



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

**Influencia de *Poecilia mexicana* (especie
introducida) en el desplazamiento
competitivo de *Zoogoneticus tequila*, *Ameca
splendens* y *Goodea atripinnis* (especies
nativas) de Teuchitlán, Jalisco.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

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

P R E S E N T A

Luis Humberto Escalera Vázquez

DIRECTOR DE TESIS: DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE, 2006



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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


Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 7 de agosto del 2006, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno **Escalera Vázquez Luis Humberto** con número de cuenta **505016892** con la tesis titulada: "**Influencia de *Poecilia mexicana* (especie introducida) en el desplazamiento competitivo de *Zoogoneticus tequila*, *Ameca splendens* y *Goodea atripinnis* (especies nativas) de Teuchitlán, Jalisco**" bajo la dirección del **Dr. Luis Zambrano González**.

Presidente:	Dra. Nandini Sarma
Vocal:	Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia
Secretario:	Dr. Luis Zambrano González
Suplente:	Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold
Suplente:	Dr. Roberto A. Lindig Cisneros

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 5 de septiembre del 2006



Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Luis Zambrano haber dirigido esta tesis.

A los miembros del comité tutorial: Dra. Nandini Sarma, Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldía, Dr. Jorge E. Shondube y Dr. Roberto Lindig Cisneros por la revisión del escrito y por la aportación de comentarios y sugerencias a este trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por el apoyo económico otorgado mediante la beca no. 189364

A la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo por la donación de la especie extinta *Zoogoneticus tequila*, así como permitirme colaborar con ellos y por haberme permitido utilizar las instalaciones del Laboratorio de Biología Acuática para realizar los experimentos.

De la misma manera agradezco el apoyo que ha dado Hobbyist Aqualab Conservation Project (HALCP) mediante material de laboratorio e información otorgados.

GRACIAS:

A todas las personas que de manera indirecta contribuyeron a la elaboración de este trabajo pero que de manera directa siguen contribuyendo a escribir la historia de mi persona.

A mis amigos del laboratorio: Daniel, Vicky, Lupita, Sandra, Teo, Elsa y Alejandro por permitirme acercarme a ellos sin condiciones y forjar una atmósfera de amistad más allá de cuatro paredes.

A los amigos que quiero que sigan siendo parte de esta historia que no termina: Benjamín, Elias, Alicia, Raúl, Martín, Cristina, Karen, Omar, File, Adrián, Xavier, Rodo.

A Mauricio Quezada por adoptarme en su laboratorio y convertirse en mi amigo.

A los que el idioma y la distancia no impusieron una barrera para la amistad: Kees, la familia Corduvier (Ludo, Ria y Mike), Ivan Dibble, Elena, Fer, Jan, Dorian.

A los que ahora son parte de esta historia: Yuri, Ivone, Gume, Pablo, Chassin, Lucho, Silvia.

Al Dr. Tiburcio Ponce por la confianza y amistad depositada en cada gota de agua a presión que compartimos.

A mis hermanas Nelly y Libier por ser cómplices de nuestras travesuras de niños grandes.

A mi sobrino Emiliano, por balbucear cariño y risas que siempre dirán más que cualquier palabra.

A mi madre por resignarse a no poder cambiarme y a obsequiarme amor que solo ella sabe la cantidad.

A mi padre por querer intentar recuperar el tiempo.

DEDICADO A

Nancy... ...porque quiero seguir escribiendo con ella esta historia.

- Con la tinta y con el corazón-

Anda, criatura curiosa, asciende hasta
donde te lleve la ciencia; anda, mide la
tierra, pesa el aire; calcula las mareas,
señala las órbitas planetarias, corrige al
tiempo viejo y regula el sol.

¡Ve tú, enseña a la Sabiduría Eterna como
Gobernar!

¡Y luego desplómate, vuélvete loco!

- Alexander Pope -

En el matraz, el alquimista repite el trabajo
de la naturaleza.

