

00344<sup>2</sup> 20y



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ESTUDIO POBLACIONAL DE TRES ESPECIES DE  
POBLANA (PISCES: ATHERINOPSIDAE) EN  
TRES LAGOS CRATER DE PUEBLA, MEXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

(BIOLOGIA DE SISTEMAS Y RECURSOS ACUATICOS)

P R E S E N T A:

ENRIQUE FLORES NEGRETE

DIRECTOR DE LA TESIS:

DR. JAVIER ALCOGER DURAND

266719

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

MEXICO. D. F.

1998



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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

### Agradecimientos:

Al Dr. Javier Alcocer Durand por su asesoría y apoyo.

A los miembros del comité tutorial por sus aportaciones al trabajo.

Al Dr. Rafael Lamothe Argumedo por su auxilio en la identificación de parásitos de los peces.

Al personal del laboratorio de limnología del proyecto CyMA por su apoyo de infraestructura.

A la familia Elizondo de Quechulac, Puebla, por su cooperación en los lagos maars.

A mis amigos del "stalker" cuya convicción y aliento ha sido muy importante.

Al CONACYT (Proyecto 25430) y a la DGAPA (Proyecto IN 204597) por su apoyo parcial para la realización de la tesis.

## DEDICATORIAS:

A mis seres queridos, en *especial* a:

Mis Padres.

María-Elena R. B.: "inolvidables momentos en marielena: Mar-y-Elle-ná" (donde te encuentres).

Lidia L. L.: "savía envolvente en mi mente".

Guadalupe E. L.: "te vadeo y rastreo".

A Juan Carlos G. A. y a los otros "fuyants".

Tila: "encuentros diarios de ánimo".

A los "6" sobrinos.

"El simbolismo dá consistencia al universo: lo que flota en oscilante aparición se afianza en pensamientos duraderos".

Bertalanffy-Goethe.



## RESUMEN

Se estudiaron los principales parámetros autoecológicos de las especies *Poblana squamata*, *P. letholepis* y *P. alchichica* (Pisces: Atherinopsidae) que habitan los tres lagos-cráter de Puebla. Con base a los diversos trabajos taxonómicos sobre atherinópsidos (antes incluidos en la Familia Atherinidae) de los tres géneros de la familia Atherinopsidae de aguas epicontinentales de México (*Atherinella*, *Chirostoma* y *Poblana*) se realizó una revisión taxonómica, determinándose diferencias a nivel genérico a partir de caracteres morfométricos. Se elaboró un esquema consensado (morfométrico y enzimático) de las relaciones entre las especies. Se estimaron las clases de edad para cada especie por sexo mediante la propuesta de Cassie (1954) (método indirecto) y de Laevastu (1980) (método directo), así como los modelos de crecimiento en longitud y peso con la propuesta de Bertalanffy (1957). Se reconocieron diferencias significativas en el crecimiento de las tres especies y también entre sexo. La relación longitud-peso se determinó a través de la metodología de Le Cren (1951); el factor de condición varió en las tres especies entre la época de estratificación y de circulación de los lagos-cráter, merced a la variación en la disponibilidad del alimento. El tipo de crecimiento de los peces fue isométrico durante el periodo de estratificación y el de circulación de los lagos-cráter. Se aplicaron métodos volumétricos, de frecuencia y de predominio para estudiar la posición trófica de los peces en el ecosistema. La dieta principal de *P. squamata* estuvo conformada por presas planctónicas (diversidad de presas poco variable), mientras que las presas principales para *P. letholepis* fueron las bentónicas (diversidad de presas constante del período de estratificación al de circulación) al igual que para *P. alchichica* (con diversidad de presas con variación del período de estratificación al de mezcla). Mediante la aplicación del índice de selectividad de Ivlev (1961), se comprobó una disponibilidad (-0.8424) de presas durante la estratificación y una selectividad alta (+0.9075) en el periodo de circulación para *P. squamata*, mientras que para *P. letholepis* existió una selectividad alta (+0.6952, +0.7041) en ambos períodos; para *P. alchichica* se estimó una selectividad baja (+0.3411 en época de estratificación y de +0.2215 en época de circulación)). Con el estadístico  $X^2$  se elaboraron las hipótesis respectivas sobre la existencia de factores que influyeron sobre las condiciones ambientales de cada lago; en el lago de Quechulac y La Preciosa existieron factores determinísticos (temperatura, luz nutrimentos, etc.) que propiciaron el establecimiento de ciertas presas durante ambos períodos del año: estratificación y circulación. En el lago de Alchichica, se presentaron factores estocásticos que propiciaron una variación de las presas del período de estratificación al de circulación. Se estudió el desarrollo sexual de los peces con base a la tabla de su maduración sexual propuesta por Solórzano (1961). Las tres especies presentaron desove iteropáreo, sin cuidado parental. *P. squamata* y *P. letholepis* presentaron un periodo máximo de desove en marzo y abril, mientras que su período de desove comprendió desde marzo hasta septiembre. *P. alchichica* presentó un periodo máximo de desove en marzo, y su periodo de desove abarcó de febrero a abril y de julio a septiembre. Se estimó la proporción sexual con conteos directos de la población. En las tres especies existieron proporciones sexuales favorables a las ♀ en los períodos estudiados. Se elaboraron los modelos de fecundidad propuestos por Ricker (1975), siendo éstos: *P. squamata*:  $F = 12.31847 L^{2.8534}$ , *P. letholepis*:  $F = 12.1457 L^{2.8562}$ , *P. alchichica*:  $F = 5.8576 L^{3.1224}$ . Se determinaron modelos de mortalidad y de supervivencia con base a la propuesta de Ricker (1975). Los modelos son: *P. squamata*:  $N_t = 18,985 e^{-1.3522(t-t_0)}$ ,  $S = 0.2587$ , *P. letholepis*:  $N_t = 7,166 e^{-1.3773(t-t_0)}$ ,  $S = 0.2523$ , *P. alchichica*:  $N_t = 62,812 e^{-1.8645(t-t_0)}$ ,  $S = 0.1550$ . Se estudió

la incidencia parasitaria sobre los peces. En *P. squamata* no se presentaron parásitos, *P. letholepis* presentó una incidencia parasitaria baja (*Bothriocephalus acheilognathi*, *Myzobdella* sp. y *Rabdochona* sp.), mientras que en *P. alchichica* se observaron *Ligula intestinalis*, *Bothriocephalus acheilognathi*, *Myzobdella* sp. y *Rabdochona* sp. con alta incidencia parasitaria (95%) (principalmente por *Ligula intestinalis*) en mayo y junio sobre la población de más de 36 mm. Los análisis multivariados permitieron separar claramente el género *Poblana* de *Chirostoma* y a éstos de *Atherinella*. Estas relaciones concuerdan con las teorías biogeográficas de Bussing (1985) y Miller-Smith (1986) sobre la existencia de dos ancestros distintos para cada uno de los dos grupos (*Poblana-Chirostoma* en la tribu Menidiini y *Atherinella* en la tribu Membradini). Los peces del género *Poblana* de los lagos-cráter de Puebla presentaron diferencias en sus parámetros poblacionales, sin embargo, las tres especies se caracterizan por una estrategia de vida similar (ciclo de vida corto, edad de la primera reproducción temprana, valores de fecundidad altos, desove iteropáreo, mortalidad elevada en los primeros estadios y crecimiento rápido). Estas propiedades intrínsecas de los peces favorecen su diversificación y promueven su especiación al poder hacer ajustes genéticos rápidos ante cambios ambientales.

## INDICE GENERAL

Resumen	i
Indice General	iii
Indice de Figuras	iv
Indice de Tablas	vi
.Introducción	1
1.1.Antecedentes	2
1.2.Objetivos	5
1.3.Area de Estudio	5
2.Metodología	11
2.1.Taxonomía	11
2.2.Biología Poblacional	11
3.Resultados y Discusión	18
3.1.Taxonomía	18
3.1.1.Clasificación Taxonómica	18
3.1.2.Clasificación (Análisis de Cúmulos)	19
3.1.3.Ordenación (Análisis de Coordenadas y Componentes Principales)	22
3.1.4.Conformación de Grupos de Especies	31
3.2.Clases de Edad	39
3.3.Crecimiento en Longitud y Peso	44
3.4.Relación Longitud-Peso	51
3.5.Dieta	56
3.6.Desarrollo Sexual	73
3.7.Estrategias de Historias de Vida	82
3.8.Mortalidad y Supervivencia	85
3.9.Parasitismo	88
4.Conclusiones	93
5.Literatura Citada	95
6. Apéndice	102



## INDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Cuenca de la Oriental, Puebla, Tlaxcala y Veracruz y su hidrografía superficial	4
Fig. 2. Localización de los lagos-cráter de los llanos de San Juan	6
Fig. 3. Lago Quechulac	8
Fig. 4. Lago La Preciosa	8
Fig. 5. Lago Alchichica	9
Fig. 6. <i>Poblana alchichica</i>	18
Fig. 7. Dendrograma de Disimilitud (Distancia Euclideana) de tres Géneros de Aterinópsidos de Aguas Dulces de México	19
Fig. 8. Dendrograma de Disimilitud (Métrica de Manhattan) de tres Géneros de Aterinópsidos de Aguas dulces de México	21
Fig. 9. Relación Espacial de 18 especies de Aterinópsidos de México. ACP. Distancia Euclideana Eje I vs. Eje II	22
Fig. 10. Relación Espacial de 18 especies de Aterinópsidos de México. ACP. Distancia Euclideana Eje I vs. Eje III	23
Fig. 11. Relación Espacial de 18 especies de Aterinópsidos de México. ACP. Distancia Cordal. Eje I vs. Eje II	26
Fig. 12. Relación Espacial de 18 especies de Aterinópsidos de México. ACP. Distancia Cordal Eje I vs. Eje III	27
Fig. 13. Relación Espacial de 18 especies de Aterinópsidos de México. ACP. Variancia-Covariancia Eje I vs. Eje II	30
Fig. 14. Relación Espacial de 18 especies de Aterinópsidos de México. ACP. Variancia-Covariancia Eje I vs. Eje III	31
Fig. 15. Relaciones morfométricas y enzimáticas (consenso) de aterinópsidos de aguas continentales de México.	33
Fig. 16. Clases de Edad de <i>Poblana squamata</i> con el método de Cassie (1954)	39
Fig. 17. Clases de Edad de <i>Poblana letholepis</i> con el método de Cassie (1954)	40
Fig. 18. Clases de Edad de <i>Poblana alchichica</i> con el método de Cassie (1954)	41
Fig. 19. Crecimiento en Longitud de <i>Poblana squamata</i> con las edades del método indirecto	44
Fig. 20. Crecimiento en Longitud de <i>Poblana letholepis</i> con las edades del método indirecto	45
Fig. 21. Crecimiento en Longitud de <i>Poblana alchichica</i> con las edades del método indirecto	47
Fig. 22. Comparación del Crecimiento en Peso de las ♀ de las tres especies de <i>Poblana</i> (edades de Cassie)	49

Fig. 23. Comparación del Crecimiento en Peso de los ♂ de las tres especies de <i>Poblana</i> (edades de Cassie)	49
Fig. 24. Comparación del Crecimiento en Peso de las ♀ de las tres especies de <i>Poblana</i> (edades de lectura de escamas)	50
Fig. 25. Comparación del Crecimiento en Peso de los ♂ de las tres especies de <i>Poblana</i> (edades de lectura de escamas)	50
Fig. 26. Variación Temporal de la Relación Talla-Peso de los ♂ de las tres especies de <i>Poblana</i>	52
Fig. 27. Variación Temporal de la Relación Talla-Peso de las ♀ de las tres especies de <i>Poblana</i>	53
Fig. 28. Relación entre la Longitud del aparato digestivo con la Longitud Patrón de las tres especies de <i>Poblana</i>	68
Fig. 29. Comparación de la Fecundidad de las tres especies de <i>Poblana</i>	78
Fig. 30. Eventos Principales en el Ciclo de Vida de <i>Poblana squamata</i>	82
Fig. 31. Eventos Principales en el Ciclo de Vida de <i>Poblana letholepis</i>	83
Fig. 32. Eventos Principales en el Ciclo de Vida de <i>Poblana alchichica</i>	84
Fig. 33. Comparación de la Mortalidad Total de las tres especies de <i>Poblana</i>	86
Fig. 34. Relación entre la Talla de los Parásitos con la Longitud Patrón de <i>Poblana alchichica</i>	89
Fig. 35. Variación Temporal del Factor de Condición con Relación a la Incidencia Parasitaria de <i>Poblana letholepis</i> y <i>Poblana alchichica</i>	91

## INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Características morfométricas de los lagos Alchichica, La Preciosa y Quechulac	9
Tabla 2. Caracterización iónica básica de los lagos-cráter	10
Tabla 3. Características del sedimento de la zona litoral de los lagos-cráter	10
Tabla 4. Disimilitud entre las 18 especies de Aterinópsidos. (Distancia Euclideana)	20
Tabla 5. Disimilitud entre las 18 especies de Aterinópsidos. (Métrica de Manhattan)	21
Tabla 6. Disimilitud entre las 18 especies de Aterinópsidos. (Coordenadas Principales. Distancia Euclideana)	24
Tabla 7. Disimilitud entre las 18 especies de Aterinópsidos. (Coordenadas Principales. Distancia Cordal)	25
Tabla 8. Componentes Principales de 17 caracteres taxonómicos de 18 especies de Aterinópsidos. (Variancia-Covariancia)	28
Tabla 9. Componentes Principales de las 18 especies de Aterinópsidos. (Variancia-Covariancia)	29
Tabla 10. Número de organismos capturados durante el estudio	39
Tabla 11. Clases de edad de <i>Poblana squamata</i> con el método de Cassie y con lectura de escamas	40
Tabla 12. Clases de edad de <i>Poblana letholepis</i> con el método de Cassie y con lectura de escamas	41
Tabla 13. Clases de edad de <i>Poblana alchichica</i> con el método de Cassie y con lectura de escamas	42
Tabla 14. Comparación del crecimiento en longitud de las tres especies de <i>Poblana</i> de los lagos-cráter de Puebla	44
Tabla 15. Comparación de la $\emptyset$ de Munro de las tres especies de <i>Poblana</i> de los lagos-cráter de Puebla	46
Tabla 16. Comparación del crecimiento en peso de las tres especies de <i>Poblana</i> de los lagos-cráter de Puebla	48
Tabla 17. Variación temporal del factor de condición y del tipo de crecimiento de las tres especies de <i>Poblana</i>	51
Tabla 18. Verificación del tipo de crecimiento de las tres especies con relación a los valores de la "t"	54
Tabla 19. Tipos alimenticios de <i>Poblana squamata</i> durante el periodo de estratificación del lago-cráter Quechulac	56
Tabla 20. Tipos alimenticios de <i>Poblana squamata</i> durante el periodo de circulación del lago-cráter Quechulac	57
Tabla 21. Tipos alimenticios de <i>Poblana letholepis</i> durante el periodo de estratificación del lago-cráter La Preciosa	58

Tabla 22. Tipos alimenticios de <i>Poblana letholepis</i> durante el periodo de circulación del lago-cráter La Preciosa	60
Tabla 23. Tipos alimenticios de <i>Poblana alchichica</i> durante el periodo de estratificación del lago-cráter Alchichica	62
Tabla 24. Tipos alimenticios de <i>Poblana alchichica</i> durante el periodo de circulación del lago-cráter Alchichica	63
Tabla 25. Índice de diversidad de Simpson de las presas de las tres especies de <i>Poblana</i> durante los dos periodos principales de los lagos-cráter de Puebla	67
Tabla 26. Variancia-Covariancia de las presas de <i>Poblana Squamata</i>	69
Tabla 27. Variancia-Covariancia de las presas de <i>Poblana letholepis</i>	69
Tabla 28. Variancia-Covariancia de las presas de <i>Poblana alchichica</i>	70
Tabla 29. Cambios temporales en los estadios gonádicos de <i>Poblana squamata</i>	74
Tabla 30. Cambios temporales en los estadios gonádicos de <i>Poblana letholepis</i>	75
Tabla 31. Cambios temporales en los estadios gonádicos de <i>Poblana alchichica</i>	76
Tabla 32. Proporción sexual de las especies de <i>Poblana spp.</i> durante los distintos periodos	81
Tabla 33. Mortalidad total de <i>Poblana squamata</i>	85
Tabla 34. Mortalidad total de <i>Poblana letholepis</i>	85
Tabla 35. Mortalidad total de <i>Poblana alchichica</i>	86
Tabla 36. Incidencia parasitaria en <i>Poblana letholepis</i> durante distintos periodos	88
Tabla 37. Incidencia parasitaria en <i>Poblana alchichica</i> durante distintos periodos	90

## 1. INTRODUCCIÓN

La radiación adaptativa principal de peces dulceacuícolas en Norteamérica se centra en la cuenca del Mississippi, cuya área geológica es estable, amplia y ha variado poco desde el Cenozoico tardío. En contraste, los peces continentales del oeste equivalen a una cuarta parte del total de las especies de la parte este del continente (Briggs 1986).

La ictiofauna del occidente, relativamente empobrecida se incrementó durante el Plioceno y decreció durante el Pleistoceno. Las diferencias notables entre la ictiofauna del este con la del oeste de Norteamérica pueden ser entendidas únicamente bajo el contexto de los cambios geológicos que empezaron en el Terciario temprano. El Pleistoceno que comenzó hace 2.5 a 3 millones de años, tuvo un efecto profundo sobre la distribución de los peces debido a las glaciaciones. Las extensiones de hielo eliminaron toda forma de vida acuática en esas áreas ocupadas. Los cambios en el clima, alteraron los patrones de drenaje de las cuencas y crearon lagos. Conforme los glaciares se derritieron, produjeron cantidades enormes de agua que resultaron en un período pluvial caracterizado por la existencia de ríos torrenciales y grandes lagos (Briggs 1986).

Existen algunas evidencias geológicas de que en el Pleistoceno tardío hubo un gran flujo externo de agua del Valle de México hacia otras regiones (hacia el este por Apan y hacia el oeste por Chapala-Acambay). Es probable también una conexión fluvial o lacustre con las cuencas interiores de la mayor parte del este de la Mesa Central, los Llanos de Apan y los Llanos de Puebla (Llanos de San Juan) (Tamayo y West 1964).

Desde estos eventos, hace 20,000 años, el lago que presumiblemente existió, probablemente continuó fluctuando, pero con una pérdida de agua.

Entre los peces continentales de Norteamérica existe una variedad fascinante, desde familias muy primitivas hasta otras muy jóvenes desde el punto de vista evolutivo. Algunas de las familias de peces son nativas, mientras que otras se encuentran también en otros continentes (Briggs 1986).

Se han registrado un total de 950 especies de peces dulceacuícolas nativos para Norteamérica, desde Canadá hasta el sur del istmo de Tehuantepec, comparado con las 230 especies de Australia, 250 para Europa, 1500 para Asia, 1800 para Africa y 2200 para Sudamérica. Sin embargo, Canadá y Alaska contribuyen con el 19% de las especies (180) distribuidas en más de la mitad del total de la superficie. Por otra parte, sólo 10 especies están restringidas a la zona de Canadá y Alaska. (Smith 1981).

La diversidad de la ictiofauna de Norteamérica disminuye rápidamente hacia el sur del río Bravo del Norte. El límite septentrional no está bien definido, sino que existe una zona de transición en la cual los peces Neárticos son progresivamente substituidos por grupos autóctonos y otros Neotropicales o por grupos de peces con relaciones marinas (Miller y Smith 1986).

La ictiofauna del Altiplano de México Central está dominada por grupos endémicos que aparentemente se desarrollaron de las tierras bajas costeras de México, especialmente a lo largo de la costa atlántica, zona que ha funcionado como vía de dispersión, como se muestra por la simpatria de los peces con relación a los grupos de Norte o Sudamérica. El contacto entre estas dos faunas principales (Neártica y Neotropical) es reciente, con algún intercambio (Miller y Smith 1986).

México, presenta una ictiofauna dulceacuícola rica y diversificada comprendiendo 384 especies pertenecientes a 102 géneros y 500 especies para los medios estuarinos y dulceacuícolas en su conjunto (Espinosa *et al.* 1993a).

La diversificación de esta ictiofauna es explicada por Miller (1986) con base en muchos factores, entre los cuales se pueden mencionar los siguientes: a) gran heterogeneidad física y geográfica del país, b) gran extensión latitudinal (32° 30' latitud N en el NO a 14° 30' latitud N en el SE, c) aislamiento de grandes extensiones de tierras altas tropicales (Mesa Central) que contiene la importante fauna del río Lerma, d) la presencia en el sureste de un gran sistema de ríos característicos de América Central: la Cuenca del Usumacinta-Grijalva, y e) adaptaciones de muchos grupos marinos al agua dulce. Ejemplo de esto último que caracteriza a la ictiofauna dulceacuícola mexicana que cuenta con una alta proporción (cerca del 30%) de especies de origen marino, que tienen una residencia más o menos prolongada en aguas dulces (Miller 1986).

Miller y Smith (1986) mencionan las siguientes causas principales de la gran especiación de peces en el área central de México. En primer lugar se debe a la antigüedad de los lagos en el México Central, que se originaron del Mioceno al Pleistoceno. Adicionalmente, la gran actividad tectónica ha producido la subdivisión de los patrones hidrográficos de la porción central de México, la que también ha dado lugar a numerosas oportunidades para la fragmentación y diferenciación subsecuente de poblaciones entre cuencas, es decir, ha provocado diferentes compartimentos.

### 1.1. ANTECEDENTES.

La historia geológica de la Mesa Central ha provocado un efecto profundo en la composición de su ictiofauna (Barbour 1973b). En el caso de los atherinópsidos (charales, pescados blancos y peces plateados) del México Central (géneros *Chirostoma* y *Poblana*) son un ejemplo extremo de especiación local (22 especies, 8 en simpatria), mientras que sus grupos hermanos (*Menidia* y *Labidesthes*) muestran una diversificación ligera (Miller 1986). De las 40 especies que comprenden la familia Atherinopsidae, 31 especies son de aguas dulces (Espinosa *et al.* 1993b).

Barbour (1973b) sugiere que *Chirostoma* es difilético (Grupos *jordani* y *arge*). Las especies del grupo *jordani* en el Terciario temprano provienen de una forma similar a *Menidia*, quizá el ancestro de *Menidia beryllina* quien invadió y se adaptó a las aguas continentales de la Mesa Central. Esta especie pudo haber pasado a través del portal del Balsas y entró a aguas continentales a través del drenaje del Pacífico, o bien lo hizo por un drenaje del Atlántico. El desarrollo temprano de la Sierra Madre Oriental tiende a hacer el curso anterior menos probable. Esta forma de pez de talla grande, sin especialización, y consumidor oportunista entró rápidamente al medio lacustre. Pudo ser el ancestro de *Chirostoma humboldtianum* que tiene amplia distribución. Posteriormente a este linaje surge *Chirostoma jordani* de talla pequeña, capaz de desplazarse ampliamente hacia lagos, ríos y corrientes pequeñas del México Central, expandiendo y contrayendo su distribución en los límites del hábitat disponible, en el tiempo y en el espacio. La distribución presente de *Chirostoma* refleja probablemente la extensión de las rutas acuáticas durante el Pleistoceno tardío en la Cuenca del Lerma y entre este sistema y las cuencas ahora aisladas de ella. Su presencia en el Valle de México indica que esta cuenca fue parte del Sistema Lerma en el pasado. De acuerdo a la evidencia geológica esto pudo haber

ocurrido *a priori* en el Pleistoceno temprano, cuando la parte norte de la cuenca estuvo cerrada, y hasta el Pleistoceno medio, cuando el Valle pudo ocupar el sobreflujo al noroeste. *Chirostoma jordani* pudo haber ocupado también cuerpos de agua hacia los márgenes de la Mesa Central, pero conexiones presuntas con las poblaciones al oeste y presiones selectivas similares previnieron su diferenciación. La conexión entre el Río Lerma, el Valle de México y los Llanos de Puebla, fue probablemente cortada durante el Pleistoceno tardío por la captura en la región norte y este del Valle de México por las cabeceras de los ríos San Juan y Tula (drenaje del Pánuco).

Alvarez (1950) describe una nueva subespecie: *Poblana alchichica squamata* de Quechulac, Puebla y a una nueva especie: *Poblana letholepis* residente de La Preciosa, Puebla. El autor considera que los caracteres relacionados con la distribución, forma y ausencia de escamas no son de carácter genérico; establece que *Poblana* difiere de *Chirostoma* principalmente en la posición de la vejiga gaseosa con respecto al origen de la aleta anal, *Poblana* la presenta hasta por lo menos el tercio anterior de la base de dicha aleta, y en *Chirostoma* llega hasta el origen de la aleta anal (Alvarez 1970). Además, plantea la hipótesis de la existencia de un gran lago Pre-pleistocénico en la zona para explicar la distribución actual de los peces y el porqué el lago de Atexcac localizado en la misma zona no posee ictiofauna (Alvarez 1950, 1972).

Solórzano y López (1965b) describen la especie *Poblana ferdebueni*, de la laguna de Chignahuapan, Puebla. Al parecer, todas las especies de *Poblana* son endémicas de sus respectivos cuerpos acuáticos.

Barbour (1973a y b) hace una revisión del género *Chirostoma* y sólo considera la existencia de 18 especies y seis subespecies (incluyendo a dos de las cinco especies de *Poblana*). Concluye que la distribución del género *Chirostoma* (y el de *Poblana*) se debe a dos factores principales: la historia geológica del México Central y a las relaciones tróficas de los peces que se deducen de su morfología.

Gasca (1981) descarta la hipótesis de Alvarez (1950, 1972) sobre la existencia de un gran lago anterior a la formación de los lagos-cráter del grupo de Techachalco, con base en evidencias geológicas y geomorfológicas; considera que la especiación de la ictiofauna puede ser el resultado de otros mecanismos, *v. gr.* de la intervención del hombre en la antigüedad o por las condiciones ecológicas particulares de cada lago-cráter.

Con base en estudios cladísticos y fenéticos con electroforésis de 15 de las 18 especies de *Chirostoma*, 2 de las 4 especies de *Poblana* (una especie con 2 subespecies), 2 especies de *Menidia* una de *Labidesthes*, una de *Membras*, 2 de *Melaniris*, 2 de *Xenatherina*, una de *Archomenidia* y una de *Atherinomorus*, Echelle y Echelle (1984) sugieren que *Poblana* es igual que *Chirostoma* y que ambos géneros podrían ser integrados a su vez en el género *Menidia*. Además definen a dos de las especies de *Poblana* como un clado restringido a la parte este de la Mesa Central con una relación cladística cercana a *Chirostoma riojai*, especie del extremo este de la Cuenca del Río Lerma. Echelle y Echelle (com pers. 1996), siguen considerando a *Poblana* como un género sinonimia de *Chirostoma*.

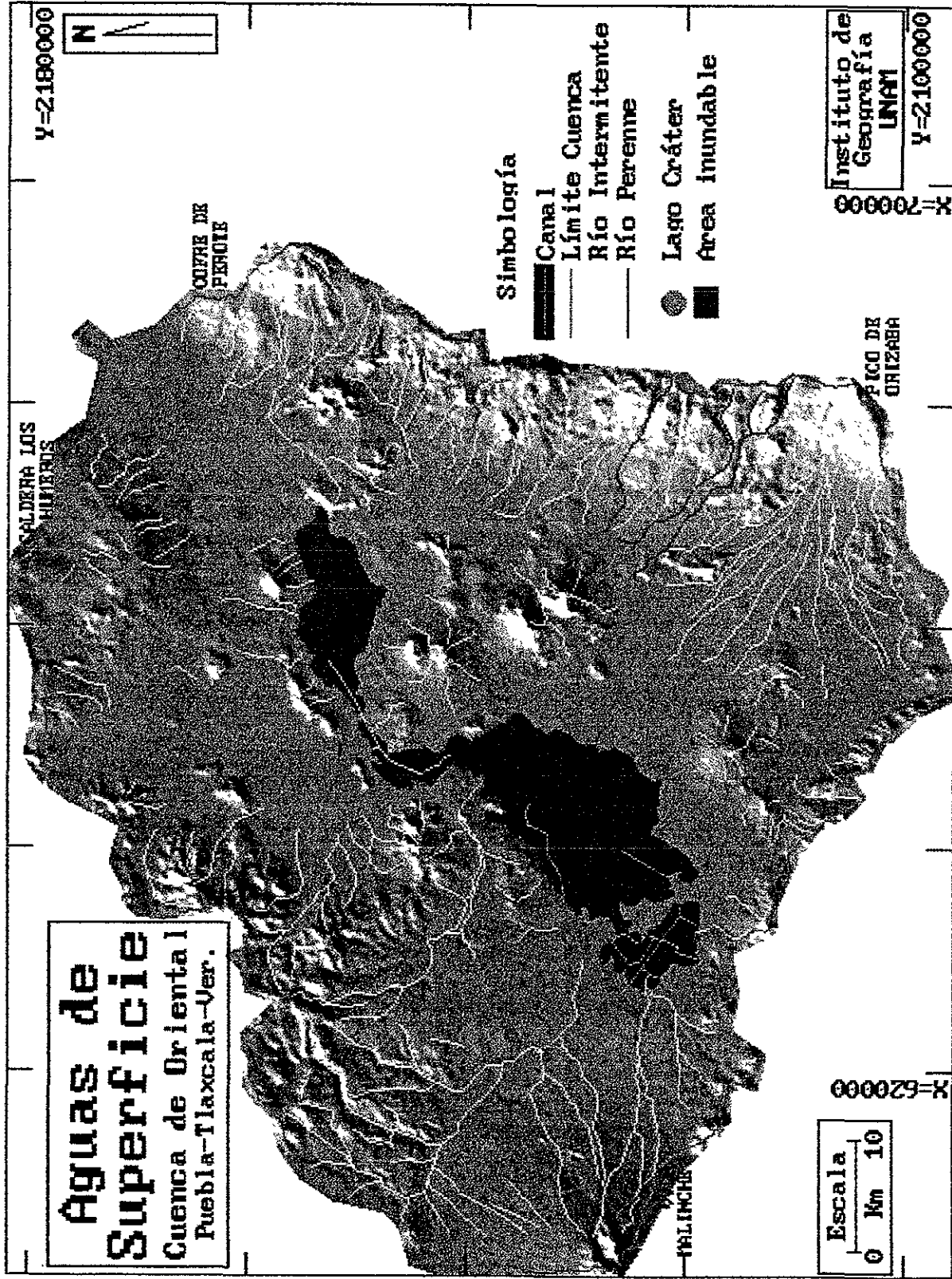


Fig. 1. Ubicación geográfica de la cuenca de la Oriental, Puebla-Tlaxcala-Veracruz, y su hidrología superficial.



Guerra (1986) efectúa un estudio taxonómico poblacional con tres poblaciones de *Chirostoma jordani* de las denominadas Cuencas de México y Cuenca de la Oriental y con tres poblaciones de *Poblana* de los lagos-cráter. Aplica un análisis multifactorial incluyendo a diversos caracteres morfométricos y concluye que hay una clara y rotunda diferenciación a nivel genérico a pesar de que los caracteres morfométricos estudiados no son los utilizados convencionalmente para separar los dos géneros. Propone la creación de una subespecie de *Poblana alchichica*: *Poblana alchichica letholepis* con la que las tres poblaciones de *Poblana* de los lagos-cráter presentan una jerarquía taxonómica similar.

Miller y Smith (1986) recomiendan que es necesario limitar más concienzudamente a las especies de *Chirostoma* y *Poblana*, trabajando con diversos caracteres como son los genéticos (bioquímicos), osteología comparada, trabajo de campo enfatizando la ecología, cariología, caracteres morfológicos convencionales con material bien preservado y suficiente, además de aplicar una metodología analítica refinada para su análisis.

Es relevante asimismo, considerar a todos los caracteres taxonómicos con el fin de poseer más herramientas para establecer la posición taxonómica de las especies. Wiley (1981) menciona la importancia de varios caracteres para realizar un estudio taxonómico, sugiere los siguientes para ser considerados: morfológicos, cariológicos, bioquímicos (incluyendo a los moleculares), fisiológicos, conductuales, ecológicos y biogeográficos. Entre los caracteres ecológicos, Scrocchi y Domínguez (1992) se refieren al estudio del hábitat, alimentación, variaciones estacionales, parásitos y reacciones del huésped, entre otros.

Así mismo, Hillis (1987) sugiere hacer la combinación de más de un tipo de caracter en algunos estudios conflictivos, con el fin de maximizar la información filogenética y, de esta forma, los estudios sean complementarios.

## 1.2. OBJETIVOS

Con el fin de contribuir a esclarecer la posición taxonómica incierta del género *Poblana*, en este estudio se plantea la comparación de la biología poblacional de las tres especies de *Poblana* que habitan las aguas de los lagos-cráter de la Cuenca de la Oriental, México; a través de la autoecología de las especies y de una revisión taxonómica de 3 géneros de la familia Atherinopsidae, usando caracteres morfológicos y merísticos. Los objetivos específicos fueron:

1. Determinar los principales parámetros poblacionales de las tres especies del género *Poblana* de los lagos-cráter de Puebla.
2. Aplicar algunas técnicas de la taxonomía fenética a 18 especies de atherinópsidos de México.
3. Con base en los estudios realizados analizar y sugerir las relaciones taxonómicas y ecológicas de las especies.

## 1.3. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

Al oriente de la Mesa Central de México se ubica la Cuenca de la Oriental, entre los 18°48' y 19°43' de latitud norte y los 97°09' y 98°03' de longitud oeste (Fig. 1). El parteaguas está formada, en parte, por algunos de los picos más altos de México como son el Pico de Orizaba (5,747 m), La Malinche (4,461 m) y El Cofre de Perote (4,281m) (Gasca 1981).

Gran parte del área es una planicie cuya cota promedio de 2,300 m ha sido lograda por el plegamiento de rocas marinas del Mesozoico y por la acumulación de rocas volcánicas, derrames lávicos y una enorme cantidad de sedimentos piroclásticos, que han peneplanizado la cuenca dándole su configuración actual (Gasca 1981).

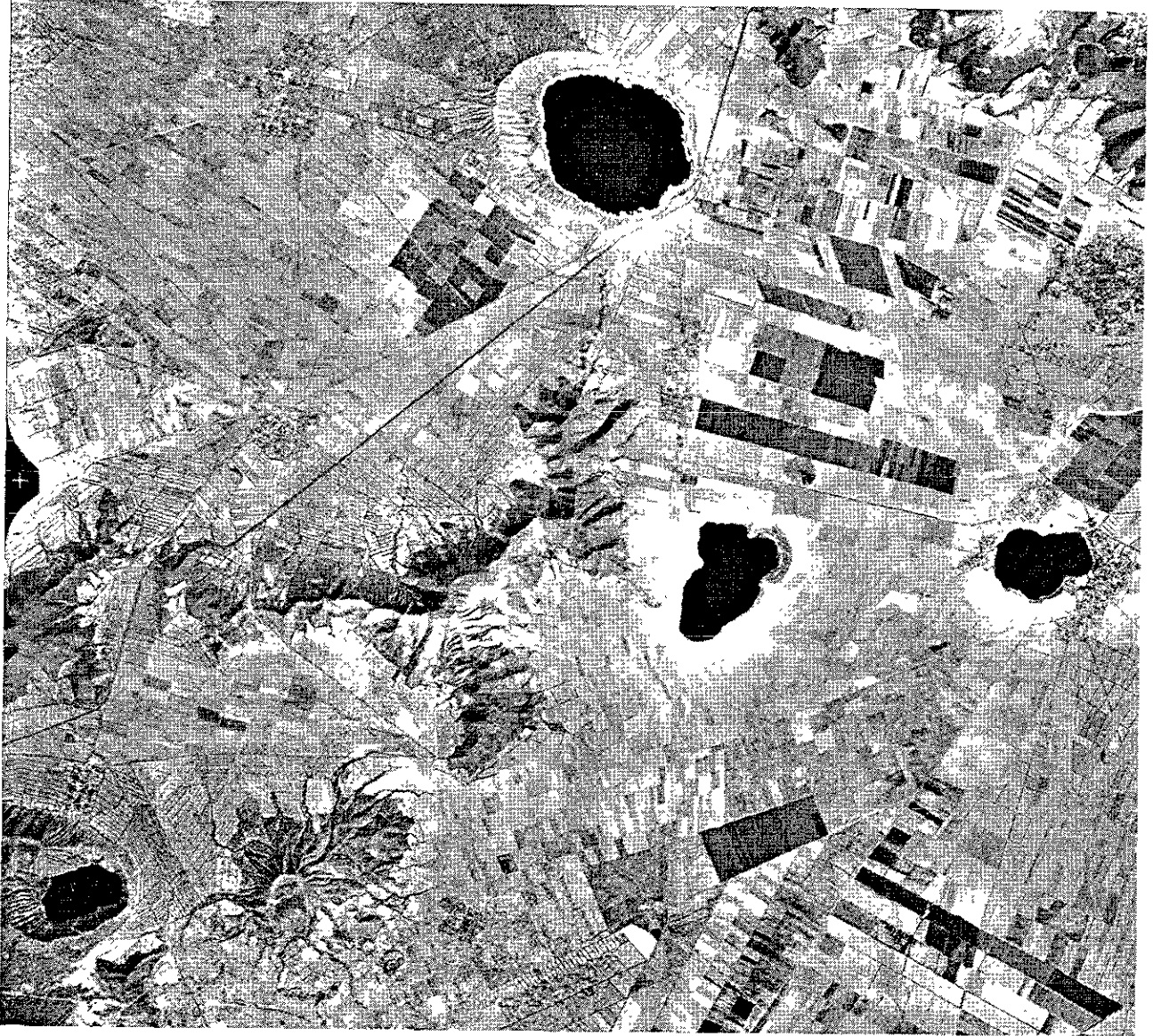


Fig. 2. Localización de los lagos cráter de los Llanos de San Juan. (Alchichica arriba al centro, Atexcac abajo a la izquierda, Quechulac a la derecha al centro, La Preciosa al centro).

De esta manera se ha acumulado material altamente permeable que no permite el desarrollo de una hidrografía extensa, apenas algunos torrentes de barrancas. El agua es fácilmente filtrada y se junta en el subsuelo formando un flujo subterráneo cuyas aguas afloran en forma de manantiales localizados en distintas zonas de la Cuenca, como es en la laguna del Carmen.

Otra evidencia del flujo subterráneo la constituye la existencia y características de las aguas de los lagos-cráter (axalapascos), explicable por la interrelación de ellas con las rocas y sedimento que cruzan subterráneamente; es decir, la alimentación de los axalapascos está en función directa de los mantos acuíferos de la cuenca. Por otra parte, las áreas impermeables llegan a desarrollar zonas pantanosas y lagunas, todas de extensión variable y de poca profundidad, que pueden llegar a desaparecer en época de estío (Gasca 1981).

Los lagos-cráter de la Cuenca de la Oriental se suelen dividir en dos grupos: los de los Llanos de San Juan al norte y los de San Andrés al sur; en el primero está Alchichica, La Preciosa, Quechulac y Atexcac (Fig. 2) y en el segundo Aljojuca y Tecuítlapa (Alvarez 1950).

El clima de los Llanos de San Juan es muy variable y está influido notablemente por la altitud, la exposición a los vientos secos y la sombra eólica que producen los macizos montañosos que los rodean. Predomina un clima templado seco, con verano seco y poca oscilación térmica  $BS_1w''k'(i)g$  (Ramírez y Novelo 1984).

El sedimento de todos los lagos es de textura arenosa, con pH básico y baja concentración de nutrimentos. La riqueza de macrófitas es muy pobre (en Alchichica 3 especies de las cuales una no se encuentra actualmente, en La Preciosa 4 especies y en Quechulac 5 especies) (Ramírez y Novelo 1984). De los cuatro lagos de este grupo, sólo Atexcac no presenta fauna íctica (Alvarez 1970). En Alchichica se han hecho algunos intentos de introducir especies provenientes de otros sitios pero no se han podido establecer exitosamente; sin embargo, en La Preciosa y en Quechulac se han introducido truchas, las cuales son explotadas comercialmente, pero también son depredadores potenciales de la fauna nativa (Elizondo com pers).

