and entropy production is maximized.

While the interspecific consequences of phenological shifts have been well documented, their effect on intraspecific interactions and their evolutionary consequences remain relatively unexplored (Heard et al. 2012). Understanding such evolutionary consequences of climate change should be a research priority because of the coupled effects of climate change and competition with exotic species. A further

layer of complexity that also needs to be addressed is how changing interspecific relationships contribute to community- and ecosystem-level responses to environmental change (see Harley 2011).

We suggest that the survival dilemma facing *G. multiradiatus* will become commonplace for species in temperate habitats confronted by warming environments. Global warming will increasingly promote competition with invasive tropical/sub-tropical species, leading to thermal niche character displacement towards colder conditions, but at the same time it will create an opposite pressure to adapt to warmer circumstances.

**Acknowledgments** We are grateful to E. A. Luna for technical support. We thank O. López Corona for his technical assistance with the model and field work, L. Ramírez Carrillo for fish photographs and R. Dirzo for critically reading the manuscript, which was further improved thanks to the suggestions of the associate editor. We are grateful to all the Animal Behaviour laboratory members who helped us in different ways during the project. This paper constitutes a partial fulfilment by ERC of the requirements to obtain a Doctorate under the supervision of CMG within the Posgrado en Ciencias Biológicas of the National Autonomous University of México (UNAM). ERC acknowledges the scholarship and financial support provided by the National Council of Science and Technology (CONACYT) and UNAM.

## References

- Blanchet S, Dubut V (2012) 'Back to the future': how archaeological remains can describe salmon adaptation to climate change. *Mol Ecol* 21:2311–2314
- Bonilla-Barbosa JR, Lases JAV (1997) Parque nacional lagunas de zempoala, vol 14. Unam, Mexico City
- Britton JR, Cucherousset J, Davies GD, Godard MJ, Copp GH (2010) Non-native fishes and climate change: predicting species responses to warming temperatures in a temperate region. *Freshw Biol* 55:1130–1141
- Broennimann O et al (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecol Lett* 10:701–709
- Carmona-Catot G, Magellan K, García-Berthou E (2013) Temperature-specific competition between invasive mosquitofish and an endangered cyprinodontid fish. *PLoS One* 8:e54734. doi:10.1371/journal.pone.0054734
- Chávez VA, Michaelian K (2011) Predicting ecosystem response to perturbation from thermodynamic criteria. *J Mod Phys* 2:627–635
- Chown SL, Slabber S, McGeoch MA, Janion C, Leinaas HP (2007) Phenotypic plasticity mediates climate change responses among invasive and indigenous arthropods. *Proc R Soc B Biol Sci* 274:2531–2537
- Clements DR, Ditommaso A (2011) Climate change and weed adaptation: can evolution of invasive plants lead to greater range expansion than forecasted? *Weed Res* 51:227–240
- Crossman ND, Bryan BA, Cooke DA (2011) An invasive plant and climate change threat index for weed risk management: integrating habitat distribution pattern and dispersal process. *Ecol Indic* 11:183–198
- De la Vega-Salazar MY, Ávila-Luna E, Macías-García C (2003) Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera of endemic Mexican fish, *Zoogoneticus* and *Skiffia*. *Biodivers Conserv* 12:2043–2056
- Diamond SE, Frame AM, Martin RA, Buckley LB (2011) Species' traits predict phenological responses to climate change in butterflies. *Ecology* 92:1005–1012
- Dyke J, Kleidon A (2010) The Maximum entropy production principle: its theoretical foundations and applications to the earth system. *Entropy* 12:613–630
- Gesundheit P, Macías García C (2007). Distribución de peces dulceacuicolas introducidos en las cuencas del México central, con especial atención a las localidades dentro del área de distribución de los resultados: peces endémicos de la familia Goodeidae (Universidad Nacional Autónoma de México Instituto de Ecología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. CE014. México D. F., 2007)
- Hall M, Frank E, Holmes G, Pfahringer B, Reutemann P, Witten IH (2009) The WEKA data mining software: an update. *SIGKDD. Explor Newsl* 11:10–18
- Hand D (1998) Data mining: statistics and more? *Am Stat* 52:112
- Harley C (2011) Climate change, keystone predation, and biodiversity loss. *Science* 334:1124–1127
- Heard MJ, Riskin SH, Flight PA (2012) Identifying potential evolutionary consequences of climate-driven phenological shifts. *Evol Ecol* 26:465–473
- Holzappel AM, Vinebrooke RD (2005) Environmental warming increases invasion potential of alpine lake communities by imported species. *Glob Change Biol* 11:2009–2015
- Jarnevich CS, Stohlgren TJ (2009) Near term climate projections for invasive species distributions. *Biol Invasion* 11:1373–1379
- Jiang L, Fang X, Stefan HG, Jacobson PC, Pereira DL (2012) Oxythermal habitat parameters and identifying cisco refuge lakes in Minnesota under future climate scenarios using variable benchmark periods. *Ecol Modell* 232:14–27
- Kleidon A, Malhi Y, Cox PM (2010) Maximum entropy production in environmental and ecological systems. *Philos Trans R Soc B* 365:1297–1302
- Kohavi R (1996) Scaling up the accuracy of naive-Bayes classifiers: a decision-tree hybrid. In: proceedings of the second international conference on knowledge discovery and data mining. AAAI Press, Portland Oregon, pp 202–207
- Kolbe JJ, VanMiddlesworth PS, Losin N, Dappen N, Losos JB (2012) Climatic niche shift predicts thermal trait response in one but not both introductions of the Puerto Rican lizard *Anolis cristatellus* to Miami, Florida, USA. *Ecol Evol* 2:1503–1516
- Lauzeral C, Leprieur F, Beauchard O, Duron Q, Oberdorff T, Brosse S (2011) Identifying climatic niche shifts using coarse-grained occurrence data: a test with non-native freshwater fish. *Glob Ecol Biogeogr* 20:407–414
- Macías García C, Smith G, González Zwart C, Graves GA, Ritchie MG (2012) Variation in sexual dimorphism and assortative mating do not predict genetic divergence in the sexually dimorphic Goodeid fish *Girardinichthys multiradiatus*. *Curr Zool* 58:437–449