- Jim Morrison -

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	3
Impacto de las especies introducidas.....	6
Competencia interespecífica.....	10
Hábitos alimenticios de poecilidae y goodeidae.....	13
Condición actual del hábitat de las especies de estudio.....	15
JUSTIFICACIÓN.....	16
OBJETIVOS.....	17
General.....	17
Particulares.....	17
HIPÓTESIS.....	17
MÉTODO.....	18
Obtención y cuidado de organismos.....	18
Experimentación.....	20
Influencia de la especie introducida sobre las especies nativas.....	21
Análisis de dieta.....	22
Método de frecuencia de ocurrencia.....	22
Índice medio volumétrico.....	23
Índice de importancia relativa.....	24
Análisis trófico combinado.....	25
Traslape de dieta.....	25
Diferencia en el crecimiento de las diferentes especies.....	27
Competencia por escasez de un recurso.....	27
RESULTADOS.....	29
Influencia de la especie introducida sobre las especies nativas.....	29
Análisis de dieta.....	29

Análisis trófico combinado.....	30
Traslape de dieta.....	33
Diferencia en el crecimiento de las especies.....	34
Influencia de la especie introducida sobre <i>Z. tequila</i>	36
Traslape de dieta de <i>Poecilia mexicana</i> y <i>Zoogoneticus tequila</i> en competencia.....	41
Diferencia en el crecimiento de <i>Poecilia mexicana</i> y <i>Zoogoneticus tequila</i> en competencia.....	41
Competencia por escasez de recursos.....	44
Sobrevivencia.....	44
 DISCUSIÓN.....	 47
 CONCLUSIONES.....	 52
 LITERATURA CITADA.....	 53
 ANEXOS.....	 60

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de localización de la zona de colecta.....	19
Figura 2a. <i>Poecilia mexicana</i>	20
Figura 2b. <i>Goodea atripinnis</i>	20
Figura 2c. <i>Ameba splendens</i>	20
Figura 2d. <i>Zoogoneticus tequila</i>	20
Figura 3. Gráfica del Diagrama Trófico Combinado.....	25
Figura 4a. Análisis de contenido de dieta de <i>Poecilia mexicana</i> en coexistencia.....	31
Figura 4b. Análisis de contenido de dieta de <i>Zoogoneticus tequila</i> en coexistencia.....	31
Figura 4c. Análisis de contenido de dieta de <i>Ameba splendens</i> en coexistencia.....	31
Figura 4d. Análisis de contenido de dieta de <i>Goodea atripinnis</i> en coexistencia.....	31
Figura 5a. Análisis trófico combinado de <i>Poecilia mexicana</i> en coexistencia.....	32
Figura 5b. Análisis trófico combinado de <i>Zoogoneticus tequila</i> en coexistencia.....	32
Figura 5c. Análisis trófico combinado de <i>Ameba splendens</i> en coexistencia.....	32
Figura 5d. Análisis trófico combinado de <i>Goodea atripinnis</i> en coexistencia.....	32

Figura 6. Diferencia en el crecimiento de <i>Poecilia mexicana</i> , <i>Zoogoneticus tequila</i> , <i>Ameca splendens</i> y <i>Goodea atripinnis</i> en coexistencia.....	35
Figura 7a. Análisis de contenido estomacal de <i>Z. tequila</i> en ausencia de competencia.....	37
Figura 7b. Análisis de contenido estomacal de <i>P. mexicana</i> en ausencia de competencia.....	37
Figura 8a. Diagrama trófico combinado de <i>Zoogoneticus tequila</i> en ausencia de competencia...38	
Figura 8b. Diagrama trófico combinado de <i>Poecilia mexicana</i> en ausencia de competencia.....	38
Figura 9a. Análisis de contenido estomacal de <i>Z. tequila</i> en presencia de competencia.....	39
Figura 9b. Análisis de contenido estomacal de <i>P. mexicana</i> en presencia de competencia.....	39
Figura 10a. Diagrama trófico combinado de <i>Z. tequila</i> en presencia de competencia.....	40
Figura 10b. Diagrama trófico combinado de <i>P. mexicana</i> en presencia de competencia.....	40
Figura 11a. Diferencia en talla de <i>Z. tequila</i> y <i>P. mexicana</i> en ausencia de competencia.....	42
Figura 11b. Diferencia en talla de <i>Z. tequila</i> y <i>P. mexicana</i> en presencia de competencia.....	42
Figura 12a. Diferencia de talla de <i>Z. tequila</i> y <i>P. mexicana</i> en ausencia de competencia.....	45
Figura 12b. Diferencia de talla de <i>Z. tequila</i> y <i>P. mexicana</i> en presencia de competencia.....	45