La forma del lago de Quechulac es elipsoidal, su eje mayor en dirección sureste-noroeste es de 983 m y el menor de 800 m hacia el este y se caracteriza por un borde pequeño colocado en la zona litoral suroriental; conserva una pendiente externa que varía entre  $12^\circ$  y  $15^\circ$ , está formada por capas de depósitos piroclásticos. Las paredes internas son cortes abruptos casi perpendiculares (excepto en el oriente), en donde las capas forman un ángulo interno de  $45^\circ$  y es aquí donde existe una pequeña playa, ocupada por lo general por tulares. Las paredes son abruptas y las isóbatas mantienen la forma de la línea de costa, aunque se observan marcadas irregularidades especialmente en la isóbata de 30 m. Hacia el centro de la cuenca a 30 m de profundidad, se presenta una planicie de forma irregular. Al suroeste de esta plataforma se localiza el área más profunda de 40 m, definida por una isóbata de escaso desarrollo. Los bloques que se encuentran interestratificados entre las capas como producto de la explosión son andesitas, basaltos y en menor proporción calizas, todos ellos productos de arrastre fluvial previos a la explosión que han rellenado y peneplanizado la zona. No se observan las capas de tobas previas a la erupción; el desnivel promedio entre el borde del lago y el espejo de agua es de 30 m (Gasca 1981, Arredondo-Figueroa *et al.* 1983) (Figura 3). La Preciosa, también denominada Las Minas, presenta una forma aproximadamente triangular, cuyo diámetro máximo es de 1,344 m con orientación noreste-suroeste. La forma triangular es debido al producto de erupciones simultáneas tipo maar que causaron varias oquedades circulares contiguas. En la porción central del vaso lacustre se definen dos subcuencas, una al noroeste y otra al suroeste. La primera presenta dos bordes anchos con pendientes suaves que alcanzan los

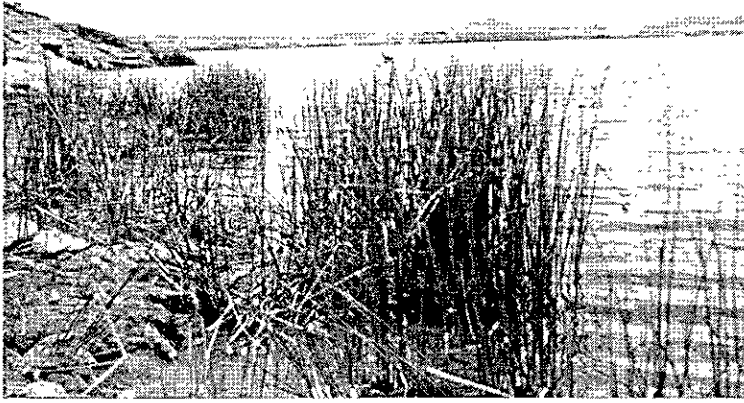


Fig. 3. Lago Quechulac, vista sureste-noroeste.

altitud de 55 m, la máxima sobre el área circundante, que contrasta con una ausencia casi total de depósito en la mayor parte de los otros bordes del axalapasco. Las capas subyacentes depositadas antes de las erupciones maar no se observan debido a que la altura mínima del borde de la planicie sobre el espejo de agua es de 8 m, por lo que estas capas se encuentran cubiertas por el agua del lago. No en todo el borde de la planicie es cortada abruptamente por la oquedad, existe en algunas zonas una topografía ondulante debido a la presencia de pequeños cauces formados por la erosión del agua que fluye de la planicie al lago (Gasca 1981) (Fig. 4).



Fig. 4. Lago La Preciosa, vista sur-norte.

En la zona litoral, casi a lo largo de toda la orilla, se presentan bajos o salientes de roca volcánica, que configuran una pequeña plataforma sobre todo el noreste, norte y noroeste.

La batimetría refleja seis paredes opuestas simétricamente en un sentido noreste-suroeste, que llegan hasta la plataforma central (Arredondo-Figueroa *et al.* 1983). Las pendientes externas desde 10° hasta un máximo de 15° en la porción poniente, aquí se observa una morfología de erosión semejante a montículos,

45 m, correspondiendo a la mayor profundidad del lago y al igual que en Alchichica, se encuentra orientada ligeramente hacia el noreste.

En la segunda subcuenca, las pendientes son menos inclinadas y alcanzan los 40 m de profundidad. Las isóbatas siguen el contorno de la forma externa y en la parte estrecha del lago se observan dos paredes con una fuerte inclinación, orientadas hacia la zona más profunda (Arredondo-Figueroa *et al.* 1983). El flanco noreste alcanza una

La forma del lago de Alchichica es casi circular, su diámetro máximo es de 1,733 m con orientación sureste-noroeste. La morfología es variable en su parte externa como en su estratigrafía interna, presentando variaciones de pendiente y en la composición de sedimentos.

Las paredes del lago son muy inclinadas, incrementándose bruscamente la profundidad conforme se aleja de la orilla. Esta inclinación acentuada finaliza en una plataforma a los 60 m, desplazada ligeramente hacia el noreste y cortada por la parte más profunda que alcanza aproximadamente los 64 m.

provocados por los efectos erosivos que han aislado porciones de tal manera que asemejan formas piramidales. La pendiente interna en el lado norte es de 10° y hacia el noreste la inclinación es más fuerte. La altura mínima desde el nivel del agua, en el lado este es de 19.76 m; en cambio, en la parte oeste, el desnivel es de 100 m,

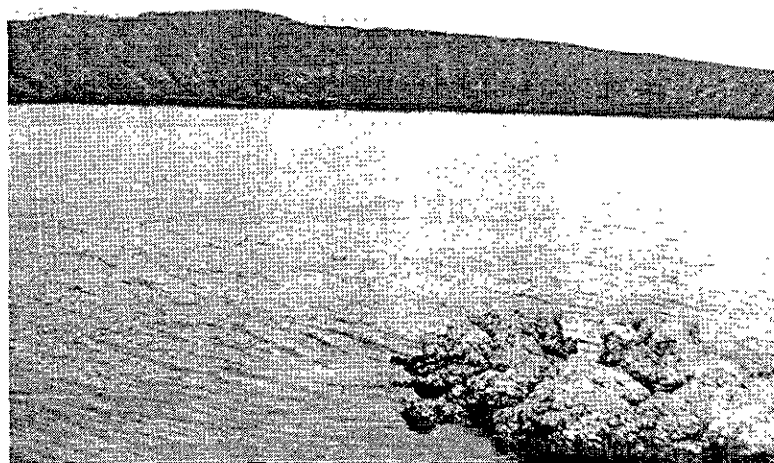


Fig. 5. Lago Alchichica, vista sureste-noroeste.

siendo el desnivel máximo desde el espejo del agua a la cima del borde. Alrededor del lago se presenta una franja angosta que forma una playa y que aparentemente se prolonga con una pendiente suave hacia el centro del volcán. En el extremo se encuentran capas de sales efervescentes, y en el mismo lado afloran en el interior del lago rocas basálticas en forma de risco, con una distribución irregular (Gasca 1981) (Fig. 5).

Los parámetros morfométricos de los lagos-cráter anteriormente descritos, de acuerdo a Arredondo-Figueroa *et al.* (1983), se presentan en la Tabla 1. La composición química del agua y de los sedimentos de los lagos-cráter estudiados se muestra en las Tablas 2 y 3.

Tabla 1. Características morfométricas de los lagos Alchichica, La Preciosa y Quechulac. (Tomado de Arredondo-Figueroa *et al.* 1983).

PARAMETRO	QUECHULAC	LA PRECIOSA	ALCHICHICA
Longitud máxima (l)	0.98 km	1.34 km	1.73 km
Ancho máximo (b)	0.69 km	0.92 km	1.41 km
Ancho medio (b)	0.51 km	0.58 km	1.04 km
Línea de costa (L)	3.04 km	3.85 km	5.06 km
Area superficial (A)	0.50 km <sup>2</sup>	0.78 km <sup>2</sup>	1.81 km <sup>2</sup>
Volúmen (V)	10.91 V <sup>3</sup> × 10 <sup>6</sup>	16.20 V <sup>3</sup> × 10 <sup>6</sup>	69.92 V <sup>3</sup> × 10 <sup>6</sup>
Profundidad máxima (Z <sub>MAX</sub> )	40.04 m	45 50 m	64.61 m
Profundidad media (Z)	21.14 m	20.72 m	38.59 m
Profundidad relativa (Z <sub>r</sub> )	4.09 %	4.56 %	4 25 %
Desarrollo de volúmen (D <sub>v</sub> )	1.63 %	1.37	1.79
Desarrollo de línea de costa (D <sub>L</sub> )	1.24	1.23	1 06
Pendiente (%)	20.20	12.70	14.40
Relación Z:Z	0.54	0.45	0.60
Relación l:b	1.43	1.46	1.23

Tabla 2. Caracterización iónica básica de los lagos-cráter estudiados. Promedio (mínimo-máximo). (Tomado de Ramírez-García y Novelo 1984).

IONES (mEq/L)	ALCHICHICA	LA PRECIOSA	QUECHULAC
Cl	160 (83-288)	15 (5-31)	6.7 (2.5-17)
CO <sub>3</sub>	13 (3.8-24)	2.9 (0.2-6)	1.3 (0.6-2)
SO <sub>4</sub>	20 (10-44)	9.3 (2-21)	1.7 (0.1-6.2)
HCO <sub>3</sub>	28 (24-32)	8.7 (5.2-12)	7.4 (4-11)
Na	50 (22-116)	17 (4.6-36)	11 (3.7-19)
Mg	33 (27-39)	14 (7.5-17)	6.8 (3.8-19)
K	14 (5.6-24)	1.4 (0.3-2.3)	0.8 (0.4-1.1)
Ca	0.3 (0-0.7)	0.5 (0.3-0.7)	2 (0.4-8)
SALINIDAD (g/L)	11 (5.2-18)	0.9 (0.3-1.9)	0.4 (0.1-1)

Tabla 3. Características del sedimento de la zona litoral de los lagos-cráter. Promedio (mínimo-máximo). (Tomado de Ramírez-García y Novelo 1984).

PARÁMETRO	ALCHICHICA	LA PRECIOSA	QUECHULAC
ARENAS (%)	81 (67-92)	65 (35-85)	76 (35-88)
LIMOS (%)	18 (8.4-32)	27 (5-37)	23 (10-60)
pH	7.3 (6.9-7.6)	6.9 (6.2-8.1)	6.9 (6.5-7.6)
MAT. ORG. (%)	4.7 (0.44-11)	5.6 (0.69-11)	3.5 (0.69-8)
NITRÓGENO (meq/L)	0.25 (0-0.6)	0.4 (0.08-0.9)	0.3 (0.11-0.8)
FÓSFORO (meq/L)	0.23 (0-0.7)	1 (0-5.6)	6.8 (0-15)
POTASIO (meq/L)	1.3 (0.9-2)	1.1 (0.9-1.7)	1.3 (0.8-2.3)

## 2. METODOLOGÍA

### 2.1. TAXONOMÍA

Se realizó un análisis a 18 especies de los géneros *Poblana*, *Chirostoma* y *Atherinella*, que están bien representados en nuestro país. Para este análisis se eligieron los 17 caracteres morfométricos y merísticos más utilizados para esta Familia (Atherinopsidae) de peces por los taxónomos que han venido estudiándolos (Alvarez 1950, 1953, 1963a, 1963b; Alvarez y Carranza 1952; Barbour 1973a, 1974; Chernoff 1986a; Chernoff y Miller 1984; Guerra 1986; Solórzano y López 1965a, 1965b) (Apéndice 1).

Los caracteres considerados fueron los siguientes: 1) longitud cefálica, 2) altura máxima del cuerpo, 3) altura del pedúnculo caudal, 4) distancia predorsal, 5) longitud del pedúnculo caudal, 6) base de la segunda aleta dorsal, 7) base de la aleta anal, 8) longitud de las aletas pectorales, 9) longitud de las aletas pélvicas, 10) hocico, 11) diámetro ocular, 12) distancia interorbital, 13) espinas de la primera aleta dorsal, 14) radios de la segunda aleta dorsal, 15) radios de la aleta anal, 16) radios de la aleta pectoral y 17) escamas en una serie longitudinal.

Las medidas incluídas para el análisis fueron a) las medias aritméticas dadas en milésimas en proporción de la longitud estándar para los caracteres del 1 al 9, b) en milésimas en proporción de la longitud cefálica para los caracteres del 10 al 12 y c) el número respectivo para los caracteres del 13 al 17. A cada caracter se le dió el mismo peso para los análisis multivariados correspondientes.

Para el caso de *Poblana* de los lagos-cráter se consideraron los datos de 2 autores distintos con la finalidad de compararlos y comprobar si en efecto, las mismas especies tenían la mayor similitud entre sí que con las especies diferentes.

Siguiendo a Sneath y Sokal (1973), se aplicaron técnicas fenéticas de agrupamiento jerárquico, usando pares de agrupamiento promedio no ponderado (UPGMA). Las medidas utilizadas fueron: distancia euclideana y métrica de Manhattan. También se aplicaron técnicas de ordenamiento para reconocer la estructura de las relaciones entre las 21 especies consideradas. El análisis de ordenamiento comprendió el análisis de coordenadas principales (distancia euclideana y distancia cordal) y el de componentes principales (variancia-covariancia). Se hicieron las transformaciones necesarias de todos los datos a *logaritmo natural* (Sneath y Sokal 1973).

## 2.2. BIOLOGÍA POBLACIONAL

### 2.2.1. MUESTREO

Se realizaron muestreos en las dos épocas térmicas principales de los lagos: época de mezcla o circulación y época de estratificación. Siendo lagos monomícticos cálidos, el periodo de mezcla comprende aproximadamente los meses de octubre a febrero, mientras que la época de estratificación se presenta de marzo a septiembre.

El tipo de muestreo fue dirigido, por estratos y al azar. En primer término se eligieron las zonas de captura de los organismos. Estas zonas comprendieron las regiones litorales de los lagos. Se utilizaron métodos artesanales locales: redes de cuchara con boca de 120 cm de diámetro, mango de 3 m de largo y una apertura de malla de 1 mm en Quechulac y La Preciosa y chinchorros de 3 metros de largo por 2 de ancho y con una

apertura de malla de 1 mm en Alchichica. Las zonas propicias para la captura fueron determinadas con base en la información proporcionada por los pescadores de la zona. Los organismos capturados se fijaron con formol al 10%, se etiquetaron y se trasladaron al laboratorio para su posterior procesamiento.

En el laboratorio se establecieron estratos con base en las tallas de los peces capturados (Laevastu 1980). Los estratos se conformaron para analizar las diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) (Dudewicz y Mishra 1988) de los siguientes parámetros poblacionales: condición, dieta, desarrollo sexual, mortalidad y parasitismo, entre las distintas tallas y sexos de la población. Con posterioridad, se eligieron muestras representativas de organismos de cada estrato al azar (incluyendo los organismos más grandes y más pequeños). El número de ejemplares estudiados para cada periodo varió de acuerdo al total de organismos capturados, sin embargo, el número de peces analizados por periodo fue siempre superior a 120 individuos. La medición de la longitud patrón de los peces se realizó con un ictiómetro graduado en milímetros. La determinación del peso se hizo con una balanza semianalítica marca Ohaus con una aproximación de un centésimo de gramo.

### 2.2.2. CLASES DE EDAD

Las clases de edad de los organismos muestreados se establecieron aplicando dos metodologías: directa e indirecta.

#### METODOS DIRECTOS

Se realizó la lectura de escamas a una muestra representativa (Dudewicz y Mishra 1988) de todas las tallas por cada especie, siguiendo la metodología propuesta por Laevastu (1980). Las escamas se limpiaron y se dejaron remojar durante algunos días en agua, posteriormente se lavaron con KOH al 5%. Se prepararon montajes temporales de varias escamas de un mismo pez sobre los portaobjetos en gelatina-glicerina y goma arábica. Las escamas se estudiaron en un proyector y bajo el microscopio óptico. Se identificaron las marcas o anillos verdaderos de crecimiento anuales, realizándose la interpretación correspondiente, es decir, las marcas como intervalos de edad.

#### METODOS INDIRECTOS

Se siguió la metodología para la determinación de las clases de edad de Cassie (1954). El método de Cassie (1954) considera las frecuencias relativas acumuladas de las tallas presentes para obtener una estimación de las tallas modelo, que representan diferentes grupos de edad; cuando las frecuencias relativas son graficadas en papel probabilidad, es posible identificar los valores de sobreposición de los grupos modales adyacentes, con base en un cambio relativamente brusco en la pendiente de la curva de frecuencias acumuladas y tomándose la media de los valores de sobreposición para obtener la longitud de la clase de edad comprendida entre ellos.

#### CRECIMIENTO

El modelo de crecimiento en longitud y peso se calculó con base en la metodología de Bertalanffy (1957). Se determinó un modelo para cada especie por sexo.



Una constante del modelo de Bertalanffy es la longitud teórica máxima de la especie (L máx). Esta longitud se calcula a partir de una regresión de los valores de Lt vs. Lt + 1. Se calcularon los valores de la pendiente b y la ordenada al origen a, los cuales se substituyeron en la siguiente ecuación:

$$L \text{ máx} = a / (1 - b)$$

El cálculo de las constantes k y to, resultaron de la resolución por regresión del modelo de Bertalanffy (1960):

$$\ln l - Lt / L + Kto - Kt$$

en donde:

$$a = Kto$$

$$b = -k$$

$$to = a / (K)$$

Resultando el modelo de crecimiento en longitud :

$$Lt = L \text{ máx} (1 - e^{-k(t - to)})$$

en donde:

Lt = Longitud del pez a la edad t

L máx = Longitud máxima teórica de la especie

K = Tasa de crecimiento individual

t = Edad

to = Parámetro teórico de ajuste que representa la edad correspondiente cuando la longitud teórica es igual a cero.

La ecuación de crecimiento en peso de Bertalanffy (1957) es la siguiente:

$$Wt = W \text{ máx} (1 - e^{-K(t - to)})^b$$

en donde:

Wt = Peso del pez a la edad t

W máx = Peso máximo teórico de la especie

K = tasa de crecimiento individual

to = Parámetro teórico de ajuste que representa la edad correspondiente cuando el peso teórico es igual a cero

b = Pendiente de la relación peso-longitud (tipo de crecimiento)

Se validaron los modelos de crecimiento con la aplicación de la  $\emptyset$  de Munro (Munro y Pauly 1983) con el objeto de determinar la fiabilidad de los valores calculados. La prueba  $\emptyset$  de Munro está determinada por:

$$\emptyset = \ln k + (2) (\ln L \text{ máx})$$

## RELACIÓN LONGITUD-PESO

El factor de condición es la relación potencial entre las longitudes y los pesos de cada uno de los organismos. Se determinó para cada sexo y para la población, así como con peso total y eviscerado. La relación se estimó con la ecuación de Le Cren (en Schreck y Moyle 1990):

$$W = a L^b$$

Las constantes **a** y **b** se obtienen con una regresión del tipo:

$$\ln W = \ln a + b \ln L$$

en donde:

W = Peso del pez

L = Longitud del pez

a = Factor de condición (ordenada al origen)

b = Tipo de crecimiento (pendiente)

El tipo de crecimiento (alométrico o isométrico) permitió deducir variables (condiciones ambientales) que influyen sobre el tipo de crecimiento corporal. Con una prueba estadística de t se estimó la significancia del valor teórico entre el valor teórico de 3 para un crecimiento isométrico (Dudewicz y Mishra 1988), el estadístico empleado fue el siguiente:

$$t_c = (b_c - b_t) / s_b$$

$$s_b = (s_{y^2/x}) / (x - x^2/n)$$

$$s_{y^2/x} = (y - y_c)^2 / n - 2$$

en donde:

$t_c$  = t calculada

$b_c$  = pendiente calculada

$b_t$  = pendiente teórica

x = Longitud

y = Peso

yc = Peso calculado

n = Número de datos

tt = t de tablas

tc = t calculada

n-2 = Grados de libertad con 95% de confianza

**REGLA DE DECISIÓN:** Si tc menor que tt, no hay diferencias significativas, y por lo tanto el crecimiento se puede considerar isométrico. Si tc es mayor que tt, existen diferencias significativas y por lo tanto el tipo de crecimiento es alométrico (Dudewicz y Mishra 1988).

## DIETA

Se analizaron los aparatos digestivos de una muestra representativa (al menos 120 organismos por periodo) de cada estrato poblacional conformado. Para estimar la dieta se emplearon tres métodos.

1. El método de la repetición (Laevastu 1980) consistió en contar el número de peces en los cuales cada tipo alimentario se repitió, dándose en porciento del número total de peces tipo examinados. El número total de repeticiones de todas las unidades de información se sumó y se presentó en escala descendente para dar el porciento de la composición alimentaria.
2. El método del predominio (Laevastu 1980) consistió en contar el número de peces en los cuales cada tipo alimentario se repitió en forma predominante, expresado tal como en el caso anterior.
3. El sistema de puntos (Laevastu 1980) consistió en representar cada tipo en cada intestino para graduarlo como "común", "frecuente", etc., con concesiones para el tamaño del organismo, así como para su abundancia. Por ejemplo, una presa grande se trató como el equivalente de muchos pequeños. Se dieron números o puntos de intervalo para cada categoría, se sumó y se puso a escala con relación al porciento del total. Este último método es esencialmente volumétrico.

El índice de importancia relativa se calculó a partir de los tres métodos anteriores y, por lo tanto, representó la dieta de los peces con base en los tres métodos. La identificación taxonómica de los grupos que conforman la dieta de los peces se realizó con base en los criterios de Edmonson (1959) y Pennak (1978) principalmente.

Se aplicó el Índice de Selectividad de Ivlev (1961) para determinar la posible existencia de alguna preferencia sobre alguna presa. La ecuación es la siguiente:

$$E_i = r_i - n_i / r_i + n_i$$

en donde:

$E_i$  = Índice de selectividad para la especie i

$r_i$  = Por ciento de las especies  $i$  en la dieta

$n_i$  = Por ciento de las especies en el medio

El índice varía de -1.0 a 1.0. Valores entre 0 y +1 indicaron preferencia, mientras que de 0 a -1 indicó disponibilidad. Este índice se calculó exclusivamente para las presas bentónicas ya que se contó con información confiable a este respecto.

Se calculó la relación de la longitud del aparato digestivo con la longitud del pez para conocer el nivel trófico de las especies (Margalef 1983) realizando una regresión con estas dos variables.

Se estimó la diversidad de la dieta de los peces con base en el índice de Simpson (Krebs 1989).

## DESARROLLO SEXUAL

Se determinó el estadio gonádico a una muestra representativa (al menos 120 peces por periodo) de cada estrato poblacional con base en las claves presentadas por Solórzano (1961). Los estadios considerados fueron los siguientes:

- I. INMADURO. Peces jóvenes que no han logrado maduréz, gónada inactiva de reducido volúmen y sin diferenciación. No es posible distinguir machos de las hembras en observación rápida.
- II. REPOSO. Se pueden distinguir los ovarios de los testículos. Las gónadas aún delgadas, ocupan aproximadamente la mitad de la extensión de la cavidad visceral. El sexo puede ser determinado mediante el exámen macroscópico.
- III. EN DESARROLLO. En condiciones semejantes a las del estadio II, pero con gónadas de mayor longitud y volúmen, ocupan más de la mitad de la cavidad visceral, pero no la totalidad.
- IV. MADURACIÓN. Marcado aumento de volúmen en las gónadas. Es corriente que los testículos tengan color blanquecino y los ovarios sean oscuros. Los ejemplares alcanzan su plenitud sexual, los órganos sexuales ocupan toda la cavidad visceral. En otros ejemplares sólo 2/3 partes.
- V. REPRODUCCIÓN. Máximo desarrollo de la gónada, ha crecido en longitud y en volúmen. Presionando suavemente la cavidad abdominal no hay aún desprendimiento de semen u óvulos.
- VI. DESOVE. Gónadas túrgidas, ocupando gran parte de la cavidad visceral o su totalidad. Los testículos sueltan fácilmente el contenido a la menor presión. Los óvulos pueden dibujar su silueta en la cubierta ovárica; generalmente se vuelven translúcidos y son expulsados fácilmente al hacer presión en el vientre del animal. Corresponde a la fase de expulsión o desove.
- VII. RECUPERACIÓN. Peces que ya efectuaron la puesta. Los órganos sexuales, ya están flácidos, han expulsado su contenido.

La fecundidad se estimó con base en el método gravimétrico (Laevastu 1980), el cual consiste en pesar una porción definida de la muestra de huevos; enseguida se cuantifican los huevos en la misma. Se determina el peso total del lote completo de huevos y se calcula sobre la base del recuento de prueba. Así mismo, se puede pesar una cantidad conocida de huevos y después el lote total, calculando, finalmente, el número total

de huevos. También se hicieron conteos directos de los huevos. Se construyó el modelo de fecundidad de acuerdo a Ricker (1975) para determinar el número de huevos maduros e inmaduros producidos por cada especie y entre las distintas tallas. Se estimó la proporción de sexos con conteos directos de la población.

#### MORTALIDAD Y SUPERVIVENCIA

De acuerdo a la estructura por edades y siguiendo el decremento en el número de organismos con la edad, se estimó el coeficiente de mortalidad total (Z) por medio de una regresión exponencial del decremento en el número de individuos con respecto al tiempo (Ricker 1975):

$$N_t = N_0 e^{-Zt}$$

en donde:

$N_t$  = Número de individuos al tiempo t

$N_0$  = Número de individuos al inicio del tiempo t

Z = *Coficiente de mortalidad total*

t = Tiempo

La supervivencia (S) se calculó de acuerdo a Ricker (1975) con base en la siguiente ecuación:

$$S = e^{-Z}$$

### 3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

#### 3.1. TAXONOMÍA DE ATHERINOPSIDAE

##### 3.1.1. CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA

La familia Atherinopsidae comprende los peces plateados ("silversides") del Nuevo Mundo conformada por dos tribus: Menidiinae y Atherinopsinae. Atherinopsidae es el grupo hermano de los otros atheriniformes (Notocheiridae, Melanotaeniidae, Atherionidae, Phallostethidae y Atherinidae, esta familia comprende los peces plateados del Viejo Mundo) (Dyer y Chernoff 1996).

Los peces plateados del Nuevo Mundo fueron propuestos primero como un grupo monofilético por Patten (1978) y posteriormente confirmado por White (1985) y Chernoff (1986b). Saeed e Ivantsoff (1991) tras discutir la diferencia entre los peces plateados del Nuevo y Viejo Mundo, agrupan a los peces plateados del Viejo Mundo con Melanotaeniidos y Phallostethinos. Saeed *et al.* (1994) propusieron que los peces plateados del Nuevo Mundo conformaran una Familia separada, la Atherinopsidae, diagnosticada con base en once caracteres extraídos de Patten (1978), White (1985) y Chernoff (1986b). Dyer y Chernoff (1996) proponen caracteres diagnósticos adicionales para la familia Atherinopsidae que son: a) ligamento etmomaxilar adherido al proceso dorsal del palatino, b) presencia de canal posttemporal, c) ausencia de espolón en la aleta pectoral; d) postcleitrum ventral laminar, e) postcleitrum ventral con dos ramas dorsales de talla similar, f) postcleitrum ventral entre la primera y segunda costilla pleural, g) interdorsales sin eje ventral, h) tres o más costillas pleurales posteriores al primer pterigióforo anal, i) premaxila con estrecha articulación anterior, j) premaxilar alveolar extendido distalmente, k) ligamento premaxila-coronoideo muy corto y ligamento premaxila-maxila largo, l) proceso esfenótico postorbital amplio, m) exoccipital con procesos, n) presencia de puntales pectorales, o) tendón maxilar A1 a la mitad distal de la maxila y p) ceñidor adherido a las seis o más costillas pleurales.

La historia de la posición taxonómica de *Poblana* (Fig. 6) y *Chirostoma* ha sido confusa (Barbour 1973b) Sin embargo, con base en los criterios de clasificación de Nelson (1994), Espinosa *et al.* (1993b) ubican a las tres poblaciones de *Poblana* de los lagos-cráter de Puebla en el mismo nivel taxonómico, esto es, *Poblana alchichica* en el lago Alchichica, *Poblana letholepis* en el lago La Preciosa y *Poblana squamata* en el lago Quechulac. La ubicación taxonómica de los organismos con base en los criterios de Chernoff (1986a, 1986b) y Dyer y Chernoff (1996) es la siguiente:

Serie: Atherinomorpha Greenwood, Rosen, Weitzman, Myers

Orden: Atheriniformes Rosen

Familia: Atherinopsidae Fowler

Subfamilia: Menidiinae Schultz

Tribu: Menidiini Schultz

Especies:

*Poblana squamata* Alvarez

*Poblana letholepis* Alvarez

*Poblana alchichica* De Buen



Fig. 6. *Poblana alchichica*

Las características de la Tribu Menidiini (*Menidia*, *Chirostoma*, *Poblana* y *Labidesthes*) de acuerdo a Chernoff (1986b) son dos: a) placa hipural superior fusionada, y b) ausencia de escama axilar de la aleta pélvica.

### 3.1.2. CLASIFICACIÓN (ANÁLISIS DE CÚMULOS)

#### *Análisis de Cúmulos (UPGMA/Distancia Euclídeana)*

En el análisis de cúmulos presentado en la Fig. 7 se evidencia la separación clara del género *Atherinella* del conjunto *Chirostoma-Poblana* ( $d = 0.989$ ). Las especies de *Poblana* de los lagos-cráter se separaron claramente de *Chirostoma* ( $d = 0.586$ ). Las medidas de disimilitud entre las 3 especies de los lagos-cráter variaron desde 0.155 hasta 0.318. *P. ferdebueni* presentó menor disimilitud con *C. riojai* (0.434) y estas dos especies a su vez con *C. melanococcus* (0.436). El complejo de especies *C. humboldtianum-C. consocium reseratum-C. grandocule* conforma otro cúmulo ( $d = 0.439$ ). *C. jordani* no formó un cúmulo con ninguna especie en particular. Sin embargo, esta especie -*C. jordani*- presentó la menor disimilitud con el grupo de especies de *Poblana* de los lagos-cráter-complejo *P. ferdebueni-C. riojai-C. melanococcus* (0.586).

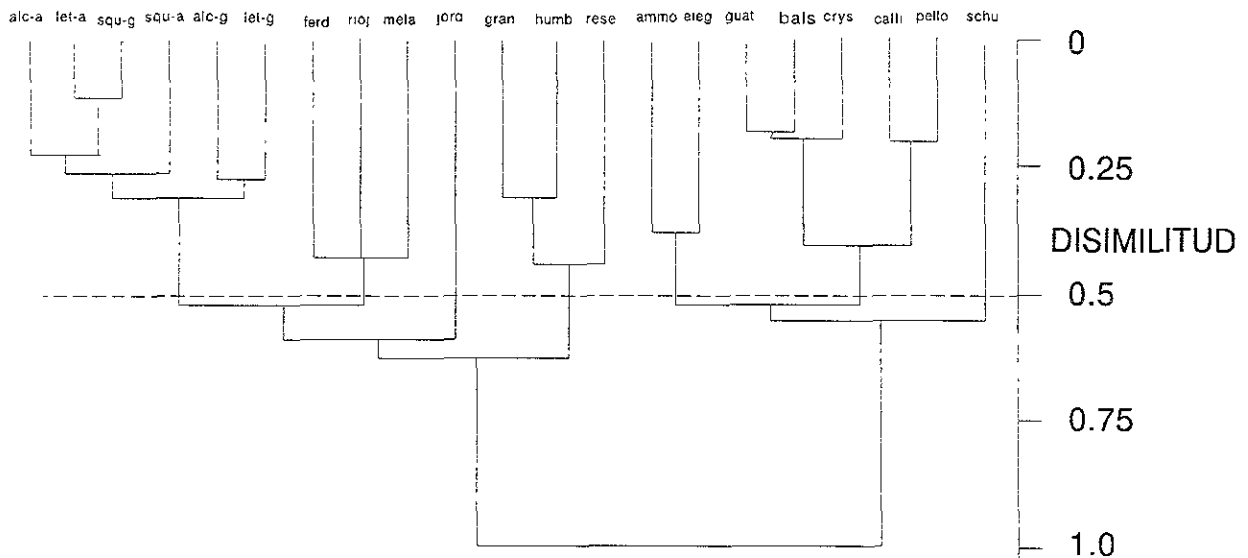


Fig. 7. Dendrograma de disimilitud (Distancia Euclídeana) de tres géneros de atherinópsidos de aguas continentales de México

Las especies de *Atherinella* formaron los siguientes grupos: *A. guatemalensis-A. balsana-A. crystalina* ( $d = 0.200$ ). Otro cúmulo es el de *A. callida-A. pellosemeion* ( $d = 0.205$ ). Estas cinco especies conforman un grupo mayor ( $d = 0.409$ ). Mientras tanto, *A. ammophila-A. elegans* se agruparon con una disimilitud de 0.382. Sólo *A. schultzi* no se unió con ninguna especie en especial, presentando la disimilitud mayor (0.554) con las otras especies (Tabla 4).

#### *Análisis de Cúmulos (UPGMA/Métrica de Manhattan)*

Los resultados del conglomerado muestran una separación del grupo de especies de *Atherinella* con

respecto al grupo de especies de *Chirostoma-Poblana* ( $d = 3.375$ ) (Fig. 8). La representación de este grupo muestra una relación de agrupación similar al de la distancia euclídeana. Se formó el complejo de los *Poblana* de los lagos-cráter ( $d = 0.430$  a  $1.018$ ). El grupo *P. ferdebueni-C. riojai-C. melanoccus* ( $d = 1.470$ ) y el grupo *C. humboldtianum-C. c. reseratum-C. grandocule* se enlazan con posterioridad ( $d = 1.484$ ). *C. jordani* no se agrupó con ninguna especie, uniéndose al complejo *Poblana-Chirostoma* a un nivel 2.050.

Tabla 4. Valores de disimilitud de enlace (Distancia Euclídeana) de las 18 especies de atherinópsidos de las aguas continentales de México.

ESPECIES	Nivel de enlace
let-a-squ-g	0.155
guat-bals	0.171
guat-bals-crys	0.200
calli-pello	0.205
alc-a-let-a-squ-g	0.229
alc-a-let-a-squ-g-squ-a	0.259
alc-g-let-g	0.275
gran-humb	0.313
alc-a-let-a-squ-g-squ-a-alc-g-let-g	0.318
ammo-eleg	0.382
guat-bals-crys-calli-pello	0.409
ferd-rioj	0.434
ferd-rioj-mela	0.436
gran-humb-rese	0.439
ammo-eleg-guat-bals-crys-calli-pello	0.520
alc-a-let-a-squ-g-squ-a-alc-g-let-g-ferd-rioj-mela	0.521
ammo-eleg-guat-bals-crys-calli-pello-schu	0.554
alc-a-let-a-squ-g-squ-a-alc-g-let-g-ferd-rioj-mela-jord	0.586
alc-a-let-a-squ-g-squ-a-alc-g-let-g-ferd-rioj-mela-jord-gran-humb-rese	0.629
alc-a-let-a-squ-g-squ-a-alc-g-let-g-ferd-rioj-mela-jord-gran-humb-rese-ammo-eleg-guat-bals-crys-calli-pello-schu	0.989

El patrón de enlace de *Atherinella* presentó una conformación similar al obtenido a través de la Distancia Euclídeana. El grupo *A. guatemalensis-A. balsana-A. crystalina* ( $d = 0.685$ ); el grupo *A. callida-A. pellosemeion* ( $d = 0.580$ ), estas cinco especies formaron un grupo ( $d = 1.355$ ); el grupo *A. ammophila-A. elegans* ( $d = 1.261$ ), mientras que *A. schultzi* no se agrupó con especie particular, uniéndose al género al nivel 1.873 (Tabla 5).



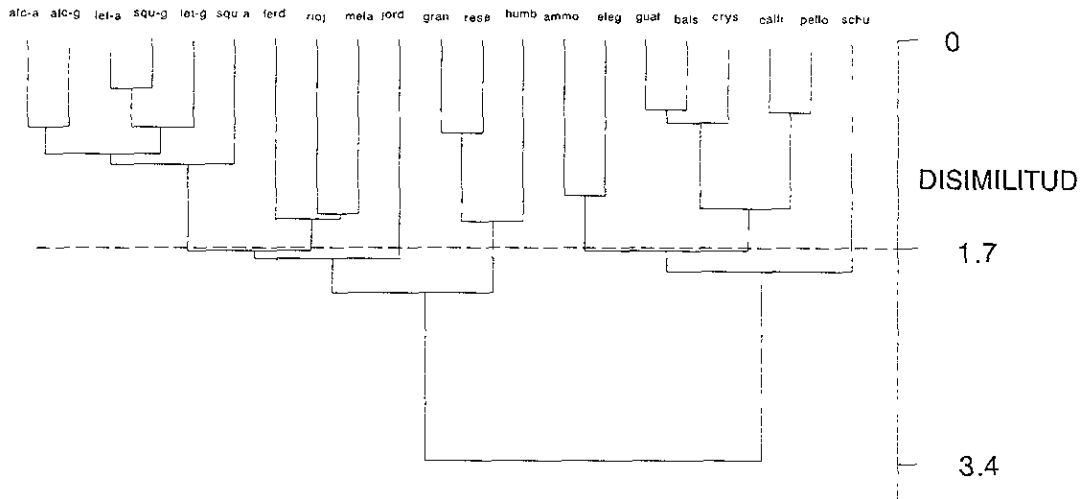


Fig. 8. Dendrograma de disimilitud (métrica de Manhattan) de tres géneros de atherinópsidos de aguas continentales de México.

Tabla 5. Valores de disimilitud de enlace (Distancia Métrica de Manhattan) de las 18 especies de atherinópsidos de aguas continentales de México.

ESPECIES	Nivel de enlace
let-a-squ-g	0.430
guat-bals	0.570
calli-pello	0.580
guat-bals-crys	0.685
let-a-squ-g-let-g	0.719
alc-a-alc-g	0.723
gran-rese	0.762
alc-a-alc-g-let-a-squ-g-let-g	0.921
alc-a-alc-g-let-a-squ-g-let-g-squ-a	1.018
ammo-eleg	1.261
guat-bals-crys-calli-pello	1.355
rioj-mela	1.421
ferd-rioj-mela	1.460
gran-rese-humb	1.484
ammo-eleg-guat-bals-crys-calli-pello	1.701
alc-a-alc-g-let-a-squ-g-let-g-squ-a-ferd-rioj-mela	1.712
ammo-eleg-guat-bals-crys-calli-pello-schu	1.873
alc-a-alc-g-let-a-squ-g-let-g-squ-a-ferd-rioj-mela-jord	1.902
alc-a-alc-g-let-a-squ-g-let-g-squ-a-ferd-rioj-mela-jord-gran-rese-humb	2.050
alc-a-alc-g-let-a-squ-g-let-g-squ-a-ferd-rioj-mela-jord-gran-rese-humb-ammo-eleg-guat-bals-crys-calli-pello-schu	3.375

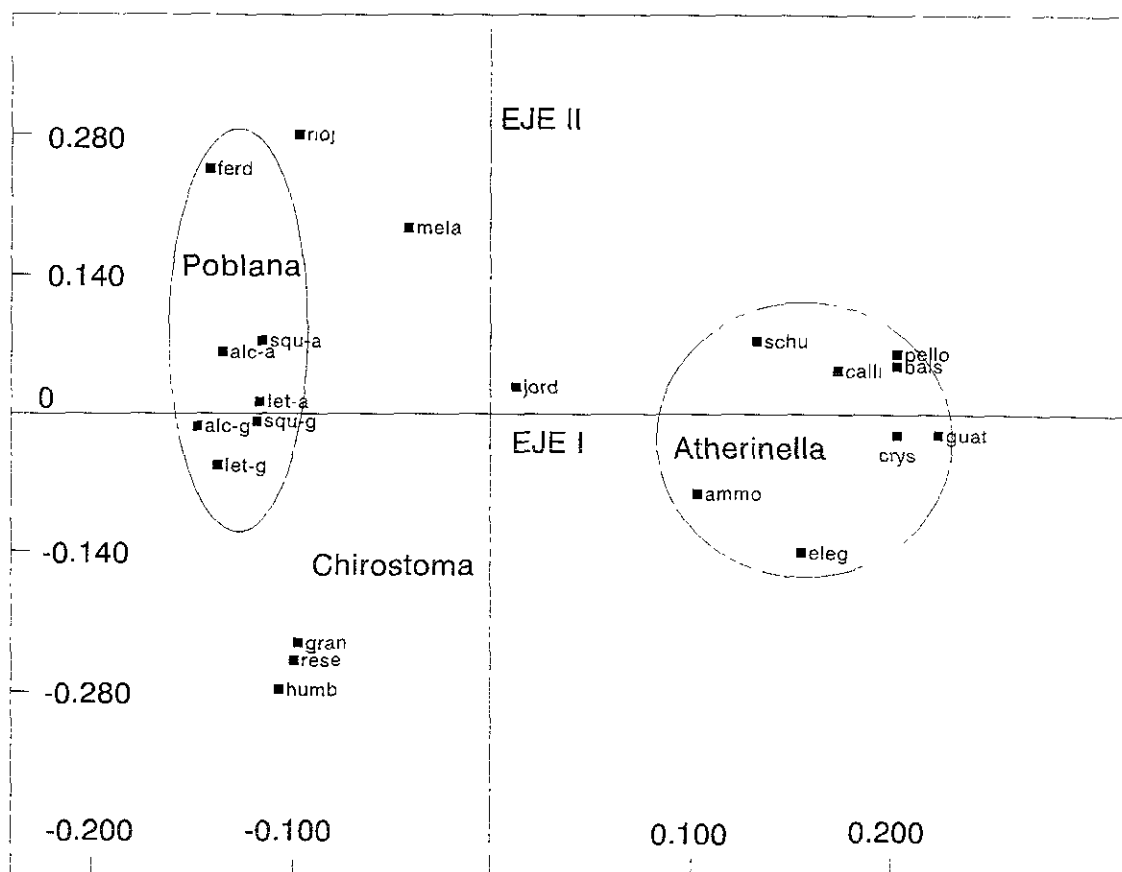


Fig. 9. Relación espacial de 18 especies de aterinópsidos de México. ACP (Distancia Euclídeana) Eje I vs Eje II.