- Magurran AE (2009) Threats to freshwater fish. *Science* 325:1215–1216
- Mainka SA, Howard GW (2010) Climate change and invasive species: double jeopardy. *Integr Zool* 5:102–111
- McEwan RW, Brecha RJ, Geiger DR, John GP (2011) Flowering phenology change and climate warming in south-western Ohio. *Plant Ecol* 212:55–61
- Michaelian K (2005) Thermodynamic stability of ecosystems. *J Theor Biol* 237:323–335
- Morales-Cazan A, Albert JS (2012) Monophyly of Heterandriini (Teleostei: Poeciliidae) revisited: a critical review of the data. *Neotrop Ichthyol* 10(1):19–44
- Moussus J, Clavel J, Jiguet F, Julliard R (2011) Which are the phenologically flexible species? A case study with common passerine birds. *Oikos* 120:991–998
- Parnesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 37:637–669
- Pejchar L, Mooney HA (2009) Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends Ecol Evol* 24:497–504
- Quinlan JR (1993). C4.5: programs for machine learning, Vol 1, Morgan kaufmann
- Rahel FJ, Olden JD (2008) Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conserv Biol* 22:521–533
- Reino L, Moya-Laraño J, Heitor AC (2009) Using survival regression to study patterns of expansion of invasive species: will the common waxbill expand with global warming? *Ecography* 32:237–246
- Saaty T (2008) Decision making for leaders: the analytic hierarchy process for decisions in a complex world. RWS Publications, Pittsburgh. ISBN 0-9620317-8-X
- Sastry K (2007) Single and multiobjective genetic algorithm toolbox in C++ (Kumara Sastry IlliGAL Report No. 2007016
- Schulte PM, Healy TM, Fangué NA (2011) Thermal performance curves, phenotypic plasticity, and the time scales of temperature exposure. *Integr Comparative Biol* 51(5):691–702
- Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL (eds) (2007) Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge, New York
- Song L, Chow WS, Sun L, Li C, Peng C (2010) Acclimation of photosystem II to high temperature in two *Wedelia* species from different geographical origins: implications for biological invasions upon global warming. *J Exp Bot* 61:4087–4096
- Sorte CJ, Williams SL, Zerebecki RA (2010) Ocean warming increases threat of invasive species in a marine fouling community. *Ecology* 91:2198–2204
- Stebbins RC (2003) A field guide to western reptiles and amphibians, vol 3. Houghton Mifflin, Boston 533
- Swenson R (1989) Emergent attractors and the law of maximum entropy production: foundations to a theory of general evolution. *Systems Res* 6:187–197
- Swenson R (1997) Autocatakinetics, evolution, and the law of maximum entropy production: a principled foundation towards the study of human ecology. *Advances Hum Ecol* 6:1–48
- Thomas CD et al (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145–148
- Trujillo Jiménez P, Espinosa de los Monteros Viveros E (2006) La ecología alimentaria del pez endémico *Girardinichthys multiradiatus* (Cyprinodontiformes: goodeidae), en el Parque Nacional Lagunas de Zempoala, México. *Revista Biol Trop* 54:1247–1255
- Trujillo Jiménez P, Toledo Beto H (2007) Alimentación de los peces dulceacuícolas tropicales *Heterandria bimaculata* y *Poecilia sphenops* (Cyprinodontiformes: poeciliidae). *Revista Biol Trop* 55:603–615
- Vallino J (2010) Ecosystem biogeochemistry considered as a distributed metabolic network ordered by maximum entropy production. *Philos Trans R Soc* 365:1417–1427
- Walther GR et al (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395
- Webb SA et al (2004) Molecular phylogeny of the livebearing goodeidae (Cyprinodontiformes). *Mol Phylogenetics Evol* 30:527–544
- Wilson RS, Franklin CE, Davison W, Kraft P (2001) Stenotherms at sub-zero temperatures: thermal dependence. *J Comp Physiol B* 171:263–269
- Zerebecki RA, Sorte CJ (2011) Temperature tolerance and stress proteins as mechanisms of invasive species success. *PLoS One* 6:e14806

## Limited options for native goodeid fish simultaneously confronted to climate change and biological invasions

Elvia M. Ramírez Carrillo<sup>1</sup> and Constantino Macías García<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, AP 70-275, Coyoacán, DF. 04510, México

### Supplementary information: Methods

#### *THERMODYNAMIC LINEAR MODEL*

The central concept in thermodynamics at equilibrium is the entropy production  $dS/dt$  and the second law of thermodynamics states that

$$\frac{dS}{dt} \geq 0. \quad (1)$$

Away from equilibrium (Onsager 1931; Prigogine 1967), the total production of entropy in an open system is the sum of an external influence (exchanges of entropy between the system and its surroundings) and the internal production of entropy, for which the second law maintains,

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \frac{d_i S}{dt}, \quad (2)$$

$$\frac{d_i S}{dt} > 0 \quad (3)$$

Based on Michaelian (Michaelian 2005; Alonso Chávez and Michaelian 2011), this thermodynamic framework applied to the ecology of interactions implies that:

$$\frac{d_e S}{dt} = \sum_{\gamma}^n p_{\gamma} \Gamma_{\gamma}^e \quad (4)$$

where  $p_{\gamma}$  represents the species  $\gamma$  population, and  $n$  is the total number of species in the ecosystem.

Then  $\Gamma_{\gamma}^e$  quantifies the mean entropy exchanged between species  $\gamma$  and the environment. For our system, we used as a first approximation of  $\Gamma_{\gamma}^e$  the foraging intensity  $F$ . The entropy production due to interactions up to second order is given by

$$\frac{d_i S}{dt} = \sum_{\gamma}^n \sum_{k}^n p_{\gamma} p_k \Gamma_{\gamma k} > 0 \quad (5)$$

where the  $\Gamma_{\gamma k}$  coefficient is the entropy production associated with processes such as predation, competition, symbiosis and mutualism, between species  $\gamma$  and  $k$ . It can be shown that for  $n = 2$ , the

production of internal and external entropy can be written as

$$\frac{d_i S}{dt} = p_1^2 \Gamma_{11} + p_2^2 \Gamma_{22} + p_1 p_2 \Gamma_{12} + p_2 p_1 \Gamma_{21} > 0 \quad (6)$$

$$\frac{d_e S}{dt} = p_1 \Gamma_1^e + p_2 \Gamma_2^e \quad (7)$$

The current thermodynamic analysis assumes that:

(1) Ecological systems are well described by thermodynamics away from equilibrium, which involve linearity between generalized forces and flows. If the individual is regarded as the basic unit of analysis, then the dynamics of the system is well described by using second-order interactions.

(2) It satisfies the 2<sup>nd</sup> law of thermodynamics  $d_i S/dt > 0$

(3) Even away from equilibrium, and with environmental conditions dependent on time (extension of Michaelian's work), thermodynamic systems are governed by the principle of maximum entropy production (Swenson 1989, 1997, 2000; Kleidon *et al.* 2010).

(4) The ecological systems tend to stationary states.

From thermodynamic theory we know that in stationary states  $d_i S/dt + d_e S/dt = 0$  and  $dE/dt = 0$  (where  $E$  is the internal energy). Continuing with Michaelian framework, let us consider an abstract ecological space in which the axes are the natural resources under consideration. In this space, each species is represented by a vector  $\vec{r}$  whose magnitude is the species' population  $p$ . In this multivariate space of natural resources, one may define thermodynamics quantities as internal energy that arise from the interaction of the species with the environment and between them.

The energy that rise from I N T E R A C T I O N S

**Internal energy**

**(Abiotic)**  
(a)

Laboratory Foraging intensity

$E_1(\vec{r}_\gamma) = A_\gamma r_\gamma$

**(Interspecific)**  
(b)

Field Field interaction coefficient

$E_2(\vec{r}_\gamma, \vec{r}_k) = r_\gamma r_k \{B_{\gamma k} \exp[-u(r_{\gamma k} - 1)] - C_{\gamma k} \exp[-v(r_{\gamma k} - 1)]\}$

**(Intraespecific)**  
(c)

Laboratory Aggressiveness and reproductive approaches

$E_3(\vec{r}_\gamma) = B_{\gamma\gamma} r_\gamma^2$

Eq. (1)  $E = \sum_{\gamma} \left[ p_{\gamma} E_1(\vec{r}_{\gamma}) + \sum_{\gamma \neq k} p_{\gamma} p_k E_2(\vec{r}_{\gamma}, \vec{r}_k) + \frac{p_{\gamma}^2}{2} E_3(\vec{r}_{\gamma}) \right]$