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Parámetros fisicoquímicos de los estanques experimentales.....	29
Tabla 2. Índices de traslape de dieta cuando las especies nativas y la introducida coexisten.....	33
Tabla 3.- Análisis de Varianza de medidas repetidas para el crecimiento de las especies en coexistencia.....	35
Tabla 4.- Análisis de Varianza de medidas repetidas para el crecimiento <i>Z. tequila</i> y <i>P. mexicana</i> en ausencia y presencia de competencia.....	43
Tabla 5. Supervivencia de <i>Z. tequila</i> y <i>P. mexicana</i> en ausencia y presencia de competencia.....	46
Tabla 6.- Análisis de Varianza respecto a la supervivencia de <i>Z. tequila</i> con 1 y 2 chironómidos por individuo, y <i>P. mexicana</i> con 1 chironómido por individuo en ausencia y presencia de competencia en escasez de recursos.....	46

RESUMEN

La competencia se reconoce como uno de los principales factores por los que las especies exóticas desplazan a las especies nativas, promoviendo cambios en la red trófica del sistema y extinciones locales de fauna nativa. La extinción de *Zoogoneticus tequila* se pudo deber a la introducción de *Poecillia mexicana*, afectando interacciones entre especies nativas, compitiendo por los recursos utilizados por los peces nativos, por lo cual en este trabajo se analizó la influencia de *P. mexicana* sobre tres especies nativas. Los análisis de contenido estomacal mostraron que la especie nativa *Goodea atripinnis* es detritívora, *Ameba splendens* es planctófaga, *Z. tequila* es zooplanctófaga y *P. mexicana* es una especie generalista – omnívora. Los índices de Horn y Pianka mostraron un traslape de dieta de la especie introducida con cada una de las tres especies nativas, pero el traslape más importante se presentó entre *Z. tequila* y *P. mexicana*. Cuando *Z. tequila* y *P. mexicana* coexistieron hubo una disminución en el número de especies de presas en la dieta de la especie nativa y un aumento en el número de presas en la dieta de *P. mexicana*. En presencia de competencia la especie introducida alcanza una talla significativamente mayor que la especie nativa al final del tratamiento. En escasez de recursos, la sobrevivencia de *Z. tequila* fue menor que la de *P. mexicana* y disminuyó aun más en competencia. Estos resultados sugieren que la especie introducida puede desplazar competitivamente a la especie nativa *Z. tequila*.

ABSTRACT

Competition has been recognized as one of the principal ways through exotic species enhances displacement of native species, promoting changes in trophic webs and local extinction of native biota. The extinction of *Zoogoneticus tequila* could be related with the introduction of *Poecillia mexicana*, affecting native species interactions, competing for resources used for native fishes, therefore in this work the influence of *P. mexicana* on three native species was analyzed. Analysis of gut content reveal that native species *Goodea atripinnis* is detritivorous, *Ameca splendens* is planctivorous, *Z. tequila* is zooplanktivorous and *P. mexicana* is a generalist – omnivorous species. Horn and Pianka indices showed a diet overlap among the exotic species with each of the three native species, but the most important overlap was between *Z. tequila* and *P. mexicana*. *Z. tequila* had a lower number of preys in coexistence with *P. mexicana* which had a higher number of preys in its diet. Furthermore there was a significative higher growth of *P. mexicana* in competition. At low level resource the survivorship of *Z. tequila* was lower than *P. mexicana* and got the lowest value in competition. These results suggest that introduced species can displace competitively the native species *Z. tequila*.