### 3.1.3. ORDENACIÓN

#### *Coordenadas Principales. Distancia Euclídeana*

En esta representación espacial se muestra la estructuración de relación de las especies (Fig. 9 y 10). *Atherinella* permanece separado del complejo *Chirostoma-Poblana*, tanto en la relación del eje I vs eje II como de la relación del eje I vs eje III. El componente I agrupó a las cuatro especies de *Poblana* (desde -0.149 hasta -0.118). Las especies de *Chirostoma* se agruparon en el componente I desde *C. grandocule* hasta *C. jordani* (-0.109 a 0.009). Las especies de *Atherinella* se distribuyeron en el componente I desde 0.108 hasta 0.204 (Tabla 6).

**Relación del eje I vs eje II.** En esta relación se evidencia la agrupación de las especies de *Poblana* de los lagos-cráter. Más alejada se encuentra *P. ferdebueni* quién se acerca más al conjunto *C. riojai-C. melanococcus*. El conjunto de especies *C. humboldtianum-C. c. reseratum-C. grandocule* se agrupó claramente en este análisis, mientras que *C. jordani* se ubica en la posición más distante del grupo. Las especies de *Atherinella* se mantuvieron con una distancia más reducida entre sí, formándose los grupos *A. ammophila-A. elegans* y otro que contiene a las otras seis especies (Fig. 9).

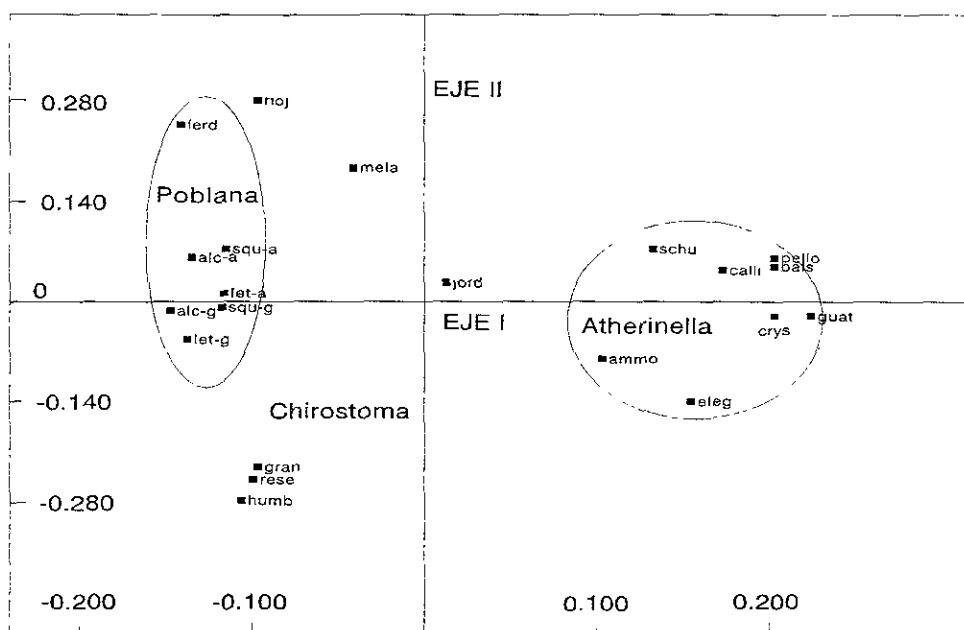


Fig. 10. Relación espacial de 18 especies de aterinópsidos de México. ACP (Distancia Euclídeana) Eje I vs Eje III.

**Relación del eje I vs eje III.** En este gráfico se presenta un agrupamiento de las especies de *Poblana* muy cercano a las especies de *Chirostoma*, con excepción de *C. jordani* que está fuera del grupo. Las especies de *Atherinella* se relacionaron de manera consistente (Fig. 10).

**Ordenación por Coordenadas Principales. Distancia Cordal.**

En el componente I los valores de dispersión de las especies de *Poblana* variaron de -0.006 a -0.007, mientras que en las especies de *Chirostoma* los valores fueron desde -0.005 hasta 0.000. Para las especies de *Atherinella* los valores variaron desde 0.005 hasta 0.011 (Tabla 7).

**Relación del eje I vs eje II.** Existió un agrupamiento similar con la Distancia Cordal con respecto a la Distancia Euclídeana. Por un lado, el complejo de los *Poblana* de los lagos-cráter, por otro, el grupo *C. humboldtianum*-*C. reseratum*-*C. grandocule*, en tanto que permanecieron más alejados el conjunto de especies *P. ferdebueni*-*C. riojai*-*C. melanococcus*. *C. jordani* el cual estuvo menos cerca de las especies del complejo anterior. Las especies de *Atherinella* se agruparon consistentemente en tres grupos principales: *A. ammophila*-*A. elegans*, *A. guatemalensis*-*A. crystalina* y *A. balsana*-*A. callida*-*A. pellosemeion*-*A. schultzi* (Fig. 11).

Tabla 6. Valores de las Coordenadas Principales (Distancia Euclideana) de las 18 especies de atherinópsidos de aguas epicontinentales de México.

ESPECIES	COMPONENTE		
	I	II	III
1- <i>P. alchichica</i> Alvarez	-0.137	0.058	-0.062
2- <i>P. squamata</i> Alvarez	-0.121	0.074	-0.033
3- <i>P. letholepis</i> Alvarez	-0.118	0.012	-0.002
4- <i>P. alchichica</i> Guerra	-0.149	-0.015	-0.014
5- <i>P. squamata</i> Guerra	-0.122	-0.008	0.038
6- <i>P. letholepis</i> Guerra	-0.146	-0.055	0.166
7- <i>P. ferdebueni</i> Solórzano y López	-0.145	0.245	-0.030
8- <i>C. riojai</i> Solórzano y López	-0.103	0.279	0.206
9- <i>C. melanococcus</i> Alvarez	-0.044	0.189	0.076
10- <i>C. jordani</i> Alvarez	0.009	0.026	-0.096
11- <i>C. grandocule</i> Barbour	-0.093	-0.230	-0.146
12- <i>C. c. reseratum</i> Alvarez	-0.106	-0.255	0.076
13- <i>C. humboldtianum</i> Alvarez	-0.109	-0.281	0.101
14- <i>A. ammophila</i> Chernoff y Miller	0.108	-0.084	0.102
15- <i>A. schultzi</i> Alvarez y Carranza	0.130	0.067	-0.209
16- <i>A. guatemalensis</i> Chernoff	0.219	-0.009	0.143
17- <i>A. balsana</i> Chernoff	0.203	0.045	0.140
18- <i>A. callida</i> Chernoff	0.171	0.042	-0.183
19- <i>A. crystalina</i> Chernoff	0.204	-0.021	0.047
20- <i>A. elegans</i> Chernoff	0.152	-0.138	0.253
21- <i>A. pellosemeion</i> Chernoff	0.198	0.059	-0.269

Tabla 7. Coordenadas Principales (Distancia Cordal) de las 18 especies de atherinópsidos de aguas epicontinentales de México.

ESPECIE	COMPONENTE		
	I	II	III
1- <i>P. alchichica</i> Alvarez	-0.006	-0.003	-0.001
2- <i>P. squamata</i> Alvarez	-0.006	-0.004	-0.003
3- <i>P. letholepis</i> Alvarez	-0.006	-0.001	0.002
4- <i>P. alchichica</i> Guerra	-0.007	0.001	-0.004
5- <i>P. squamata</i> Guerra	-0.006	0.000	0.003
6- <i>P. letholepis</i> Guerra	-0.006	0.003	0.006
7- <i>P. ferdebueni</i> Solórzano y López	-0.007	-0.011	-0.006
8- <i>C. riojai</i> Solórzano y López	-0.005	-0.013	0.011
9- <i>C. melanoccus</i> Alvarez	-0.002	-0.009	-0.002
10- <i>C. jordani</i> Alvarez	0.000	-0.001	-0.003
11- <i>C. grandocule</i> Barbour	-0.005	0.010	-0.006
12- <i>C. c. reseratum</i> Alvarez	-0.005	0.012	-0.012
13- <i>C. humboldtianum</i> Alvarez	-0.005	0.013	0.008
14- <i>A. ammophila</i> Chernoff y Miller	0.005	0.004	0.012
15- <i>A. schultzi</i> Alvarez y Carranza	0.005	-0.003	0.006
16- <i>A. guatemalensis</i> Chernoff	0.011	0.001	-0.002
17- <i>A. balsana</i> Chernoff	0.010	-0.002	-0.001
18- <i>A. callida</i> Chernoff	0.007	-0.002	-0.006
19- <i>A. crystalina</i> Chernoff	0.010	0.001	-0.002
20- <i>A. elegans</i> Chernoff	0.008	0.007	0.009
21- <i>A. pellosemeion</i> Chernoff	0.009	-0.003	-0.011

**Relación del eje I vs eje III.** Esta gráfica muestra la agrupación consistente de las especies de *Poblana*, en tanto que las especies de *Chirostoma* están espacialmente más dispersas, aunque con una relación clara al bloque de *Poblana*. Las especies de *Atherinella* se mantuvieron cercanamente relacionadas, aunque menos con respecto al de las representaciones anteriores (Fig. 12).

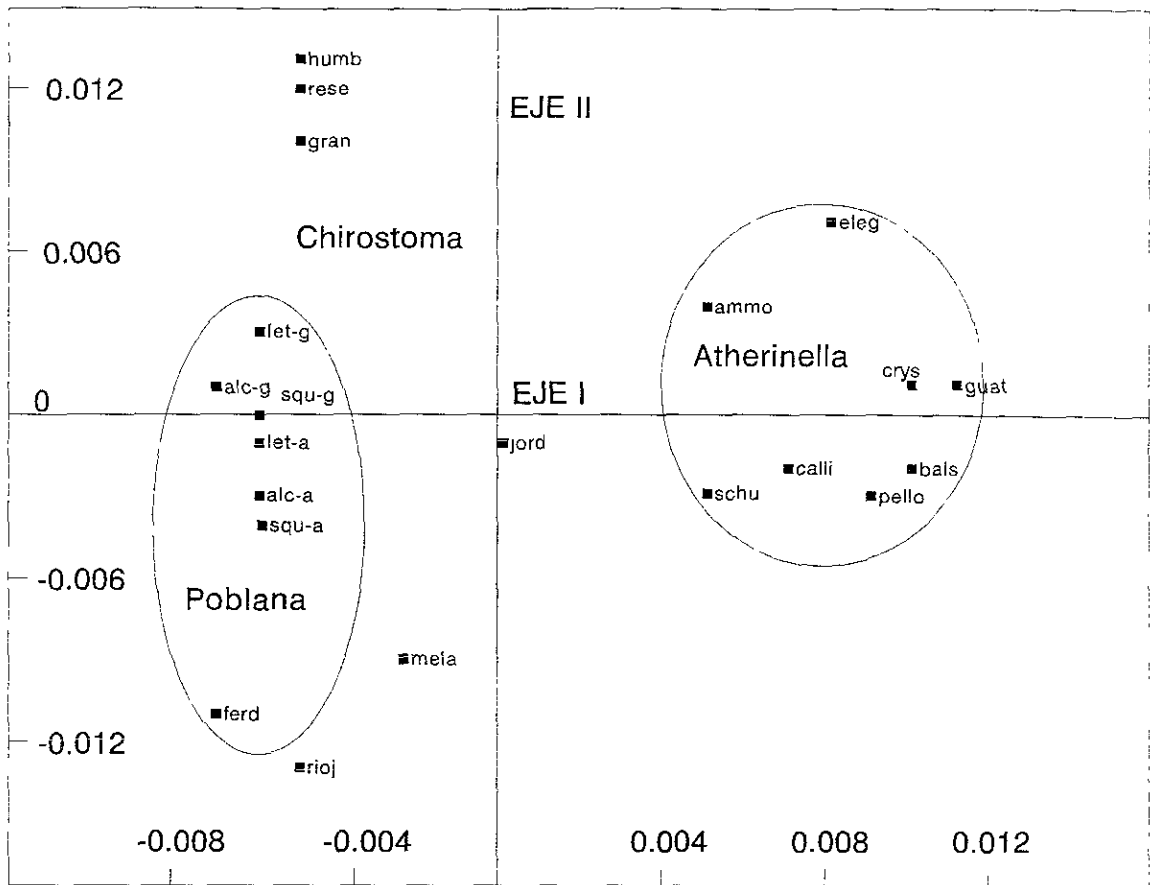


Fig. 11. Relación espacial de 18 especies de atherinópsidos de México. ACP (Distancia Cordal) Eje I vs Eje II.

**Ordenación por Componentes Principales. Variancia-Covariancia**

La variación explicada en el componente I fue de 65.08%, la del componente II del 13.26% y la del componente III del 6.68%, para un total de variancia acumulada del 85.01% en los tres primeros componentes (Tabla 8).

La mayor variación en el componente I lo proporcionó la base de la aleta anal (0.455), la longitud de las aletas pectorales (0.366) y la base de la segunda aleta dorsal (-0.337). En el componente II las escamas en una serie longitudinal produjo la mayor variación (0.575), seguido del número de radios de la aleta anal (0.417) y del número de radios de la aleta pectoral (0.351). En el componente III la altura del pedúnculo caudal fue lo que produjo mayor variación (0.527), después lo hizo la altura máxima del cuerpo (0.447) y la longitud cefálica (0.318). Las coordenadas de los componentes principales se presentan en la Tabla 9.

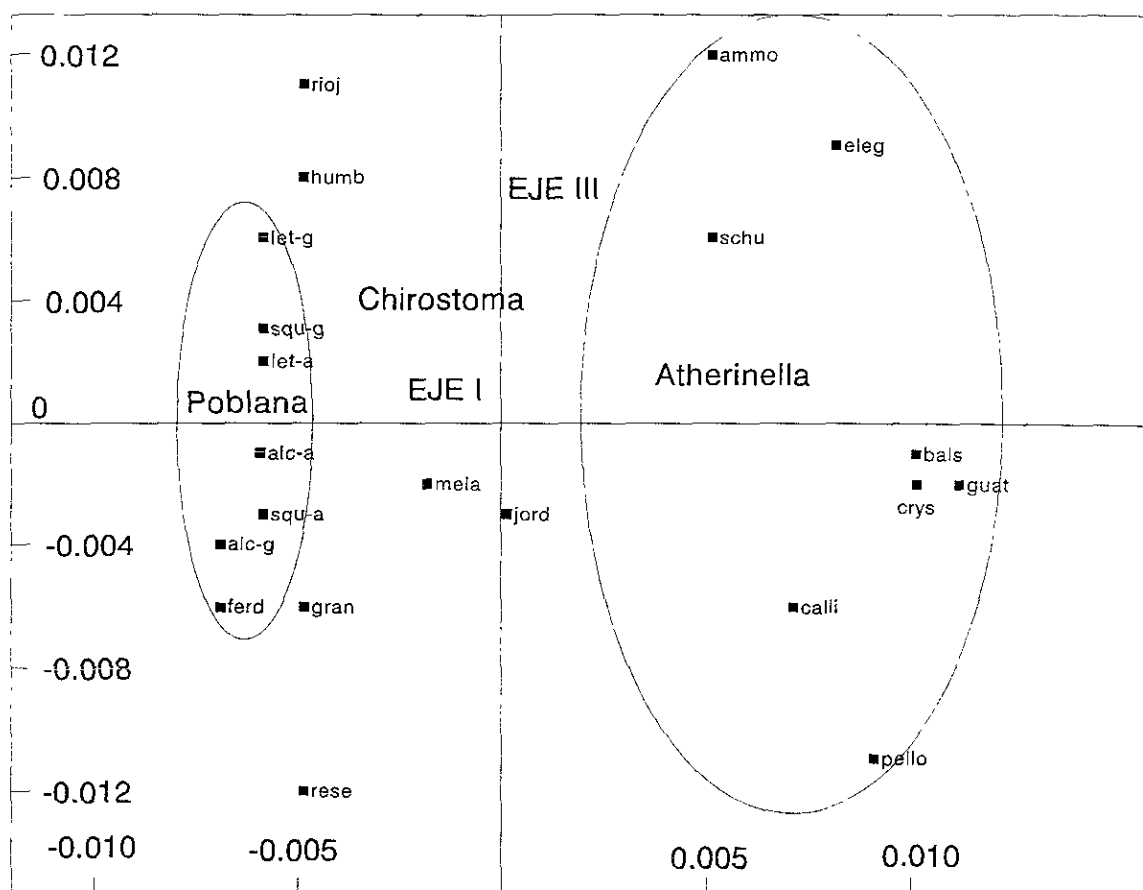


Fig. 12. Relación espacial de 18 especies de aterinópsidos de México. ACP (Distancia Cordal) Eje I vs Eje III.

**Relación del componente I y el componente II.**

La estructuración de las relaciones entre las 21 especies es prácticamente similar al de análisis de coordenadas principales. Las relaciones más notables fueron las que presentaron las especies de *Poblana* de los lagos-cráter y del trío de especies de *C. humboldtianum*-*C. c. reseratum*-*C. grandocule*. Una relación menos evidente es la presentada por *P. ferdebueni*-*C. riojai*-*C. melanococcus*. Mientras que *C. jordani* tuvo una relación menor con el grupo de todas las especies anteriores. Las especies de *Atherinella* presentaron una agrupación en tres bloques principales: *A. ammophila*-*A. elegans*, *A. guatemalensis*-*A. crystalina* y *A. balsana*-*A. callida*-*A. pellosemeion*-*A. schultzi* (Fig. 13).

**Relación del componente I y componente III.** En esta representación se relacionaron claramente las especies de *Poblana*, mientras que las especies de *Chirostoma* se espacian más, excepto el conjunto *C. humboldtianum*-*C. c. reseratum*. Como se ha observado en los análisis de ordenación, *C. jordani* presentó la relación menor con las demás especies. Las especies de *Atherinella* se agruparon claramente, aunque están más dispersas espacialmente comparativamente al de la representación anterior (Fig. 14).

Tabla 8. Componentes principales de 17 caracteres taxonómicos de 18 especies de atherinópsidos. Varianza-Covarianza.

COMPONENTE	I	II	III
RAÍCES PROPIAS	0.206	0.042	0.021
VECTORES PROPIOS (CARACTERES)			
1-LONGITUD CEFÁLICA	-0.139	-0.055	0.318
2-ALTURA MÁXIMA	0.055	-0.041	0.447
3-ALTURA DEL PEDÚNCULO CAUDAL	-0.059	-0.229	0.527
4-DISTANCIA PREDORSAL	0.141	0.052	0.017
5-LONGITUD DEL PEDÚNCULO CAUDAL	-0.278	-0.182	-0.092
6-BASE SEGUNDA DORSAL	-0.337	-0.066	0.242
7-BASE ANAL	0.455	0.225	0.119
8-LONGITUD PECTORALES	0.366	0.140	0.187
9-LONGITUD PÉLVICAS	0.085	-0.136	0.300
10-HOCICO	-0.060	0.057	0.264
11-DIÁMETRO OCULAR	0.318	-0.288	0.094
12-DISTANCIA INTERORBITAL	0.228	-0.263	-0.121
13-ESPINAS DE LA PRIMERA DORSAL	-0.148	0.096	0.263
14-RADIOS DE LA SEGUNDA DORSAL	-0.288	0.150	-0.047
15-RADIOS DE LA ANAL	0.291	0.417	0.014
16-RADIOS DE LA PECTORAL	0.003	0.351	0.221
17-ESCAMAS 1a SERIE LONGITUDINAL	-0.264	0.575	0.036

Una representación de las relaciones entre especies de atherinópsidos de las aguas continentales de México, puede formularse con base a los distintos trabajos que se han realizado hasta la fecha sobre ellos. Los trabajos de Chernoff con *Atherinella*, los de Barbour y Echelle y Echelle sobre *Chirostoma* y los trabajos de Alvarez y Guerra sobre *Poblana*, pueden ser agrupados mediante la aplicación de un consenso, esto es, considerar tanto los caracteres moleculares como los morfométricos y merísticos para proponer un esquema de relaciones entre los tres géneros. En la Fig. 15 se presenta este agrupamiento.

El grupo de especies de *Atherinella* tiene un ancestro (*Melaniris*) del sur de México (Centro y Sudamérica) (Bussing 1985), mientras que el grupo de especies de *Chirostoma* y *Poblana* tiene un ancestro (*Menidia*) proveniente del Golfo de México (Echelle y Echelle 1984, Miller 1986). Ambos grupos de especies se diferencian claramente en los estudios que se han realizado hasta la fecha.



Tabla 9. Componentes principales de 18 especies de atherinópsidos. (Varianza-Covarianza).

ESPECIE	COMPONENTE		
	I	II	III
1- <i>P. alchichica</i> Alvarez	-0.096	-0.018	0.014
2- <i>P. squamata</i> Alvarez	-0.085	-0.023	0.030
3- <i>P. letholepis</i> Alvarez	-0.083	-0.004	0.000
4- <i>P. alchichica</i> Guerra	-0.104	0.005	0.003
5- <i>P. squamata</i> Guerra	-0.085	0.003	-0.008
6- <i>P. letholepis</i> Guerra	-0.102	0.017	-0.037
7- <i>P. ferdebueni</i> Solórzano y López	-0.101	-0.077	0.007
8- <i>C. riojai</i> Solórzano y López	-0.072	-0.088	-0.046
9- <i>C. melanococcus</i> Alvarez	-0.031	-0.060	-0.017
10- <i>C. jordani</i> Alvarez	0.007	-0.008	0.021
11- <i>C. grandocule</i> Barbour	-0.065	0.073	0.033
12- <i>C. c. reseratum</i> Alvarez	-0.074	0.080	0.028
13- <i>C. humboldtianum</i> Alvarez	-0.076	0.089	-0.022
14- <i>A. ammophila</i> Chernoff y Miller	0.075	0.027	-0.023
15- <i>A. schultzi</i> Alvarez y Carranza	0.091	-0.021	0.047
16- <i>A. guatemalensis</i> Chernoff	0.153	0.003	-0.032
17- <i>A. balsana</i> Chernoff	0.142	-0.014	-0.031
18- <i>A. callida</i> Chernoff	0.119	-0.013	0.041
19- <i>A. crystalina</i> Chernoff	0.142	0.007	-0.011
20- <i>A. elegans</i> Chernoff	0.106	0.043	-0.056
21- <i>A. pellosemeion</i> Chernoff	0.138	-0.019	0.060

Las técnicas fenéticas agruparon claramente a las tres especies de *Poblana* de los lagos cráter de Puebla. Sin embargo, algunos factores como el biológico (variación genética) podrían explicar el porqué no presentaron mayor similitud entre sí las mismas especies con los datos de diferentes autores (alc-a con alc-g, squ-a con squ-g y let-a con let-g). Aunado a estas variaciones, podrían existir otros elementos alternos (metodología empleada, estación, edad, variación ecológica y traumática, etc.). Sin embargo, quizás el factor principal lo sea la resolución de las técnicas empleadas. Son especies tan relacionadas entre sí que se tendrían que estudiar caracteres alternos de mayor resolución taxonómica. El aislamiento biogeográfico relativamente reciente (del Cuaternario) en los lagos-cráter de Puebla ha jugado un papel importante para la separación de este grupo de especies con *Chirostoma spp.* Por su parte, *P. ferdebueni* localizada en la laguna de Chignahuapan, Puebla, presentó mayor similitud fenética con el conjunto *C. riojai-C. melanococcus* a pesar de que pertenecen a diferentes zonas biogeográficas (costa de Veracruz y la cuenca del río Lerma-Santiago, respectivamente). El

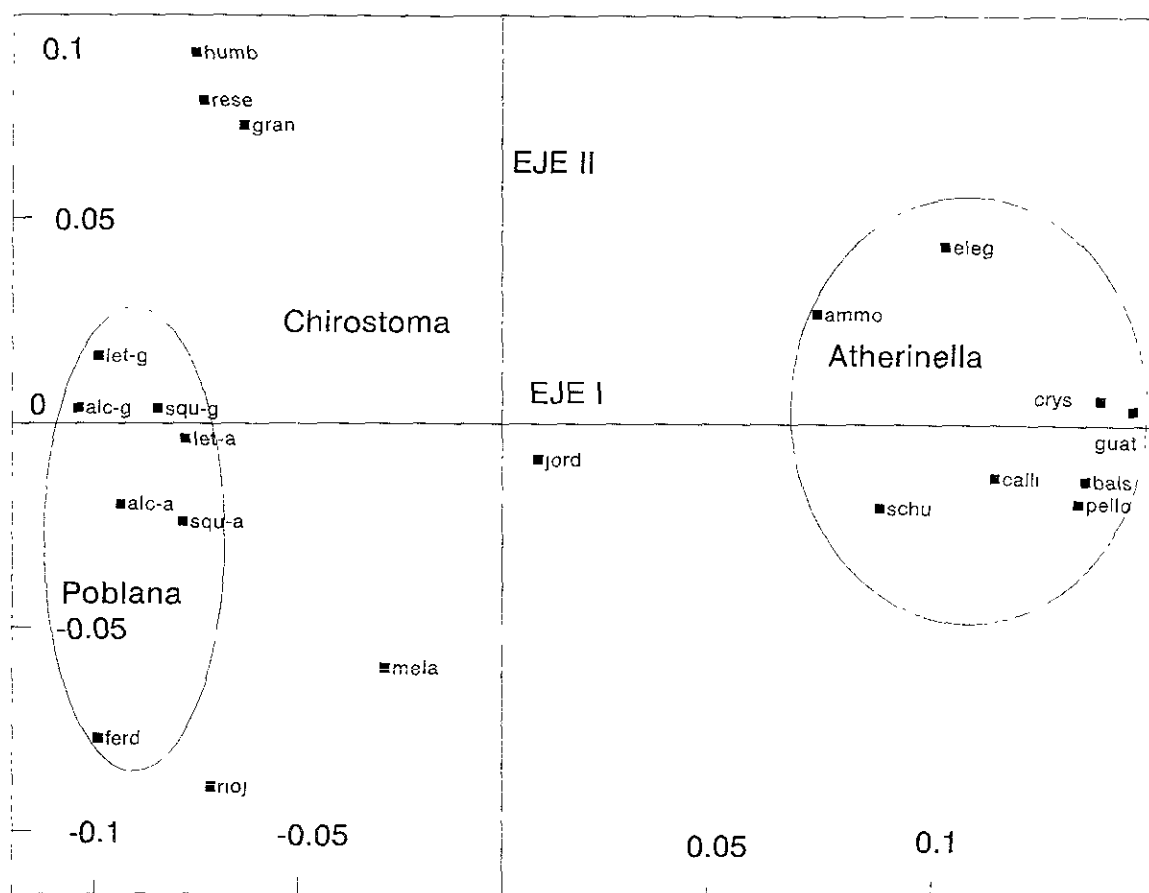


Fig. 13. Relación espacial de 18 especies de atherinópsidos de México. ACP (varianza-covarianza) Eje I vs Eje II.

complejo de especies de *Poblana-Chirostoma riojai*-*C. melanococcus* han experimentado una consistencia de similitud, tanto morfométrica como enzimática (Barbour 1973a, Echelle y Echelle 1984). *C. jordani* no mostró relación con ninguna especie en particular. Su amplia distribución en el México Central contribuye para que presente características más generales, lo que ha permitido sugerir a Barbour (1973a) que es la especie más primitiva del grupo "*jordani*". La relación *C. humboldtianum*-*C. consocium reseratum*-*C. grandocule* tienen una similitud marcada como un grupo de especies con mayor presencia de caracteres derivados. La distribución geográfica de estas especies es: lago Zacapu (Michoacán) y Valle de México-Presa San Juanico-Lago de Pátzcuaro, Michoacán, respectivamente, lugares cercanos entre sí y con una historia biogeográfica similar.

La separación de *Atherinella* del conjunto *Chirostoma-Poblana* se presentó en todos los análisis realizados. Se puede considerar dos ancestros distintos para cada uno de los dos grupos (Fig. 12). Estos ancestros provenían probablemente del mar invadiendo las aguas continentales por distintas rutas como se explica a continuación (Barbour 1973b, Bussing 1985, Echelle y Echelle 1984, Miller y Smith 1986, Miller 1986, Smith y Miller 1986)).

### 3.1.4. CONFORMACIÓN DE GRUPOS DE ESPECIES

La aplicación de técnicas multivariadas con base en características morfométricas para establecer relaciones fenéticas en los peces aterinópsidos de México produjeron agrupamientos a nivel genérico y específico de manera consistente.

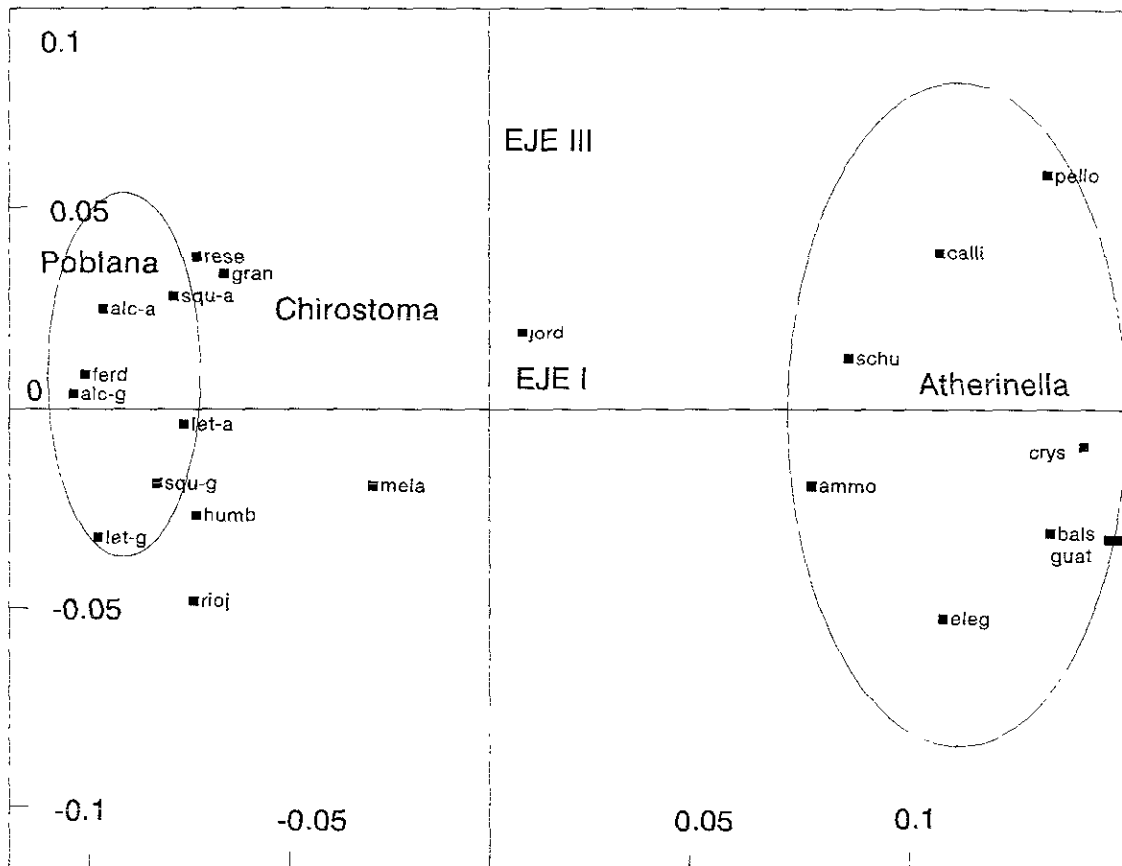


Fig. 14. Relación espacial de 18 especies de aterinópsidos de México. ACP (Varianza-Covarianza) Eje I vs Eje III.

#### *Melaniris* como ancestro de *Atherinella*

El ancestro probable de las especies de *Atherinella* que habitan las aguas epicontinentales de México tuvo sus orígenes en el Cretácico tardío, cuando el Istmo de Tehuantepec se unió al continente Americano en forma definitiva. Sólo los peces eurihalinos y quizás grupos del norte vivieron en el núcleo de América Central. La dispersión ocurrió principalmente de sur a norte a lo largo del corredor ístmico y no de norte a sur porque no hay evidencias que algún grupo del norte halla alcanzado Sudamérica en este tiempo, ni que se extendieran al sur de la Cuenca del río San Juan de Costa Rica, aún en el tiempo actual, por lo tanto fue una dispersión temprana. Tampoco hay evidencias de extinciones masivas de especies de peces y las registradas son dudosas. La tasa de cambio evolutivo y de dispersión de los peces de agua epicontinentales ha sido conservativo

juzgando por la corta distancia alcanzada por los peces de Sudamérica. El ancestro probable puede ser *Melaniris* o una forma similar, género componente del viejo sur (Sudamérica) de los ensamblajes históricos de la fauna íctica de las aguas epicontinentales de América Central (Bussing 1985).

### ***El género Menidia, como ancestro de Chirostoma-Poblana***

Esta presenta varias evidencias que sustentan la hipótesis y que vale la pena puntualizar cada una de ellas. La familia Atherinopsidae se considera primariamente marina. Miller (1986) agrupa a los peces de esta Familia como vicarios de agua dulce, por ser de origen marino aunque actualmente han conquistado las aguas dulces. La invasión más grande de esta Familia en aguas continentales se presentó en América, Australia, Malgache e Islas Indopacíficas (Barbour 1966). En México, las evidencias que apoyan la hipótesis del origen marino de los atherinópsidos, se encuentra en *Menidia spp* que es estrictamente marina y que al invadir las aguas continentales de México origina a otras especies, habitantes tanto de aguas continentales como marinas.

¿*Menidia* invadió las aguas continentales de México por el océano pacífico o por el atlántico? Barbour (1973b) sugiere que la introducción de *Menidia* o una forma similar, aconteció durante el Terciario temprano, mediante una transgresión marina (Portal del Balsas), hacia la Mesa Central a partir de la costa del Pacífico. Sin embargo, Echelle y Echelle (1984) apoyan con base a sus estudios genéticos, la hipótesis de que la distribución de *Menidia-Chirostoma-Poblana* es parte de una vía biogeográfica relativamente reciente (Plio-Pleistoceno) entre el sistema de ríos del Lerma-Santiago con el río Bravo. *Menidia* o una forma similar invadió la Mesa Central vía los ríos del sur de las costas del río Bravo. Basados en las formas existentes, la tasa de evolución entre formas como *Menidia* de la Mesa Central parece haber sido mucho más rápido que en otras áreas. La ocurrencia de electromorfos sinapomórficos indica que los atherinópsidos de la Mesa Central comprenden conjuntamente con *Menidia peninsulae* un grupo monofilético que excluye todas las otras especies de *Menidia*.

**Evidencia Pleistocénica.** Durante el Pleistoceno existieron grandes lagos pluviales en la sección de las tierras altas de México, desde el sur de Arizona y Nuevo México en el norte, a la gran Cuenca de la Ciudad de México en el sur (Reeves 1966). Esta área contenía la concentración más alta de lagos pluviales en el Hemisferio Occidental y, posiblemente, en el mundo, de entre 110 y 120 depresiones en el Pleistoceno tardío (Goudie 1981), algunos de estos lagos pueden aún ser relacionados por las especies que tienen en común (Miller 1946).

Las diferencias amplias entre las faunas ícticas del este y del oeste del continente pueden ser comprendidas sólo bajo el contexto de los cambios geológicos que comenzaron en el Terciario Temprano. Durante las glaciaciones del Pleistoceno, la fauna pudo moverse hacia el sur y luego hacia el norte conforme la extensión del hielo derretido lo permitiera. En el oeste, las cuencas eran inestables climáticamente, contenían poblaciones pequeñas con alta probabilidad de extinción. Las barreras obstaculizaron la dispersión y la recolonización por la falta de estabilidad climática, esto es, amplios cambios en el nivel de lagos y ríos debido a variaciones en las lluvias, por lo que se pudo abatir la diversidad por interferir con la especiación. Sin embargo, la radiación adaptativa más grande contiene especies de peces cuyas tallas adultas casi nunca exceden los 20 centímetros. Es probable que la talla promedio de las especies haya venido disminuyendo durante el Cenozoico (Briggs 1986).

La extinción durante el Pleistoceno Tardío fue un evento global relacionado con la formación de nuevas comunidades bióticas. La extinción y la evolución comunitaria estuvieron cercanamente unidas en cada área geográfica, pero ocurrió en diferentes tiempos. Al parecer el periodo crítico de cambio ambiental para la mayoría de los continentes fue de 10,000 a 12,000 años después del Pleistoceno (Russell y Lundelius 1984). El fin del Pleistoceno estuvo marcado por cambios climáticos globales y por una extinción de la fauna, principalmente más severa para mamíferos terrestres (incluyendo 11,000 especies en América del Norte) (Goudie 1981).

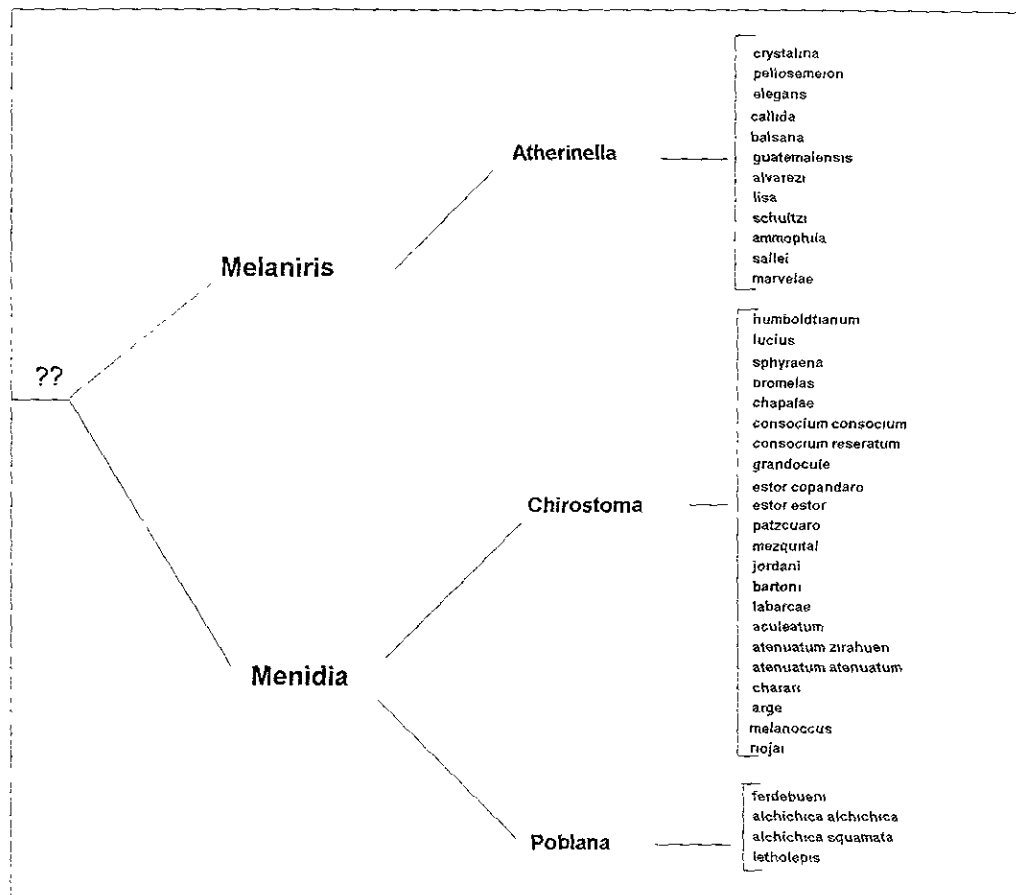


Fig. 15. Relaciones morfométricas y enzimáticas (consenso) de aterinópsidos de aguas continentales de México.

Para muchas formas acuáticas, la reinvasión postglacial fue facilitada por las grandes cantidades de agua derretida que inicialmente ocupaba mucha de la superficie terrestre. Los grandes lagos y corrientes del período pluvial albergaron una vida acuática variada (Miller 1986).

El peso del hielo glacial presionó la superficie de la Tierra produciendo flujos lentos del material del manto debajo de la corteza de la carga del hielo. La suma de la presión de la corteza durante la glaciación del Pleistoceno fue aproximadamente de 1 metro por cada 3.6 metros de hielo (Seyfert y Sirkin 1979). Cuando el hielo se derritió, la corteza alcanzó lentamente el material del manto fluido. Este rebote isostático continúa

actualmente. El efecto rebote es un factor importante en la formación de cuencas de drenaje de corriente (Miller y Smith 1986).