The internal energy expressed by the equation in figure above, depends on the population sizes ( $p$ ) of each species and has three components: (a) the interactions of the species with the environment, (b) interspecific interactions, and (c) intraspecific interactions. Following Michaelian (2000), it is assumed that the effect on the internal energy of the system for an individual of species  $\gamma$ , due to its interaction with the abiotic environment, is proportional to the resource requirements. In this first contribution ( $E_1$ ) to internal energy,  $A_\gamma$  is a normalization constant and  $r_{\gamma i}$  is the mean resource intake. The contribution ( $E_2$ ) of interspecific interactions between species  $\gamma$  and  $\kappa$ , is determined by a subtraction of exponential functions that in combination with a large value of  $u$  and a small value of  $v$  (control parameters set following Michaelian [2000] at 10 and 2 respectively for all interspecific interactions in this model) represents the short-range interactions between the two species. The abiotic coefficient  $B_{\gamma\kappa}$  is seeded with a positive value representing a negative indirect interaction due to competition for resources. The value of the biotic competition coefficient  $C_{\gamma\kappa}$  can describe three different types of interaction. If both  $C_{\gamma\kappa}$  and  $C_{\kappa\gamma}$  are negative this term expresses direct competition between the species; if  $C_{\gamma\kappa}$  is positive but  $C_{\kappa\gamma}$  is negative, or vice-versa, it indicates that one species is parasitizing the other; if both  $C_{\gamma\kappa}$  and  $C_{\kappa\gamma}$  are positive this term indicates symbiosis (note that a zero value of both coefficients would indicate ecological independence or a neutral interaction). The factor  $r_{\gamma\kappa}$  represents the intensity of the interaction between species  $\gamma$  and  $\kappa$ , as either species increases its requirements of abiotic resources. The functional form for the  $E_2$ , allows that for species that interact closely within the spaces where resources are distributed, the interaction is "repulsive" (thermodynamically meaning that the interaction leads to an increase of the free energy, or, in the ecological translation, that it is competitive). If the Euclidean or multivariate distance ( $r_{\gamma\kappa}$ ) between the species increases, some attraction at intermediate distances may appear, implying again an association in space where the species interact. At larger distances the local abiotic environments of both species would be significantly different and thus interactions between them would be expected to be small. The last internal energy contribution ( $E_3$ ) reflects the effect of intraspecific interactions and is proportional to the resource consumption of an individual and to the inverse of the carrying capacity. Here the  $B_{\gamma\gamma}$  is a intraspecific competition coefficient.

In the table below we define all the parameters in the model and how they were quantified.

	Coefficients		Proxy
<b>Abiotic – Trophic</b> $E_1$	A	A constant representing the amount of resources consumed that is transformed into internal energy.	Free parameter calculated stochastically by the genetic algorithm.

	r	Amount of resources consumed by the species.	Estimated from the foraging intensity measured in the laboratory.
<b>Interspecific interactions</b> $E_2$	r	Amount of resources consumed by the species.	Estimated from the foraging intensity measured in the laboratory.
	$\Gamma_{\gamma\kappa}$	The Euclidean (multivariate) distance between the two species.	Calculated by the genetic algorithm as the Euclidean distance between the multivariate means of both species (centroids).
	u,v	Constants to adjust the shape of the exponential functions in order to generate meaningful interaction distances.	Proposed by Michaelian (2000) as $u=10$ and $v=2$ .
	$B_{\gamma\kappa}$	Coefficient of repulsive interaction due to competition for abiotic resources.	Both coefficients are approximated with the same numerical value obtained from the interspecific coefficient of interaction from the field, because this results from competition for the two types of resources. Each factor contributes differently to the internal energy due to its sign and its respective constant in the exponential function.
	$C_{\kappa\gamma}$	Coefficient of (repulsive, attractive or neutral) interaction due to competition for biotic resources.	
<b>Intraspecific interactions</b> $E_3$	r	Amount of resources consumed by the species.	Estimated from the foraging intensity measured in the laboratory.
	$B_{\gamma\gamma}$	Coefficient of repulsive interaction due to competition for biotic resources.	Approximated by the sum of the coefficients of aggression and courtship obtained in the laboratory.

A linear regression was obtained for the calculated  $sd$  and temperature ( $sd = -0.10T + 1.47$ ,  $t_{(\text{intercept})} = 2.30$ ,  $p = 0.04$ ;  $t_{(\text{slope})} = -2.64$ ,  $p = 0.02$ ;  $R^2 = 0.41$ ). For simplicity, we standardized all coefficients.

We assume that the ecological system will evolve to stationary states where the internal energy is

minimized and entropy production is maximized. Taking these two extreme conditions as objective functions and the corresponding values of laboratory coefficients  $f$ ,  $a$ ,  $c$  and  $i$ , it is possible to determine the corresponding species' relative abundances. To retain realism, we approached these states using a genetic algorithm (Sastry 2007). In Figure 2, we show the convergence of expected relative abundance of each species at different temperatures.

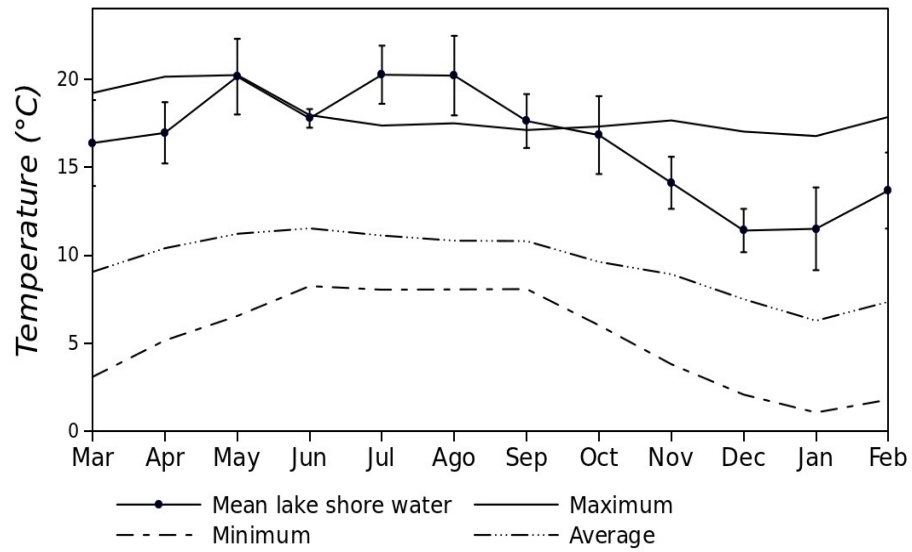
To use these results as a predictive tool, a lineal model was obtained with R software for the stationary thermodynamic states at the five temperatures used to construct the performance curves. Using the resulting model and the adjusted curves of both the mean water shore lake temperature and monthly total abundances obtained in field, we calculated the expected native-invasive population abundances for the different scenarios of climate change proposed by the IPCC. As the IPCC scenarios are based on ambient temperature, whereas we are working with mean water shore lake temperature, the scenarios were corrected after calculating the difference between the two temperatures.