INTRODUCCIÓN

La introducción de peces exóticos en sistemas naturales son las más numerosas en el grupo de los vertebrados (Zambrano & Macías-García, 1999), y son atribuidas principalmente a actividades antropogénicas. El liberar especies exóticas a sistemas nativos se realiza de manera tanto accidental como intencional (Maitland, 1987). La introducción intencional en muchos países comenzó por parte de la ciudadanía, que consideraba como recreación el liberar individuos que anteriormente se utilizaban como mascotas. Un ejemplo de esto es la introducción del pez japonés (*Carassius auratus*) en el estado de Nueva York seguido por la carpa común (*Cyprinus carpio*) en 1831. Para 1880 los gobiernos Mexicano y Canadiense patrocinaron la introducción de especies exóticas, y para 1870 también fue promovida en los Estados Unidos, construyendo grandes criaderos de peces para utilizarlos como reservas alimenticias o comercializarlos como ornato (Contreras & Escalante, 1984). La intención de la mayoría de estos primeros programas de introducción era el mejorar las pesquerías a través del uso de especies de peces comúnmente utilizadas para la pesca deportiva. En la actualidad en la mayoría de los lagos (principalmente en Norteamérica) las especies introducidas forman parte de la fauna dominante (Li & Moyle, 1993).

Las interacciones entre especies nativas con especies exóticas han sido identificadas como las principales causas de declive y extinción de especies en los últimos siglos (Czech & Krausman, 1997; Wilcove *et al.*, 1998; Elvira & Almodóvar, 2001). Un reflejo de esto, son los cambios importantes que se producen en las comunidades animales a partir de la invasión exitosa de una nueva especie (Zambrano *et al.*, en prensa a).

Esto es de gran peso en comunidades cerradas, normalmente protegidas de invasiones mediante barreras físicas (Roughgarden, 1986), en donde una vez que la especie introducida se ha establecido exitosamente se generan consecuencias económicas y ecológicas importantes (Lodge, 1993). En general, las consecuencias de la introducción de una nueva especie de pez a cualquier comunidad íctica son poco predecibles (Crowl *et al.*, 1992) y tienden a ser negativas "Efecto Frankenstein" (Moyle *et al.*, 1987). Particularmente, la competencia se reconoce como uno de los principales factores por los que las especies exóticas impactan y desplazan a las especies nativas (Petren & Case 1996; Kupferberg, 1997). La competencia puede llegar a formar una debilidad competitiva en una especie, suboptimizando los recursos alimentarios que regularmente se utilizan (Persson & Greenberg, 1990) o a residir en hábitat que no son óptimos para su adecuación (Werner & Hall, 1977).

Los estudios en áreas recientemente invadidas se han enfocado principalmente a la autoecología de las especies exóticas debido a su importancia en acuicultura, relegando los estudios sobre interacciones de especies exóticas con la biota nativa (Declerck *et al.*, 2002). El efecto de las introducciones es poco conocido a nivel local pero puede verse a una escala global. En este sentido, se han hecho intentos para documentar la distribución de especies de peces introducidos, así como los efectos sobre las especies nativas (Zambrano *et al.*, en prensa *b*).

En el caso de la introducción intencional de especies exóticas en cuerpos de agua mexicanos, la información de estas actividades es escasa y dispersa, ya que la mayoría de las introducciones son resultado de decisiones de la gente local u oficiales gubernamentales de medio rango cuyas actividades escasamente son reportadas (Tapia & Zambrano, 2003). Sin

embargo, la introducción de especies exóticas esta asociada con el declive de peces nativos en México (Contreras- Balderas & Lozano-Vilano, 1993).