El periodo glacial Wisconsiniano comenzó hace más de 70,000 años y terminó en la mayoría de las áreas hace 10,000 años. Durante este periodo muchas poblaciones fueron eliminadas o restringidas a áreas relativamente pequeñas. Estas poblaciones pequeñas y aisladas perdieron variación genética debido al tamaño reducido del "pool" genético, también perdieron variación genética adicional a causa de la deriva genética, por lo tanto estos factores contribuyeron a un cambio evolutivo rápido (Smith y Miller 1986).

#### ***Evidencia de la Cuenca del Río Bravo del Norte.***

La Cuenca del Río Bravo durante el Pleistoceno presentó cambios climáticos cíclicos y extremos, alternándose regímenes climáticos desérticos y pluviales. El desarrollo en América del Norte de climas progresivamente más severos trajo consigo la secuencia de ciertos organismos y extinciones de algunos de ellos que habían sobrevivido a los cambios climáticos tempranos (Smith y Miller 1986).

Como consecuencia de una mayor complejidad de la topografía de la región del Río Bravo, la desecación del drenaje ha resultado en un nivel alto de subdivisión hidrográfica en unidades endorréicas con barreras limitadas (Smith y Miller 1986).

La composición de la ictiofauna está regulada directamente por factores diversos (ecológicos, temperatura, química del agua, heterogeneidad del hábitat, régimen del flujo y volúmen del hábitat). Los efectos del constreñimiento ecológico son mediados históricamente, sin embargo, para modelos de cambios climáticos de largo plazo se promueve o se inhibe la evolución de peces y también por conexiones y/o barreras que influyen en la dispersión y especiación subsecuente (Smith y Miller 1986). La evidencia geológica muestra que los lagos han sido una característica importante en la hidrografía de la región del Río Bravo, sin embargo, su ictiofauna es fluvial en ese aspecto (Smith 1981).

#### ***Evidencia de la Mesa Central (Altiplano).***

La actividad tectónica que produjo la alta subdivisión hidrográfica del México Central, también proporcionó numerosas oportunidades para la fragmentación de poblaciones de peces y su subsecuente diferenciación entre las cuencas. Los atherinópsidos (charales) están ampliamente distribuidos en la Mesa Central en distintos cuerpos de agua aislados por mucho tiempo y que se encuentran por todas partes, lo que muestra la antigüedad geológica del área. Esta antigüedad de los lagos en el México Central está documentada por depósitos en varias localidades de lagos extensos del Mioceno al Pleistoceno (Miller y Smith 1986).

#### ***Evidencia fósil.***

El registro fósil no provee información sobre los peces del Pleistoceno tardío en la región del Río Grande. El registro fósil del México Central no está bien detallado y no ha sido objeto de estudios continuos. Existen algunas observaciones que sugieren una incidencia alta de extinción en esta región, particularmente a fines del Pleistoceno (Smith 1981).

Cerca de Chapala hay sedimentos del Plioceno que llevan rastros que parecen de ciprínidos, goodéidos

y aterinidos que difieren significativamente del material reciente y que incluye especies sin describir en géneros aún representados en el área (Alvarez 1966, 1974, Ferrusquía 1978, Cavender y Miller 1982). Se ha calculado una edad de 2 millones de años para fósiles de *Chirostoma sphyraena* en la Cuenca de Chapala por lo que se deduce que el área del México Central es bastante antigua.

#### **Evidencia de especies remanentes.**

En la región del Río Grande la fauna remanente debe ser considerada como de generalistas ecológicos más que como organismos especializados del desierto (Smith 1981). Los peces del Río Grande están probablemente adaptados a condiciones climáticas promedio desde el Terciario Tardío, más que a hábitats lacustres ocasionales de períodos pluviales. Los eventos del Pleistoceno pudieron haber contribuido más a extinciones que a una evolución local (Smith y Miller 1986).

Existe una fauna similar a la del Pleistoceno tardío que se encuentra en el este de Texas tales como las percas (*Etheostoma*), boquines (*Ictiobus*) y otros peces que no son de desierto en la presente región desértica.

Los aterinópsidos de la región del Río Bravo presentes hoy en día son tres: a) *Chirostoma mezquital*, su hábitat es de tierras altas, corrientes y manantiales aislados, y se encuentra en el drenaje Santiaguillo y Tunal (Durango); b) *Membras martinica*, su hábitat de aguas eurihalinas, de tierras bajas y corrientes, en cursos inferiores del río Bravo; entra a la Laguna Madre de Tamaulipas; c) *Menidia beryllina*, su hábitat es de aguas eurihalinas, de tierras bajas y corrientes, en los cursos inferiores del Río Bravo; además, ha sido introducido a los drenajes de los ríos Pecos y Conchos (Chihuahua).

La fauna íctica de las Cuencas del México Central está compuesta de especies con grupos hermanos localmente primarias en la Cuenca del Río Bravo al norte de la Cuenca del Río Lerma del México Central. *Characodon* es un elemento en un modelo distributivo que incluye los goodéidos del México Central y su grupo hermano *Crenichthys* y *Empetrichthys* del suroeste de Estados Unidos. La distribución ancestral implicada puede ser el modelo más antiguo que involucra peces del México Central. *Chirostoma mezquital*, especie muy parecida a *C. jordani* que Barbour (1973a) consideró como sinónimos, se extiende en las cuencas de los ríos Tunal y Santiaguillo (Durango), es también parte de una distribución antigua juzgada por la ocurrencia de sus congéneres en muchas de las cuencas aisladas de la gran Mesa Central. El "matalote" (*Moxostoma*), los bagres de canal (*Ictalurus*) y posiblemente las carpas (*Notropis*) de las cuencas interiores corresponden a la vía del Altiplano, una distribución ancestral inferida que involucra peces con grupos hermanos del Río Bravo (Smith y Miller 1986).

#### **Establecimiento de Poblana en los lagos-cráter de la Cuenca de la Oriental**

La génesis de los lagos-cráter de la Cuenca del Oriental se calcula durante el Pleistoceno. El llenado de agua de los depósitos lacustres ocurrió posteriormente. Desde el Pleistoceno hasta la época reciente se sucedieron intensas actividades volcánicas, así como derrames y cono cineríticos que trajo consecuencias importantes de todo tipo sobre la biota del lugar (Gasca 1981). La Cuenca Oriental estuvo conectada con el Valle de México en el Pleistoceno (Barbour 1973b). Existen algunas evidencias (Gasca 1981) que muestran la improbabilidad de que el área estuviese cubierta por un gran lago que permitiera la intercomunicación de los

lagos-cráter de la zona como lo sugiere Alvarez (1950).

#### ***Evidencia sedimentológica.***

Los sedimentos en el área presentan alta porosidad. Existe un sistema hidrológico subterráneo por la sección de Perote que drena la cuenca en esa dirección, es decir; no se puede cambiar la alta porosidad de los sedimentos tan bruscamente por lo que debe haber un volumen suficiente de agua para mantener saturado parte del subsuelo, además del volumen subaéreo considerado (Gasca 1981).

#### ***Evidencia geomorfológica.***

La implantación de una facie lacustre debió haber dejado evidencias geomorfológicas, como líneas antiguas de playa. Sin embargo, de acuerdo a Gasca (1981) no se han detectado en el área. Sólo en la zona lacustre de Tepeyahualco se presentan algunos componentes característicos como es el alto porcentaje de sales y la vegetación de pastos muy característicos, que no llegan al lago-cráter de Alchichica que es el más cercano. El sistema hidrológico que debió alimentar al supuesto lago no está definido ni están los restos de los deltas. Sin embargo, no se puede olvidar que los lagos-cráter se alimentan principalmente vía aguas freáticas y probablemente por medio pluvial en tiempo pasado (Gasca 1981).

#### ***Evidencia climática.***

Ohgenmach (1973) en su estudio polínico en el Jalapazquillo (10 km al sur de Alchichica) registró que las variaciones climáticas de los últimos 30,000 a 35,000 años en el área no son tan drásticas como para suponer un periodo de pluviosidad suficiente para inundar un área tan grande.

#### ***Reconstrucción del pasado.***

Los cambios de temperatura y las erupciones volcánicas con sus efectos respectivos (vapores, gases, material lávico, cenizas, polvos y turbidez) en los lagos-cráter debieron traer consecuencias en los organismos hipotéticos de ese entonces. El período crítico es ver si los organismos resistieron a las variaciones en un lugar tan pequeño. Aún si las explosiones ocurrieron espaciadamente, los efectos debieron ser contundentes. En la actualidad no existen evidencias de actividad volcánica remanente para comprobar el hecho de la adaptación de los peces en un medio como son los lagos-cráter.

De haberse eliminado la ictiofauna de los lagos-cráter por los diversos factores arriba mencionados (volcánicos), la probabilidad de la existencia de un gran lago que intercomunicara a los lagos-cráter tiempo después queda descartada. Sin embargo, no sólo la existencia de un lago de extensión colosal puede explicar la interconexión de los lagos-cráter. Se puede sugerir algo similar a lo mencionado por Miller sobre la existencia de drenajes interconectados como en el Valle de México y en el Sistema Lerma-Santiago, merced a que la distribución actual de los peces corresponde más a la topografía del pasado más que a la del presente, por lo que se puede especular sobre la existencia en tiempo pasado de otros drenajes diferentes a los actuales y que estuvieron intercomunicados en el área durante algún tiempo desconocido.



El cambio de hábitats de este tipo de peces ha venido en una transición fluvial-lacustre, desde su incorporación del Río Grande a sus afluentes, hasta la incorporación a lugares de mayor estabilidad como son los grandes lagos del Altiplano (Chapala, Pátzcuaro, etc.). Las distancias entre los lagos-cráter son de tan sólo 4 km entre Alchichica y La Preciosa y de 3 km entre La Preciosa y Quechulac, con una diferencia de altitud no significativa. El lago-cráter Atexcac, que se encuentra a una distancia y a una altitud mayores, probablemente no estuvo intercomunicado con los drenajes existentes en aquél periodo, por lo que permaneció sin ictiofauna (Alvarez 1972).

La Laguna del Carmen o Totolcingo (Puebla-Tlaxcala) a escasos kilómetros de los lagos-cráter se inunda en el período de lluvias, hizo posible encontrar a poblaciones remanentes de *Chirostoma jordani* lo cual sugiere que algunas zonas eran inundables, y de hecho hasta hace poco (unos diez años) El Carmen era perenne pudiendo sostener poblaciones dispersas de peces (Alcocer *et al.* 1997). Otros organismos acuáticos (anfíbios, decápodos) presentes actualmente en los lagos-cráter apoya el hecho de que su dispersión y colonización en estos lugares pudo haber sido a través de corrientes de agua.

La hipótesis alternativa de que el mismo hombre fue el responsable de la introducción de los peces a los lagos cráter parece ser más remota. Sin embargo, vale la pena razonar sobre esta posibilidad. De las zonas inundadas aledañas a los lagos-cráter donde debieron existir poblaciones ícticas remanentes que se hubieron de introducir a los lagos-cráter, no quedan muchos rastros, debido a la desecación que han sufrido los hábitats acuáticos de esta región. De Buen (1945) registró a *Chirostoma compressum* del lago de Cuitzeo, en 1941 el lago se secó, extinguiéndose la especie. Este fenómeno puede que no sea inusual en los últimos tiempos. En el Carmen (Tlaxcala) se encontraba hasta hace poco (1989) *Chirostoma jordani*, especie que se separa claramente de *Poblana* y que no sería la especie hipotética introducida merced al lapso temporal insuficiente para la especiación. La austeridad de la región no parece muy atractiva para grandes asentamientos humanos, además de que la introducción de los peces no parece una empresa muy sencilla. Como es notorio se requieren de más evidencias para confirmar la hipótesis, evidencias que podrían ser encontradas en el registro fósil o en otros estudios complementarios. Sería conveniente la construcción de los cladogramas geográficos del grupo de especies porque estos cladogramas representan una secuencia de mayor extensión geológica o de eventos climáticos, los cuales pueden ser comparados con cladogramas biológicos, que representan eventos de especiación alopátrica (Rosen 1978).

### ***Desacoplamiento genético-morfológico***

La estrecha relación entre las especies de *Poblana-Chirostoma* se ha presentado en ocasiones repetidas. Echelle y Echelle (1984) contemplan identidades genéticas entre los miembros del grupo "*humboldtianum*" hasta de 0.99, sin embargo reconocen que la discontinuidad genética/morfológica manifiesta aislamiento reproductivo.

Larson (1989) reveló en su estudio con salamandras pletodóntidas que existe un desacoplamiento morfológico-molecular, puesto que las novedades morfológicas han venido a una tasa de cambio más lenta que la genética, hechos similares pueden suceder también en la relación de las especies de *Poblana* y de *Chirostoma*.

Para formalizar un postulado sobre la asociación histórica entre la especiación y la evolución morfológica, la teoría del equilibrio puntuado requiere que estos fenómenos sean reconocidos como eventos

evolutivos distintos, cuya incidencia histórica pueda ser evaluada empíricamente. Las explicaciones filéticas de la evolución morfológica puntuada comúnmente invoca procesos de alternación del balance y estabilización de la selección, aunque cada una de ellas comprende formulaciones alternativas jerárquicas y no jerárquicas que preservan mucho de la controversia alrededor del cambio del equilibrio puntuado (Larson 1989). Algunas características fenotípicas presentes en los peces pudieron haber sido reguladas por un tipo de evolución puntuada, esto es, que no necesariamente las características le proporcionan ventajas adaptativas. Las velocidades de cambio entre lo morfológico y lo molecular pueden ser distintos, y al ocurrir esto, hay un desacoplamiento morfológico-molecular.

### 3.2. CLASES DE EDAD

Durante el estudio realizado se capturaron 27,360 organismos, de los cuales, 5,672 (20.73%) correspondieron a *Poblana squamata*, 4,752 (17.37%) a *Poblana letholepis* y 16,936 (61.90%) a *Poblana alchichica* (Tabla 10).

Tabla 10. Numero de organismos capturados durante los principales periodos del año en los tres lagos-cráter (Temp. = temprana, Int. = intermedia, Tard. = tardía).

PERIODO	QUECHULAC	LA PRECIOSA	ALCHICHICA
	<i>P. squamata</i>	<i>P. letholepis</i>	<i>P. alchichica</i>
ESTRATIFICACION TEMP.	4141	3380	13891
ESTRATIFICACION INT.	319	298	1022
ESTRATIFICACION TARD.	492	385	714
CIRCULACION TEMP.	560	475	913
CIRCULACION TARD.	160	214	396
TOTAL	5672	4752	16936

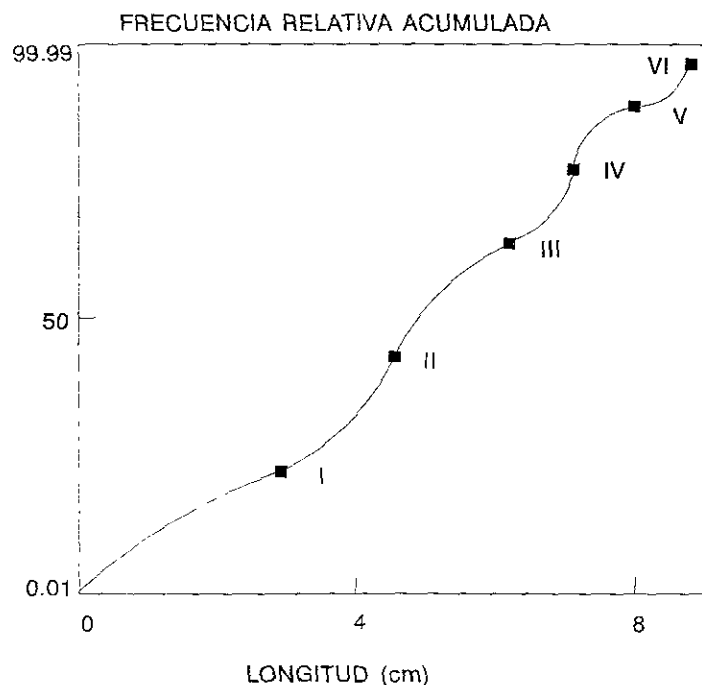


Fig. 16. Clases de edad de *P. squamata* con el método de Cassie.

#### *Poblana squamata*

Aplicando el método gráfico de Cassie se calcularon seis clases de edad para la población (Tabla 11, Fig. 16). Las hembras presentaron seis clases de edad y los machos cuatro. Las longitudes de las respectivas clases de edad son mayores en las hembras que en los machos. Las diferencias entre los sexos son significativas ( $p < 0.05$ ).

A través de la lectura de escamas se identificaron cuatro clases de edad para la especie (Tabla 11), cuatro clases de edad para las hembras y tres para los machos. Las longitudes respectivas de cada clase son mayores en las hembras, existiendo diferencias significativas de las tallas entre los sexos ( $p < 0.05$ ).

Tabla 11. Clases de edad de *P. squamata* con el método de Cassie y con lectura de escamas (cm).

CLASES	Cassie			Lectura de Escamas		
	POBLACION	♀	♂	POBLACIÓN	♀	♂
I	2.85	2.95	2.80	2.53	2.67	2.48
II	4.53	4.70	4.40	5.26	5.31	5.03
III	6.15	6.20	5.85	7.3	7.56	6.77
IV	7.05	7.10	6.80	8.62	8.62	
V	7.95	7.95				
VI	8.62	8.62				

*Poblana letholepis*

Con el método de Cassie se identificaron cinco clases de edad para la especie (Tabla 12, Fig. 17). Las hembras presentaron cinco clases, mientras que en los machos se identificaron cuatro clases. Existen diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre las tallas de las clases respectivas, excepto para la primera, la de las hembras son mayores.

La lectura de las escamas de los peces reveló que existen tres clases de edad para la población de *P. letholepis* (Tabla 12). Las tallas de las clases de edad de las hembras son mayores que la de los machos, existiendo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

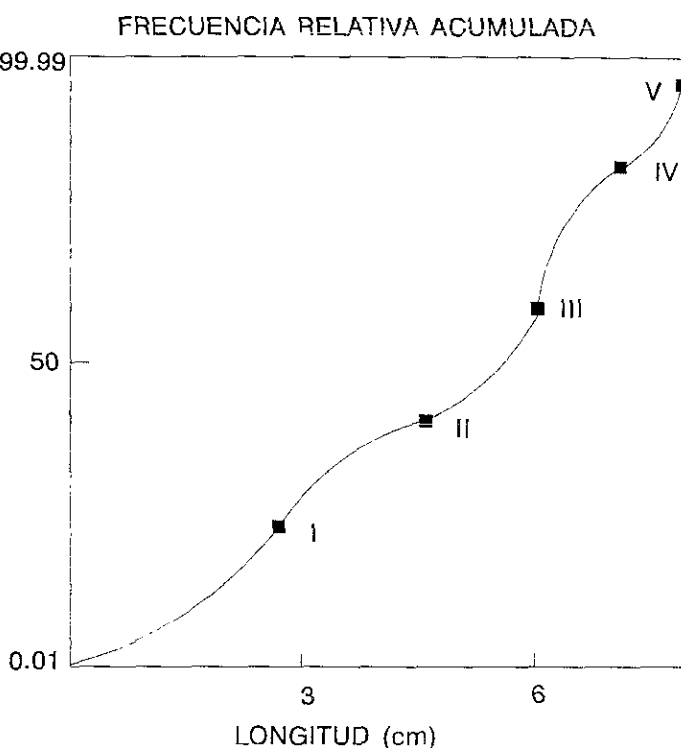


Fig. 17. Clases de edad de *P. letholepis* con el método de Cassie.

Tabla 12. Clases de edad de *P. letholepis* con el método de Cassie y con lectura de escamas (cm).

CLASES	Cassie			Lectura de Escamas		
	POBLACIÓN	♀	♂	POBLACIÓN	♀	♂
I	2.75	2.80	2.75	2.5	2.59	2.44
II	4.45	4.60	4.30	5.12	5.20	4.92
III	6	6.15	5.85	6.95	7.26	6.65
IV	7	7.00	6.71			
V	7.62	7.62				

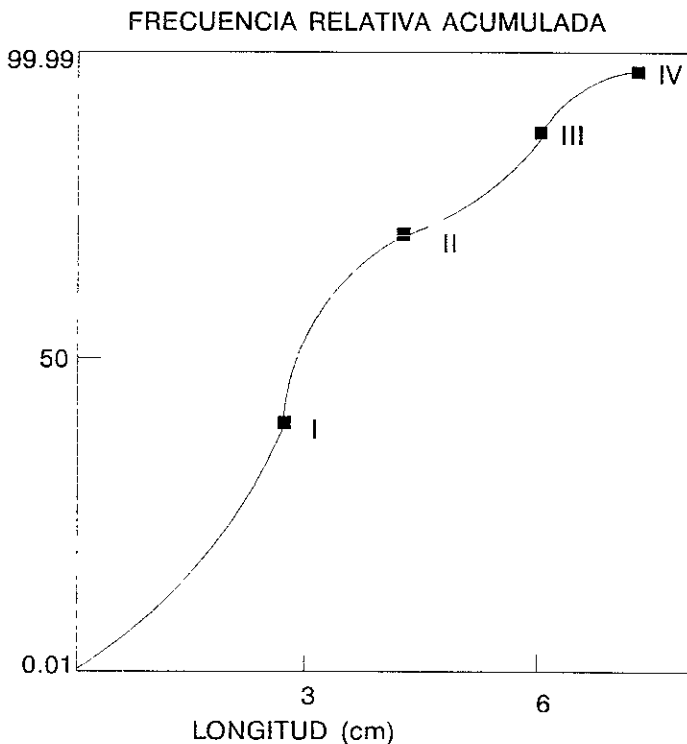


Fig. 18. Clases de edad de *P. alchichica* por el método de Cassie.

*Poblana alchichica*

Aplicando la metodología de Cassie se identificaron cuatro clases de edad para la población así como para las hembras y machos (Tabla 13, Fig. 18). Las tallas promedio de las clases de edad respectiva, son significativamente mayores ( $p < 0.05$ ) para las hembras.

A través de la lectura de escamas se identificaron tres clases de edad. (Tabla 13). Las tallas de las clases de edad respectivas son significativamente mayores en las hembras ( $p < 0.05$ ). Se identificaron hasta dos anillos de crecimiento en la especie.

**Variaciones interespecíficas en *Poblana* spp.**

*Poblana squamata* presentó un número mayor de clases de edad así como la mayor longitud máxima, mientras que la

menor longitud máxima y el menor número de clases de edad fue en *P. alchichica*. El tiempo aproximado de vida en *P. squamata*, aproximadamente tres años, es mayor que el de *P. letholepis* con dos y medio años y en *P. alchichica* de dos años. Las clases de edad de *P. squamata* son, en promedio, mayores a las de *P. letholepis* y éstas a su vez a las de *P. alchichica*. Estas diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) sugieren variaciones genéticas en el potencial de crecimiento, aunque generalmente son los factores ambientales (temperatura y disponibilidad de alimento) los que enmascaran las diferencias en las tallas de cada edad (Lagler *et al.* 1984).

Tabla 13. Clases de edad de *P. alchichica* con el método de Cassie (cm) y con lectura de escamas (cm).

CLASES	Cassie			Lectura de Escamas		
	POBLACIÓN	♀	♂	POBLACIÓN	♀	♂
I	2.65	2.75	2.60	2.38	2.46	2.35
II	4.3	4.45	4.25	4.97	5.17	4.88
III	5.9	6.10	5.80	6.86	7.12	6.56
IV	7.11	7.15	6.61			

#### **Diferencias entre sexos**

En las tres especies de *Poblana*, las hembras presentaron longitudes significativamente mayores a los machos en edades correspondientes. Las hembras alcanzaron longitudes máximas superiores a los machos. En las primeras edades, las longitudes son similares pero significativamente diferentes ( $p < 0.05$ ) entre los sexos, mientras que en las posteriores se acentúa una talla promedio mayor en las hembras porque éstas alcanzan tallas mayores y, por lo tanto, un número mayor de clases de edad. Las diferencias máximas se presentaron en *P. squamata* con 1.85 cm y la menor en *P. alchichica* con 0.56 cm. Lo anterior es posiblemente debido a la acción de genes correlacionados con patrones de conducta heredados, principalmente reproductivos según sugieren Lagler *et al.* (1984).

#### **Longevidad**

De las tres especies, *P. squamata* presentó un número mayor de clases de edad, por lo tanto se puede considerar que esta especie tiene mayores probabilidades de vivir por más tiempo. En este caso en concreto, se calculó que un ejemplar capturado había vivido más de tres años con base en la presencia de tres marcas anuales. Los ejemplares sin marca alguna, representaron una edad menor al año, mientras que los peces con una marca podían ubicarse entre más de un año y menos de dos años. Esto se debe a que los peces pueden nacer del periodo de febrero-marzo hasta septiembre y la marca anual se registra en la temporada más fría del año: diciembre-enero (Lagler *et al.* 1984, Schreck y Moyle 1990). Los peces con dos anillos corresponden a edades que van de dos a menos de tres años. Utilizando el método de Cassie, se identificaron un número mayor de clases de edad con respecto a la lectura de escamas. Esto sugiere que las edades calculadas con el primer método (Cassie), corresponden a períodos menores de un año (resolución de meses) en tanto que las calculadas con lectura de escamas, corresponden a periodos con resolución anual (Busacker *et al.* 1990). Ambas metodologías pueden ser confiables, siempre y cuando se tengan muestras bien representadas.

#### **Comparación de métodos**

La aplicación de dos métodos para calcular las clases de edad es importante porque permite reconocer edades con diferente grado de resolución. El método directo (lectura de escamas) permitió reconocer un número menor de clases de edad que el método indirecto (Cassie). Las clases obtenidas con el método indirecto

confirmaron la tendencia de la talla de las clases de edad calculadas directamente. Las edades I resultaron un poco mayor a las del otro método, el promedio de las edades II y III son un poco mayor a la edad II del método directo; el promedio de la edad IV y V podrían corresponder a la edad III del método directo y, por último, la clase VI es igual a la IV del método directo. Esto sugiere que las edades calculadas con este método indirecto, pueden representar intervalos de tiempo promedio de aproximadamente de entre cinco a seis meses cada una de ellas. Esta observación permite eliminar la limitación que tiene el método indirecto que es la de no proporcionar referencias temporales. Es evidente que ambas clases de edad son válidas y aún confiables, por lo que se puede considerar que son estudios complementarios y proporcionan un reforzamiento a los resultados finales. Esta verificación de las clases de edad por más de un método ha sido empleada en otros trabajos como el de Vázquez (1982) y el de Foucher *et al.* (1984).

Las tres clases de edad calculadas por el método directo para *P. alchichica* son iguales a las presentadas para la misma especie por Vázquez (1982). Para *P. letholepis*, Flores (1991) registra el mismo número de 5 clases de edad mediante métodos indirectos. Comparando con otros géneros cercanos a *Poblana* como *Chirostoma*, la cuantificación de las clases de edad varían desde 5 hasta 7 en *Ch. jordani* con métodos indirectos (Navarrete 1981, Cházaro *et al.* 1989), mientras que con metodología directa Gallardo (1977) y Jiménez (1992) señalan 5 clases para *Ch. chapalae* que son peces más grandes y longevos. De lo anterior se desprende que hay una variación amplia de las clases de edad y que el número de éstas está en relación al medio en que se desenvuelven los organismos, la resolución de tiempo y la metodología utilizada. Sin embargo, el número y el intervalo de las clases de edad de este trabajo se encuentran dentro del intervalo de otros estudios similares realizados en especies similares.

Se han realizado estudios de crecimiento de atherinópsidos por lectura de escamas (Gallardo 1977), estadísticos (Navarrete 1981, Cházaro 1989 *et al.*, Flores 1991) o por ambos métodos (Vázquez 1982), por lo que es importante considerar ambas metodologías para estudiar el crecimiento y de esa manera, complementar los resultados cuando sea posible. MacDonald (1987) sugiere que si los análisis estadísticos son los apropiados se puede aceptar la distribución de frecuencias de las longitudes para indicar la estructura de la población y el crecimiento de los grupos de edad, siempre y cuando los componentes estén bien separados, como resultó en este trabajo. Este método estadístico es apropiado por ser confiable, rápido, sencillo y económico, además por su utilidad en la determinación de algunas etapas de crecimiento más rápido de los peces (Foucher y Fournier 1982). Otros autores van más allá sobre el uso de más de una estructura de los peces o más de un método para la determinación de la edad como lo sugieren Beamish y McFarlane (1987), quienes argumentan que no hay razones de peso para no hacer este tipo de combinaciones.

### 3.3. CRECIMIENTO EN LONGITUD Y PESO

#### Coefficientes

Los valores de crecimiento en longitud de la ecuación de Bertalanffy (1960),  $L_t = L_{\text{máx}}(1 - e^{-k(t + t_0)})$  ( $L_t$  y  $L_{\text{máx}}$  en cm) de las tres especies se presentan en la Tabla 14.

Tabla 14. Valores de crecimiento en longitud de la ecuación de Bertalanffy de las tres especies de *Poblana* con las edades calculadas directa e indirectamente.

( $L_{\text{máx}}$  = longitud máxima,  $k$  = coeficiente de crecimiento,  $t_0$  = edad de ajuste).

ESPECIE	CASSIE			LECTURA DE ESCAMAS		
	L máx	k	$t_0$	L máx	k	$t_0$
<i>P. squamata</i> ♀	10.7323	0.2589	0.2449	11.4192	0.3882	0.3199
<i>P. squamata</i> ♂	10.7811	0.2352	0.2703	10.5291	0.3807	0.2942
<i>P. letholepis</i> ♀	9.2189	0.3513	0.0340	9.1926	0.4884	0.3893
<i>P. letholepis</i> ♂	10.2304	0.2564	0.2040	9.1926	0.4884	0.3893
<i>P. alchichica</i> ♀	12.0248	0.2175	0.1806	12.1197	0.3293	0.3111
<i>P. alchichica</i> ♂	9.3511	0.3066	0.0497	9.9275	0.4055	0.3332

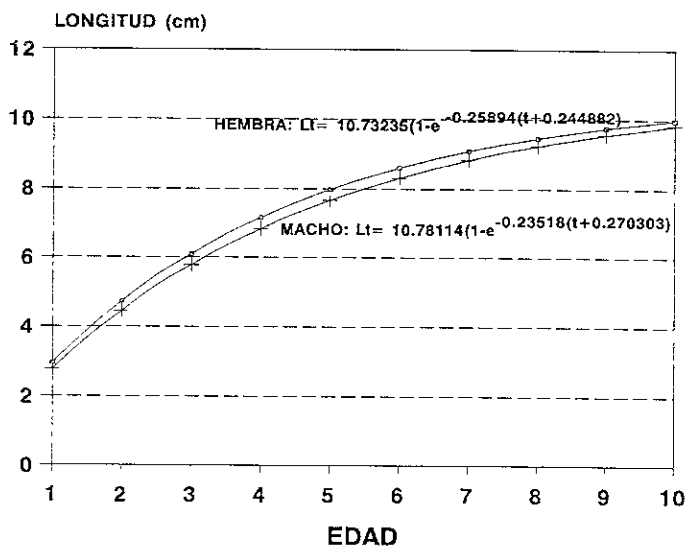


Fig. 19. Crecimiento en longitud de *P. squamata* con las edades del método indirecto.

#### ESPECIES

##### *Poblana squamata*

Con las clases de edad calculadas por el método de Cassie el coeficiente de crecimiento ( $k$ ) es significativamente similar ( $p > 0.05$ ) entre los machos y las hembras (0.2352 y 0.2589, respectivamente); asimismo, la longitud máxima ( $L_{\text{máx}}$ ) también es significativamente similar ( $p > 0.05$ ) en las hembras (10.7323 cm) y los machos (10.7811 cm). Con las clases de edad calculadas con lectura de escamas, la tasa de crecimiento ( $k$ ) también es significativamente similar ( $p > 0.05$ ) entre las hembras (0.3882) y los machos (0.3807) sin embargo, la

longitud máxima ( $L_{\text{máx}}$ ) en las hembras (11.4192 cm) es significativamente superior ( $p > 0.05$ ) a la de los machos (10.5291). Existen mayores similitudes en el crecimiento entre los mismos sexos de las tres especies que entre sexos de la misma especie (Tabla 15). Cuando se comparó la  $\emptyset$  de Munro de las tres especies ( $\sigma$  y



♀ con las clases de edad calculadas a partir del método directo e indirecto) de *Poblana spp.*, los valores fueron muy similares. Esto sugiere, de acuerdo a Sparre (1989), que los valores del crecimiento son confiables porque la Ø se distribuye normalmente en el género de estos peces e indican una curva no sesgada. Así mismo se pudo comprobar la validez de los modelos propuestos de crecimiento de los peces (Fig. 19). La comparación de la Ø de Munro señalados por diversos autores sobre atherinópsidos muestran valores muy similares. Inclusive, se agrupan por géneros. *Poblana* con una media de Ø de 3.32 (3.17-3.44) con los métodos indirectos y una media de Ø de 3.82 (3.69-3.97) con los métodos directos, mientras que para *Chirostoma* los valores de Ø fluctúan entre 2.74-3.87 con una media de 3.31, sin contar a *Chirostoma estor* (pescado blanco) que es una especie que alcanza tallas de más de 40 cm, mientras que las demás especies (charales) alcanzan tallas menores a los 20 cm. Así se calcula una media de Ø de 3.45 para las especies de charales (tabla 15).

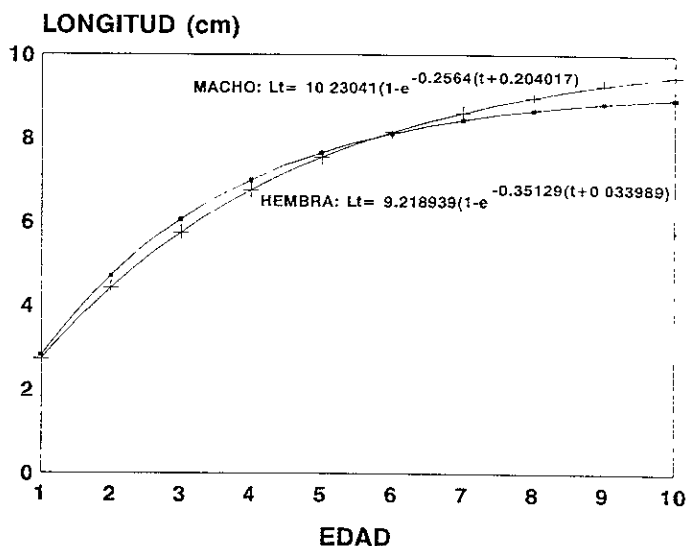


Fig. 20. Crecimiento en longitud de *P. letholepis* con las edades del método indirecto.

*Poblana letholepis*

Con las clases de edad calculadas por el método de Cassie, el valor de crecimiento (k) fue significativamente mayor ( $p > 0.05$ ) en los machos (0.2564) que en las hembras (0.3513) (Fig.20). La longitud máxima (L máx) es también significativamente mayor ( $p > 0.05$ ) en los machos (10.2304 cm) que en las hembras (9.2189 cm). Con las edades calculadas por métodos directos (escamas), el coeficiente de crecimiento (k) es significativamente mayor ( $p > 0.05$ ) en las hembras (0.2366) que en los machos (0.4884). La longitud máxima (L máx) es significativamente superior ( $p > 0.05$ ) en las hembras (14.9766 cm) que en los machos (9.1926 cm) (Tabla 14).

#### *Poblana letholepis*

*Poblana alchichica*

El coeficiente de crecimiento (k) es significativamente superior ( $p > 0.05$ ) en las hembras (0.2175) que en los machos (0.3066) cuando se utilizaron las clases de edad de Cassie; asimismo, la longitud máxima (L máx) es también significativamente superior ( $p > 0.05$ ) en las hembras (12.0248 cm) que en los machos (9.3511 cm) (Fig. 21). Mientras que cuando se emplearon las edades obtenidas por lectura de escamas el coeficiente de crecimiento (k) fue también significativamente superior ( $p > 0.05$ ) en las hembras (0.3293) que en los machos (0.4055). La longitud máxima (L máx) también resultó significativamente superior ( $p > 0.05$ ) en las hembras (12.1197 cm) que en los machos (9.9275 cm) (Tabla 14).

#### *Poblana alchichica*

45

Tabla 15. Valores de la  $\emptyset$  de Munro de las tres especies de *Poblana* de los lagos-cráter (por sexo), representados con los dos métodos de determinación de clases de edad (directo e indirecto) y valores de  $\emptyset$  de Munro de atherinópsidos de aguas epicontinentales de México ( de acuerdo a varios autores).

ESPECIE	K	Lmax	Indirecto	Directo	Autor
<i>P. squamata</i> ♀			3.3952	3.9244	este trabajo
<i>P. squamata</i> ♂			3.3083	3.7425	este trabajo
<i>P. letholepis</i> ♀			3.3964	3.9716	este trabajo
<i>P. letholepis</i> ♂			3.2897	3.7202	este trabajo
<i>P. alchichica</i> ♀			3.4484	3.8789	este trabajo
<i>P. alchichica</i> ♂			3.2888	3.6880	este trabajo
<i>Chirostoma grandocule</i>	0.1751	9.3990	2.7388		Rojas <i>et al.</i> (91)
<i>Chirostoma jordani</i>	0.3675	6.5730	2.7649		Navarrete (81)
<i>Chirostoma attenuatum</i>	0.2041	8.8750	2.7773		Vázquez (82)
<i>Poblana letholepis</i>	0.3147	8.7134	3.1736		Flores (91)
<i>Poblana alchichica alchichica</i>	0.4582	7.3000	3.1953		Vázquez (82)
<i>Poblana letholepis</i>	0.4836	7.9413	3.4177		Flores (91)
<i>Chirostoma spp.</i>	0.3147	8.7134	3.5931		Jiménez (92)
<i>Chirostoma jordani</i>	0.2470	12.7013	3.6850		Cházaro (89)
<i>Chirostoma humboldtianum</i>	0.1070	19.7700	3.7334		Flores (85)
<i>Chirostoma humboldtianum</i>	0.1590	17.3600	3.8695		Télliez (83)
<i>Chirostoma estor</i>	0.2936	34.6800	5.8668		Herrera (79)
<i>Chirostoma estor</i>	0.1950	43.0000	5.8876		García de León (85)

#### Comparación interespecífica

Las tasas de crecimiento de *P. squamata* (♀ = 0.2589, ♂ = 0.2352) son similares a las estudiadas por Cházaro *et al.* (1989) para *Ch. jordani* (0.25). En este trabajo el coeficiente de crecimiento de los machos de *P. letholepis* también fue similar (0.2564). El crecimiento más rápido se calculó en las hembras de *P. alchichica* (0.2175) y el más lento en los machos de *P. letholepis* (0.3513) y los machos de *P. alchichica* (0.3066). Navarrete (1981) registra una tasa de crecimiento para *Ch. jordani* de 0.37, indicando un crecimiento más lento que en las tres especies de *Poblana* aquí estudiadas. Gallardo (1977) menciona un coeficiente de 0.28 para *Ch. chapalae*, muy cercano a los valores de *Poblana*. El crecimiento de las tres especies de *Poblana* puede considerarse rápido a pesar de que son peces de longevidad relativamente corta, de talla reducida y de que pueden llegar a su madurez sexual en un tiempo relativamente corto (menos de un año). Tales características tienen relación con el tipo de crecimiento de los peces (Wootton 1992).

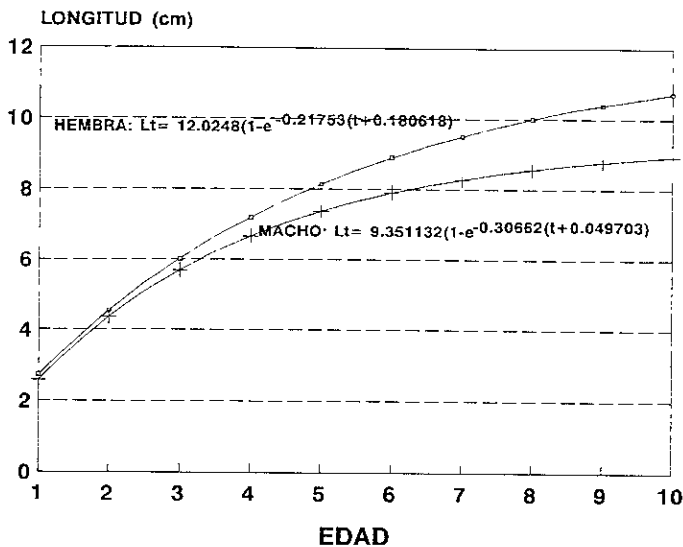


Fig. 21. Crecimiento en longitud de *P. alchichica* con las edades del método indirecto.