For the sake of clarity a competitive advantage index for *G. multiradiatus* (CAI) was introduced:

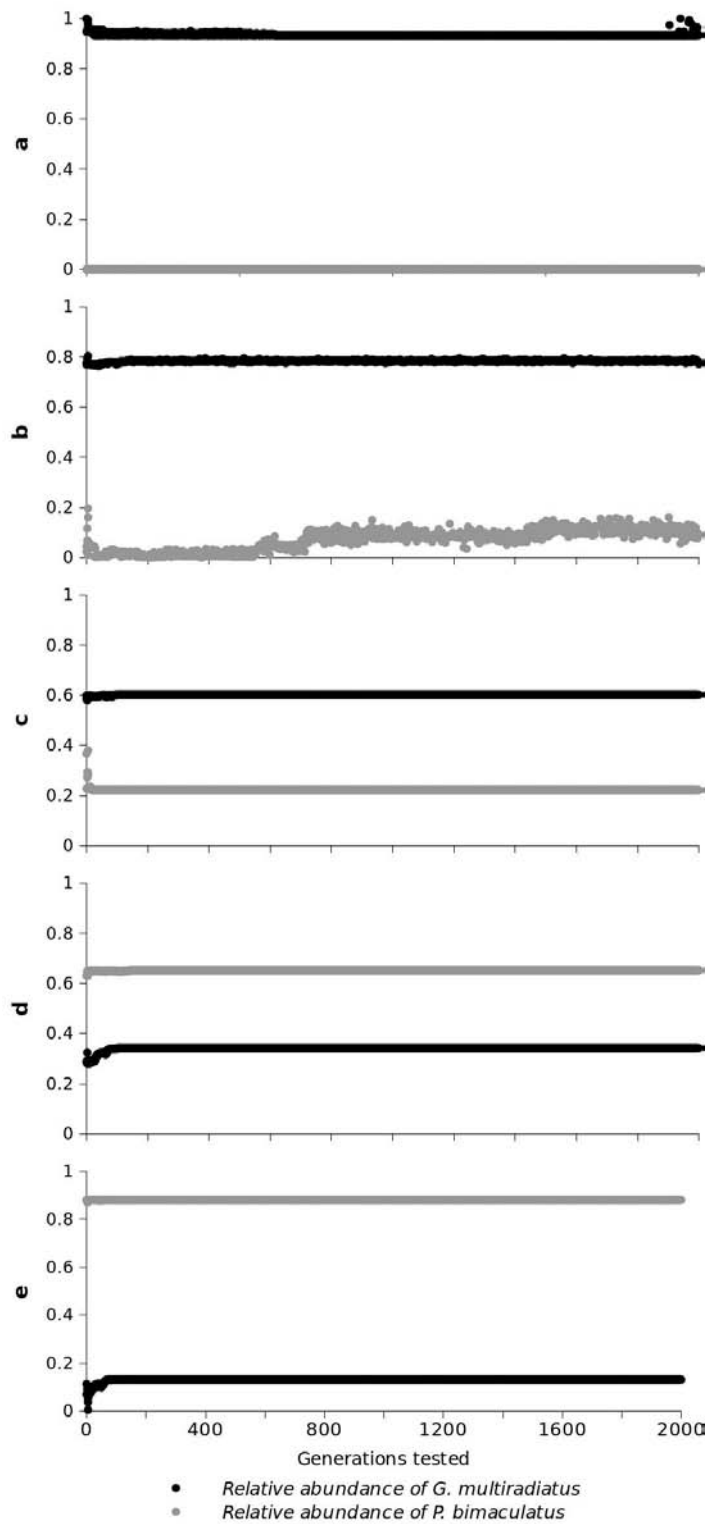
$$CAI = \frac{\frac{RG - RH}{Na}}{Rmax} \quad (8)$$

Where GR is the relative abundance of *G. multiradiatus*; RH is the relative abundance of *P. bimaculatus*; Na represent the normalized total abundance of fishes and Rmax the maximum relative abundance. In this form when CAI=0 no species predominates over the other; if CAI >0 then *G. multiradiatus* predominates over *P. bimaculatus*; and for CAI < 0 the predominance corresponds to *P. bimaculatus*.

## Supplementary Figures

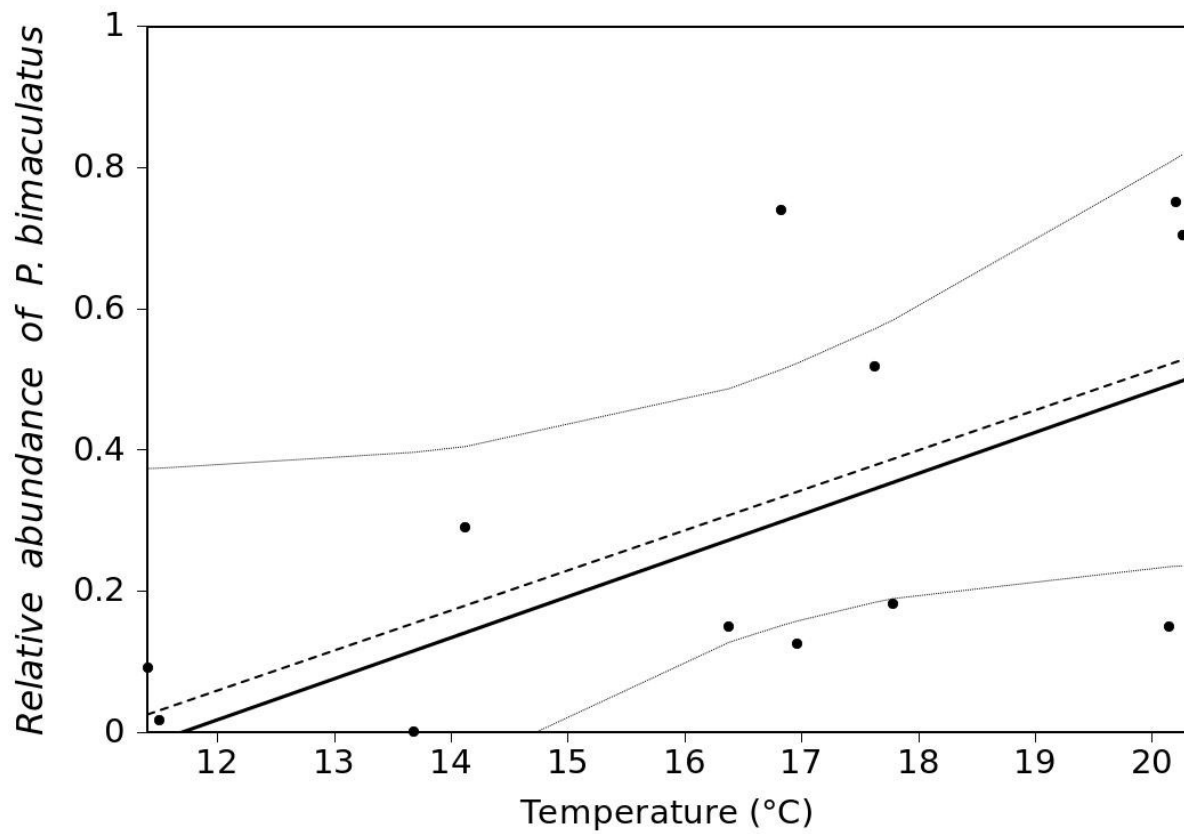


**Figure 1:** The temperature of the lake was measured during field work and air temperature retrieved from a nearby weather station.



**Figure 2.** Convergence of expected relative abundance of each species at the different temperatures used to test behavioral performance ( $a = 10$ ,  $b = 14$ ,  $c = 18$ ,  $d = 22$ ,  $e = 26^{\circ}\text{C}$ ).





**Figure 3.** Relative abundance of *P. bimaculatus* ( $P. bimaculatus/P. bimaculatus + G. multiradiatus$ ) was a significant function of water temperature. A thermodynamic model (continuous line;  $y=0.05x-0.68$ ;  $R^2=0.93$ ,  $t(m)=6.47$ ,  $p=0.007$ ) using performance coefficients (from Fig. 3) and a demographic index of interspecific competition accurately predicts the field relative abundance of fish at different temperatures (dots and dashed line;  $y=0.05x-0.62$ ;  $R^2=0.38$ ,  $t(m)=2.50$ ,  $p=0.03$ ; dotted lines = 95% ci).



**Figure 4.** Typical fish densities found in the field (Zempoala, northern shore), a yellow line is traced next to each of the 21 identified *G. multiradiatus* and a blue line indicates the presence of two *P. bimaculatus*. Average fish length = 2.5cm.

## ***References***

- Alonso Chávez V and Michaelian K (2011) Predicting Ecosystem Response to Perturbation from Thermodynamic Criteria, *J. Mod. Phys.* **2**.
- Kleidon A, Malhi Y and Cox P (2010) Maximum entropy production in environmental and ecological systems, *Phil. Trans. R. Soc. B* **365**, 1297-1302.
- Michaelian K (2005) Thermodynamic stability of ecosystems. *Journal of Theoretical Biology* **237**, 323-335.
- Michaleian, K. A (2000) Physical Basis of Evolution and Speculation on an Evolutionary Basis of Physics. In: Topics in Contemporary Physics, p.195-210, Ed. J. Heras, ISBN 970-18-3700-2.
- Onsager L (1931) Reciprocal Relations in Irreversible Processes I. *Phys. Rev.* **37**, 405-426 (1931); *ibid* Reciprocal Relations in Irreversible Processes II, **38**, 2265-2279.
- Prigogine I (1967) Thermodynamics of Irreversible Processes. New York, NY: Wiley.
- Sastry K (2007) Single and Multiobjective Genetic Algorithm Toolbox in C++ (Kumara Sastry IlliGAL Report No. 2007016).
- Swenson R (1989) Emergent attractors and the law of maximum entropy production: foundation to a theory of general evolution, *Syst. Res.* **6**, 187-198.
- Swenson R (1997) Autocatakinetics, evolution, and the law of maximum entropy production: a principled foundation toward the study of human ecology. *Anv. Hum. Ecol.* **6**, 1-46.
- Swenson R (2000) Spontaneous order, autocatakinetic closure, and the development of space-time. *Ann. NY Acad. Sci.* **901**, 311-319.

# Bibliografía

- [1] *Society for Experimental Biology Annual Main Meeting, report.*, chapter 2–MECHANISMS OF THERMAL LIMITATION AND ADAPTATION: FROM MOLECULES TO ECOSYSTEMS,. Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona, España, julio 2005.
- [2] Whicker AD. Tenebrionid beetles in the shortgrass prairie: daily and seasonal patterns of activity and temperature. *Ecological entomology*, 12:97, 1987.
- [3] Huntsmann AG. Death of salmon and trout with high temperature. *J. Fish. Res. Board Can.*, 6:476, 1942.
- [4] M. Ali. *Environmental physiology of fishes*. Plenum press., New York., 1980.
- [5] Rania Anastasiou, Pauline Leverrier, Ioannis Krestas, Annette Rouault, George Kalantzopoulos, Patrick Boyaval, Effie Tsakalidou, and Gwénaél Jan. Changes in protein synthesis during thermal adaptation of propionibacterium freudenreichii subsp. shermanii. *Int. J. Food Microbiol.*, 108(3):301–14, 2006.
- [6] L. Andrewartha, H. y Birch. *The Distribution and Abundance of Animals*. Univ. Chicago Press., 1954.
- [7] Wilson R. Navas C. y James R. Angilletta, M. Evolution of thermal reaction norms. *Trends Ecol. Evol.*, 18:234–240, 2003.
- [8] Heinrich B. *Insect thermoregulation*. Wiley Interscience John Wiley & Sons Inc., New York, 1981.

- 
- [9] T. Back. *Evolutionary Algorithms in Theory and Practice*. Oxford University Press, 1995.
- [10] A. Barnosky. Climatic change, refugia, and biodiversity: where do we go from here? an editorial comment. *Climatic Change*, 86:29–32, 2008.
- [11] Ferris M. y Ionnidis Y. Bennet, k. *Proceedings of the fourth international conference on genetic algorithms.*, chapter A genetic algorithm for ata base query optimization., pages 400–407. Morgan Kaufmann Plublishers, San Mateo, Cal., 1991.
- [12] Rigby BJ. Thermal transitions in the collagenous tissues of poikilothermic animals. *J.Thermal.Biol*, 2:89–93, 1977.
- [13] Simon Blanchet and Vincent Dubut. Back to the future: How archaeological remains can describe salmon adaptation to climate change. *Molecular ecology*, 21(10):2311–2314, 2012.
- [14] JR Bonilla-Barbosa and JA Viana-Lases. Listados florísticos de méxico xiv. parque nacional lagunas de zempoala, 1997.
- [15] Jean-Philippe Bouchaud and Antoine Georges. Anomalous diffusion in disordered media: statistical mechanisms, models and physical applications. *Physics reports*, 195(4):127–293, 1990.
- [16] D Boyer and O López-Corona. Self-organization, scaling and collapse in a coupled automaton model of foragers and vegetation resources with seed dispersal. *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical*, 42(43):434014, 2009.
- [17] Lounibos L LourenÃ§o-De-Oliveira R y Juliano S. Braks M, Honório N. Interspecific competition between two invasive species of container mosquitoes, aedes aegypti and aedes albopictus (diptera: Culicidae), in brazil. *Annals of the Entomological Society of America*, 97:130–139, 1994.
- [18] Magnuson JJ y Crowder LB. Brandt SB. Thermal habitat partioning by fishes in lake michigan. *Can. J. Fish. Aquat.*, 37:1557–1564, 1980.

- 
- [19] H. Brenermann. *The evolution of intelligence. The nervous system as a model of its environment.* University of Washington, Seattle, 1958.
- [20] H. Brenermann. *Self-Organizing Systems*, chapter Optimization through evolution and recombination., pages 93–106. Spartan Books., Washington D.C., 1962.
- [21] H. Brenermann. *Cybernetic Problems in Bionics*, chapter Numerical optimization procedures derived from biological evolution processes, pages 543–561. Gordon and Breach,, New York, 1968.
- [22] M. Brenermann, H. y Rogson. *An evolution-type search method for convex sets.* ONR, Berkley, California, 1964.
- [23] M. Brenermann, H. y Rogson. *Natural Automata and Useful Simulations*, chapter Global properties of evolution processes., pages 3–41. Spartan Books, Wasington D.C., 1996.
- [24] L. Buisson. Modelling stream fish species distribution in a river network: the relative effects of temperature versus physical factors. *Ecology Of Freshwater Fish*, 17(2):244, 2008.
- [25] Scott P Carroll and Hugh Dingle. The biology of post-invasion events. *Biological Conservation*, 78(1):207–214, 1996.
- [26] A Clarke. Costs and consequences of evolutionary temperature adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(11):573, 2003.
- [27] Martin L Cody and Jacob McC. Short-term evolution of reduced dispersal in island plant populations. *Journal of Ecology*, pages 53–61, 1996.
- [28] A COLOSIMO. Physiological and genetical adaptation to temperature in fish populations. *Continental Shelf Research*, 23(17-19):1919, 2003.
- [29] R Conant and JT Collins. A field guide to amphibians and reptiles of eastern and central north america, 1991.