### Variaciones ontogenéticas

Las tasas de crecimiento son mayores en los peces más pequeños y éste se va atenuando conforme los peces alcanzan fases de desarrollo más avanzadas como es la madurez sexual y la senectud (Fig. 19, 20 y 21). La tasa de crecimiento de los peces maduros es más lenta que la de los peces inmaduros porque se incrementa la proporción de la energía destinada al mantenimiento del tejido somático (Moyle y Cech 1988).

### Variación intersexual

La tasa de crecimiento en las hembras fue significativamente mayor ( $p < 0.05$ ) que

en los machos en *P. letholepis* y *P. alchichica*, mientras que en *P. squamata* la tasa de crecimiento fue similar ( $p < 0.05$ ). Un crecimiento más rápido permite a los peces una mayor probabilidad de supervivencia al ser menos vulnerables a los depredadores y a las enfermedades (Lagler *et al.* 1984).

La longitud máxima teórica de las especies fue superior en las hembras que en los machos con diferencias desde 0.9 cm en *P. squamata* hasta de 5.8 cm en *P. letholepis*. Con las clases de edad calculadas por métodos directos, la tasa de crecimiento máximo se presentó en las hembras de *P. letholepis*. En *P. squamata*, la tasa de crecimiento entre los sexos fue similar; en *P. alchichica* la tasa de crecimiento fue mayor en las hembras, lo mismo que en *P. letholepis*. Las hembras forman un grupo diferente al de los machos, en especial las más grandes, quienes crecen más que los machos. Esta observación acerca de que las hembras componen un grupo separado de la de los machos ha sido indicada para otras especies de peces (McCaughan 1987).

### Variación interespecífica

*P. alchichica* presentó un crecimiento más rápido que *P. letholepis* y ésta más que *P. squamata* debido a que *P. alchichica*, de acuerdo con los datos obtenidos, vive menos tiempo y con ello alcanza su longitud máxima más rápidamente. Además, la supervivencia de *P. alchichica* fue la menor de las tres especies. Las tres poblaciones presentaron un crecimiento rápido, superior cuando se aplicó las edades calculadas indirectamente; con éstas, la tasa de crecimiento mayor ocurrió en las hembras de *P. alchichica*, y la tasa menor fue en las hembras de *P. letholepis*. En *P. squamata*, la tasa de crecimiento fue similar entre los sexos. En *P. letholepis* el crecimiento fue significativamente mayor en los machos y en *P. alchichica* la tasa de crecimiento fue mayor en las hembras.

### Coefficientes de Peso

Los valores de crecimiento en peso de la ecuación de Bertalanffy:  $W = W \text{ máx}(1 - e^{-k(t + t_0)})^b$ , ( $W$  = peso en g) de las tres especies de *Poblana* se presentan en la Tabla 16.

Tabla 16. Valores del crecimiento en peso de la ecuación de Bertalanffy de las tres especies de *Poblana*, (P.T. = peso total, P.E. = peso eviscerado,  $W \text{ máx}$  = peso máximo,  $k$  = coeficiente de crecimiento,  $t_0$  = tiempo,  $b$  = constante de la ecuación de crecimiento).

	CASSIE				LECTURA DE ESCAMAS			
	W máx	k	$t_0$	b	W máx	k	$t_0$	b
<i>P. squamata</i>								
P.T. ♀	13.62	0.2589	0.2449	2.8618	16.27	0.3882	0.3199	2.8618
P.T. ♂	14.49	0.2352	0.2703	2.9443	13.51	0.3807	0.2942	2.9443
P.E. ♀	22.43	0.2589	0.2449	3.1246	27.23	0.3882	0.3199	3.1246
P.E. ♂	22.43	0.2352	0.2703	3.1972	20.80	0.3807	0.2942	3.1972
<i>P. letholepis</i>								
P.T. ♀	9.56	0.3513	0.0340	2.9225	39.49	0.2366	0.1976	2.9225
P.T. ♂	14.33	0.2564	0.2040	3.0158	10.38	0.4884	0.3893	3.0158
P.E. ♀	15.33	0.3513	0.0340	3.2126	72.86	0.2366	0.1976	3.2126
P.E. ♂	24.11	0.2564	0.2040	3.3159	16.91	0.4884	0.3893	3.3158
<i>P. alchichica</i>								
P.T. ♀	21.14	0.2175	0.1806	3.2106	21.68	0.3293	0.3111	3.2106
P.T. ♂	9.82	0.3066	0.0497	3.1817	11.88	0.4055	0.3332	3.1817
P.E. ♀	38.42	0.2175	0.1806	3.5110	39.49	0.3293	0.3111	3.5110
P.E. ♂	16.66	0.3066	0.0497	3.4976	20.54	0.4055	0.3332	3.4976

### Variación interespecífica

Con las clases de edad calculadas con base en la lectura de escamas, las hembras alcanzaron pesos máximos significativamente mayores ( $p > 0.05$ ) a los de los machos, siendo más notable la diferencia en *P. letholepis* y menor en *P. squamata*. Con las clases de edad calculadas con el método de Cassie, el peso teórico máximo ( $W \text{ máx}$ ) mayor se presentó en las hembras de *P. alchichica* (21.14 g) y el peso máximo menor en las hembras de *P. letholepis* (9.56 g) (Fig. 22, 23, 24 y 25).

### Variación intersexual

Las hembras presentaron mayor peso teórico máximo con respecto a los machos, tanto en condiciones de peso total como de peso eviscerado. El peso máximo teórico de las tres especies de *Poblana* son comparativamente menores al registrado por Cházaro *et al.* (1989) para *Ch. jordani* (34.9 g). Este hecho era de esperarse porque también se registra una longitud máxima teórica mayor para esta última especie. Se calcularon valores un tanto mayores cuando se aplicaron las edades obtenidas directamente, esto es debido a que las tallas de sus clases son mayores.

### Crecimiento de los peces

Weatherley (1972) reconoce que los factores que influyen sobre el crecimiento de los peces responden a variables internas y externas; entre ellas se encuentran: la temperatura, la disponibilidad de alimento, la genética de la especie, la densidad de la población, la composición talla/edad, la competencia, el sexo, la edad, la estación, el estadio reproductivo y la actividad entre otros. Probablemente, la tasa de consumo de alimento sea uno de los factores principales, puesto que los peces tienden a crecer rápidamente cuando hay comida en abundancia y disminuye el crecimiento cuando ésta escasea (Busacker *et al.* 1990).

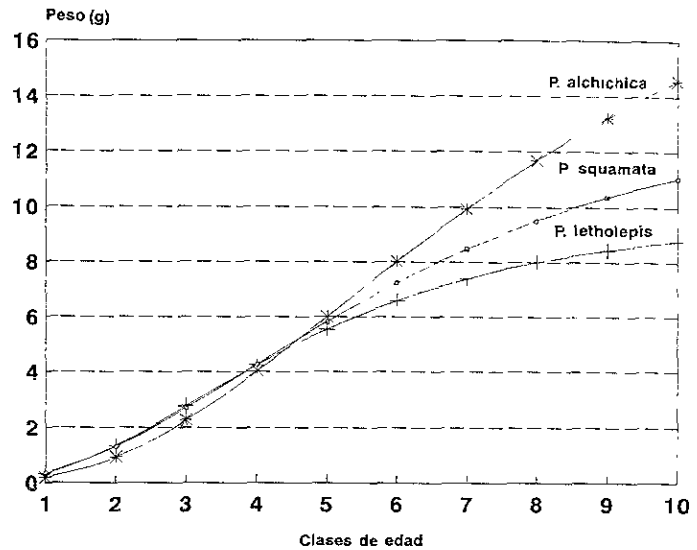


Fig. 22. Comparación del crecimiento en peso de las ♀ de las tres especies de *Poblana* (edades de Cassie).

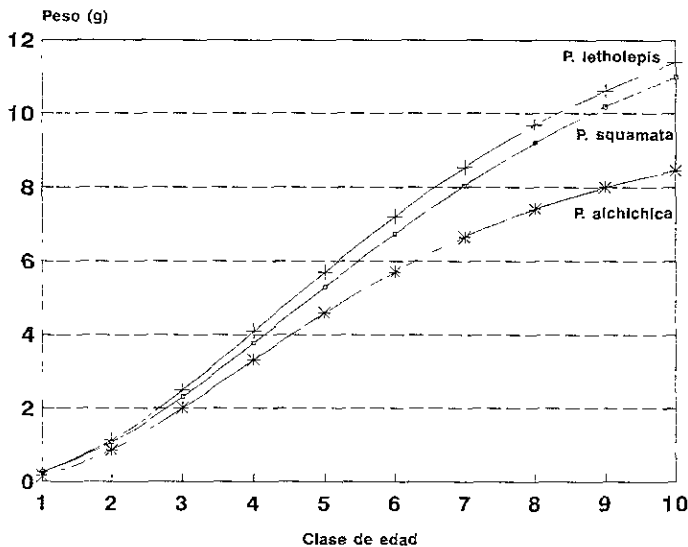


Fig. 23. Comparación del crecimiento en peso de los ♂ de las tres especies de *Poblana* (edades de Cassie).

El fotoperíodo puede funcionar como una señal para el pez, actuando mediante mecanismos hormonales que influyen en sus tasas de crecimiento. Las respuestas al fotoperíodo son frecuentemente más complejas porque se interactúa con los ritmos endógenos y de temperatura. Es posible que el crecimiento mayor pueda presentarse en días más largos (Busacker *et al.* 1990). Al parecer este fenómeno se lleva al cabo en las tres poblaciones de *Poblana* ya que hay un mayor crecimiento en los períodos de estratificación de verano, cuando hay mayor disponibilidad de alimento y se lleva al cabo la reproducción

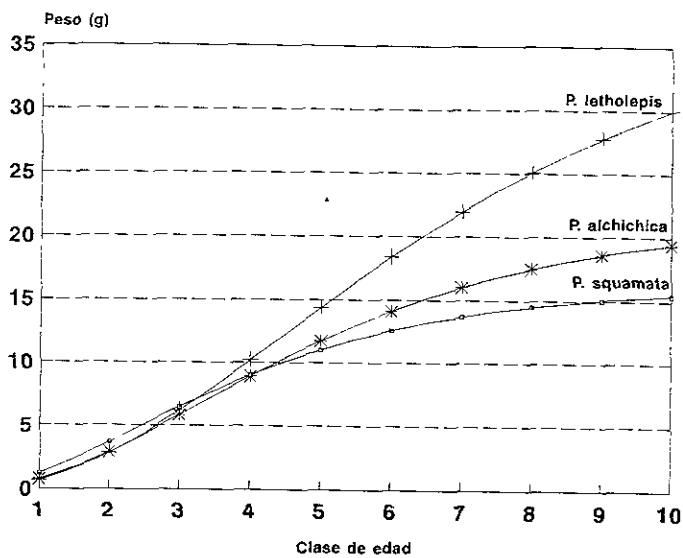


Fig. 24. Comparación del crecimiento en peso de las ♀ de las tres especies de *Poblana* (edades de lectura con escamas).

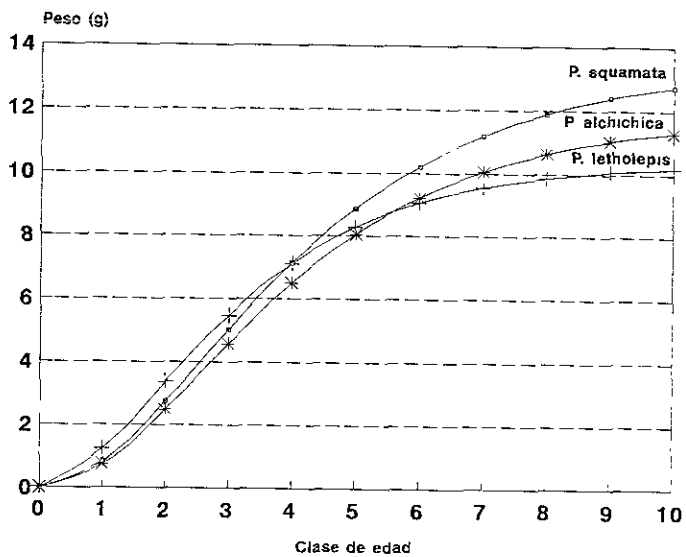


Fig. 25. Comparación del crecimiento en peso de los ♂ de las tres especies de *Poblana* (edades de lectura con escamas).

### 3.4. RELACIÓN LONGITUD-PESO

#### *Coefficientes*

Los valores del factor de condición y del tipo de crecimiento se muestran en la Tabla 17.

Tabla 17. Tipo de crecimiento (CREC= pendiente) y factor de condición (F.C.) ( $\cdot 10^{-4}$ ) de las tres especies del género *Poblana* durante los dos periodos principales de los lagos maars.

ESPECIE	ESTRATIFICACIÓN				CIRCULACIÓN			
	PESO TOTAL		PESO EVIS.		PESO TOTAL		PESO EVIS.	
	CREC.	F.C.	CREC.	F.C.	CREC.	F.C.	CREC.	F.C.
<i>P. squamata</i>	3.0480	114	3.2196	98	3.3753	78	3.5833	63
<i>P. squamata</i> ♀	3.0465	116	3.2118	100	3.4646	73	3.6125	59
<i>P. squamata</i> ♂	3.0558	112	3.2350	92	3.1565	91	3.4501	78
<i>P. letholepis</i>	3.1411	98	3.4522	83	3.5213	72	3.7528	61
<i>P. letholepis</i> ♀	3.1716	98	3.4626	83	3.5213	68	3.8011	57
<i>P. letholepis</i> ♂	3.1286	99	3.4156	82	3.2564	81	3.6003	69
<i>P. alchichica</i>	2.9112	137	3.4726	326	3.1705	98	3.3562	79
<i>P. alchichica</i> ♀	2.9244	132	3.5068	319	3.2113	95	3.4917	72
<i>P. alchichica</i> ♂	2.8751	148	3.4119	345	3.0918	103	3.2837	89

#### *Diferencias por especies*

##### *Poblana squamata*

Durante el período de estratificación, se calculó una condición más alta en las hembras que en los machos de +0.004 en peso total y +0.0008 en peso eviscerado. La condición fue superior en este periodo que en el de mezcla del lago con +0.0043 en peso total y +0.0041 en peso eviscerado en las hembras y +0.0021 en peso total y +0.0014 en peso eviscerado en los machos. Sin embargo, el crecimiento fue mayor en los machos (+0.0093). El tipo de crecimiento fue isométrico con peso total y con peso eviscerado para ambos sexos. Al parecer durante la estratificación existe mayor disponibilidad de alimento para el crecimiento de los peces.

Durante la época de mezcla del lago de Quechulac se calculó un estado de condición más alto en los machos que en las hembras (+0.0018) y también en la condición eviscerada (+0.0019). En las hembras hay una diferencia de 0.0014 entre estar o no estar eviscerado, y en los machos una diferencia de 0.0013. El crecimiento es mayor en las hembras en ambas condiciones (completas y evisceradas) con +0.3081 y +0.1624, respectivamente.

El crecimiento fue isométrico en machos y hembras con peso total y con peso eviscerado. Las hembras invierten más energía en la reproducción que los machos durante la época de reproducción y hay diferencias

significativas ( $p < 0.05$ ) entre los dos periodos principales (Fig. 26 y 27).

### ***Poblana letholepis***

En el periodo de estratificación se calculó una condición casi idéntica entre los sexos (+0.0001 en los machos). La condición fue superior en este periodo que en el de circulación (+0.0030 con peso total y +0.0026 con peso eviscerado en hembras y +0.0018 con peso total y +0.0013 con peso eviscerado en machos). El crecimiento fue mayor en las hembras (+0.0430). En ambos sexos el crecimiento fue isométrico con peso total y alométrico con peso eviscerado.

Durante el periodo de mezcla de La Preciosa, el factor de condición es mayor en los machos que en las hembras en los dos estados (completo y eviscerado), siendo sus diferencias de 0.0013 y 0.0012, respectivamente. Asimismo, hay una diferencia de 0.0011 entre la condición completa y la eviscerada en las hembras, y una de 0.0012 en los machos. El crecimiento es mayor en las hembras que en los machos +0.2649 en la condición completa y +0.2008 en la condición eviscerada. El crecimiento fue alométrico en ambos sexos (Fig. 26 y 27).

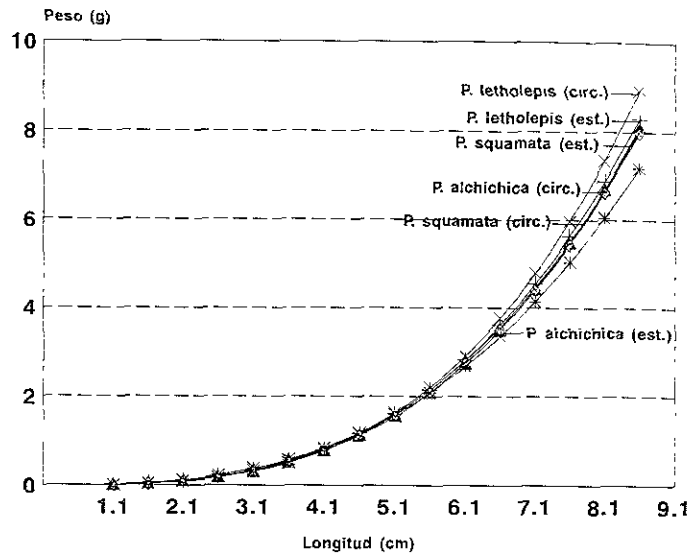


Fig. 26. Variación temporal de la relación talla-peso de los ♂ de las tres especies de *Poblana*.

### ***Poblana alchichica***

La condición fue superior en la época de estratificación que en la de circulación del lago (+0.0037 con peso total y 0.0247 con peso eviscerado en hembras; +0.0045 con peso total y +0.0256 con peso eviscerado en machos). Durante la estratificación la condición es mayor en los machos que en las hembras (+0.0016 con peso total y +0.0026 con peso eviscerado). El crecimiento fue mayor en las hembras (+0.0493 peso total y +0.0949) peso eviscerado). Los dos sexos presentaron crecimiento isométrico con peso total y alométrico con peso eviscerado.

En la época de mezcla del lago, el factor de condición fue mayor en los machos que en las hembras (+0.0008, peso total y +0.0017, peso eviscerado). Las hembras presentaron una diferencia de 0.0025 entre el estado completo y el eviscerado, mientras que la diferencia en los machos fue de 0.0014. El crecimiento fue mayor en las hembras (+0.1195) en peso total y de 0.2080 en peso eviscerados. El tipo de crecimiento fue alométrico en hembras e isométrico en machos con peso total, y alométrico en ambos sexos con peso eviscerado (Fig. 26 y 27).



### Variación entre los periodos

El factor de condición fue mayor durante el periodo de estratificación que en el de circulación en las tres especies (Figs. 26 y 27). Durante el periodo de estratificación, los peces de Alchichica presentaron la condición más alta y los peces de la Preciosa la menor. En *P. alchichica*, los machos fueron más robustos que las hembras, en *P. letholepis* fue similar la robustez entre los sexos y en *P. squamata*, fue un poco mayor en las hembras, tanto en peso total como en peso eviscerado. El tipo de crecimiento fue isométrico en las tres especies con peso total y alométrico con peso eviscerado.

Durante el periodo de circulación, el factor de condición mayor fue en *P. alchichica* y el menor en *P. letholepis*. En las tres especies los machos fueron más robustos que las hembras tanto en peso total como en peso eviscerado. El crecimiento fue alométrico tanto con peso total como con peso eviscerado, con excepción de los machos de *P. squamata* y de *P. alchichica* con peso total. Las diferencias del tipo de crecimiento entre los dos estados de peso (total y peso eviscerado) indican que éste último es el peso real del pez, es decir, el

que ha ido acumulando en el tejido óseo, muscular, etc. En tanto que el peso total incluye, además, el peso del sistema digestivo, reproductor, parásitos, etc, que en algunos casos llegan a constituir una parte importante en el peso total del pez.

El peso total puede involucrar elementos extras que no tengan que ver con la situación (condición) en que se encuentra el pez. El peso del aparato digestivo seguramente cambia a lo largo del día y en los distintos periodos del año debido a la disponibilidad de alimento. Lo mismo puede suceder con el aparato reproductor, cuyo peso cambia de acuerdo a los periodos reproductivos, disminuyendo su peso en el periodo de

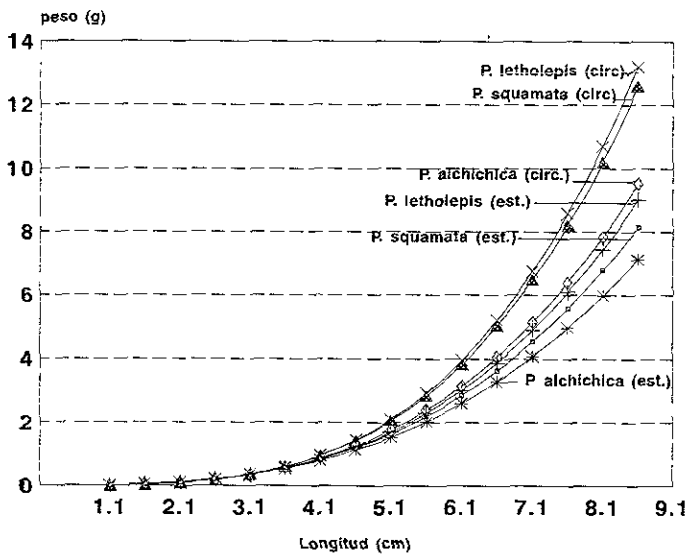


Fig. 27. Variación temporal de la relación talla-peso de las ♀ de las tres especies de *Poblana*.

circulación cuando cesan las actividades reproductivas. El peso también puede incrementarse debido a cambios en los lípidos del cuerpo que pueden ser considerados o no como crecimiento (Weatherley y Roger 1978)

### Variaciones ontogenéticas

Cuando un pez crece, los cambios en peso son relativamente más grandes que los cambios en longitud, debido a la relación aproximadamente cúbica entre la longitud y peso del pez. Por lo tanto, el factor de condición refleja el estado nutricional de un pez (Weatherley y Roger 1978). Las tendencias en la condición son graduales (al principio lentas y luego más rápidas) como se observa en las Figs. 26 y 27. Las modificaciones en la condición durante el crecimiento son producidos por cambios en las proporciones corporales más que en

la variación de depósitos de grasa, talla de la gónada, etc. (Weatherley 1972).

Tabla 18. Valores de la prueba t aplicada a la relación peso-longitud en los dos períodos principales. ( $t_{0.05} = 1.96$ ), b = tipo de crecimiento, Tc = T. calculada.

ESPECIE	ESTRATIFICACIÓN				CIRCULACIÓN			
	P. TOTAL		P. EVISCERADO		P. TOTAL		P. EVISCERADO	
	b	Tc	b	Tc	b	Tc	b	Tc
<i>P. squamata</i>	3.05	0.05	3.22	4.00	3.38	6.58	3.58	6.95
<i>P. squamata</i> ♀	3.05	0.05	3.21	3.96	3.46	6.91	3.61	8.94
<i>P. squamata</i> ♂	3.06	0.06	3.24	4.18	3.16	1.84	3.45	6.74
<i>P. letholepis</i>	3.14	1.49	3.45	6.36	3.49	3.10	3.75	8.11
<i>P. letholepis</i> ♀	3.17	1.58	3.46	6.40	3.52	3.22	3.80	8.62
<i>P. letholepis</i> ♂	3.13	1.43	3.42	6.13	3.26	2.53	3.60	6.74
<i>P. alchichica</i>	2.91	-0.63	3.47	5.28	3.17	1.65	3.36	4.35
<i>P. alchichica</i> ♀	2.92	-0.57	3.51	5.43	3.21	1.92	3.49	5.95
<i>P. alchichica</i> ♂	2.88	-0.84	3.41	4.85	3.09	0.65	3.28	1.95

#### Coefficientes estadísticos

Los valores que indican el tipo de crecimiento de los peces se representan en la Tabla 18.

#### Comparación con otras especies

El factor de condición para este tipo de peces es bajo comparado con otros peces de mayor porte (robustez). El factor de condición es un buen indicador de la salud de las poblaciones ícticas, esto significa que los peces con los valores más altos de a (factor de condición) disponen de mayor abundancia de alimento para apoyar al crecimiento somático y gonádico (Moyle y Cech 1988), tal como ocurrió en *P. alchichica*, cuyos valores fueron los más altos. Este hecho probablemente está asociado a que el lago donde habita presenta una mayor disponibilidad de alimento. Navarrete (1981) señala para *C. jordani* un factor de condición más alto durante el periodo de circulación en el embalse Trinidad Fabela, Estado de México, debido a la finalización de la reproducción de los peces durante este periodo, por lo que el alimento es aprovechado hacia el aumento de peso corporal (no de gónadas). En la investigación actual el factor de condición fue menor en el periodo de circulación que en el de estratificación. El índice mayor en éste último periodo, implicó condiciones favorables para los peces, como es la mayor disponibilidad de alimento al aumentar el fotoperiodo.

*C. chapalae* del lago de Chapala, Jalisco, presenta una condición más alta (0.514-0.625) (Gallardo 1977) que las especies de los lagos-cráter de Puebla, lo cual muestra las diferencias de los estados fisiológicos de los peces, así como la tendencia a que los peces más grandes son más robustos (Ricker 1975), como es el

caso de *C. chapalae* quién puede alcanzar hasta 14.8 cm de longitud, además de encontrarse en un medio con mayor disponibilidad de alimento como ocurre en el lago de Chapala.

### 3.5. DIETA

Tabla 19. Dieta (%) de *P. squamata* durante el periodo de estratificación del lago-cráter de Quechulac. (MONI = materia orgánica no identificada, SP = Sistema de puntos, MR = Método de la repetición, MP = Método del predominio, IIR = Índice de importancia relativa).

TIPO ALIMENTICIO	TALLAS (mm)						X	MÉTODO
	11-30	31-40	41-50	51-60	61-70	71-87		
MONI	55.5	54.3	47.7	45.1	72.5	52.5	54.0	SP
	95.1	78.5	82.3	85.6	73.5	65.0	87.5	MR
	62.3	60.6	67.4	69.1	60.5	42.3	65.0	MP
	71.0	64.5	65.8	66.6	68.6	53.3	68.8	IIR
Cladocera	33.1	41.2	46.7	43.6	18.5	36.2	36.7	SP
	68.7	78.5	80.4	74.2	40.5	62.5	80.3	MR
	26.4	38.5	30.6	25.8	37.5	45.3	28.7	MP
	42.7	52.7	52.6	47.9	32.2	48.0	48.6	IIR
Chironomidae	4.9	2.5	2.0	5.0	4.5	2.0	3.5	SP
	24.0	10.0	11.0	16.0	17.5	12.0	15.1	MR
	11.3	0.9	-	2.0	2.0	3.4	3.3	MP
	13.4	4.5	4.3	6.8	8.0	5.8	7.3	IIR
Diatomea	62.5	-	-	-	-	0.3	1.1	SP
	82.0	-	-	-	-	20.0	17.0	MR
	-	-	-	-	-	-	0	MP
	29.5	0	0	0	0	6.8	6.0	IIR
Amphipoda	-	2.0	3.0	3.0	1.0	1.0	1.7	SP
	-	8.5	14.0	10.5	2.5	10.0	6.9	MR
	-	-	3.6	3.1	-	2.0	1.5	MP
	0	3.5	6.9	5.5	1.2	4.3	3.4	IIR
Corixidae	-	-	0.6	1.3	1.0	3.0	1.0	SP
	-	-	3.0	2.5	4.0	18.0	4.6	MR
	-	-	-	-	-	2.0	0.3	MP
	0	0	1.2	1.3	1.7	7.7	2.0	IIR
Copepoda	-	-	-	-	1.0	3.0	0.7	SP
	-	-	-	-	3.0	20.2	3.8	MR
	-	-	-	-	-	5.0	0.8	MP
	0	0	0	0	1.3	9.3	1.8	IIR
Pisces	-	-	-	1.0	0.5	1.0	0.4	SP
	-	-	-	3.0	1.0	8.0	2.0	MR
	-	-	-	-	-	-	0	MP
	0	0	0	1.3	0.5	3.0	0.8	IIR

TIPO ALIMENTICIO	TALLAS (mm)						X	MÉTODO
	11-30	31-40	41-50	51-60	61-70	71-87		
Ephemeroptera	-	-	-	1.0	1.0	-	0.3	SP
	-	-	-	3.0	2.5	-	0.9	MR
	-	-	-	-	-	-	0	MP
	0	0	0	1.3	1.2	0	0.4	IIR
Huevos de pez	-	-	-	-	-	0.5	0.1	SP
	-	-	-	-	-	3.0	0.5	MR
	-	-	-	-	-	-	0	MP
	0	0	0	0	0	1.2	0.2	IIR
Cambaridae	-	-	-	-	-	0.5	0.1	SP
	-	-	-	-	-	2.0	0.3	MR
	-	-	-	-	-	-	0	MP

Tabla 20. Dieta (%) de *P. squamata* durante el periodo de mezcla del lago-cráter de Quechulac. (MONI = materia orgánica no identificada, SP = Sistema de puntos, MR = Método de la repetición, MP = Método del predominio, IIR = índice de importancia relativa).

TIPO ALIMENTICIO	TALLAS (mm)				X	MÉTODO
	11-30	31-40	41-50	51-70		
MONI	60	48.1	35.6	40.5	46	SP
	100	98.8	94.5	95.1	97.1	MR
	61.5	58.3	49.2	21.1	47.5	MP
	73.8	68.4	59.8	52.2	63.5	IIR
Cladocera	30	33.3	42.6	34.1	35	SP
	92.5	98.4	97.5	100	97.1	MR
	38.5	34.6	33.2	32.6	34.7	MP
	53.7	55.4	57.8	55.6	55.6	IIR
Chironomidae	-	18.6	20.6	-	8.4	SP
	-	51.9	42.5	11.5	22.9	MR
	-	7.0	17.6	-	6.2	MP
	0	25.9	26.9	3.8	12.5	IIR
Diatomea	10	-	-	-	2.5	SP
	68.4	-	-	-	17.1	MR
	-	-	-	-	0	MP
	26.1	0	0	0	6.5	IIR

### Hábitat de las presas

Los organismos que constituyeron las presas en los aparatos digestivos de las tres poblaciones de *Poblana* se agruparon en tres hábitats principales: plancton, bentos y necton. Dentro de las presas planctónicas se clasificaron cladóceros, copépodos, rotíferos y diatomeas. Las presas bentónicas fueron quironómidos, anfípodos, culicidos, zigópteros, efemerópteros, tricópteros, decápodos, hidracarinos, gasterópodos, curculiónidos y huevecillos de aterfnidos. Finalmente, las presas nectónicas fueron corixidos y peces. A lo largo del año, las presas planctónicas prevalecieron en *P. squamata* y las bentónicas en *P. letholepis* y *P. alchichica*.

Tabla 21. Dieta (%) de *P. letholepis* durante la época de estratificación del lago-cráter La Preciosa. (MONI= materia orgánica no identificada, SP= Sistema de puntos, MR= Método de la repetición, MP= Método del predominio, IIR= Índice de importancia relativa).

TIPO ALIMENTICIO	TALLAS (mm)						X	MÉTODO
	11-30	31-40	41-50	51-60	61-70	71-76		
MONI	56.3	58.8	48.0	41.3	22.8	23.3	41.7	SP
	85.0	90.0	60.0	70.0	61.3	60.0	71.1	MR
	61.2	55.5	58.7	43.8	40.0	29.5	48.0	MP
	67.5	67.9	55.6	51.7	41.4	37.6	53.6	IIR
Chironomidae	27.5	25.8	29.3	38.7	58.8	53.7	38.9	SP
	57.5	52.8	45.0	71.2	97.5	96.2	69.3	MR
	36.3	33.7	31.3	47.5	53.6	60.0	43.8	MP
	40.4	37.8	35.1	52.5	70.0	59.7	50.8	IIR
Diatomea	7.5	3.8	-	0.5	1.3	1.0	2.4	SP
	77.5	40.0	-	2.5	5.0	6.3	21.9	MR
	2.5	5.0	-	-	-	-	1.3	MP
	29.2	16.3	0	1.0	2.1	2.4	8.5	IIR
Cladocera	7.5	7.3	1.0	5.5	7.5	7.0	6.0	SP
	22.5	16.8	5.0	12.5	17.5	25.0	16.6	MR
	-	4.8	-	2.5	2.5	3.8	2.3	MP
	10.0	9.6	2.0	6.8	9.2	11.6	8.3	IIR
Corixidae	1.3	1.0	6.3	6.3	13.0	8.3	4.8	SP
	2.5	1.3	11.3	22.5	5.0	26.3	13.2	MR
	-	-	2.5	5.0	2.5	6.3	2.7	MP
	1.3	1.3	8.4	11.3	7.7	13.8	6.9	IIR
Copepoda	-	-	10.0	5.0	0.5	1.0	2.3	SP
	-	-	20.0	1.3	2.5	2.5	6.3	MR
	-	-	5.0	-	-	-	0.9	MP
	0	0	11.7	5.9	1.0	1.2	3.3	IIR

TIPO ALIMENTICIO	TALLAS (mm)						X	MÉTODO
	11-30	31-40	41-50	51-60	61-70	71-76		
Zigoptera	-	2.0	5.0	0.8	1.3	1.0	1.7	SP
	-	5.0	8.8	3.8	6.3	3.8	4.6	MR
	-	1.0	2.5	-	-	-	0.6	MP
	0	2.7	5.4	1.5	2.5	1.6	2.3	IIR
Pisces	-	0.5	0.8	2.0	2.5	4.3	1.5	SP
	-	1.0	2.5	5.0	3.8	8.8	3.5	MR
	-	-	-	1.3	0.5	0.5	0.5	MP
	0	0.5	1.1	2.8	2.5	4.5	1.8	IIR
Hidracarina	-	1.0	-	-	-	0.5	0.3	SP
	-	2.3	-	-	-	1.3	0.6	MR
	-	-	-	-	-	-	0	MP
	0	1.1	0	0	0	0.6	0.3	IIR

### **Composición dietética**

#### ***Poblana squamata***

La dieta de *P. squamata* durante el periodo de estratificación comprendió 11 tipos de presas principales (Tabla 19). Del material identificado, los cladóceros son la presa principal. No se observa una clara diferenciación en el consumo proporcional de esta presa entre las diferentes tallas de los peces; ésta permanece en forma similar. Los quironómidos son más importantes para los peces pequeños, aunque son una presa común para toda la población. Las diatomeas son el siguiente alimento en importancia, sobretudo para los peces de menos de 31 mm de longitud. Los anfípodos son importantes para los peces de tallas medias y un tanto menor para los peces mayores, casi desapareciendo en las tallas pequeñas. Los corixidos y copépodos son relativamente importantes para peces de tallas grandes. Los otros tipos de presas, peces, efemerópteros y decápodos, estuvieron presentes en forma ocasional en peces de tallas medias y grandes. Predominaron las presas planctónicas (77.3%) sobre las presas cuyo hábitat es bentónico (18.7%) y nectónico (4.0%).

Durante el periodo de mezcla del lago de Quechulac la dieta estuvo compuesta por 4 tipos alimenticios principales (Tabla 20). De las presas identificadas, los cladóceros son los más importantes, permaneciendo constante su consumo en todas las tallas. Las larvas y pupas de quironómidos son importantes para los peces de tallas medias. Diatomeas y rotíferos son relativamente importante para los organismos de tallas pequeñas. El hábitat planctónico de las presas (83.2%) prevaleció en esta época sobre el bentónico (16.8%), estando ausente las presas nectónicas.

#### ***Poblana letholepis***

La dieta de *Poblana letholepis* en la época de estratificación estuvo constituida por 9 tipos principales (Tabla 21). De las presas identificadas, las larvas y las pupas de quironómidos fueron la presa principal para la especie en conjunto, ligeramente más importante para las tallas mayores. Diatomeas y rotíferos fueron

importante para los peces pequeños, mientras que los cladóceros tuvieron una importancia similar en toda la población, relativamente menor en las tallas intermedias.

Tabla 22. Dieta (%) de *P. letholepis* durante la época de circulación del lago-cráter Las Minas. (MONI = materia orgánica no identificada, SP = Sistema de puntos, MR = Método de la repetición, MP = Método del predominio, IIR = Índice de importancia relativa).

TIPO ALIMENTICIO	TALLAS (mm)					X	MÉTODO
	26-30	31-40	41-50	51-60	61-70		
Chironomidae	5.0	21	28	53	71.5	35.7	S.P.
	17.5	42.5	82.5	87.5	95	85	M.R.
	-	27.5	42.5	72.5	67.5	42	M.P.
	7.5	30.3	51	81	90.5	54.3	I.I.R.
MONI	57	58	42.5	20.5	7.5	37.1	S.P.
	95	95	87.5	57.5	20	71.0	M.R.
	75	50	20	10	2.5	31.5	M.P.
	75.7	67.7	50.0	29.3	10.0	46.5	I.I.R.
Corixidae	2.5	5	5.5	20	15	9.6	S.P.
	10	15	17.5	62.5	60	33.0	M.R.
	2.5	5	12.5	15	22.5	9.5	M.P.
	3.0	8.3	11.8	32.5	32.5	17.4	I.I.R.
Cladocera	27.5	10	0.5	5	2.5	9.1	S.P.
	50	12.5	2.5	12.5	10	17.5	M.R.
	17.5	17.5	-	2.5	5	8.5	M.P.
	31.7	13.3	1.0	6.7	5.8	11.7	I.I.R.
Zigoptera	-	-	22.5	-	2.5	5.0	S.P.
	-	-	50	-	10	12.0	M.R.
	-	-	25	-	2.5	5.5	M.P.
	0	0	32.5	0	5.0	7.5	I.I.R.
Diatomea	8	6	-	-	0.5	2.9	S.P.
	60	15	-	-	2.5	15.5	M.R.
	5	-	-	-	-	1.0	M.P.
	24.3	7.0	0	0	1.2	6.5	I.I.R.
Hidracarina	-	-	1	1	-	0.4	S.P.
	-	-	2.5	2.5	-	1	M.R.
	-	-	-	-	-	-	M.P.
	0	0	1.2	1.2	0	0.5	I.I.R.
Huevos de pez	-	-	-	0.5	0.5	0.2	S.P.
	-	-	-	2.5	2.5	1	M.R.
	-	-	-	-	-	-	M.P.
	0	0	0	3.0	3.0	0.4	I.I.R.



Los corixidos tuvieron una mayor relevancia para los peces grandes. Los copépodos y zigópteros fueron presa relevante para peces de tallas intermedias. Los peces atherinópsidos estuvieron presentes en todas las tallas, con excepción de las tallas del primer intervalo, siendo más importante el alimento para los peces mayores. Los hidracarinos se presentaron ocasionalmente en peces grandes y pequeños. De acuerdo a Reichenbach (1980) cuando los peces ingieren ácaros acuáticos como alimento vomitan éstos luego en su mayor parte; estos organismos viven más bien como parásitos, aunque los daños sobre los peces son poco graves. El hábitat bentónico de las presas (65.0%) predominó sobre las presas cuyo hábitat es planctónico (24.4%) o nectónico (10.6%).

Durante el periodo de mezcla del lago, la dieta del pez estuvo conformada por 8 tipos principales (Tabla 22). Los quironómidos fueron su presa principal, se incrementaron conforme las tallas de los peces aumentaba; lo mismo ocurrió con los corixidos, quienes fueron su segunda presa en importancia. Los cladóceros fueron la tercera presa en importancia, sobresalieron en los casos de peces pequeños. Los zigópteros sólo fueron importantes para los peces de tallas medias y poco importante en los peces de tallas máximas. Diatomeas y rotíferos aparecieron en las tallas de los peces menores con una importancia media y, probablemente ocasional, en los peces de tallas mayores. Los hidracarinos y huevos de pez se presentaron muy pocas veces en peces medianos y grandes. Prevalió el hábitat bentónico de las presas (63.8%) sobre presas cuyo hábitat es planctónico (18.5%) o nectónico (17.7%).

#### ***Poblana alchichica***

La dieta de los peces en el periodo de estratificación, estuvo conformado por 14 tipos de presas (Tabla 23). Los copépodos fueron la presa principal para los peces, variando el contenido entre las distintas tallas de los organismos, incrementándose la presencia de copépodos conforme aumentaba la talla de los peces. Los anfípodos fueron presa importante para peces pequeños, disminuyendo su importancia para los peces más grandes. Culicidos y quironómidos son presa constante para los peces de todas las tallas. Las diatomeas son relevantes para peces pequeños, el segundo en importancia después de los anfípodos. Efemerópteros y tricópteros fueron importantes para peces pequeños, disminuyendo gradualmente su importancia en los peces mayores. Otras presas como zigópteros, peces, corixidos, hidracarinos, gasterópodos y curculiónidos tuvieron una importancia relativamente menor para algunos peces. El hábitat bentónico de las presas (69.6%) predominó sobre presas cuyo hábitat es planctónico (28.6%) y nectónico (1.8%).