- [30] Salvador Contreras-Balderas, MA Escalante-Cavazos, W Courtenay, and J Stauffer. Distribution and known impacts of exotic fishes in Mexico. *Distribution, biology and management of exotic fishes*, WR Courtenay Jr. y JR Stauffer Jr.(eds.). Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, pages 102–130, 1984.
- [31] K. Cossins, A. Bowler. *Temperature Biology of Animals*. Chapman & Hall, London., 1987.
- [32] Wardle CS. Limit of fish swimming speed. *Nature (Lond.)*, 255:725–727, 1975.
- [33] C. Darwin. *El origen de las especies*. Editorial Porrúa, México, D.F., 5° edition, 1859.
- [34] L. Davis, editor. *Genetic algorithms and Simulated Annealing*. Morhan Kaufmann Publishers, San Mateo, Cal., 1987.
- [35] Marina Yolanda De La Vega-Salazar, Edgar Avila-Luna, and Constantino Macías-García. Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera of endemic Mexican fish, zoogoneticus and skiffia. *Biodiversity & Conservation*, 12(10):2043–2056, 2003.
- [36] Sarah E Diamond, Alicia M Frame, Ryan A Martin, and Lauren B Buckley. Species traits predict phenological responses to climate change in butterflies. *Ecology*, 92(5):1005–1012, 2011.
- [37] Schindler DW. Widespread effects of climatic warming on freshwater ecosystems in North America. *Hydrological processes*, 11:1043–1067, 1997.
- [38] Dudgeon EO. The diversity of life. 1992.
- [39] Dudgeon D. et al. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Research*, 81:163–182, 2006.
- [40] Fry FE. Effects of the environment on animal activity. *Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 55. Ontario Fish. Res. Lab.*, 68:1–62, 1947.

- [41] Fry FE. Temperature compensation. *Ann. Rev. Physiol.*, 20:207–224, 1958.
- [42] Hartke A. Giard J.C. Benachour-A.-Boutibonnes P. Auffray Flahaut, S. Relationship between stress response toward bile salts, acid and heat treatment in enterococcus faecalis. *fems. Microbiology Letters*, 138:49–54, 1996.
- [43] D. Fogel. *Evolutionary computation: toward a new Philosophy of machine intelligence*. IEEE, Piscataway, NJ, 1995.
- [44] E. Ford. *Butterflies*. Collins, London, 1945.
- [45] A. Fraser. Simulation of genetic systems by automatic digital computers i. introduction,. *Australian Journal of Biological Sciences*, 10:484–491, 1957.
- [46] A. Fraser. Simulation of genetic systems by automatic digital computers ii. effects of linkage on rates of advance under selection. *Australian Journal of Biological Sciences*, 10:150–162, 1957.
- [47] A. Fraser. Simulation of genetic systems by automatic digital computers vi. epistasis. *Australian Journal of Biological Sciences*, 13:150–162, 1960.
- [48] A. Fraser. *Computer Models in Genetics*,. Mc. Graw Hill, New York, 1970.
- [49] Brett JR y Clawson GH. Fry FEJ. Lethal limits of temperature for young goldfish. *Rev. Can. Biol*, 1:50–56, 1942.
- [50] T Garland and P A Carter. Evolutionary physiology. *Annu. Rev. Physiol.*, 56:579–621, 1994.
- [51] Whitton GC. *Comparative physiology of thermoregulation*, volume 1-3. Academic press, New York, 1973.
- [52] Hutchinson GE. A treatise on limnology. 1991.
- [53] P Gesundheit and C Macías-García. Distribución de peces dulceacuícolas introducidos en las cuencas del México central, con especial atención a las localidades dentro del área de distribución de los peces endémicos de la familia



- goodeidae. *Universidad Nacional Autónoma de México Instituto de Ecología. Informe final SNIB CONABIO Proyecto No. CE014. México DF*, 2007.
- [54] Boyaval J. P. Gouesbet, G. Two-dimensional electrophoresis study of *Lactobacillus delbrueckii* subsp. *bulgaricus* thermotolerance. *Applied and Environmental Microbiology*, 68:1055–1063, 2002.
- [55] Walther GR. Climatic forcing on the dispersal of exotic species. *Phytocoenologia*, 30:409–430, 2000.
- [56] Andrew Y Gracey, E Jane Fraser, Weizhong Li, Yongxiang Fang, Ruth R Taylor, Jane Rogers, Andrew Brass, and Andrew R Cossins. Coping with cold: An integrative, multitissue analysis of the transcriptome of a poikilothermic vertebrate. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 101(48):16970–5, 2004.
- [57] Santos JC Schneider CJ y Moritz C. Graham CH, Ron SR. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, 58:1781–1793, 2004.
- [58] G.N Graves, J.E. y Somero. Electrophoretic and functional enzymic evolution in four species of eastern pacific barracudas from different thermal environments. *Evolution*, 36(1):97–106, 1982.
- [59] Irina A Guschina and John L Harwood. Mechanisms of temperature adaptation in poikilotherms. *FEBS Lett.*, 580(23):5477–83, 2006.
- [60] Mark Hall, Eibe Frank, Geoffrey Holmes, Bernhard Pfahringer, Peter Reutemann, and Ian H Witten. The weka data mining software: an update. *ACM SIGKDD explorations newsletter*, 11(1):10–18, 2009.
- [61] Lenwood W Hall Jr, Charles H Hocutt, and Jay R Stauffer Jr. Implication of geographic location on temperature preference of white perch, *Morone americana*. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 35(11):1464–1468, 1978.

- [62] Wilson R. y Johnston I. Hammill, E. Sustained swimming performance and muscle structure are altered by thermal acclimation in male mosquito\*sh. *J. Therm. Biol.*, 29:251–257, 2004.
- [63] David J Hand. Data mining: statistics and more? *The American Statistician*, 52(2):112–118, 1998.
- [64] Christopher DG Harley. Climate change, keystone predation, and biodiversity loss. *Science*, 334(6059):1124–1127, 2011.
- [65] Matthew J Heard, Shelby H Riskin, and Patrick A Flight. Identifying potential evolutionary consequences of climate-driven phenological shifts. *Evolutionary Ecology*, 26(3):465–473, 2012.
- [66] G. Hochachka, P. y Somero. *Biochemical Adaptation*. Oxford University Press, 2002.
- [67] A Hoffmann. Adaptation of drosophila to temperature extremes: bringing together quantitative and molecular approaches. *Journal of Thermal Biology*, 28(3):175, 2003.
- [68] P. Hoffmann, A. y Parsons. *Evolutionary Genetics and Environmental Stress*,. Oxford University Press, Oxford, UK, 1991.
- [69] John H Holland. *Adaptation in natural and artificial systems: An introductory analysis with applications to biology, control, and artificial intelligence*. U Michigan Press, 1975.
- [70] Carlson M Berrigan D y Serra L. Huey R, Gilchrist G. Rapid evolution of a geographic cline in size in an introduced fly. *Science*, 287:308–309, 2000.
- [71] Working Group I. Summary for policymaker. Fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change, IPCC, Paris, 2007.
- [72] T. et al. Ikeda. Metabolic rates of epipelagic marine copepods as a function of body mass and temperature. *Mar. Biol.*, 139:587–596, 2001.

- [73] IPCC. Climate change and biodiversity. technical paper v. Technical report, 2002.
- [74] T. Irschick, D. y Garland. Integrating function and ecology in studies of adaptation: investigations of locomotor capacity as a model system. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 32:367–396, 2001.
- [75] Niemi NO y Boecklen GJ. James FC, Warmer RF. The grinnellian niche of the wood thrush. *American Naturalist*, 124:17, 1984.
- [76] Wiens JJ and -Graham CH. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36:519–539, 2005.
- [77] B. Johnston, I. y Maitland. Temperature acclimation in crucian carp, (*carassius carassius* l.) morphometric analyses of muscle \*bre ultrastructure. *J. Fish. Biol.*, 17:113–125, 1980.
- [78] G. Johnston, I. y Temple. Thermal plasticity of skeletal muscle phenotype in ectothermic vertebrates and its signi\*cance for locomotory behaviour. *J. Exp. Biol.*, 205:2305–2322, 2002.
- [79] M. Johnston, I. y Lucking. Temperature induced variation in the distribution of different muscle \*bre type in the gold\*sh (*carassius auratus*). *J. Comp. Physiol.*, 124:111–116, 1978.
- [80] R. Johnston, I. y Wilson. *Comparative developmental plasticity: contributions, tools and trends*, chapter Temperature induced developmental plasticity. Oxford University Press., Oxford, UK, 2005.
- [81] Richard F Johnston and Robert K Selander. House sparrows: rapid evolution of races in north america. *Science*, 144(3618):548–550, 1964.
- [82] Bin Kang. C, n and p regeneration by a detritivorous fish, liza haematocheila t. & s.: effects of temperature, diet and body size. *Aquaculture International*, 16(4):319, 2008.

- [83] M Kantardzic. Data mining: Concepts, models, methods, and algorithms. 2003.
- [84] Joseph Klafter, Michael F Shlesinger, and Gert Zumofen. Beyond brownian motion. *Physics today*, 49(2):33–39, 1996.
- [85] Cynthia S Kolar and David M Lodge. Ecological predictions and risk assessment for alien fishes in north america. *Science*, 298(5596):1233–1236, 2002.
- [86] Krzysztof Kupren. Influence of water temperature on eggs incubation time and embryonic development of fish from genus *leuciscus*. *Polish Journal of Natural Science*, 23(2):461, 2008.
- [87] J. Lappalainen, J. y Soininen. Latitudinal gradients in niche breadth and position – regional patterns in freshwater fish. *Naturwissenschaften*, 93:246–250, 2006.
- [88] M Levandowsky, J Klafter, and BS White. Swimming behavior and chemosensory responses in the protistan microzooplankton as a function of the hydrodynamic regime. *Bulletin of Marine Science*, 43(3):758–763, 1988.
- [89] Crawshad LI. Physiological and behavioural reactions of fishes to temperature change. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34:730–734, 1977.
- [90] Jonathan B Losos, Manuel Leal, Richard E Glor, Kevin de Queiroz, Paul E Hertz, Lourdes Rodríguez Schettino, Ada Chamizo Lara, Todd R Jackman, and Allan Larson. Niche lability in the evolution of a caribbean lizard community. *Nature*, 424(6948):542–545, 2003.
- [91] Jonathan B Losos, Kenneth I Warheit, and Thomas W Schoener. Adaptive differentiation following experimental island colonization in anolis lizards. *Nature*, 387(6628):70–73, 1997.
- [92] R. MacArthur. *Geographical Ecology*. Harper & Row, New York, 1972.
- [93] Richard N Mack. Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biological Conservation*, 78(1):107–121, 1996.

- [94] Shek-hay Man and IJ Hodgkiss. *Hong Kong freshwater fishes*. Urban Council, 1981.
- [95] F C Mark, C Bock, and H O Pörtner. Oxygen-limited thermal tolerance in antarctic fish investigated by mri and (31)p-mrs. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.*, 283(5):R1254–62, 2002.
- [96] Hill LG. Matthewa WJ. Influence of physico-chemical factors on habitat selection by red shiners, *notropis lutrensis*. *Copeia*, 1979:70–81, 1979.
- [97] Robert M May. *Stability and complex in model ecosystem*, 1974.
- [98] Ro McConnell and RH Lowe-McConnell. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, 1987.
- [99] Ryan W McEwan, Robert J Brecha, Donald R Geiger, and Grace P John. Flowering phenology change and climate warming in southwestern ohio. *Plant Ecology*, 212(1):55–61, 2011.
- [100] Karo Michaelian. Thermodynamic stability of ecosystems. *Journal of theoretical biology*, 237(3):323–335, 2005.
- [101] Sultan S.E. Morgan S.G. Padilla D.K. & Relyea R.A. Miner, B.G. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.*, 20:685–692, 2005.
- [102] Harold A Mooney and Elsa E Cleland. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10):5446–5451, 2001.
- [103] Jean-Pierre Moussus, Joanne Clavel, Frédéric Jiguet, and Romain Julliard. Which are the phenologically flexible species? a case study with common passerine birds. *Oikos*, 120(7):991–998, 2011.
- [104] Johnson MS. Association of allozymes and temperature in the crested blenny *anoplarchus purpureus*. *Marine Biol.*, 41:147–152, 1977.

- [105] R. Nehring. *Whirling disease workshop proceedings: where do we go from here?*, chapter Whirling disease in feral trout populations in Colorado., pages 126–144. Colorado Cooperative Fish and Wildlife Research Unit., Fort Collins, CO, 1996.
- [106] Lozada M. y Cussac V. Ortubay, S. Aggressive behaviour between *gymnocharacinus bergi* (pisces, characidae) and other neotropical fishes from a thermal stream in patagonia. *Environmental Biology of Fishes*, 63:341–346, 2002.
- [107] Natalia Ospina-Alvarez and Francesc Piferrer. Temperature-dependent sex determination in fish revisited: prevalence, a single sex ratio response pattern, and possible effects of climate change. *PLoS ONE*, 3(7):e2837, 2008.
- [108] Winkler P. Thermal preference of *gambusia affinis affinis* as determined under field and laboratory conditions. *Copeia*, 1979:60–64, 1979.
- [109] C. Parmesan. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Ecol. Evol. Syst*, 37:637–669, 2006.
- [110] G. Parmesan, C. y Yohe. Globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421:37–42, 2003.
- [111] A Townsend Peterson. Predicting the geography of species invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly review of biology*, 78(4):419–433, 2003.
- [112] A Townsend Peterson and David A Vieglais. Predicting species invasions using ecological niche modeling: New approaches from bioinformatics attack a pressing problem a new approach to ecological niche modeling, based on new tools drawn from biodiversity informatics, is applied to the challenge of predicting potential species invasions. *BioScience*, 51(5):363–371, 2001.
- [113] Coloma LA Consuegra JA Fogden MPL et al. Pounds JA, Bustamente MR. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, 439:161–67, 2006.

- [114] Fogden ML Pounds JA and Campbell JH. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, 398:611–615, 1999.
- [115] Fogden MPL y Masters KL Pounds JA. *Climate Change and Biodiversity*, chapter Responses of natural communities to climate change in a highland tropical forest. En: Lovejoy T and Hannah L, pages 70–74. Yale Univ. Press, New Haven, CT., 2005.
- [116] C. Prosser. *Comparative animal physiology*. Wiley., New York, 1979.
- [117] Jose M Pulgar, Francisco Bozinovic, and F Patricio Ojeda. Local distribution and thermal ecology of two intertidal fishes. *Oecologia*, 142(4):511–20, 2005.
- [118] John Ross Quinlan. *C4. 5: programs for machine learning*, volume 1. Morgan kaufmann, 1993.
- [119] Frank J Rahel. Homogenization of fish faunas across the united states. *Science*, 288(5467):854–856, 2000.
- [120] White D. Sifneos J.C. & Hughes R.M. Rathert, D. Environmental correlates of species richness for native freshwater fish in oregon, usa. *Journal of Biogeography*, 26:257–273, 1999.
- [121] J.C. Reynolds, J. D. & Jones. Female preference for preferred males is reversed under low oxygen conditions in the common goby (*pomatoschistus microps*). *Behavioral Ecology*, 10:149–154, 1999.
- [122] Boubée J y West D. Richardson J. Thermal tolerance and preference of some native new zealand freshwater fish. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 28:399–407, 1994.
- [123] Bailey RM. Differential mortality from high temperature in a mixed population of fishes in southern michigan. *Ecology*, 36:526, 1955.