Durante la época de mezcla del lago de Alchichica, la dieta de los peces estuvo formada por seis presas principales (Tabla 24). Pupas y larvas de quironómidos fueron las presas más importantes de los tipos identificados, sobresaliendo su contribución en los peces mayores, disminuyendo ésta en las tallas medias. Los copépodos representaron el tipo de importancia mayor para los peces grandes, disminuyendo gradualmente su contribución en las tallas menores, hasta desaparecer en las más pequeñas. Los anfípodos son importantes para los peces de tallas medias y menos relevantes para los peces de tallas pequeñas. Las diatomeas sólo estuvieron presentes en las tallas pequeñas, siendo su ítem más importante de los identificadas. Los zigópteros sólo tuvieron una importancia relativamente menor en los peces de tallas mayores. Las presas cuyo hábitat es

bentónico (70.4%) prevalecieron sobre las presas cuyo hábitat es planctónico (29.6%), desapareciendo las presas nectónicas.

Tabla 23. Dieta (%) de *P. alchichica* durante el periodo de estratificación del lago-cráter de Alchichica. (MONI = materia orgánica no identificada, SP = Sistema de puntos, MR = Método de la repetición, MP = Método del predominio, IIR = Índice de importancia relativa).

TIPO ALIMENTICIO	TALLAS (mm)					X	MÉTODO
	11-30	31-40	41-50	51-60	61-70		
Copepoda	5.0	10.5	22.5	25.5	60.0	24.7	SP
	12.5	28.5	60.0	70.0	95.5	53.3	MR
	-	5.0	15.0	32.5	59.5	22.4	MP
	5.8	14.7	32.5	42.7	71.7	33.5	IIR
Amphipoda	22.5	26.0	20.0	5.5	2.5	15.3	SP
	81.5	55.0	45.0	12.5	20.0	42.8	MR
	27.5	28.5	22.5	-	1.5	16.2	MP
	43.8	36.5	29.2	6.0	8.0	24.8	IIR
Culicidae	22.5	20.0	12.5	10.0	7.5	14.5	SP
	40.0	42.5	27.5	25.0	40.0	35.0	MR
	22.5	25.0	17.5	20.0	15.0	20.0	MP
	28.3	29.2	19.2	18.3	20.8	23.2	IIR
MONI	-	11.0	12.5	27.5	-	10.2	SP
	-	23.0	44.0	60.0	-	25.4	MR
	-	20.5	26.0	32.5	-	15.8	MP
	0	18.2	27.5	40.0	0	17.1	IIR
Chironomidae	7.5	7.5	12.5	20.0	7.5	11.0	SP
	22.5	17.5	26.0	44.0	40.0	30.0	MR
	5.0	5.0	7.5	10.0	15.0	8.5	MP
	21.0	10.0	15.3	24.7	20.8	16.5	IIR
Diatomea	10.0	2.5	-	-	1.0	2.7	SP
	85.0	10.0	-	-	2.0	19.4	MR
	15.0	-	-	-	-	3.0	MP
	36.7	4.2	0	0	0.5	8.4	IIR
Éphemeroptera	12.5	6.5	6.0	3.0	3.0	6.2	SP
	20.0	15.0	17.5	10.0	10.0	14.5	MR
	8.0	4.0	3.0	3.0	2.0	4.0	MP
	13.5	8.5	8.8	5.3	5.0	8.2	IIR
Trichoptera	12.0	8.0	4.0	-	-	4.8	SP
	31.0	15.0	16.0	-	-	12.4	MR
	20.0	10.0	5.0	-	-	7.0	MP
	21.0	11.0	8.3	0	0	8.1	IIR
Zigoptera	-	1.0	1.5	3.5	5.0	2.2	SP
	-	2.5	3.5	5.0	12.5	4.7	MR
	-	-	-	-	-	0	MP
	0	1.2	1.7	2.8	5.8	2.3	IIR
Peces	-	1.0	1.0	2.0	4.5	1.7	SP
	-	3.5	2.0	4.0	10.0	3.9	MR
	-	-	-	-	-	0	MP
	0	1.5	1.0	2.0	4.8	1.9	IIR

TIPO ALIMENTICIO	TALLAS (mm)					X	MÉTODO
	11-30	31-40	41-50	51-60	61-70		
Corixidae	0.5	1.0	1.5	-	-	0.6	SP
	2.0	2.5	4.0	-	-	1.7	MR
	-	-	-	-	-	0	MP
	0.8	1.2	1.8	0	0	0.8	IIR
Hidracarina	-	1.5	2.0	-	-	0.7	SP
	-	3.0	4.0	-	-	1.4	MR
	-	-	-	-	-	0	MP
	0	1.5	2.0	0	0	0.7	IIR
Gasteropoda	-	-	-	-	2.0	0.4	SP
	-	-	-	-	5.0	1.0	MR
	-	-	-	-	2.0	0.4	MP
	0	0	0	0	3.0	0.6	IIR
Curculionidae	-	1.0	0.5	-	-	0.3	SP
	-	3.0	1.0	-	-	0.8	MR
	-	-	-	-	-	0	MP
	0	1.3	0.5	0	0	0.4	IIR

### **Cambios ontogenéticos**

La composición dietética en los peces cambia de acuerdo a la edad (talla) debido a la existencia de cambios morfológicos y de desarrollo sexual, particularmente el aumento de la boca y la mayor capacidad de desplazamiento de los peces. Estos cambios ontogenéticos no sólo implican modificaciones morfológicas, sino también una variación en los papeles tróficos durante su ciclo vital y por migraciones debidas a actividades reproductivas y de reclutamiento (Schmitt y Holbrook 1984, Wootton 1990). En el transcurso del estadio larval la longitud del intestino aumenta gradualmente, esto se manifiesta en el cambio de hábitos alimenticios, los órganos del gusto y la línea lateral empiezan a jugar un papel cada vez mayor en la alimentación final del periodo larval (Stroband y Dabrowski 1981).

**Tabla 24. Dieta (%) de *P. alchichica* durante el periodo de circulación del lago-cráter de Alchichica. (MONI = materia orgánica no identificada, SP = Sistema de puntos, MR = Método de la repetición, MP = Método del predominio, IIR = Índice de importancia relativa).**

TIPO ALIMENTICIO	TALLAS (mm)					X	MÉTODO
	15-30	31-40	41-50	51-60	61-68		
MONI	67.5	61.2	51.8	25.0	2.5	41.6	SP
	82.5	87.5	90.0	42.5	12.5	63.0	MR
	80.0	72.5	65.0	55.0	-	58.5	MP
	76.7	73.7	68.9	40.8	5.0	54.4	IIR
Chironomidae	25.0	30.0	22.5	27.5	47.5	30.0	SP
	27.5	80.0	55.0	65.0	87.5	72.0	MR
	20.0	25.0	22.5	20.0	52.5	28.0	MP
	34.2	45.0	33.3	37.5	67.5	43.5	IIR

TIPO ALIMENTICIO	TALLAS (mm)					X	MÉTODO
	15-30	31-40	41-50	51-60	61-68		
Copepoda	-	-	10.0	22.5	32.5	13.0	SP
	-	-	32.5	50.0	70.0	30.5	MR
	-	-	7.5	15.0	32.5	11.0	MP
	0	0	16.7	29.2	45.0	18.2	IIR
Anfípoda	5.0	7.5	12.5	20.0	15.0	12.0	SP
	15.0	20.0	32.5	45.0	22.5	27.0	MR
	-	2.5	5.0	7.5	12.5	5.5	MP
	6.7	10.0	16.7	24.2	16.7	14.8	IIR
Diatomea	2.5	1.3	0.7	-	-	0.9	SP
	80.0	27.5	2.5	-	-	22.0	MR
	-	-	-	-	-	0	MP
	27.5	9.6	1.1	0	0	7.6	IIR
Zigoptera	-	-	2.5	5.0	2.5	2.0	SP
	-	-	12.5	7.5	10.0	6.0	MR
	-	-	-	2.5	2.5	1.0	MP
	0	0	5.0	5.0	5.0	3.0	IIR

Existieron algunas diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) en la composición de la dieta entre las distintas tallas de los peces. Los peces de talla menor, consumieron mayor porcentaje de plancton y su dieta estuvo menos diversificada. Bone y Marshall (1982) mencionan que los rotíferos y los crustáceos (como cladóceros y copépodos) son, de los zooplanctontes dominantes en medios dulceacuícolas, quienes constituyen una fuente inmensa de proteína, principalmente para larvas de peces. Es posible que esto suceda también en algunos periodos de estos peces. Probablemente los rotíferos fueron subvalorados merced a que es muy difícil que pueda preservarse este tipo de presa para su ulterior identificación, y más aún son subvalorados los protozoarios ciliados en larvas de peces (Margalef 1983).

#### **Cambios interespecíficos e interperiódicos**

Los cambios en las condiciones ambientales entre los periodos de estratificación y circulación es otro factor que probablemente influyó sobre la composición dietética debido a los cambios en la disponibilidad de las presas.

En Quechulac se presentó una disminución en el número de presas de 11 a 4 del periodo de estratificación al de mezcla, respectivamente, aunque se mantuvieron los cladóceros como la presa principal de *P. squamata*. En La Preciosa, el número de presas para *P. letholepis* del periodo de estratificación al de circulación se mantuvo similar (9 y 8 respectivamente). No varió su presa principal que en ambos periodos fueron los quironómidos. En Alchichica existieron variaciones notables en el número de presas del periodo de estratificación (14) al de circulación (6). Los copépodos fueron la presa principal para *P. alchichica* durante el periodo de estratificación (debido a la existencia de un florecimiento de copépodos al inicio del periodo de estratificación) y los quironómidos en el periodo de mezcla.

Existieron diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) en el espectro trófico entre las tres poblaciones de peces. Los cuerpos acuáticos son diferentes fisicoquímicamente y en productividad. Por lo anterior, la presencia de especies diferentes en los lagos no es raro. Por ejemplo es notorio la ausencia de cladóceros en Alchichica y su presencia abundante en los otros dos lagos. En La Preciosa existe un menor número de presas disponibles, quizás asociado a una menor productividad. La existencia de una mayor densidad de presas podría favorecer la frecuencia de los contactos con los depredadores (Ware 1972). En Alchichica hay una mayor abundancia de organismos bentónicos que en los otros lagos, por lo que *P. alchichica* pudiera tener mayor probabilidad de contactos con sus presas.

En *P. squamata* las presas planctónicas constituyeron su principal componente dietético. La especie corresponde a un nivel trófico de consumidor secundario con preferencia al zooplancton. Los cladóceros están compuestos por una gran cantidad de agua y son pobres en calorías, por lo que un pez debe consumir el doble o triple de la mitad del peso de su cuerpo, es decir, si un pez pesa un gramo debe comer diariamente entre 1 y 1.5 g (Muus y Dahlström 1970).

En *P. letholepis* durante el periodo de estratificación las presas bentónicas fueron las principales y las nectónicas las menos importantes; durante el periodo de mezcla, las presas bentónicas continuaron siendo las principales y las planctónicas y nectónicas fueron de una importancia relativamente menor. La especie es un consumidor secundario con preferencia al bentos.

Las presas principales de *P. alchichica* correspondieron a las bentónicas y el menor índice de importancia fue para las nectónicas en ambos periodos. Esta especie puede considerarse como un consumidor secundario con preferencia al bentos.

Las tres poblaciones ícticas presentaron una flexibilidad en la elección de comida, respondiendo, presumiblemente, a cambios en la disponibilidad de las presas potenciales. Una dieta mixta como la de estos peces corresponde a un organismo eurífago, lo que le puede proporcionar algunas ventajas porque tiene presas potenciales todo el año. En otros trabajos sobre trofismo de atherinidos (Gallardo 1977, Rauda y García 1989) se ha observado una menor diversificación en las presas consumidas por los peces más pequeños (principalmente plancton) y una mayor diversificación en los de tallas mayores (plancton, larvas y pupas de insecto), como acontece en las tres especies de los lagos-cráter. Este consumo diferencial es debido a las diferencias anatómicas y de nicho ecológico entre larvas y adultos para segregarse y disminuir la competencia (Margalef 1983).

### **Selectividad**

El índice de selectividad de Ivlev (1961) se aplicó únicamente sobre las presas bentónicas porque es el único grupo sobre el que se tiene información disponible para los lagos (Alcocer 1995). En *P. squamata* durante el periodo de estratificación el índice de selectividad fue de -0.8424 lo que indica disponibilidad de las presas. El consumo de este tipo de presa es muy bajo y, probablemente, los peces eligen otro tipo de presas como son las planctónicas. Durante el periodo de mezcla hay una selectividad alta (+0.9075), puesto que sólo consumieron quironómidos, descartando a los anfípodos (y probablemente a oligoquetos no reconocidos y en forma de materia orgánica no identificada) quienes fueron las presas potenciales de mayor abundancia.

*P. letholepis* presentó una selectividad sobre el bentos similar en ambos periodos, de +0.6952 en el periodo de estratificación y de +0.7041 en el de circulación. Es evidente la preferencia por los quironómidos sobre los oligoquetos y los anfípodos que descartaron y quienes fueron las presas potenciales más abundantes. Es posible que parte de la materia orgánica no identificada esté compuesta de oligoquetos quienes están en gran abundancia relativa (Alcocer 1995).

*P. alchichica* presentó una selectividad de +0.3411 durante la estratificación y una de +0.2215 en el de circulación, valores que se pueden considerar relativamente bajos, aunque hay que señalar que las presas potenciales más importantes fueron los oligoquetos que no aparecieron en los análisis de repleción pero que podrían conformar parte de la materia orgánica no identificada.

Existe selectividad sobre las presas bentónicas en *P. letholepis* y en *P. alchichica* y existe una electividad parcial en *P. squamata* quién, al parecer, prefiere las presas planctónicas durante el periodo de estratificación.

El espectro trófico es semejante al de otros charales de otros cuerpos acuáticos, en donde predominan los copépodos, cladóceros y larvas de insecto, en *Ch. bartoni* del lago de Pátzcuaro, los cladóceros son el zooplanctonte principal como ocurre con *P. squamata* y *P. letholepis* mientras que en otras especies predominan los copépodos como en *Ch. chapalae* (Gallardo 1977) y *Ch. jordani* (Navarrete 1981, Duarte 1981) como ocurre con *P. alchichica*. Esto sugiere la posible selectividad de los peces sobre unas presas determinadas, así como que los diferentes ambientes propician la dominancia de cladóceros en los primeros y de copépodos en los segundos. Sin embargo, es relevante señalar que en ninguna otra especie de charales se había señalado la mayor importancia de las presas bentónicas en su dieta como ocurre en *P. alchichica* y *P. letholepis*. Esta última especie varía en su preferencia, en ocasiones sus presas principales han sido las planctónicas (Flores 1991).

### **Forma de alimentación**

Los ritmos alimentarios en los peces probablemente sean lábiles y plásticos debido a que la plasticidad de los ritmos es una adaptación para explotar un medio fluctuante. La competencia intra e interespecífica es reducida por una segregación no sólo espacial sino también temporal y trófica (Neveu 1981). La composición dietética en los peces reflejó, por lo tanto, los factores bióticos, es decir, la disponibilidad de las presas. La disponibilidad está influida por factores ecológicos primarios como la luz y la temperatura, además de factores secundarios como oxígeno, pH, sales minerales, etc. Estos factores sin duda influyen sobre los factores biológicos que pueden ser rítmicos (migración del plancton, deriva del bentos, ciclo de emergencia, etc.) (Neveu 1981). La detección de las presas por los peces es otra causa que refleja, posiblemente, la selección como comida. Para este tipo de peces carnívoros la visión suele ser el sentido más importante para la detección de la presa, así como la capacidad mecánica del pez para manipular a las presas sucesivamente. La selección también puede depender de lo provechoso que puede ser la presa (Wootton 1992).

La succión es el mecanismo básico para alimentarse en este tipo de peces (Wootton 1990), la boca súbitamente se abre después que la cavidad bucal se ha expandido, el pez succiona agua y con ella a las presas. Los peces planctófagos como *P. squamata* podrían adaptarse a las migraciones verticales diarias del zooplancton, siendo el consumo principalmente diurno (Foltz y Norden 1977). Los peces tendrían mayores ventajas a la hora del crepúsculo porque hay ventaja visual sobre las presas (Dobler 1977).

La capacidad de protrusión de la mandíbula que presentan estos peces pudo incrementar la distancia de aproximación del depredador sobre sus presas, porque se incrementa la distancia en la cual una presa puede ser succionada, además de decrecer la rotación de la mandíbula inferior que es requerida para cerrar la boca una vez que la presa es capturada. La protrusión mandibular también pudo conferirles otra ventaja en circunstancias específicas como el obtener presas bentónicas (Motta 1984, Osse 1985), tipo de presa más importante para *P. alchichica* y *P. letholepis*.

La distancia de reacción es fundamental cuando el pez permanece en movimiento. Las larvas buscan principalmente volúmenes pequeños, debido a su velocidad de nado más lenta, a la pequeña dimensión de su boca y al pobre poder de resolución de sus ojos; si apareciera más de una presa, el pez capturaría probablemente la que pareciera más grande (O'Brien *et al* 1976).

La selección de ciertas presas responde a minimizar el costo energético de su captura (Werner 1974). Los tipos alimenticios podrían ser seleccionados en relación a su valor alimenticio para el pez. El alimento es elegido para maximizar lo aprovechable, esto es, la relación de la energía total ganada por unidad de tiempo invertida. menos los costos energéticos para capturar a las presas (Stephen y Krebs 1986).

La posición, forma y tamaño de la boca estuvo relacionado a la dieta; en general las presas fueron más pequeñas que los peces. La anatomía del aparato de captura no es necesariamente un buen indicador de la dieta de los peces, más bien es un buen indicador de cómo come un pez (Motta 1988).

Tabla 25. Índice de diversidad de Simpson de las presas de tres especies de *Poblana* de los lagos maars.

Especie	Estratificación	Mezcla
<i>P. squamata</i>	0.5043	0.4088
<i>P. letholepis</i>	0.5872	0.6391
<i>P. alchichica</i>	0.8351	0.6692

Durante el trabajo de campo se pudieron observar cómo algunos ejemplares de *P. letholepis* saltaban para atrapar insectos fuera del agua, este comportamiento ya había sido observado en peces de la misma familia, quienes son reconocidos por su interés en los objetos de la superficie, saltando sobre ramitas, cordeles u otras cosas flotantes (Gunter 1953); por ejemplo, *Labidesthes sicculus* atrapa insectos voladores (Scott y Grossman 1973).

Este tipo de peces forman cardúmenes sobre todo en la zona pelágica como una forma de reducir la depredación; los depredadores seleccionan con mayor probabilidad a quien está fuera del grupo o quién sea diferente, esto conlleva cierta inhibición de especiación por seleccionar a los peces más diferentes a los de la mayoría (Lowe-McConnell 1977).

### Diversidad alimenticia.

La mayor diversidad de presas ocurrió en *P. alchichica* y la menor en *P. squamata*; en estas dos especies la diversidad fue mayor en la época de estratificación, mientras que en *P. letholepis*, fue mayor en el periodo de mezcla (Tabla 25). Lo anterior demuestra la eurifagia de los peces y, probablemente, condiciones ambientales que propician una menor diversidad de presas para *P. squamata* y mayor en *P. alchichica*. Adicionalmente, en ésta última especie no existe un tipo alimenticio claramente dominante.

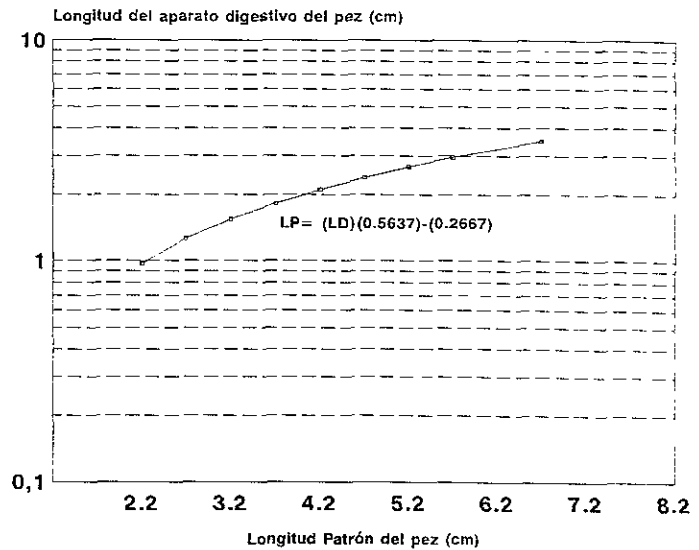


Fig. 28. Relación entre la longitud del aparato digestivo con la longitud patrón de *Poblana*.

### Longitud del aparato digestivo

La relación entre la longitud del pez (LP) y la longitud del aparato digestivo (LD) para *Poblana* está dado por la siguiente ecuación:

$$LD = (LP)(0.5637) - (0.2667)$$

Esto representa una relación en *Poblana* muy cercana a 2/1 (LP/LD) en los peces de tallas de 3 cm o más y una de 3/1 (LP/LD) en peces de menos de 3 cm (Fig. 25). La relación entre longitud total del pez (LT) y la longitud del aparato digestivo (LD) presenta implicaciones funcionales obscuras (Ribble y Smith 1983). Sin embargo, se reconoce que una longitud relativamente corta del aparato digestivo (cuando el aparato digestivo es de menor longitud que el del cuerpo del organismo) corresponde a peces carnívoros como sucede en las tres especies aquí estudiadas (Fig. 28).

### Fluctuación entre las presas

Se presentaron fluctuaciones en la abundancia de cada una de las presas de un periodo a otro. Con la resolución del índice de importancia relativa (IIR), para *Poblana squamata* las fluctuaciones mayores de las presas fueron en: cladóceros (+24.5), quironómidos (+6.76) y anfípodos (+5.78). Las presas principales relacionadas fueron entre: cladóceros-quironómidos (+18.2), cladóceros-copépodos (+6.3) y copépodos-efemerópteros (+3.6). Mientras que las principales, sin relación ocurrieron entre: cladóceros-anfípodos (-11.9), quironómidos-anfípodos (-8.4) y cladóceros-coríxidos (-7.0) (Tabla 26). De esta forma, se obtuvieron dos series de presas relacionadas:

I: Diatomeas → Cladóceros → Copépodos → Quironómidos.

II: Huevos de pez → Anfípodos → Coríxidos → Efemerópteros → Cambáridos → Peces.



Tabla 26. Valores de la variancia-covariancia de las presas de *P. squamata* (valores de la variancia en la diagonal principal). (1 = Cladocera, 2 = Chironomidae, 3 = Diatomea, 4 = Anfipoda, 5 = Corixidae, 6 = Copepoda, 7 = Atherinidae, 8 = Efemeroptera, 9 = Huevos de Atherinidae, 10 = Decapoda).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	24.5	18.2	1.75	-11.9	-7	6.3	-2.8	-1.4	-0.7	-0.35
2	18.2	6.76	1.3	-8.84	-5.2	-4.68	-2.08	-1.04	-0.52	-0.26
3	1.75	1.3	0.125	-0.85	-0.5	-0.45	-0.2	-0.1	-0.05	-0.02
4	-11.9	-8.84	-0.85	5.78	3.4	3.06	1.36	0.68	0.34	0.17
5	-7	-5.2	-0.5	3.4	2	1.8	0.8	0.4	0.2	0.1
6	6.3	-4.68	-0.45	3.06	1.8	1.62	0.72	3.6	0.18	0.09
7	-2.8	-2.08	-0.2	1.36	0.8	0.71	0.32	0.16	0.08	0.04
8	-1.4	-1.04	-0.1	0.68	0.4	3.6	0.16	0.08	0.04	0.02
9	-0.7	-0.52	-0.05	0.34	0.2	0.18	0.08	0.04	0.02	0.01
10	-0.35	-0.26	-0.025	0.17	0.1	0.09	0.04	0.02	0.01	0.005

Tabla 27. Valores de la variancia-covariancia de las presas de *P. letholepis* (valores de la variancia en la diagonal principal). (1 = Chironomidae, 2 = Diatomea, 3 = Cladocera, 4 = Corixidae, 5 = Copepoda, 6 = Zigoptera, 7 = Atherinidae, 8 = Hidracarinidae, 9 = Huevos de Atherinidae).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	6.125	-3.5	5.95	18.375	-5.775	9.1	-3.15	0.35	0.7
2	-3.5	2.0	-3.4	-10.5	3.3	-5.2	1.8	-0.2	-0.4
3	5.95	-3.4	5.78	17.85	5.61	8.84	-3.06	0.34	0.68
4	18.375	-10.5	17.85	55.125	-17.325	27.3	-9.45	1.05	2.1
5	-5.775	3.3	5.61	-17.325	5.445	-8.58	2.97	-0.33	-0.66
6	9.1	-5.2	8.84	27.3	-8.58	13.52	-4.68	0.52	1.04
7	-3.15	1.8	-3.06	-9.45	2.97	-4.68	1.62	-0.18	-0.36
8	0.35	-0.2	0.34	1.05	-0.33	0.52	-0.18	0.02	0.04
9	0.7	-0.4	0.68	2.1	-0.66	1.04	-0.36	0.04	0.08

En *P. letholepis*, las variaciones mayores de las presas en los dos periodos principales del año (estratificación y circulación del lago) ocurrieron en: corixidos (+ 55.125), zigópteros (+ 13.52) y quironómidos (+6.125). Las presas principales asociadas ocurrieron entre: corixidos-zigópteros (+27.3), quironómidos-

coríxidos (+18.375) y cladóceros-coríxidos (+17.85). En tanto que las presas principales sin relación ocurrieron entre: coríxidos-copépodos (-17.325), diatomeas-coríxidos (-10.5) y coríxidos-peces (-9.45) (Tabla 27). Se clasificaron a las presas en dos series asociadas:

I: Diatomeas-->Copépodos-->Peces.

II: Huevos de Pez-->Cladóceros-->Hidracarinos-->Quironómidos-->Coríxidos-->Zigópteros.

Tabla 28. Valores de la variancia-covariancia de las presas de *P. alchichica* (valores de la variancia en la diagonal principal) (1 = Copepoda, 2 = Anfípoda, 3 = Culicidae, 4 = Chironomidae, 5 = Diatomea, 6 = Efemeroptera, 7 = Trichoptera, 8 = Zigoptera, 9 = Atherinidae, 10 = Corixidae, 11 = Hidracarinidae, 12 = Gasteropoda, 13 = Curculionidae).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	117	76.5	177	-207	6.12	63	62	-5.4	14	6.12	5.4	4.6	3.06
2	77	50	116	-135	4	41	41	-3.5	9.5	4	3.5	3	2
3	177	116	269	-313	9.28	95	47	-4	22	9.28	8.1	7	4.64
4	-206	-135	-313	364.5	-10	-110	-109	9.45	-26	-10	-9	-8	-5.4
5	6.12	4	9.28	-10.8	0.32	3.28	3.24	-0.3	0.76	0.32	0.28	0.24	0.16
6	62.7	41	95.1	-110	3.28	33.6	33.2	-2.8	7.8	3.28	2.9	2.5	1.64
7	62	40.5	47	-109	3.24	33.2	32.8	-2.8	7.7	3.24	2.8	2.4	1.62
8	-5	-3.5	-4.1	9.4	-0.3	-2.9	-2.8	0.24	-0.7	-0.28	-0.2	-0.2	-0.14
9	14	9.5	22	-25	0.76	7.79	7.7	-0.6	1.8	0.76	0.67	0.57	0.38
10	6	4	9.28	-10.8	0.32	3.28	3.2	-0.3	0.76	0.32	0.28	0.24	0.16
11	5	3.5	8.12	-9.45	0.28	2.87	2.8	-0.2	0.67	0.28	0.25	0.21	0.14
12	4.5	3	6.96	-8.1	0.24	2.46	2.4	-0.2	0.57	0.24	0.21	0.18	0.12
13	3	2	4.64	-5.4	0.16	1.64	1.6	-0.1	0.38	0.16	0.14	0.12	0.08

En *Poblana alchichica*, las fluctuaciones mayores de las presas entre los dos periodos del año (estratificación y mezcla del lago) sucedieron en: quironómidos (+364.5), culcídicos (+269.12) y copépodos (+117.045). Las presas asociadas principales fueron entre: copépodos-culcídicos (+177.48), anfípodoculcídicos (+116) y culcídicos-efemerópteros (+95.12). Mientras tanto, las principales presas sin relación fueron entre: culcídicos-quironómidos (-313.2), copépodos-quironómidos (-206.55) y anfípodoculcídicos (-135) (Tabla 28). Se obtuvieron dos series de presas relacionadas:

I: Diatomeas--> Copéodos--> Culcídidos--> Hidracarinos--> Curculiónidos--> Anfípodos--> Gasterópodos--> Tricópteros--> Coríxidos--> Efemerópteros--> Peces.

II: Quironómidos--> Zigópteros.

Se pudieron reconocer ciertas relaciones de presas asociadas y no asociadas durante los dos periodos, además de la variación de cada presa de una época a otra. Para *P. squamata* las presas más interrelacionadas fueron cladóceros con quironómidos, para *P. letholepis* fueron coríxidos con zigópteros, y para *P. alchichica* fueron copéodos con culcídidos. Esto sugiere una posible interdependencia de abundancias de las presas asociadas, más que una relación de competencia entre ellas. Estas interacciones son probablemente tróficas y representan las condiciones ambientales propicias para la abundancia de las presas asociadas, pero también de sitios específicos en donde se localizan ellas.

### **Factores determinísticos y estocásticos**

Se elaboraron dos hipótesis para comprobar si las presas de los peces cambiaron significativamente su nivel de importancia respectivo de un periodo principal de un año al otro, esto es, del periodo de estratificación al de circulación. Se aplicó una prueba de contingencia  $X^2$  con un nivel de resolución: Índice de importancia relativa (IIR).

Hipótesis nula ( $H_0$ ): Las presas de los peces no cambian significativamente en sus niveles respectivos de importancia entre los dos periodos principales del año. Si la  $X^2$  calculada es menor a la chi-cuadrado de tablas, se acepta  $H_0$ .

Hipótesis alternativa ( $H_1$ ): Las presas si cambian significativamente en sus niveles de importancia respectivos entre el periodo de estratificación y el de mezcla. Si la chi-cuadrada calculada es mayor a la  $X^2$  de tablas se puede aceptar  $H_1$ .

Tabla de contingencia  $X^2$  con I.I.R.

#### ***Poblana squamata***

$X^2$  calculada = 13.55

$X^2$  de tablas  $v = 9$   $\alpha 0.975 = 19.0$  (ensayo bilateral)

$\alpha 0.995 = 23.6$  (ensayo bilateral)

No se rechaza  $H_0$ . En el lago de Quechulac es posible que haya factores determinísticos o de equilibrio que propicie una continuidad en la abundancia de las presas principales de los peces, esto se pudo corroborar con la prueba de la  $X^2$  con la resolución del índice de importancia relativa de la abundancia de las presas.

*Poblana letholepis*

$X^2$  calculada = 12.48

$X^2$  de tablas  $v = 8$ ,  $\alpha 0.975 = 17.5$  (ensayo bilateral).

$\alpha 0.995 = 22.0$  (ensayo bilateral).

No se rechaza  $H_0$ . En el lago de La Preciosa existieron factores determinísticos o de equilibrio que influyeron sobre la abundancia de las presas de los peces.

*Poblana alchichica*

$X^2$  calculada = 57.12

$X^2$  de tablas  $v = 12$ ,  $\alpha 0.975 = 23.3$  (ensayo bilateral).

$\alpha 0.995 = 28.3$  (ensayo bilateral).

Se rechaza  $H_0$ . En el lago de Alchichica existieron factores estocásticos sobre la abundancia de las presas de los peces de acuerdo a la prueba aplicada del  $X^2$  con la resolución del índice de importancia relativa de las presas.

De acuerdo al IIR la comunidad de las presas de estos peces, cuya regulación es por procesos determinísticos que ocurren en hábitats constantes o de fluctuación regular o predecible como fue el caso del lago de Quechulac con *Poblana squamata* y en el lago de La Preciosa con *P. letholepis*. La coexistencia de estos sistemas biológicos es mantenida a través de algunos acontecimientos tales como: división activa de los recursos limitantes, depredación substancial sobre dominantes competitivos que previenen la extirpación de competidores inferiores, cadenas competitivas no lineales en que una especie simple no puede llegar a ser el dominante competitivo, entre otros hechos. En cambio, si las condiciones ambientales en los hábitats llegan a ser altamente impredecibles, esto guía a variaciones estocásticas o periódicas en la disponibilidad de recursos, que previenen la dominancia de la comunidad por competidores superiores, como es el caso del lago de Alchichica con *P. alchichica*. La coexistencia estocástica de las presas no es necesariamente promovida a través de procesos biológicos, como división de recursos y los organismos pueden tener modelos de utilización de los recursos extremadamente similares, fuera de incurrir en la exclusión competitiva (Grossman 1982).

### 3.6. DESARROLLO SEXUAL

#### *Estadios gonádicos en las especies*

***Poblana squamata***. Durante la circulación tardía del lago se observó que los peces presentaron seis estadios de desarrollo. Los peces más grandes comienzan su reproducción en un porcentaje bajo, mientras que la mayoría de los peces se encuentran en estadios de desarrollo y maduración, salvo los peces pequeños que aún se están diferenciando. La proporción sexual ♀/♂ fue de 2.48, notándose una mayor proporción de machos en las tallas menores, mientras que en las tallas grandes hay más hembras. Durante la estratificación temprana se observaron los siete estadios gonádicos de desarrollo. La mayoría de los peces están en el momento del desove y de reproducción y, los menos, en desarrollo o maduración. La proporción ♀/♂ fue de 1.25. En la estratificación media existe una proporción similar de organismos en cada uno de los siete estadios. La proporción ♀/♂ fue de 4.21, siendo la máxima de todos los periodos. Mientras que en la estratificación tardía se incrementó la proporción de peces hacia estadios de maduración, reproducción y desove. La proporción ♀/♂ fue de 3.37. Finalmente, en el periodo de circulación temprana sólo existieron organismos hasta el tercer estadio, es decir, han terminado las actividades reproductivas. La proporción ♀/♂ fue de 1.77 (Tabla 29).

***Poblana letholepis***. Durante el periodo de circulación tardía de La Preciosa, se observó que la mayoría de los peces se hallaban en estadios de desarrollo y maduración, salvo los peces pequeños que se encontraban en el de diferenciación y un porcentaje bajo de organismos grandes que mostraron estadios de reproducción y desove. La proporción sexual ♀/♂ calculada fue de 0.42. Durante la estratificación temprana, la mayoría de la población se halló en estadios reproductivos y de desove. La proporción ♀/♂ fue de 1.56. Mientras que en la estratificación intermedia, la proporción de cada uno de los estadios gonádicos entre la población fue similar. La proporción sexual ♀/♂ fue de 3.05. En la estratificación tardía predominan los estadios de desarrollo, maduración, reproducción y desove, principalmente, los dos últimos en los peces mayores. La proporción ♀/♂ fue de 2.0. Finalmente, durante la circulación temprana, sólo existieron peces con estadios de reposo y diferenciación. La proporción ♀/♂ fue de 1.58 (Tabla 30).

***Poblana alchichica***. Durante la circulación tardía se presentaron seis estadios de desarrollo gonádico, predominando los estadios de maduración, reproducción y desove, aunque también es alta la proporción de los estadios de desarrollo y diferenciación. La proporción ♀/♂ fue de 1.2. En el comienzo de la estratificación, se presentaron los siete estadios sexuales, variando la proporción de cada uno de ellos, predominando los de desarrollo en los peces medianos y los estadios reproductivos en los peces grandes. La proporción ♀/♂ fue de 2.6. Durante la estratificación intermedia se observaron estadios no diferenciados de desarrollo y de recuperación. La proporción sexual ♀/♂ fue de 2.1. En la estratificación tardía predominaron los estadios de desove, reproductivos, de maduración y un poco menos de desarrollo. La proporción sexual ♀/♂ fue de 3.3. Finalmente en la circulación temprana, sólo se observaron estadios no diferenciados y de reposo. La proporción sexual (♀/♂) en este periodo fue de 2.5 (Tabla 31).

Tabla 29. Proporción (%) de los estadios gonádicos de *P. squamata* durante los periodos principales del año.

PERIODO	SEXO	TALLA (mm)	ESTADIO REPRODUCTIVO (%)						
			I	II	III	IV	V	VI	VII
C. tardía	♀	21-30	40	60					
	♂		40	60					
	♀	31-40		10	90				
	♂				90	10			
	♀	41-50			35	40	15	10	
	♂				10	40	30	20	
	♀	51-70				35	40	25	
♂					20	40	40		
E. temprana	♀	11-30	85	15					
	♂		100						
	♀	31-40		5	10	10	20	55	
	♂				10	10	10	70	
	♀	41-50				10	10	75	5
	♂					15	10	75	
	♀	51-70						100	
	♂							90	10
♀	71-87						70	30	
E. intermedia	♀	11-30	80	20					
	♂		80	20					
	♀	31-40		20	20	50	10		
	♂			25	25	40	5	5	
	♀	41-50			25	10	30	35	
	♂				20	10	10	50	10
	♀	51-60			10	10	25	50	5
	♂					10	15	75	
♀	61-70				10	30	60		
♂					10	25	40	15	
E. tardía	♀	15-30	90	10					
	♂		100						
	♀	31-40		20	35	35	10		
	♂			20	20	30	30		
	♀	41-50			30	30	30	10	
	♂				20	40	15	25	
	♀	51-60				40	35	25	
	♂					30	10	60	
	♀	61-70				30	40	30	
	♂					30	20	50	
♀	71-81				30	40	30		
♂									
C. temprana	♀	11-30	100						
	♂		100						
	♀	31-40	20	80					
	♂		20	80					
	♀	41-50		30	70				
	♂			20	80				
	♀	51-70			100				
♂				100					

Tabla 30. Proporción (%) de estadios gonádicos de *P. letholepis* durante los principales periodos del año.

PERIODO	SEXO	TALLA (mm)	ESTADIO REPRODUCTIVO (%)							
			I	II	III	IV	V	VI	VII	
C. tardía	♀	26-30	100							
	♂		100							
	♀	31-40		20	70	10				
	♂				70	30				
	♀	41-50			40	40	20			
	♂				10	60	30			
	♀	51-60				30	60	10		
	♂					20	60	20		
♀	61-70				30	60	10			
♂					30	50	20			
E. temprana	♀	11-30	100							
	♂		100							
	♀	31-40		10	10	20	20	40		
	♂					10	20	70		
	♀	41-50				20	20	60		
	♂						10	90		
	♀	51-60					20	80		
	♂						10	90		
	♀	61-70					10	80	10	
	♂							100		
♀	71-76						90	10		
E. intermedia	♀	11-30	100							
	♂		100							
	♀	31-40		15	30	40	15			
	♂			15	20	30	35			
	♀	41-50			20	30	30	20		
	♂				20	30	20	30		
	♀	51-60				35	30	35		
	♂					35	20	45		
♀	61-70				30	45	20	5		
♂					20	30	50			
E. tardía	♀	11-30	90	10						
	♂		100							
	♀	31-40		15	35	30	20			
	♂			20	30	30	20			
	♀	41-50			30	20	15	20	15	
	♂				20	20	30	30		
	♀	51-60				20	40	30	10	
	♂					10	30	50	10	
♀	61-70				10	40	50			
♂						50	50			
C. temprana	♀	11-30	100							
	♂		100							
	♀	31-40	20	80						
	♂			100						
	♀	41-50			100					
	♂				100					
	♀	51-60			100					
	♂				100					
♀	61-70			90	10					
♂				90	10					

Tabla 31. Proporción (%) de los estadios gonádicos de *P. alchichica* durante los principales periodos del año.

PERIODO	SEXO	TALLA (mm)	ESTADIO REPRODUCTIVO (%)						
			I	II	III	IV	V	VI	VII
C. tardía	♀	15-30	60	40					
	♂		50	50					
	♀	31-40		40	40	20			
	♂			20	30	50			
	♀	41-50			10	30	30	30	
	♂				10	20	20	50	
	♀	51-60				10	40	50	
	♂					10	50	60	
♀	61-70					50	50		
♂						40	60		
E. temprana	♀	11-30	90	10					
	♂		100						
	♀	31-40		50	50				
	♂			60	40				
	♀	41-50		10	80	10			
	♂				80	20			
	♀	51-60					10	40	50
	♂					20	30	50	
♀	61-70				10	10	20	60	
♂						50	50		
E. intermedia	♀	18-30	100						
	♂		100						
	♀	31-40	10	90					
	♂		30	70					
	♀	41-50			60				40
	♂				50				50
♀	51-70			50	10			40	
♂				50				50	
E. tardía	♀	11-30	100						
	♂		100						
	♀	31-40		20	30	30	20		
	♂			20	25	30	25		
	♀	41-50			40	30	15	15	
	♂				30	35	20	15	
	♀	51-60				30	35	25	10
	♂					30	20	25	25
♀	61-70				20	40	30	10	
♂					20	30	30	20	
C. temprana	♀	11-30	100						
	♂		100						
	♀	31-40	10	90					
	♂			100					
	♀	41-50		20	80				
	♂				100				
	♀	51-60			90	10			
	♂				100				
♀	61-70			100					
♂				100					



En *P. squamata* y *P. letholepis* las poblaciones presentaron estadios reproductivos durante todo el periodo de estratificación, siendo el máximo al principio del periodo, mientras que a inicios del periodo de mezcla la reproducción ha terminado. Al finalizar este último periodo, la reproducción se reinicia en los ejemplares de tallas mayores.