- [124] Hall KR Schneider SH Rosenzweig C y Pounds JA Root TL, Price JT. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421:57–60, 2003.
- [125] Watabe S. Temperature plasticity of contractile proteins in fish muscle. *The Journal of Experimental Biology*, 205:2231–2236, 2002.
- [126] F SCHIEMER. Ontogenetic patterns in thermal adaptation of fish vs. long-term temperature trends in large rivers. *International Congress Series*, 1275:209, 2004.
- [127] Eric D Schneider and James J Kay. Complexity and thermodynamics: towards a new ecology. *Futures*, 26(6):626–647, 1994.
- [128] Patricia M Schulte, Timothy M Healy, and Nann A Fangue. Thermal performance curves, phenotypic plasticity, and the time scales of temperature exposure. *Integrative and comparative biology*, 51(5):691–702, 2011.
- [129] Thomas D y Parmesan C. Singer MC. Rapid human-induced evolution of insect-host associations. *Nature (London)*, 366:81–83, 1993.
- [130] G. Somero. Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals: optima, limits, and costs of living. *Integr. Comp. Biol.*, 42:780–789, 2000.
- [131] G Somero. Protein adaptations to temperature and pressure: complementary roles of adaptive changes in amino acid sequence and internal milieu. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B Biochemistry and Molecular Biology*, 136(4):577, 2003.
- [132] Robert Cyril Stebbins. *A field guide to western reptiles and amphibians*. Houghton Mifflin Harcourt, 2003.
- [133] Rod Swenson. Emergent attractors and the law of maximum entropy production: foundations to a theory of general evolution. *Systems research*, 6(3):187–197, 1989.



- [134] A Takasuka. Multi-species regime shifts reflected in spawning temperature optima of small pelagic fish in the western north pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 360:211, 2008.
- [135] Yasuhiro Takeuchi. *Global dynamical properties of Lotka-Volterra systems*. World Scientific, 1996.
- [136] Novinger D y Gerow K. Taniguchi Y, Rahel F. Temperature mediation of competitive interactions among three fish species that replace each other along longitudinal stream gradients. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55(8):1894–1901, 1998.
- [137] Lindsay Ann Turnbull. Ecology’s dark matter: The elusive and enigmatic niche. *Basic and Applied Ecology*, 15(2):93 – 100, 2014.
- [138] Alejandra Valero, Constantino Macías Garcia, and Anne E Magurran. Heterospecific harassment of native endangered fishes by invasive guppies in Mexico. *Biology letters*, 4(2):149–152, 2008.
- [139] Alejandra Valero, Robyn Hudson, Edgar Ávila Luna, and Constantino Macías Garcia. A cost worth paying: energetically expensive interactions with males protect females from intrasexual aggression. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(2):262–269, 2005.
- [140] GM Viswanathan and V Afanasyev. Lévy flight search patterns of. *Nature*, 381:30, 1996.
- [141] GM Viswanathan, Sergey V Buldyrev, Shlomo Havlin, MGE Da Luz, EP Raposo, and H Eugene Stanley. Optimizing the success of random searches. *Nature*, 401(6756):911–914, 1999.
- [142] P. Vitousek. Global environmental change: An introduction. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 23:1–14, 1992.

- [143] Peter M Vitousek, Carla M DAntonio, Lloyd L Loope, and Randy Westbrooks. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84(5):468–478, 1996.
- [144] Vitvitskii VN. A comparative analysis of heat stability and electrophoretic migration of muscle proteins of fishes living at different depths. *Ekologiya*, 6:88–92, 1977.
- [145] Gian-Reto Walther, Eric Post, Peter Convey, Annette Menzel, Camille Parmesan, Trevor JC Beebee, Jean-Marc Fromentin, Ove Hoegh-Guldberg, and Franz Bairlein. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879):389–395, 2002.
- [146] Shane A Webb, Jefferson A Graves, Constantino Macias-Garcia, Anne E Magurran, Diarmaid O Foighil, and Michael G Ritchie. Molecular phylogeny of the livebearing goodeidae (cyprinodontiformes). *Molecular phylogenetics and evolution*, 30(3):527–544, 2004.
- [147] David S Wilcove, David Rothstein, Jason Dubow, Ali Phillips, and Elizabeth Losos. Quantifying threats to imperiled species in the united states. *BioScience*, pages 607–615, 1998.
- [148] C. Wilson, R. y Franklin. Testing the beneficial acclimation hypothesis. *Trends Ecol. Evol.*, 17:66–70, 2002.
- [149] I. A. Wilson, R. S. y Johnston. Combining studies of comparative physiology and behavioural ecology to test the adaptive benefits of thermal acclimation. *Int. Cong.Ser.*, 1275(201-208), 2004.
- [150] R. S. Wilson. Temperature influences the sneakymating and swimming performance of eastern mosquitofish (gambusia holbrooki ). *Anim. Behav.*, 70:1387–1394, 2005.
- [151] Robbie S Wilson, Catriona H L Condon, and Ian A Johnston. Consequences of thermal acclimation for the mating behaviour and swimming performance of fe-

- male mosquito fish. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.*, 362(1487):2131–9, 2007.
- [152] Robbie S Wilson, Craig E Franklin, William Davison, and Peter Kraft. Stenotherms at sub-zero temperatures: thermal dependence of swimming performance in antarctic fish. *Journal of Comparative Physiology B*, 171(4):263–269, 2001.
- [153] R. Wootton. *Fish ecology*. Chapman and Hall., New York, 1992.
- [154] Dawson WR. *Global Warming and biological diversity.*, chapter Physiological responses of animals to higher temperatures. Yale University Press, 1992.
- [155] Dizon AE y Brill RW. Thermoregulation in tunas. *Am. Zool.*, 19:249, 1979.
- [156] Reynolds WW y Casterlin ME. *Environmental physiology of fishes.*, chapter The role of temperature in the environmental physiology of fishes., pages 497–518. Plenum Press., New York., 1980.
- [157] Shaffer WM y Elson PF. The adaptive significance of variations in life history among local populations of atlantic salmon in n.america. *Ecology*, 56:283, 1975.
- [158] Shrode JB. y Gerking SD. Effects of constant and fluctuating temperature on reproductive performance of a desert pupfish, cyprinodon n.nervadensis. *Physiol. Zool.*, 59:1–10, 1977.
- [159] Fry FEJ y Hart JS. The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish. *Biol.Bull.*, 94:66, 1948.
- [160] Gilebe BD y Leggett WC. Latitudinal differences in energy allocation and use during the freshwater migrations of american shad (*alosa sapidissima*) and their life history consequences. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38:806, 1981.
- [161] De Staso J y Rahel F. Influence of water temperature on interactions between juvenile colorado river cutthroat trout and brook trout in a laboratory stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, 123(3):289–297, 1994.

- [162] Keleher C y Rahel F. Thermal limits to salmonid distributions in the rocky mountain region and potential habitat loss due to global warming: A geographic information system (gis) approach. *Transactions of the American Fisheries Society*, 125(1):1–13, 1996.
- [163] Ricciardi A y Rasmussen JB. Extinction rates of north american freshwater fauna. *Conservation Biology*, 13(5):1220–1222, 1999.
- [164] Horn HS y Rubenstein DI. Behavioural adaptations and life history. *En: Behavioural Ecology. Krebs JR y Davies NB (eds).*, segunda edición:279–300, 1986.
- [165] Thomas L. Beitinger y Wayne A. Bennetta. Quanti\*cation of the role of acclimation temperature in temperature tolerance of \*shes. *Environmental Biology of Fishes*, 58:277–288, 2000.
- [166] James R Zimmerman. Seasonal population changes and habitat preferences in the genus laccophilus (coleoptera: Dytiscidae). *Ecology*, pages 141–152, 1960.
- [167] AA Zotin, I Lamprecht, and AI Zotin. Bioenergetic progress and heat barriers. *Journal of Non-Equilibrium Thermodynamics*, 26(2):191–202, 2001.