En Quechulac y La Preciosa coinciden los máximos reproductivos con los periodos de máxima producción que se presenta en la estratificación temprana. En Alchichica el primer máximo reproductivo coincide con éste y el segundo máximo reproductivo, a finales de la estratificación, coincide con un florecimiento menor (el segundo). Los máximos reproductivos parecen estar en función a la disponibilidad de alimento.

En la población de *P. alchichica* la reproducción se presentó al principio y a fines del periodo de estratificación. A mediados del periodo de estratificación y a principios del de circulación no se encontraron estadios de desove (V Y VI). La reproducción reinició un poco antes que en las otras especies (a partir de principios de febrero, en una mayor proporción de ejemplares tanto de tallas mayores como de las intermedias). Se observó una maduración más avanzada en los machos que en las hembras, quizás eso influye en que los machos sean más pequeños que las hembras.

### **Fecundidad**

La fecundidad (F) calculada para *P. squamata* está representada por las siguientes ecuaciones:

$$\text{Talla-Huevos totales: } F = 12.31847 L^{2.8534}$$

$$\text{Talla-Huevos maduros: } F = 0.09160 L^{4.0684}$$

El número máximo de huevos contados fue de 5,222 en un pez de 76 mm, con 439 (8.41%) huevos maduros. Se observó un incremento en la proporción de huevos maduros conforme el pez aumenta de talla, estos valores varían desde 3.48% hasta 8.41% y, en promedio, se calculó un 6.14% de huevos maduros con respecto al total.

Las ecuaciones de fecundidad (F) para *P. letholepis* son las siguientes:

$$\text{Talla-Huevos totales: } F = 12.1457 L^{2.8562}$$

$$\text{Talla-Huevos maduros: } F = 0.08469 L^{4.1007}$$

El número máximo de huevos fue de 5,166 en un pez de 76 mm con 431 (8.34%) huevos maduros. Existe un aumento gradual en la proporción de los huevos maduros con respecto al total, conforme los peces aumentan de talla; los valores varían desde 3.52% hasta 8.34%, siendo el promedio de 6.07%.

Las ecuaciones de fecundidad (F) para *P. alchichica* son las siguientes:

$$\text{Talla-Huevos totales: } F = 5.8576 L^{3.1224}$$

$$\text{Talla-Huevos maduros: } F = 0.04361 L^{4.3298}$$

El número máximo de huevos contados fue de 2,423, en un pez de 7 cm, con 188 (7.76%) huevos maduros en el mismo. La proporción de huevos maduros/huevos totales varió desde 4.06% hasta 7.76%, aumentando esta proporción conforme los peces aumentaban de talla, siendo la media de 5.53%.

Se contabilizaron más huevos en *P. squamata* y menos en *P. alchichica* (diferencias significativas  $p < 0.05$ ); la fecundidad también fue más alta en *P. squamata* y la menor en *P. alchichica* (diferencias significativas  $p < 0.05$ ). (Fig. 29).

El porciento de huevos maduros fue superior en *P. squamata* y menor en *P. alchichica*. La fecundidad se puede considerar alta debido a que el volúmen de las gónadas desarrolladas por las hembras es considerablemente alto (21%). No obstante de que el porciento de huevos maduros es bajo, la puesta iteropárea permite un desove constante durante el periodo de estratificación. La menor fecundidad de *P. alchichica*, significativamente menor ( $p < 0.05$ ) a la de las otras especies, es debido probablemente a la incidencia parasitaria tan alta en esta especie. El parasitismo intenso influye determinadamente en la disminución de la fecundidad (Reichenbach 1980).

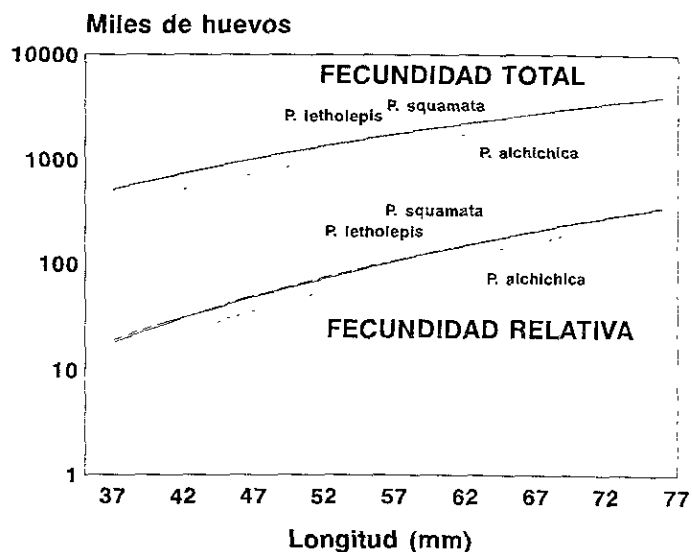


Fig. 29. Comparación de la fecundidad de las tres especies de *Poblana*.

El rendimiento reproductivo mayor de *P. squamata* se relacionó con la talla y edad del pez. Esta especie alcanzó mayores tallas y edad y esto casi siempre tiene que ver con una mayor fecundidad y fertilidad de la especie (Wooton 1991, Baltz 1990). La energía invertida en la reproducción tiene que ver tanto con la producción de tejido gonádico como con ciertas conductas. La talla de las gónadas es muy grande comparado con la talla corporal; el volumen total de huevos que un pez puede producir, está limitado por el espacio disponible en la cavidad corporal para acomodar los huevos justamente para desovar. Las hembras invierten más energía que los machos en la reproducción. El peso de la gónada en estadio de desove alcanzó hasta el 21% del peso total en las hembras y en los machos del 11%. En *C. grandocule* y en *C. chapalae* se registra un 23% del peso de la gónada en las hembras, esto significa una similitud alta entre las especies señalada y las de *Poblana*. La fecundidad y la talla del huevo está correlacionada negativamente, hay una relación entre fecundidad, provisión de alimento y densidad de población, además hay variaciones en la fecundidad entre especies cercanas y en la misma especie (Weatherley y Roger 1978).

La fecundidad en otras especies de atherinópsidos varía ampliamente. *C. estor* llega a poner de 15 a 20 mil huevos, *C. lucius* llega a poner de 5 a 7 mil huevos, *C. jordani* pone hasta 1,870 huevos y *C. grandocule* deposita de 800 a 1,200 huevos (Lizárraga 1981, Navarrete 1981, Rosas 1976). Las especies de *Poblana* presentan una fecundidad intermedia comparada con las especies anteriores, debido a que *Poblana* sólo llega a longitudes máximas de 8.7 cm, 7.6 cm y 7.0 cm, por los 40 cm de longitud y 300 gr de peso de *C. estor*.

#### Cambios entre los periodos y entre los sexos

Las actividades reproductivas de las tres poblaciones iniciaron durante la circulación tardía (febrero-marzo), que es cuando existen nutrientes disponibles después de la remineralización de la materia orgánica, y finalizaron al término de la estratificación tardía (septiembre), que es cuando se reduce la disponibilidad de

nutrimentos y, por lo tanto, de alimento. En *P. squamata* y *P. letholepis* se observó un desove en todos los meses del periodo señalado, en *P. alchichica* hay un cese de la actividad durante la estratificación intermedia (mayo-junio) coincidiendo con un parasitismo intenso.

La proporción sexual fue favorable a las hembras en todos los periodos en las tres especies, excepto durante la circulación tardía en *P. letholepis* (Tabla 32). La mayor proporción de hembras en *P. squamata* y *P. letholepis* ocurrió durante la estratificación intermedia y en *P. alchichica* durante la estratificación tardía. Las tallas mayores de los peces presentaron mayor proporción de hembras, las tallas medias de machos y las tallas menores proporciones similares. Solórzano (1961) presenta una proporción ♀/♂ de 1.5:1 para *C. bartoni*, Morelos y García (1985) una de 1.68:1 para la misma especie, Lizárraga (1981) una de 1.5:1 para *C. estor*, mientras que en las especies de *Poblana* la proporción ♀/♂ fue 2.6:1 en *P. squamata*, 1.7:1 en *P. letholepis* y 2.3:1 en *P. alchichica*, lo cual significa una ventaja poblacional ya que con la existencia de un mayor número de ♀ en la población será mayor probabilidad de que un mayor número de crías se recluten a la población, considerando que un ♂ pueda fertilizar los huevos de más de una ♀ (Pianka 1971). También es evidente que la proporción ♀/♂ es mayor durante la estratificación que en el de circulación, debido probablemente a que los machos presentan mortalidades mayores por ser más conspicuos, tanto en su colorido como en su conducta (perseguir a las hembras durante la época reproductiva). La proporción sexual ♀/♂ durante los periodos de estratificación y circulación, respectivamente, en los peces fue: en *P. squamata* : 3:1 y 2.2:1, en *P. letholepis*: 2.2:1 y 1:1, y en *P. alchichica*: 2.7:1 y 1.9:1. En la estratificación es más importante que esta proporción ♀/♂ se mantenga elevada porque es en este periodo en el que se realiza la reproducción, para cesar durante la circulación.

### **Tiempo de maduración**

El tiempo de maduración de las tres poblaciones de *Poblana* varió ligeramente. La edad de la primera puesta depende, en gran parte, tanto de la naturaleza del medio en que la población se desenvuelve como de la naturaleza de la población por sí misma (Williams 1975). En *P. squamata* la talla mínima de reproducción fue de 40 mm en ♂ y de 43 mm en ♀. En *P. letholepis* la talla fue de 38 mm en ♂ y 41 mm en ♀. En *P. alchichica* la talla fue de 37 mm en ♂ y 40 mm en ♀. Estas medidas correspondieron a tallas mínimas de maduración de las especies, lo cual significa que otros ejemplares pudieron haber madurado con posterioridad. Estas tallas representarían un periodo variable de tiempo, siendo aproximadamente de 8 a 11 meses. Estas tallas y tiempos mínimos de reproducción manifiestan una plasticidad debido a una respuesta del estrés en que inevitablemente se verán afectados en su historia de vida (Potts y Wootton 1984). Existen otras evidencias de que las tallas de reclutamiento de las ♀ son mayores a la de los ♂. Por ejemplo, en *Ch. bartoni* las tallas son para ♂ 6.5 cm, y para ♀ 7.5 cm (Solórzano 1961), en *Ch. attenuatum* son para ♂ 5.8 cm y para ♀ 6.3 cm (Morelos y García 1985), ambas especies del lago de Pátzcuaro, Mich. Flores (1991) registra para *P. letholepis* tallas de reclutamiento de 4.0 cm para ♂ y de 4.5 cm para ♀ siendo, en esta ocasión, de 3.8 y 4.1 cm, respectivamente, lo cual significa que el reclutamiento en las poblaciones de peces es variable de un año a otro (Krebs 1985). Diferencias que pueden considerarse como poco significativas pero que reflejan algunas condiciones del ambiente, principalmente, un mayor aporte energético y condiciones idóneas para su desarrollo. Esta medida

de reclutamiento es un parámetro fundamental para aplicarlo en determinaciones de las normas de protección para la especie.

### **Periodos de desove**

La época de desove fue amplia, desde marzo hasta septiembre en *P. letholepis* y *P. squamata* (siete meses), aunque los principales meses fueron de marzo a mayo y una secundaria de agosto a septiembre. En *P. alchichica* el principal periodo fue de febrero a abril y la secundaria de julio a septiembre, apareciendo un cese de mayo a junio, como se mencionó con anterioridad. Las tres especies produjeron más de un desove anual y su periodo de desove es extendido. Presentaron un flujo de nacimientos continuos, por lo tanto son desovadores fraccionales o iteropáreos de acuerdo a Baltz (1992). Por esta razón, su fecundidad es más difícil de estimar y aún más cuando hay una variación importante en el número de nacimientos (Parrish *et al.* 1986). La fertilidad es un mejor parámetro que la fecundidad porque calcula los huevos viables, pero es muy difícil de medir. Esta dificultad se incrementa en peces de puesta iteropárea porque existen diversos estadios de desarrollo en el ovario, dificultando la determinación de huevos inmaduros en la época de desove. En *Ch. chapalae* (Gallardo 1977) los periodos principales de desove van desde mediados de febrero a fines de mayo y en algunos lugares del lago de Chapala es hasta agosto el desove, muy semejante al periodo de desove de las tres especies de los lagos-cráter.

### **Desove y apareamiento**

La estructura social y el movimiento de los peces en los lagos está relacionada a la presencia de una zona litoral y a una zona pelágica (limnética). Como consecuencia de que la zona litoral está poco desarrollada en los tres lagos en donde viven los peces existe una distribución marcadamente saturada en algunas zonas. De acuerdo a la clasificación ecomorfológica de Balon (1984), estas especies podrían considerarse que no presentan cuidado parental y las larvas y jóvenes permanecen entre las plantas formando cardúmenes cerca de la zona litoral. Las tres especies de *Poblana* desovan sobre plantas acuáticas, migrando hacia esos sitios. La mortalidad de los machos es superior en parte porque presenta colores más llamativos y su conducta de perseguir a la hembra es más evidente durante los momentos de desove.

El número de filamentos interovulares variaron de 3 a 8 y son necesarios para que los huevos puedan adherirse a la vegetación u otro substrato. Las áreas de oviposición comprendieron principalmente, las zonas litorales (Fig. 3). La planta principal en donde desovaron los peces fue sobre *Potamogeton pectinatus*, que es un hidrófito que ocupa la zona mesolitoral hasta 10 m de profundidad en La Preciosa y 8 m en Quechulac, mientras que los peces de Alchichica desovaron predominantemente sobre *Ruppia maritima* que ocupa zonas de hasta 3 m de profundidad (Ramírez y Novelo 1984).

En Quechulac existe una mayor abundancia de vegetación en donde los peces pueden depositar sus huevos, esta es menor en La Preciosa, y más restringida aún en Alchichica, cuya distribución es, además, irregular. Probablemente esto influya en la viabilidad de los huevecillos, debido a que éstos no requieren aglutinarse, sino exponerse lo mejor posible para su mejor oxigenación. La supervivencia de las larvas también podrían verse afectada porque suelen permanecer entre la vegetación para protegerse y nutrirse.

Tabla 32. Proporción sexual de las tres especies de *Poblana* durante los periodos principales (C.Ta = Circulación tardía, E.Te = Estratificación temprana, E.In = Estratificación intermedia, E.Ta = Estratificación tardía, C.Te = Circulación temprana).

Spp.	TALLA (mm)	SEXO	PERIODO				
			C.Ta.	E.Te.	E.In.	E.Ta.	C.Te.
<i>Poblana squamata</i>	11-30	♀	64.5	52.6	85.7	80.0	51.1
		♂	35.2	47.4	14.3	20.0	48.9
	31-40	♀	69.2	9.4	17.6	66.7	15.2
		♂	30.8	90.6	82.4	33.3	84.8
	41-50	♀	91.8	57.4	68.9	48.6	66.4
		♂	8.2	42.6	31.1	51.4	33.6
	51-60	♀	60	93.0	98.5	90.2	99.2
		♂	40	7.0	1.5	9.8	0.8
	61-87	♀	95	98.1	95.0	96.7	99.0
		♂	5	1.9	5.0	3.3	1.0
	MEDIA	♀	71.3	56.6	80.8	77.1	63.9
		♂	28.3	44.4	19.2	22.9	36.1
		♀/♂	2.5	1.3	4.2	3.4	1.8
<i>Poblana letholepis</i>	11-30	♀	50.9	56.3	81.5	56.2	48.0
		♂	49.1	44.7	18.5	43.8	52.0
	31-40	♀	16.1	41.7	21.6	39.4	16.1
		♂	83.9	58.3	78.4	60.6	83.9
	41-50	♀	28.7	42.6	70.0	59.5	60.5
		♂	71.3	57.4	30.0	40.5	29.5
	51-60	♀	68.5	87.6	96.1	83.7	94.2
		♂	31.5	12.4	3.9	16.3	5.8
	61-76	♀	85.3	96.5	98.9	84.6	99.1
		♂	14.7	3.5	1.1	15.4	0.9
	MEDIA	♀	29.6	60.9	75.3	66.7	61.2
		♂	70.4	39.1	24.7	33.3	38.8
		♀/♂	0.4	1.6	3.0	2.0	1.6
<i>Poblana alchichica</i>	11-30	♀	36.5	45.0	56.5	60.2	58.5
		♂	63.5	55.0	43.5	39.8	41.5
	31-40	♀	32.8	32.8	27.9	24.5	27.4
		♂	67.2	67.2	72.1	75.5	72.6
	41-50	♀	58.5	80.3	58.9	81.0	77.2
		♂	41.5	19.7	41.1	19.0	22.8
	51-60	♀	68.3	94.4	93.0	94.4	90.2
		♂	31.7	5.6	7.0	5.6	9.8
	61-70	♀	98.0	97.0	98.6	97.5	97.0
		♂	2.0	3.0	1.4	2.5	3.0
	MEDIA	♀	55.4	71.9	60.7	76.5	71.2
		♂	45.6	28.1	29.3	23.5	28.8
		♀/♂	1.2	2.6	2.1	3.3	2.5

### 3.7. ESTRATEGIAS DE HISTORIAS DE VIDA

Las estrategias de la historia de vida se pudieron deducir comparando las características de estas especies con otras similares que habitan ambientes parecidos, como sugieren Roff (1981) y Baltz (1990). Las características de interés que se incluyeron fueron: edad y longitud de la primera reproducción, ciclo de vida reproductivo y valores de fecundidad, longevidad, mortalidad y crecimiento.

Las tres especies de *Poblana* tienen una fecundidad comparativamente alta, esto les capacita para hacer ajustes genéticos rápidos a cambios ambientales, porque aún con las altas tasas de mortalidad, las larvas que mueren no son enteramente al azar, los supervivientes tienen probablemente más aptitudes en las condiciones particulares ambientales locales. Los peces podrían ser capaces de ajustarse rápidamente a los cambios ambientales. La iteroparidad en estas especies puede reflejar condiciones ambientales impredecibles, esto no significa que todos los jóvenes sobrevivirán, sino que tienen mayores oportunidades de conseguirlo en un periodo de tiempo más largo (Williams 1975).

Las propiedades intrínsecas de los peces como es el alto poder reproductivo lleva ventaja sobre la complejidad extrínseca por colonización sucesiva de muchos hábitats y el aumento de la diversificación con respecto a un bajo potencial reproductivo (Marzluff y Dial 1991). Estos autores sugieren que los caracteres intrínsecos, como el periodo de generación corto, incrementa la diversidad porque promueve la especiación y

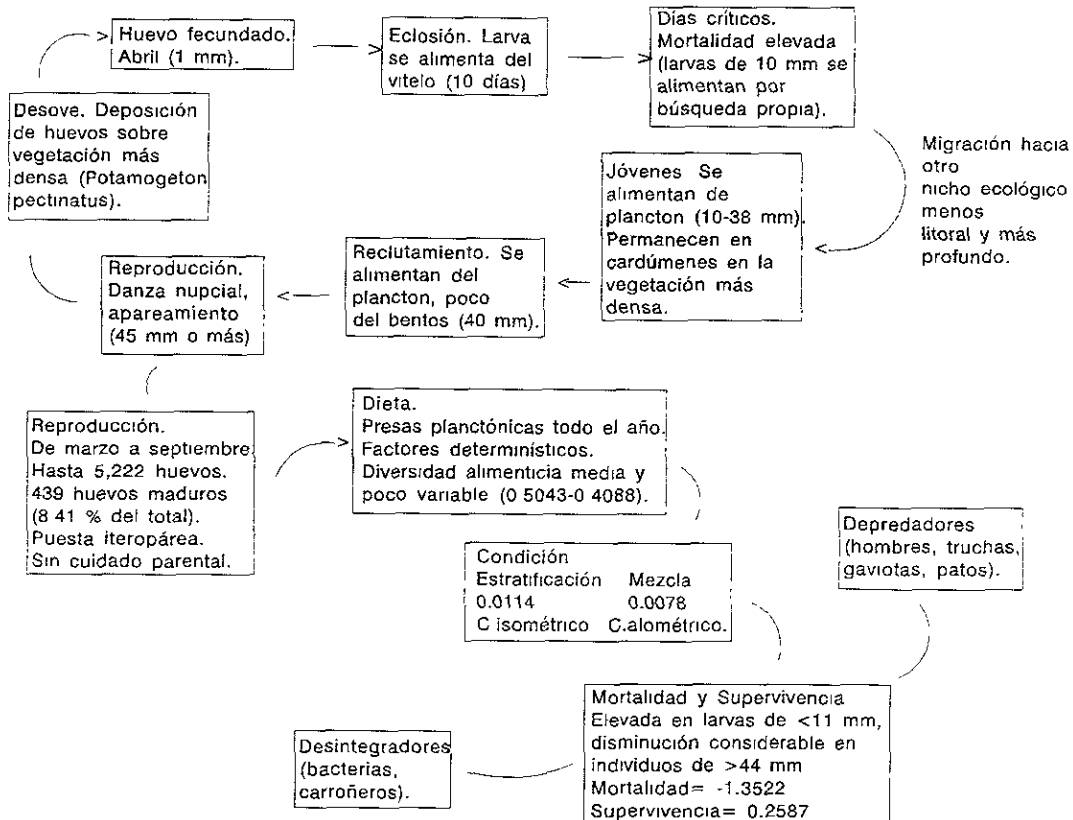


Fig. 30. Eventos principales en el ciclo de vida de *Poblana squamata*.

reduce la extinción, en tanto que los factores extrínsecos, como la disponibilidad de recursos y la complejidad ambiental y variabilidad, pueden tener una influencia secundaria sobre la diversidad incrementando la especiación o disminuyéndola para los taxa con periodos de generación cortos.

Existe una sincronización entre la época de reproducción de los peces con el aumento del fotoperiodo. Las implicaciones ecológicas de este incremento permite un aumento en la abundancia del plancton que es la base de la trama trófica, por lo tanto, hay mayor disponibilidad de alimento para los peces.

La estructura de la población tendería a agruparse en cardúmenes en la zona pelágica para contrarrestar la depredación e incrementar la eficiencia en la búsqueda de recursos, lo que conduciría probablemente a una mayor uniformidad de las características de los peces. La proporción producción/biomasa es alta porque se especializan en usar alimentos a bajos niveles tróficos, además de no presentar mucha competencia por espacio (Lowe-McConnell 1977).

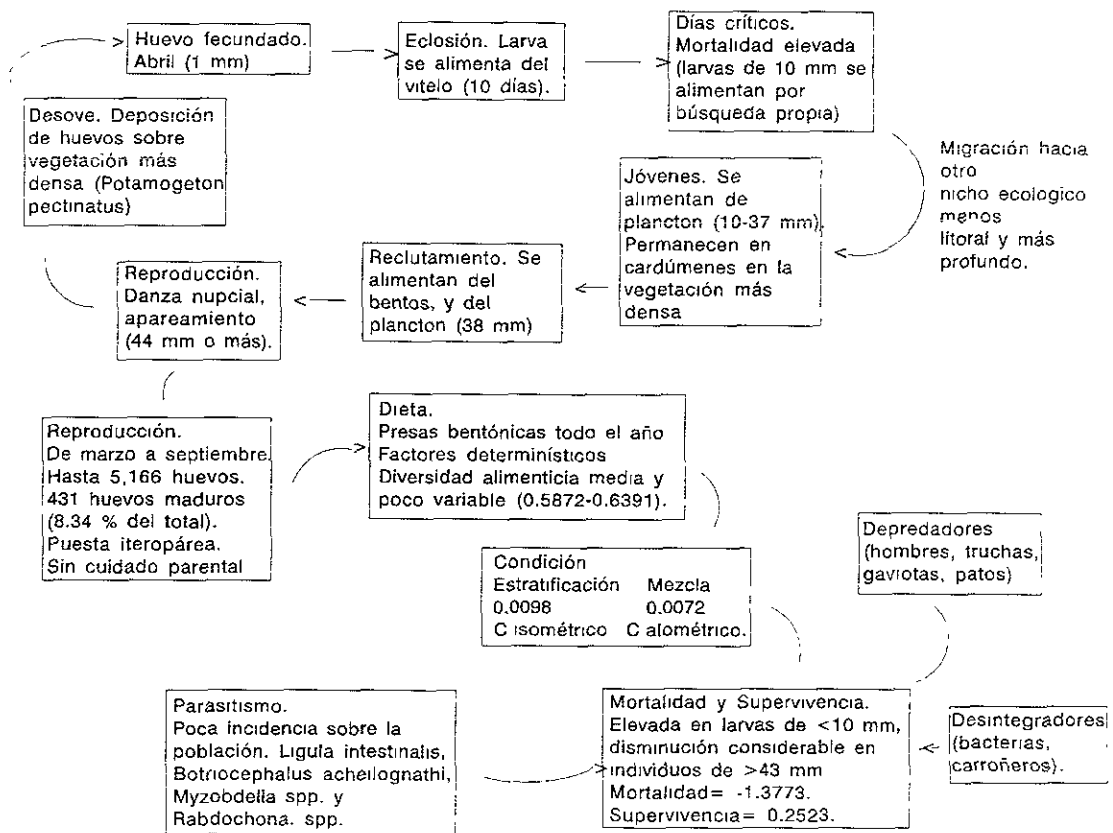


Fig. 31. Eventos principales en el ciclo de vida de *Poblana letholepis*.

Los eventos principales en el ciclo de vida de las tres especies de *Poblana* de los lagos-cráter se presentan en las Figs. 30, 31 y 32.

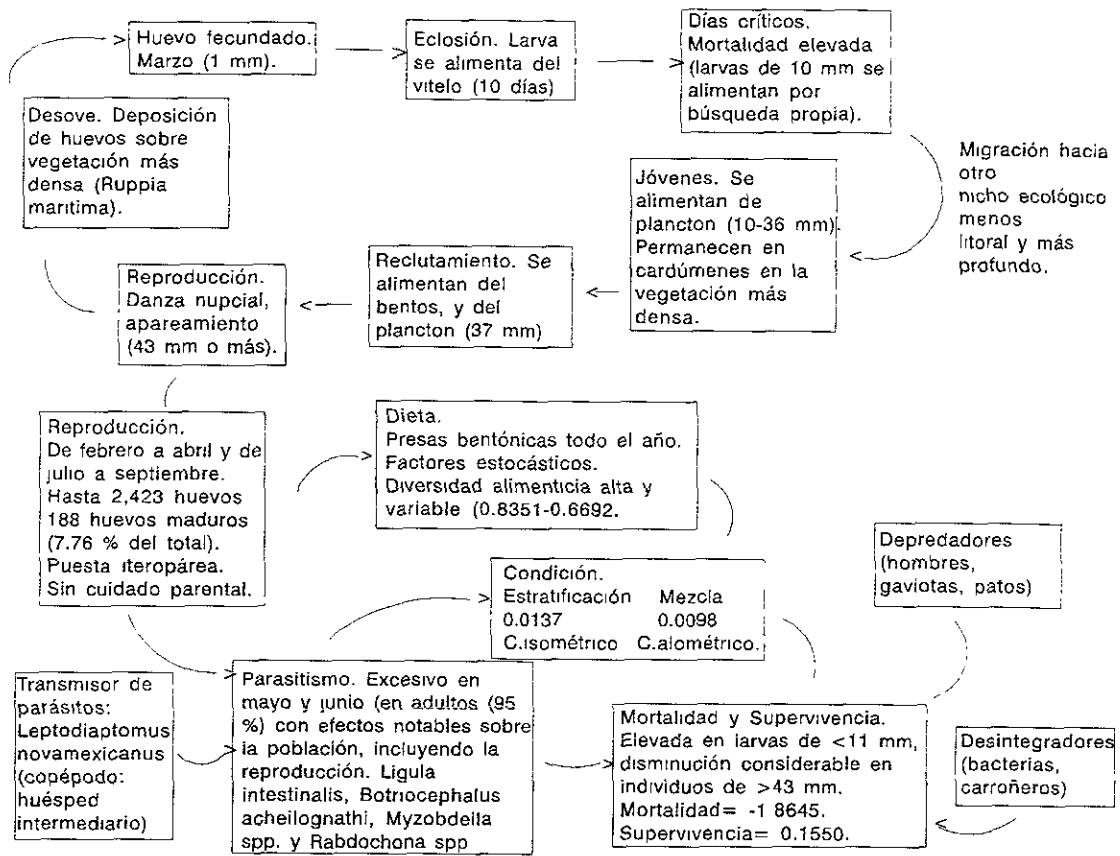


Fig. 32. Eventos principales en el ciclo de vida de *Poblana alchichica*.



### 3.8. MORTALIDAD Y SUPERVIVENCIA

#### *Coefficientes*

#### *Poblana squamata*

La mortalidad total para la especie se presenta en la Tabla 33. Se calculó una mortalidad (Z) de -1.3522 y  $N_t = 18,985 e^{-1.3522(t_0)}$ . La supervivencia calculada (S) fue de 0.2587.

Tabla 33. Mortalidad total de *P. squamata* aplicando las clases de edad obtenidas indirectamente.

CLASE DE EDAD	FRECUENCIA	NUMERO DE PECES
I	2256	4911
II	1064	1270
III	496	329
IV	251	85
V	73	22
VI	1	6

#### *Poblana letholepis*

La mortalidad de esta especie se presenta en la Tabla 34. Se calculó una mortalidad (Z) de -1.3773 y  $N_t = 7,166 e^{-1.3773(t_0)}$ . Se calculó una supervivencia (S) de 0.2523.

Tabla 34. Mortalidad total de *P. letholepis* obtenida a partir de las clases de edad indirectas.

CLASE DE EDAD	FRECUENCIA	NUMERO DE PECES
I	2988	1808
II	261	456
III	85	115
IV	38	29
V	8	7

#### *Poblana alchichica*

La mortalidad de esta especie se presenta en la Tabla 35. Se calculó una mortalidad de (Z) de -1.8645 y  $N_t = 62,812 e^{-1.8645(t_0)}$ . Se calculó una supervivencia (S) de 0.1550.

Tabla 35. Mortalidad total de *P. alchichica* usando las clases de edad obtenidas indirectamente.

CLASE DE EDAD	FRECUENCIA	NUMERO DE PECES
I	12350	9734
II	1345	1509
III	144	234
IV	52	36

### Diferencias interespecíficas

La mortalidad fue mayor en *P. alchichica* y menor en *P. squamata*; ésta última muy similar a la de *P. letholepis*. Por lo anterior, la mayor supervivencia se presentó en *P. squamata* (25.87%) y la menor supervivencia en *P. alchichica* (15.50%) con diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre *P. alchichica* y las otras dos especies (Fig. 33).

Es importante destacar que en *P. squamata* no se detectaron parásitos, se observó la longitud máxima (8.62 cm), la mayor fecundidad, así como la menor diversidad en su dieta; algunos de estos factores pueden estar relacionados con la mayor supervivencia de la especie. El caso contrario ocurrió en *P. alchichica*.

En las tres especies se identificaron una serie de correlaciones entre los parámetros estudiados. Una de ellas fue que la tasa de fecundidad está inversamente relacionada a la supervivencia. Estos peces con fecundidades elevadas, tienen tasas de mortalidad muy altas.

Otra correlación fue que el tamaño pequeño de sus huevos (< 1 mm) determina una mayor mortalidad, tal como es mencionado por Weatherley y Roger (1978).

### Diferencias ontogenéticas

Las mortalidades mayores ocurrieron en los primeros estadios de desarrollo de los peces. La probabilidad de sobrevivencia de una larva es muy baja debido a que existen factores que las hacen más vulnerables. Entre estos, quizás el factor principal sea la falta de comida cuando la larva empieza a depender de comida externa (ya no depende del saco vitelino), porque es un período crítico que los hace más vulnerables a la depredación,

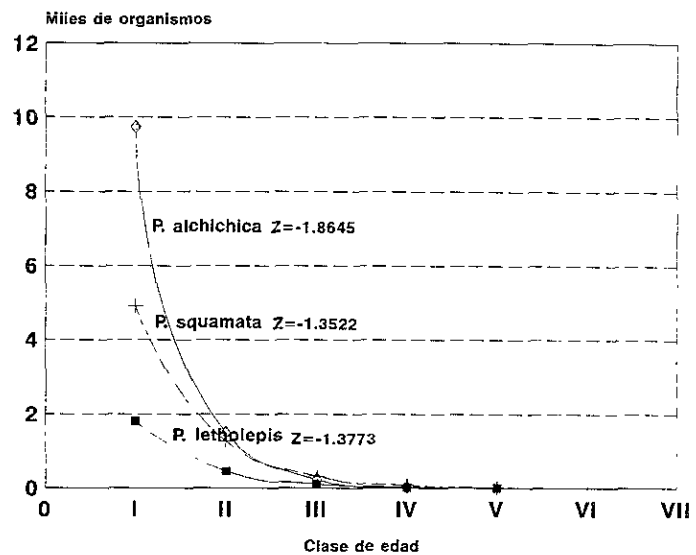


Fig. 33. Comparación de la mortalidad total de las tres especies de *Poblana*.

enfermedades, parasitismo y a los factores abióticos (Kamler 1992).

Dabrowsi (1975 en Kamler 1992) hace referencia a que las densidades de zooplancton en cuerpos dulceacuícolas son frecuentemente mucho más bajas de las necesarias para proporcionar los gastos de mantenimiento de las larvas; es por ello que la disponibilidad de comida durante el periodo larvario es un factor clave para su sobrevivencia. Hussain (1981 en Kamler 1992) considera que también existe una alta mortalidad de larvas por la ingestión de pequeñas burbujas de aire cuando abren la boca.

### 3.9. PARASITISMO

#### *Incidencia en las especies*

##### *Poblana squamata*

En esta especie no se localizaron ni ecto ni endoparásitos en ninguno de los periodos estudiados. La población presenta una salud buena y el ambiente no proporciona, aparentemente, elementos patógenos a los peces.

##### *Poblana letholepis*

Los parásitos (ecto y endoparásitos) identificados corresponden a la Clase Cestoda (la forma adulta de *Bothriocephalus acheilognathi*), la Clase Hirudinea (la forma adulta de *Myzobdella* sp.) y la Clase Nematoda (la forma adulta de *Rabdochona* sp.).

Los céstodos se localizaron en el aparato digestivo de los peces. La incidencia parasitaria es variable en intensidad y constante en presencia en las distintas tallas a partir de los 30 mm de longitud. La mayor incidencia de céstodos se encontró en un organismo de 72 mm (10 larvas y 7 adultos). Se identificaron un gran número de huevos del céstodo en el intestino del pez (hasta 145). Se presentó este tipo de parásito en todos los periodos estudiados (Tabla 36).

Tabla 36. Incidencia parasitaria (%) en *P. letholepis* durante los principales periodos (C.Ta= Circulación tardía, E.Te= Estratificación temprana, E.In= Estratificación intermedia, E.Ta= Estratificación tardía, C.Te= Circulación temprana).

TALLA (mm)	C.Ta	E.Te	E.In	E.Ta	C.Te
11-30	6.5	7.5	4.5	10	2
31-45	19.5	35	47	32.5	15
46-60	37	40	55	42.5	21
61-76	42.5	42.5	80	80	45
<b>MEDIA</b>	<b>27.3</b>	<b>37.5</b>	<b>59</b>	<b>52</b>	<b>23</b>

Los nemátodos se alojaron en el aparato digestivo de los peces. Comprendieron el 8.33% de los casos analizados. La incidencia parasitaria sobre los peces es más bien baja. En el 95% de los casos sólo se encuentra un ejemplar por pez y en el 5% dos organismos por pez. Se identificaron distintos estadios de desarrollo de las larvas, además de los adultos.

*Myzobdella* se encontró en el 2.5% de los casos, durante abril y mayo. Es un ectoparásito que se le localizó en la piel de los peces.

### *Poblana alchichica*

Los parásitos identificados de esta especie corresponden a la Clase Cestoda (el plerocercioide de *Ligula intestinalis*, y la forma adulta de *Bothriocephalus acheilognathi*), la Clase Hirudinea (la forma adulta de *Myzobdella* sp.) y la Clase Nematoda (la forma adulta de *Rabdochona* sp.). Los plerocercoides de *Ligula intestinalis* parasitaron la cavidad abdominal de los peces. La talla de las larvas es variable. Existe una correlación positiva entre la talla del pez y la del parásito (Fig. 34).

La intensidad parasitaria es poco variable; en la mayoría de los peces se identificó un parásito por pez, en pocos casos se identificaron dos o hasta tres parásitos por pez. En todos los meses se localizaron este tipo de organismos. Sin embargo, es notorio el hecho de que el índice de parasitismo en el mes de mayo, que alcanza cerca del 100% en peces mayores de los 36 mm. Esta incidencia parasitaria coincide con el florecimiento de copépodos (*Leptodiptomus novamexicanus*) en mayo, quiénes son la presa principal en esta temporada para los peces. Los copépodos son los huéspedes intermediarios en el ciclo de vida de estos cestodos, mientras que las aves (residentes como gaviotas o las migradoras como patos) serían los huéspedes finales de los parásitos. Este parásito ha sido

identificado también en *C. chapalae*, *C. estor* y *C. e. copandaro* (Ramírez 1963). El agente transmisor en esos lugares es otro copépodo diaptómido (*Diaptomus* sp.) y el huésped final son aves de diferentes especies. Esto sugiere que el lago-cráter de Alchichica presenta condiciones favorables para el establecimiento del parásito.

*Bothriocephalus acheilognathi* se alojó en el aparato digestivo. Estos parásitos comprendieron el 4.44% del total de casos de parasitismo, localizándose sólo en el mes de mayo. La intensidad parasitaria es muy variable; en algunos peces se identificó un sólo parásito y, en casos extremos, se localizaron hasta 18 cestodos en un pez de 43 mm, abarcando los distintos estadios de desarrollo del parásito (desde larva hasta adulto). Incluyendo a los huevos de estos parásitos, se encuentran cifras altísimas en el interior de los peces (hasta 120 huevos de cestodos en un pez).

Los nemátodos se localizaron en el aparato digestivo de los peces. Comprendieron el 6.67% del total

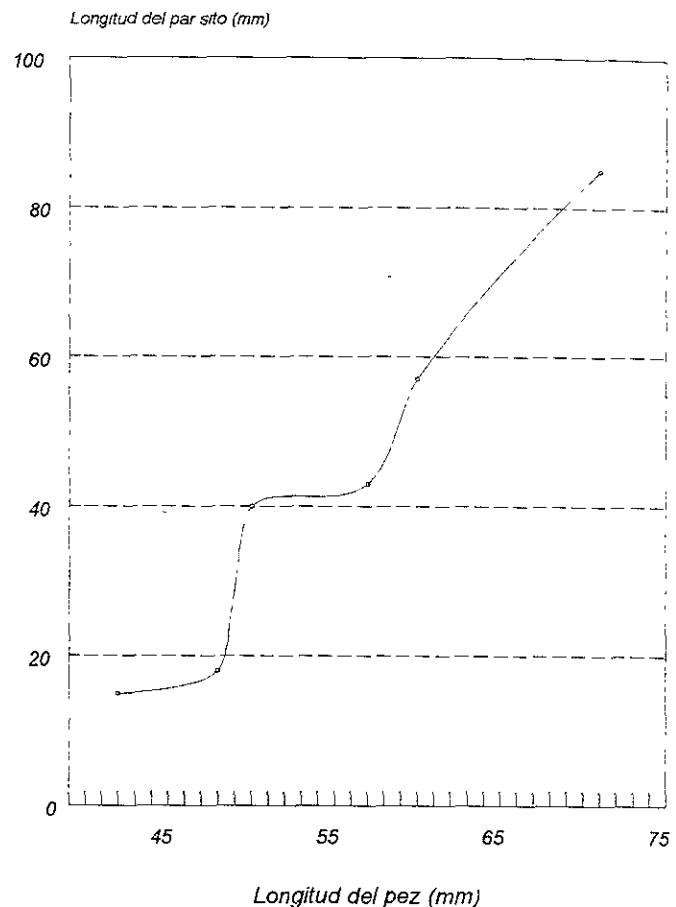


Fig. 34 Relación entre la talla de los parásitos con la longitud patrón de *Poblana alchichica*.

de casos de parasitismo. Se identificaron nemátodos en los meses de mayo y junio. Prácticamente se localizaron en todas las tallas del pez a partir de los 30 mm y desde los diferentes estadios de desarrollo desde las larvas hasta la fase adulta. La intensidad parasitaria es poco variable, cuantificándose hasta 3 nemátodos por pez (Tabla 37).

Tabla 37. Incidencia parasitaria (%) en *P. alchichica* durante los periodos principales (C.Ta= Circulación tardía, E.Te= Estratificación temprana, E.In= Estratificación intermedia, E.Ta= Estratificación tardía, C.Te= Circulación temprana).

TALLA (mm)	C.Ta	E.Te	Mayo	E.In	E.Ta	C.Te
11-30	0	0	7.5	0	5	0
31-45	7.5	12.5	88	15	40	10
46-60	25	20	96	35	70	20
61-71	30	25	100	40	100	25
<b>MEDIA</b>	<b>10</b>	<b>12.5</b>	<b>95</b>	<b>33</b>	<b>66</b>	<b>18</b>

*Myzobdella* se localizó en la piel y en las agallas, comprendió el 3.4 % del total de casos de parasitismo. Sólo se identificaron en el mes de abril, principalmente en peces de tallas medias y grandes. La intensidad parasitaria fue de 1 a 2 parásitos por pez.

#### **Fluctuaciones temporales y ontogenéticas**

El parasitismo varió a lo largo del tiempo. La incidencia menor ocurrió durante la circulación tardía en *P. alchichica* y en la circulación temprana en *P. letholepis*. En *P. letholepis* la incidencia mayor fue durante la estratificación intermedia y para *P. alchichica* en mayo (estratificación temprana), como ya se mencionó con antelación. Está claro que la incidencia parasitaria mayor durante estos meses tiene que ver con el ciclo de vida de los parásitos, quienes invaden a los peces de muchas maneras (la principal como larvas infectivas dentro de copépodos que actúan como primeros hospederos intermedios). Se detectó una clara tendencia de incremento en la incidencia parasitaria para los peces más grandes. Los parásitos se van desarrollando progresivamente en los peces, incrementando los daños en los mismos. Los peces menores se ven menos afectados debido a que están en un nicho diferente al de los adultos, además de que los parásitos no ocasionan daños severos en poco tiempo como una estrategia de supervivencia, sino que lo hacen a un plazo mayor, cuando pueden ocasionar enfermedades, daños graves o inclusive la muerte.

#### **Parasitismo-Condición**

Se aprecia cierta relación entre la incidencia parasitaria y la condición del pez. Cuando se relacionó la condición con el peso total y el parasitismo, este último podría formar parte de la condición, sin embargo, la relación entre la condición con peso eviscerado y el parasitismo mostró que los parásitos pueden ocultar el peso

real, más aún cuando se llega a niveles críticos como fue el mes de mayo en *P. alchichica*. Esto es, el peso de los parásitos es significativo en algunos peces. El peso de los parásitos llegó a comprender hasta el 40 % del peso total. La transferencia energética del pez al parásito es elevada, las implicaciones en la biología de los

peces se ve afectada en un grado alto, principalmente en su desarrollo sexual, crecimiento, condición eviscerada, mortalidad y supervivencia (Fig. 35).

Las variaciones periódicas de *Ligula intestinalis* se pueden relacionar a que los huéspedes finales de los parásitos son aves y los primeros hospedadores son varias especies de copépodos (Reichenbach 1980), por lo cual la abundancia de los parásitos sobre los peces depende de la abundancia de copépodos, quienes son la presa principal durante la estratificación temprana para *P. alchichica*.

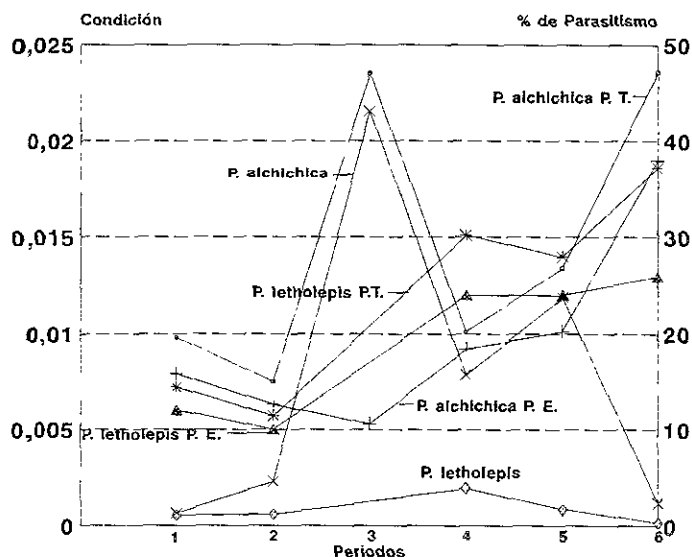


Fig. 35. Variación temporal del factor de condición con relación a la incidencia parasitaria de *P. letholepis* y *P. alchichica*.

#### Efectos del Parasitismo

Indudablemente los efectos más graves lo produjeron los plerocercoides de *Ligula intestinalis*. Los parásitos causaron principalmente, lesiones hasta en la musculatura del intestino de los peces, a pesar de que *Ligula intestinalis* vive en la cavidad del cuerpo de los peces. Estos síntomas pueden indicar que el parásito es una causa crónica de mortalidad; sin embargo, con frecuencia, los efectos de los patógenos únicamente llegan a ser evidentes cuando causan lesiones visibles como las de la piel provocando una úlcera necrótica (Roberts 1989). Si el parásito no causa directamente la muerte del pez, si hace al pez menos apto para sobrevivir en condiciones ambientales desfavorables (Walked y Meakins 1970).

Los peces enfermos son más vulnerables a la depredación porque el pez nada erráticamente o tiene lesiones en la piel más conspicuas que lo hace más evidente a los depredadores como las aves, quienes son los huéspedes finales del parásito (Giles 1987). De hecho, ésta es la estrategia del parásito para completar su ciclo de vida. Los peces infectados pueden morir o pueden debilitarse de acuerdo a la gravedad en que se encuentren. Esta debilidad puede incrementar el riesgo de depredación o una reducción en la capacidad para competir efectivamente (Roberts 1989).

Los plerocercoides de *Ligula intestinalis* presentes en gran cantidad en *Poblana alchichica* durante mayo y junio, probablemente inhibieron la maduración sexual de los peces por interferencia del control hormonal de reproducción, como ha sido registrado para ciprínidos por Kerr (1948) y Reichenbach (1980). Asimismo, la menor fecundidad de *P. alchichica* pudo deberse a la presencia de plerocercoides de *Ligula intestinalis* en la población. El parásito inhibe el desarrollo de huevos maduros y, cuando una hembra está parasitada, gran parte de la energía consumida por el pez es aprovechada por el parásito, no permitiendo que recursos energéticos

suficientes sean dirigidos a los ovarios (Meakins 1974) o, incluso, provocan la castración (Reichenbach 1980).

### **Recomendaciones**

El género *Poblana* mantiene una área de distribución limitada a tres lagos-cráter (de dimensiones pequeñas) y el lago de Almoloya, Puebla. Las especies de *Poblana* figuran en la lista del CITES bajo el estatus de AMENAZADAS (A+). Adicionalmente, el aumento en la demanda de agua por parte de las poblaciones humanas aledañas a los lagos y el que la Cuenca de la Oriental se encuentra en una zona semiárida (existe una mayor evaporación de agua que una precipitación) pone en riesgo la permanencia de estos de ecosistemas. La conservación de estos es una labor difícil porque lleva implícito el resolver la problemática socio-económica de la región, eminentemente agrícola. Es por ello que se requiere que la zona sea declarada como reserva de la biósfera por contener un alto grado de endemismo, no sólo de peces, sino también de anfibios e invertebrados. Esta alternativa debería tomar en consideración a las poblaciones locales para que pudieran llevar al cabo un manejo de bajo impacto sobre los recursos. Finalmente, sería conveniente ampliar la distribución del género para prevenir cualquier posible desastre en los lagos-cráter, además de realizar estudios sobre el impacto de la introducción de especies exóticas (truchas, carpas) sobre la biota de los lagos-cráter.



#### 4. CONCLUSIONES

1. La aplicación de algunos métodos fenéticos (cúmulos y ordenación) sobre los diecisiete caracteres morfológicos y merísticos más empleados por los expertos taxonómicos de atherinópsidos, mostraron un agrupamiento consistente a nivel genérico de los tres géneros (*Atherinella*, *Chirostoma*, *Poblana*) de esta familia de peces de aguas continentales de México.
2. Los análisis de cúmulos (distancia euclideana y métrica de manhattan) mostraron una agrupación clara de *Atherinella* separada del grupo *Chirostoma-Poblana*, y en especial de las especies de *Poblana* de los lagos-cráter de Puebla.
3. Los análisis de ordenación (coordenadas principales y componentes principales) representaron las relaciones espaciales entre las especies de atherinópsidos. Las relaciones axiales mostraron claramente el agrupamiento de las especies de *Atherinella*, mientras que las especies de *Chirostoma* mostraron una mayor dispersión.
4. Los análisis fenéticos mostraron una mayor disimilitud entre *Poblana* y *Atherinella*, y una menor entre *Poblana* y *Chirostoma*. Estas relaciones concuerdan con las teorías biogeográficas de Bussing (1985) y Miller y Smith (1986) sobre la existencia de dos ancestros distintos para cada uno de los dos grupos (*Poblana-Chirostoma* y *Atherinella*).
5. La aplicación de métodos alternativos para calcular las edades de los peces, permitió reconocer intervalos de edad de diferente resolución. Las edades identificadas a partir del método de Cassie representaron intervalos de aproximadamente seis meses, en tanto que las edades identificadas con el método directo (escamas) representaron intervalos anuales. Ambas metodologías son complementarias y proveen un reforzamiento a los resultados de edad.
6. El crecimiento de los peces presentó variación entre los sexos y entre las especies. Las hembras desarrollaron longitudes y pesos mayores a los machos. La tasa de crecimiento (k) fue mayor en las hembras que en los machos debido probablemente a que los machos tienden a madurar sexualmente antes que las hembras por lo que gran parte de sus insumos energéticos se incorporan al desarrollo de sus gónadas. *P. squamata* presentó mayor longevidad y por lo tanto, alcanzó un mayor crecimiento, mientras que *P. alchichica* alcanzó la menor longevidad y el menor crecimiento, *P. letholepis* presentó una longevidad y un crecimiento intermedio respecto a las dos especies anteriores. La tasa de crecimiento (k) fue mayor en *P. alchichica* debido a que vive menos tiempo que *P. letholepis* y ésta a su vez menos que *P. squamata*. Estas tasas de crecimiento estuvieron directamente relacionadas con su tasa de mortalidad.
7. Los valores de la  $\emptyset$  de Munro fueron muy similares entre las especies estudiadas. Estos valores tuvieron una similaridad con algunas especies de *Chirostoma* quienes auxiliaron en la validación de los modelos propuestos. Para los dos géneros se calculó una  $\emptyset$  de Munro promedio de 3.45.
8. La relación longitud-peso permitió identificar un factor de condición (robustez) mayor en los peces durante el periodo de estratificación de los lagos-cráter, porque propició una mayor disponibilidad de presas para los peces. *P. alchichica* presentó el factor de condición más elevado, enseguida de *P. squamata* y de *P. letholepis*. Existieron diferencias no significativas entre los sexos del factor de condición y éste se puede considerar bajo con respecto a otro tipo de peces. El tipo de crecimiento desarrollado por los peces fue isométrico durante la estratificación y circulación de los lagos-cráter.
9. *Poblana squamata* es un consumidor secundario preferentemente del zooplancton. Su dieta varió significativamente en el número de presas, del período de estratificación al de mezcla (11 y 4, respectivamente). Sin embargo, su diversidad de presas varió poco (0.5043 y 0.4088) y puede considerarse como una diversidad media. La especie presentó selectividad alta sobre las presas bentónicas durante el período de mezcla del lago (+0.9075) y no selectividad sobre presas bentónicas en el período de estratificación (-0.8424). El lago-cráter de Quechulac presentó factores determinísticos que propiciaron una continuidad en la abundancia de las presas principales de los peces, esto significa que es un ecosistema que presenta una fluctuación regular o predecible.

10. *P. letholepis* es un depredador secundario con preferencia al bentos. Su dieta no varió significativamente en el número de presas, del período de estratificación al de circulación (9 y 8, respectivamente). La diversidad de las presas consumidas varió poco (0.5872 y 0.6391) y se puede considerar como una diversidad media. La especie presentó una selectividad alta sobre presas bentónicas en el período de estratificación (0.6952) y en el de circulación (0.7041). El lago-cráter La Preciosa presentó factores determinísticos o de equilibrio que permitieron una continuidad en la abundancia de las presas principales de los peces, esto representa que el lago-cráter es un ecosistema que tiene una fluctuación regular o predecible.
11. *P. alchichica* es un depredador secundario con preferencia al bentos. Su dieta varió significativamente en el número de presas del período de estratificación al de mezcla (14 y 6, respectivamente). La diversidad de las presas varió significativamente en los dos períodos, mientras que en el período de estratificación fue elevada (0.8351), en el período de circulación fue media (0.6692). Esta especie presentó una selectividad baja sobre las presas bentónicas, tanto durante el periodo de estratificación (0.3411) como en el periodo de circulación (0.2215). El lago-cráter de Alchichica presentó una variación estocástica o periódica, que propició un cambio significativo sobre la abundancia de las presa principales de los peces, esto significa que el lago-cráter es un ecosistema que tiene una fluctuación impredecible o periódica.
12. Las tres especies de peces son organismos eurípagos, lo que les proporciona ventajas porque tienen presas potenciales todo el año, respondiendo favorablemente a los cambios en la variación de las presas.
13. *P. squamata* se reproduce desde marzo hasta septiembre, con un máximo de desove en marzo y abril. Su modelo de fecundidad está representado por:  $F = 12.31847 L^{2.8534}$  hasta con un 8.41% de huevos maduros. La proporción sexual fue favorable a las hembras durante todo el año, sin embargo se incrementó ésta durante el periodo de estratificación media del lago-cráter. La edad de reclutamiento de los peces fue a los 40 mm en los machos y de 43 mm en las hembras.
14. *P. letholepis* presenta un período de reproducción que abarca desde marzo hasta septiembre, con un máximo de desove en marzo y abril. Su modelo de fecundidad está descrito por:  $F = 12.1457 L^{2.8562}$  hasta con un 8.34% de los huevos maduros. La proporción sexual favoreció a las hembras durante todo el año, excepto durante la circulación tardía que fue mayor para los machos. La edad de reclutamiento de los peces fue a los 38 mm en machos y a los 41 mm en las hembras.
15. *P. alchichica* se reproduce de febrero a abril y de julio a septiembre, con un máximo de desove en marzo. El modelo de fecundidad está determinado por:  $F = 5.8576 L^{3.1224}$  hasta con un 7.76% de los huevos maduros. La proporción sexual fue favorable a las hembras durante todo el año. La edad de reclutamiento de los peces fue a los 37 m en los machos y a los 40 mm en las hembras.
16. Las tres especies de peces presentan desove fraccional o iteropáreo, sin cuidado parental; así mismo, existe una sincronización entre la época de reproducción de los peces con el aumento del fotoperiodo.
17. La mortalidad de los peces fué alta. Los modelos son: *P. squamata*:  $Z = -1.3522$ ;  $S = 0.2587$ . *P. letholepis*:  $Z = -1.3773$ ;  $S = 0.2523$ . *P. alchichica*:  $Z = -1.8645$ ;  $S = 0.1550$ .
18. *P. squamata* no presenta parásitos por lo que se puede considerar que la población íctica presentó una buena salud y el ambiente no propició agentes patógenos a los peces.
19. *P. letholepis* estuvo parasitada por céstodos, hirudíneos y nemátodos. La incidencia parasitaria fue baja y los efectos sobre la población de peces poco significativa.
20. *P. alchichica* estuvo parasitada por céstodos, hirudíneos y nemátodos. El plerocercario de *Ligula intestinalis* influyó significativamente sobre los peces durante mayo y junio, el parásito inhibió la reproducción de la especie durante este período, además de que le ocasionó daños severos en diversos órganos y lo hizo más vulnerable a los depredadores.

## 5. LITERATURA CITADA

- Alcocer, J. 1995. Análisis holístico de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos litorales de seis lagos-cráter con un gradiente de salinidad. Tesis doctoral. *Fac. Ciencias*. México. U.N.A.M. 106p.
- Alcocer J., A. Lugo, E. Escobar y M. Sánchez. 1997. The macrobenthic fauna of a former perennial and now episodically filled Mexican Saline lake. *International Journal of Salt Lake Research* 5: 261-274.
- Alvarez, J. 1950. Contribución al conocimiento de los peces de la región de los Llanos, Estado de Puebla (México). *An. Esc. nac. Cienc. biol. Méx.* 6: 81-107.
- Alvarez, J. 1953. Aterínido nuevo del río Tula (Hidalgo, México) (Pisces: Atherinidae). *Ciencia. Méx.* 13(1): 25-28.
- Alvarez, J. 1963a. Ictiología Mexicana II. El pez blanco de Zacapu, nueva especie para la ciencia. *Ciencia, Méx.* 22(6): 197-200.
- Alvarez, J. 1963b. Ictiología Michoacana III. Los peces de San Juanico y de Tocumbo, Mich. *An. Esc. nac. Cienc. biol. Méx.* (12): 111-138.
- Alvarez, J. 1966. Contribución al conocimiento de los bagres fósiles de Chapala y Zacoalco, Jalisco, México. *Paleoecología* 1: 1-26.
- Alvarez, J. 1970. Peces Mexicanos (Claves). *Ins. Nal. Inv. Biol. Pesq.* Serie de Inv. Pesq. Est. 1. s/p.
- Alvarez, J. 1972. Algunos ejemplos de especiación en peces mexicanos. *Acta Politécnica Mexicana*. 13(60): 81-89.
- Alvarez, J. 1974. Contribución al conocimiento de los peces fósiles de Chapala y Zacoalco (aterínidos y cyprinidos). *Anales del Instituto de Antropología e Historia*. 4: 191-209.
- Alvarez, J. y J. Carranza. 1952. Cuatro especies nuevas de peces dulceacuícolas del sureste de México. *Ciencia, Méx.* (11): 281-289.
- Arredondo-Figueroa, J., L. Borrego, R. Castillo y M. Valladolid. 1983. Batimetría y morfometría de los lagos "maars" de la Cuenca de Oriental, Puebla, México. *Biótica*. 8(1): 37-47.
- Balon, E. K. 1984. Pattern in the evolution of reproductive styles in fishes. pp: 35-53. In: Potts G. W. y R. J. Wootton. 1984. *Fish Reproduction. Strategies and Tactics*. Academic Press. Londres. 410p.
- Baltz, D. 1990. Autoecology. pp: 585-607 In: Schreck C. B. y Moyle P. B. 1990. *Methods for Fish Biology*. American Fisheries Society. Bethesda, Maryland. 684p.
- Barbour, C. D. 1966. The Systematics and Evolution of the genus *Chirostoma* ph. D. tesis Tulane. E.U.A.
- Barbour, C. 1973a. The sistematics and evolution of the genus *Chirostoma* Swainson (Pisces, Atherinidae). *Tulane studies in Zoology and Botany*. 3(18): 97-141.
- Barbour, C, 1973b. A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): a species flock from the Mexican Plateau. *Copeia*. 3: 533-556.
- Barbour, C, 1974. Redescription and taxonomic status of *Chirostoma compressum*, a Mexican atherinid fish. *Copeia* (1): 277-279.

- Beamish, R. J. and G. A. McFarlane. 1987. Current trends in age determination methodology. pp. 15-42. In: Summerfelt, R. C. y G. E. Hall. 1987. *Age and Growth of Fish*. Iowa State University Press/Ames. Iowa. 544p.
- Bertalanffy, L. V. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *Q. Rev. Biol.* 32: 217-231.
- Briggs, J. C. 1986. Introduction to the zoogeography of North American Fishes. pp: 1-16. in: Hocutt, C.R. y E. O. Wiley. *The zoogeography of North American Freshwater Fishes*. Wiley-Interscience. Nueva York.
- Bone, Q. and N. B. Marshall 1982. 1982. *Biology of Fishes*. Blackie. Glasgow. 253 pp.
- Busacker, G. P., I. R. Adelman and E. M. Goolish. 1990. Growth. pp: 363-387. In: Schreck C. B. y Moyle P. B. 1990. *Methods for Fish Biology* American Fisheries Society. Bethesda. 684pp.
- Bussing, W. A. 1985. Patterns of Distribution of the Central American Ichthyofauna. 453-473. in: Stehli, F. G. y D. S. Webb. 1985. *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press. Nueva York. 532p.
- Cassie, R. 1954. Some uses of probability papers in the analysis of size frequency distribution. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* 5: 513-522.
- Cavender, T. M. and R. R. Miller 1982. *Salmo australis*, a new species of fossil salmonid from southwestern México. *Univ. Mich. Mus. Paleont. Contrib.* 26: 1-17.
- Cházaro, S., N. Navarrete y R. Sánchez. 1989. Reproducción y crecimiento del charal *Chirostoma jordani* (Woolman) del embalse Trinidad Fabela, Estado de México. *Revista de Zoología.* 1: 10-18.
- Chernoff, B. 1986a. Systematics of American Atherinid Fishes of the Genus *Atherinella*. I. The Subgenus *Atherinella*. *Proceedings of The Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 138(1): 86-188.
- Chernoff, B. 1986b. Phylogenetic Relationships and Reclassification of Menidiine Silverside Fishes with Emphasis on the Tribe Membradini. *Proceedings of The Academy of Natural Science of Philadelphia* 138(1): 189-249.
- Chernoff, B. and R. Miller. 1984. *Atherinella ammophila*, a new atherinid fish from eastern México. *Notulae Naturae* 462: 1-12.
- De Buen, F. 1945. Investigaciones sobre ictiología mexicana I. Atherinidae de aguas continentales de México. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México* 16(2): 475-532.
- Dobler, E. 1977. Correlation between the feeding time of the pike (*Esox lucius*) and the dispersion of a school of *Leucaspius delineatus*. *Oecologia* 27: 93-96.
- Duarte, P. 1981. Contribución al conocimiento de los hábitos alimentarios de 12 especies de peces de la Laguna de Cuitzeo, Mich. Tesis Licenciatura. *Esc. Nat. Cienc. Biol.* Inst. Pol. Nal. México. 77pp.
- Dudewicz, E. J. and S. N. Mishra 1988. *Modern Mathematical Statistics*. Wiley. Nueva York. 838pp.
- Dyer, S. B. y B. Chernoff. 1996. Phylogenetic relationship among atheriniform fishes (Teleostei: Atherinomorpha). *Zool. Jour. Linn. Soc.* 117(1): 1-69.
- Echelle, A. and F. Echelle. 1984. Evolutionary genetics of a "species flock": atherinid fishes on the Mesa Central of México, pp. 93-110. in: A. Echelle y I. Kornfield *Evolution of fish species flocks*. Univ. Maine Press at Orono, Maine.
- Edmonson, P. 1959. *Fresh-water Biology*. Wiley. Nueva York. 1248pp.

- Espinosa, P. H., M. P. Fuentes, D. T. Gaspar y V. Arenas. 1993a. Notes on Mexican Ichthyofauna. pp: 229-251. in Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y F. Fa. 1993. *Biological Diversity of México. Origins and Distribution*. Oxford University Press. Nueva York. 812pp.
- Espinosa, H., T. Gaspar y P. Fuentes. 1993b. Listados faunísticos: Peces dulceacuícolas Mexicanos. *Depto. Zool. Inst. Biol. U.N.A.M.* 98pp.
- Ferrusquía, I. 1978. Distribution of Cenozoic vertebrate faunas in Middle America and problems of migration between North and South America. *Inst. Geol. Univ. Nal. Aut. Méx Bull.* 101: 193-329.
- Flores, N. E. 1991. "Aportaciones al estudio biológico del "charal" *Poblana letholepis* (Pisces: Atherinidae) del lago maar La Preciosa (Las Minas), Puebla, México". Tesis de Licenciatura. *Esc. Nac. Est. Prof. Iztacala. U.N.A.M. México.* 55pp.
- Flores, R. L. 1985. Contribución al conocimiento de la biología de las hembras del charal *Chirostoma humboldtianum* (Valenciennes) Pisces: Atherinidae, Embalse Huapango, Edo. de Méx. *Tesis Lic. Esc. Nal. Cienc. Biol. IPN.* 49 p.
- Foltz, J. W. and C. R. Norden. 1977. Food habits and feeding chronology of rainbow smelt, *Osmerus mordax*, in lake Michigan. *Fish. Bull.* 75: 637-640.
- Foucher, R. P., R. G. Bakkala and D. Fournier. 1984. Comparison of age frequency derived by length-frequency analysis and scale reading for Pacific cod in the north Pacific ocean. *International North Pacific Fisheries Commission Bulletin* 42: 232-242.
- Foucher, R. P. y D. Fournier. 1982. Derivation of Pacific cod age composition using length-frequency analysis. *American Journal of Fisheries Management* 2: 276-284.
- Gallardo, M. 1977. Contribución al estudio del Charal de Chapala *Chirostoma chapalae* (Atherinidae, Mugiliformes). Tesis de Licenciatura. Fac. Ciencias. U.N.A.M. México. 99pp.
- Gasca, L. 1981. Algunas notas de la génesis de los lagos-cráter de la cuenca de oriental Puebla-Tlaxcala-Veracruz. *Col. Cient. Prehistoria.* 98. Inst. Nal. Antrop. Hist. México. 55pp. + iii.
- Giles, N. 1987. A comparison of the behavioural responses of parasitized and non parasitized three-spine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L., to progressive hypoxia. *J. Fish Biol.* 30: 631-638.
- Goudie, A. 1981. *Environmental Change*. Clarendon Press, Oxford. 258pp.
- Grossman, G. D. 1982. Dynamics and organization of a rocky intertidal fish assemblage: the persistence and resilience of taxocene structure. *Am. Nat.* 119(5): 611-637.
- Guerra, C. 1986. Análisis taxonómico poblacional de peces aterínidos (*Chirostoma* y *Poblana*), de las cuencas endorreicas del extremo sur del altiplano Mexicano. *An. Esc. nac. Cienc. biol. Méx.* 30: 81-113.
- Günter, G. 1953. Observations on fish turning flips over a line. *Copeia.* (3): 188-190.
- Herrera, E. 1979. Características y manejo del Lago de Pátzcuaro, Mich. *Tesis Lic. Fac. Ciencias UNAM* 82 p.
- Hillis, D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:23-42.
- Ivlev, V. S. 1961. *Experimental Ecology of the feeding of fishes*. Yale University Press, New Haven. 790pp.

- Jiménez, B. L. 1992. Estimación de los parámetros poblacionales de la pesquería multiespecífica del género *Chirostoma* como grupo funcional en el lago de Pátzcuaro, Michoacán. *Tesis Maestría Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*. 130 pp.
- Kamler, E. 1992. *Early Life History of Fish. An energetics approach*. Chapman and Hall. Londres. 267pp.
- Kerr, T. 1948. The pituitary in normal and parasitized roach (*Leuciscus rutilus* Flem). *Quart. J. Microsc. Sci.* 89: 129-137.
- Krebs, C. 1985. *Ecología Harla*. México. 678pp.
- Krebs, C. 1989. *Ecological Methodology*. Harper Collins Publishers. Nueva York. 654pp.
- Laevastu, T. 1980. *Manual de Métodos de Biología Pesquera*. Acribia Zaragoza. 243pp.
- Lagler, K. F., Bardach, R. Miller y P. D. May. 1984. *Ictiología*. A.G.T. México. 489pp.
- Larson A. 1989. The relationship between speciation and morphological evolution. pp. 579-598. In: Otte, Daniel y J. A., Endler *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates. Massachusetts. 679pp.
- Lizárraga, T. E. 1981. Composición de tallas, pesos, sexos y relaciones biométricas del pescado blanco (*Chirostoma estor* Jordan 1879), a partir de la captura comercial en el lago de Pátzcuaro, Michoacán. Tesis de Licenciatura. CICIMAR.IPN. México. 31pp.
- Lowe-McConell 1977. *Ecology of Fishes in Tropical Waters*. Studies in Biology No. 76. Arnold Publisher. Londres. 64pp.
- McCaughran, D. A. 1987. Growth in length of Pacific halibut. pp. 507-515. in: Summerfelt, R. C. y G. E. Hall. 1987. *Age and Growth of Fish*. Iowa State University Press/Ames. Iowa. 544pp.
- MacDonald, P. M. 1987. Analysis of length-frequency distributions. pp. 371-384. in: Summerfelt, R. C. y G. E. Hall. 1987. *Age and Growth of Fish*. Iowa State University Press/Ames. Iowa. 544pp.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Omega. Barcelona. 1010pp.
- Marzluff, J. M. and K. P. Dial. 1991. Life history correlates of taxonomic diversity. *Ecology* 72(2): 428-439.
- Meakins, R. H. 1974. The bioenergetics of the *Gasterosteus/Schistocephalus* host-parasite system. *Polskie Archm. Hydrobiol.* 21: 455-466.
- Miller, R. 1946. Correlation between fish distribution and Pleistocene hydrography in eastern California and southwestern Nevada, with a map of the Pleistocene waters. *J. Geol.* 54: 43-53.
- Miller, R. 1986. Composition and derivation of the freshwater fish fauna of México. *An. Esc. nac. Cienc. biol. Méx.* 30: 121-153.
- Miller, R. R. and M. L. Smith. 1986. Origin and geography of the fish fauna of Central México pp: 491-519. In: Hocutt, C.R. y E. O. Wiley. *The zoogeography of North American Freshwater Fishes*. Wiley-Interscience. Nueva York.
- Morelos, M. 1987. Contribuciones al conocimiento de la biología del "charal prieto" *Chirostoma attenuatum*, Meek 1902 (Pisces: Atherinidae) del Lago de Pátzcuaro, Mich. *Tesis Lic. U.M.S.N.H.* 110 pp.
- Morelos, M. y F. García. 1985. Aspectos reproductivos del "charal prieto" *Chirostoma attenuatum* Meek 1902 (Pisces: Atherinidae) en el lago de Pátzcuaro, Mich. *Bol. Coord. Inv. Cient. Univ. Mich. San Nicolás de Hidalgo*. pp. 77-83.

- Motta, P. J. 1984. Mechanics and functions of jaw protrusion in teleost fishes: a review. *Copeia*. 1984: 1-18
- Motta, P. J. 1988. Functional morphology of the feeding apparatus of ten species of Pacific butterfly fishes (Perciformes: Chaetodontidae): an ecomorphological approach. *Env. Biol. Fish.* 22: 39-67.
- Moyle, P. B. and J. J. Cech. 1988. *Fishes: An Introduction to Ichthyology*. Prentice Hall. Nueva Jersey.
- Munro, S. L. and D. Pauly. 1983. A simple method for comparing growth of fishes and invertebrates. *ICLARM Fishbyte* 1(1): 5-6.
- Muus, B. J. y Dahlstrom, P. 1970. *Los peces de agua dulce*. Omega. Barcelona.
- Navarrete, N. 1981. Contribución a la biología del charal (*Chirostoma jordanii*) de la presa taxhimay. Tesis de Licenciatura. *Esc. Nac. Est. Prof. Iztacala*. U.N.A.M. México. 86pp.
- Nelson, J. S. 1994. *Fishes of the World*. John Wiley. Nueva York.
- Neveu, A. 1981. Les rythmes alimentaires en milieu naturel pp. 339-353. in: Fontaine, M. 1981. *Nutrition des poissons*. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique. París. 376 pp.
- O' Brien, W. J., N. A. Slade y G. L. Vinyard. 1976. Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 57: 1304-1310.
- Osse, J. W. 1985. Jaw protrusion, an optimization of the feeding apparatus of teleosts?. *Acta Biotheor.* 34: 219-232.
- Parrish, R. H., D. L. Mallicoate y R. A. Klingbeil. 1986. Age dependent fecundity number of spawnings per year, sex ratio, and maturation stages in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *U.S. National Service Bulletin*. 84: 503-517.
- Pennak, W. 1978. *Freshwater invertebrate of the U. S. : Protozoa to Mollusca*. John Wiley. Nueva York. 803pp.
- Potts, G. W. y R. J. Wootton 1984. Introduction: Fish Reproduction. Strategies and Tactics. pp: 1-12. in: Potts G. W. y R. J. Wootton. 1984. *Fish Reproduction. Strategies and Tactics*. Academic Press. Londres. 410pp.
- Ramírez-García, P. y R. A. Novelo. 1984. La vegetación acuática de seis lagos-cráter del estado de Puebla, México. *Bol. Soc. Bot. México*. 46: 75-88.
- Ramírez, R. 1963. Nociones sobre hidrobiología aplicada a pesca. *Dir. Gral. de Pesca e Ind. Conexas*. México.
- Rauda, J. y F. García. 1989. Análisis trófico de *Chirostoma patzcuaro* Meek 1902 (Pisces: Atherinidae) del lago de Pátzcuaro, Mich., Méx. *Bol. Coord. Inv. Cient. Univ. Mich. San Nicolás Hgo.* 3: 23-29.
- Reichenbach-Klinke. 1980. *Krankheiten und Schädigungen der Fische*. Verlag. Stuttgart. 489pp.
- Ribble, D. O. and M. H. Smith. 1983. Relative intestine length and feeding ecology of freshwater fishes. *Growth*. 34: 292-300.
- Ricker, E. 1975. Computation and Interpretation of biological statistics of fish populations. *Fish. Res. Bd. Can. Bull.* 191: 395.
- Roberts, R. J. 1989. *Fish Pathology*. Bailiere, Tindall. Londres.
- Roff, D. A. 1981. Reproductive uncertainty and the evolution of iteroparity: why don't flatfish put all their eggs in one basket?. *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* 38: 968-977.

- Rojas, P. L., L. Jiménez, P. Toledo y G. Mares. 1991. Estimación de los parámetros de crecimiento y ciclo de madurez gonádica del charal blanco *Chirostoma grandocule* Steindachner 1894 (Pisces Atherinidae) del Lago de Pátzcuaro, Mich. *Srta de Pesca*.
- Rosas, M. M. 1976. *Peces dulceacuícolas que se explotan en México y datos sobre su cultivo*. Inst. Nal. Pesca. México. 135pp.
- Rosen, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.* 27: 159-188.
- Rusell, W. G. and E. L. Lundelius 1984. Coevolutionary disequilibrium and Pleistocene Extinctions. pp. 223-249. in: Martin, P. S. y R. G., Klein. *Quaternary Extinctions (a prehistoric revolution)*. The University of Arizona Press. Tucson. 892pp.
- Schmitt, R. J. and S. J. Holbrook. 1984. Ontogeny of prey selection by black surf perch *Embiotoca jacksoni* (Pisces: Embiotocidae): The roles of fish morphology, foraging behaviour, and patch selection. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 18: 225-239.
- Schreck, C. B. and P. B. Moyle 1990. *Methods for Fish Biology* American Fisheries Society. Bethesda. 684 pp.
- Scott, W. B. and Crossman. 1973. Brook Silverside, *Labidesthes sicculus* (cope) fresh water fishes of Canada. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* 184: 625-655.
- Scrocchi, G. J. y E. Domínguez. 1992. *Introducción a las escuelas de Sistemática y Biogeografía*. Fundación Miguel Lillo. Tucumán. 106pp.
- Seyfert, C. K. and L. A. Sirkin. 1979. *Earth History and Plate Tectonics*. Harper and Row. Nueva York.
- Smith, M. L. 1981. Late Cenozoic fishes in the warm of North America: A reinterpretation of desert adaptations. pp: 11-38. In: Naiman, R. J. and D. L. Soltz (Ed). *Fishes in North American Deserts*. Wiley. Nueva York.
- Smith, M. L. y R. R. Miller. 1986. The evolution of the Rio Grande Basin as inferred from its fish fauna. pp: 457-485. In: Hocutt, C. R. y E. O. Wiley. *The Zoogeography of North American Freshwater Fishes*. Wiley-Interscience, Nueva York.
- Sneath, P. H. and R. R. Sokal. 1973. *Numerical Taxonomy*. Freeman. San Francisco. 573pp.
- Solórzano, A. 1961. Contribución al conocimiento de la biología del charal prieto del lago de Pátzcuaro, Mich. *Srta. Ind. y Conex. Dir. Gral. de Pesca*. SEPESCA. México 70pp.
- Solórzano, A. e Y. López. 1965a. Nueva especie de *Chirostoma* capturada en la laguna de Victoria o de Santiago Tilapa, Estado de México (Pisc., Atherin.). *Ciencia, Méx.* 24(3-4): 145-150.
- Solórzano, A. e Y. López. 1965b. Nueva especie de *Poblana* capturada en La Laguna de Almoloya o Chignahuapan, Estado de Puebla (México). *Ciencia.* 23(5): 209-213.
- Stephen, D. W. y J. R. Krebs 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press. Princeton.
- Sparre, P. et al. 1989. Introduction to tropical fish stock assessment. Part. I. Manual. *FAO Fish Tech Paper*. 306-337.
- Stroband, H. W. and K. R. Dabrowski. 1981. Morphological and physiological aspects of the digestive system and feeding in fresh-water fish larvae pp. 355-374. In: Fontaine, M. 1981. *Nutrition des poissons*. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique. París. 376pp.



- Tamayo, J. L. and R. C. West. 1964. The hidrography of Middle America. pp: 84-121 in: Wauchope, R. y R. C. West. 1964. *Handbook of Middle American Indians. Vol. 1.* Univ. of Texas Press. Austin.
- Téllez, P. A. 1983. Contribución al conocimiento de la biología de los machos del charal *Chirostoma humboldtianum* (Valenciennes) del embalse Huapango, Edo. de Méx. *Tesis Esc. Nal. de Cienc. Biol. IPN.* 36 p.
- Vázquez, M. 1982. Contribución al conocimiento de la biología de *Poblana alchichicae alchichicae* De Buen (Pisces-Atherinidae) del lago cráter de Alchichica, Pue. Tesis de Licenciatura *Esc. Nac. Cienc. Biol. I.P.N. México.* 30pp.
- Walked, M. and R. H. Meakins. 1970. An attempt to balance the energy budget of a host-parasite system. *J. Fish. Biol.* 2: 361-372.
- Ware, D. M. 1972. Predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*): the influence of hunger, prey density, and prey size. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 29: 1193-1201.
- Weatherley, H. 1972. 1972. *Growth and Ecology of fish population.* Academic Press. Londres. 293pp.
- Weatherley, A. H. and S. C. Roger. 1978. Some aspects of Age and Growht. pp: 52-74. in Gerking, S. D. *Ecology of Freshwater Fish Production.* Blackwell. Oxford. 520pp.
- Werner, E. E. 1974. The fish size, prey size, handling time relation in several sunfishes and some implications. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 31: 1531-1536.
- Wiley, E. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of Phylogenetic Systematics.* Wiley. Nueva York. 439pp.
- Williams, G. C. 1975. Sex and evolution. *Monogr. Pop. Biol.* 8. Princeton Univ. Princeton. 200pp.
- Wootton, R. J. 1990. *Ecology of Teleost Fishes.* Chapman and Hall. Londres. 404pp.
- Wootton, R. J. 1992. *Fish Ecology.* Blackie. Glasgow. 212pp.

Apéndice 1. Relación de las especies con su respectiva abreviación utilizada en este trabajo y el autor del mismo.

- 
- 1 *Poblana alchichica alchichica* (Alvarez 1950) (alc-a).
  - 2 *P. alchichica squamata* Alvarez 1950 (squ-a).
  - 3 *P. letholepis* Alvarez 1950 (let-a).
  - 4 *P. alchichica alchichica* (Guerra 1986) (alc-g).
  - 5 *P. alchichica squamata* (Guerra 1986) (squ-g).
  - 6 *P. letholepis* (Guerra 1986) (let-g).
  - 7 *P. ferdebueni* Solórzano y López 1965b (ferd).
  - 8 *Chirostoma. riojai* Solórzano y López 1965a (rioi).
  - 9 *C. melanoccus* Alvarez 1963a (mela).
  - 10 *C. jordani* (Alvarez 1953) (jord).
  - 11 *C. grandocule* (Barbour 1974) (gran).
  - 12 *C. consocium reseratum* Alvarez 1963b (rese).
  - 13 *C. humboldtianum* Alvarez 1963a (humb).
  - 14 *Atherinella. ammophila* Chernoff y Miller 1984 (ammo).
  - 15 *A. schultzi* Alvarez y Carranza 1952 (schu).
  - 16 *A. guatemalensis* (Chernoff 1986a) (guat).
  - 17 *A. balsana* (Chernoff 1986a) (bals).
  - 18 *A. callida* (Chernoff 1986a) (calli).
  - 19 *A. crystallina* (Chernoff 1986a) (crys).
  - 20 *A. elegans* (Chernoff 1986a) (eleg).
  - 21 *A. pellosemeion* (Chernoff 1986a) (pellio).
-