La subfamilia Goodeinae (Goodeidae) comprende aproximadamente 18 géneros distribuidos principalmente en la Mesa Central de México (Doadrio & Domínguez-Domínguez 2004) y se caracteriza por un tener un alto porcentaje de endemismos junto con una acelerada pérdida de diversidad (Parenti, 1981; Doadrio & Domínguez, 2004). Los estados con mayor diversidad de esta familia son Michoacán y Jalisco (Wischnath, 1993; Dawes, 1995). En estos estados es evidente una creciente contaminación de lagos y ríos, así como el incremento de la presencia y dominancia de especies exóticas en cuerpos de agua nativos.

Dentro de la subfamilia Goodeinae se reportan como extintas en la naturaleza las especies *Zoogoneticus tequila* (NOM-ECOL-059- 2001) y *Ameca splendens* (IUCN 2006 *Red List of Threatened Species*), mientras que *Goodea atripinis* no está considerada en ningún nivel de conservación. Cabe mencionar que existe un sesgo respecto a observaciones de campo con los datos reportados por las distintas normas de conservación. Originalmente estas especies formaban parte de la biota nativa del Río Ameca en localidades como Teuchitlán, Jalisco. En esta misma localidad, la presencia de la especie introducida *Poecillia mexicana* es evidente. Desafortunadamente no se tienen reportes de porqué y cuando fue introducida *P. mexicana*. Aunado a lo anterior, los estudios que incluyen aspectos de la ecología e impacto ambiental respecto a la subfamilia Goodeinae son escasos comparados con estudios taxónomicos y filogenéticos. Por lo tanto, la necesidad de conocer las interacciones de las especies exóticas con las especies nativas es de vital importancia para conocer la presión que ejercen las especies introducidas sobre las nativas.

IMPACTO DE LAS ESPECIES INTRODUCIDAS

El establecimiento de especies exóticas afecta el funcionamiento de las comunidades nativas en alguna medida debido a que puede: inducir cambios en las interacciones tróficas entre la biota nativa ocasionados por depredación y/o competencia por recursos (Meffe, 1984; Courtenay & Meffe, 1989; Adams, 1991; Arthington, 1991; Meffe *et al.*, 1997; Marchetti, 1999); modificar aspectos estructurales del hábitat (Bain, 1993; Elvira & Almodóvar, 2001); alterar procesos ecosistémicos (i.e. productividad, atributos de las redes alimenticias por forrajeo) (Taylor *et al.*, 1984; Flecker & Townsend, 1994; Roberts *et al.*, 1995; Arthington & McKenzie, 1997); introducir nuevos parásitos y enfermedades (Fernando, 1991; Crowl *et al.*, 1992; Bruton, 1995); hibridar con especies nativas estrechamente relacionadas y como consecuencia provocar una reducción de la diversidad genética (Allendorf, 1991; Elvira & Almodóvar, 2001; Didham *et al.*, 2005).

En comunidades donde se han establecido especies introducidas, se ha encontrado que la dinámica de las interacciones depredador - presa son fuerzas promotoras de cambio en la estructura original de la comunidad (Miller & Kerfoot, 1987; Yodzis, 1988). Por ejemplo, muchas de las especies exóticas introducidas en España son peces depredadores originalmente ausentes de la fauna Ibérica, principalmente bagres, lucios, percas europeas y lobinas que afectan negativamente a las especies nativas como pequeños ciprinidos y lochas (Elvira & Almodóvar, 2001). Braña *et al.* (1996) encontraron un efecto negativo de salmónidos introducidos (*Salmo*, *Salvelinus*, *Oncorhynchus*) sobre la sobrevivencia de anfibios (*Chioglossa*, *Salamandra*, *Triturus*, *Alytes*, *Bufo*, *Rana*) en los lagos de montaña del norte de España. En Norteamérica la depredación por la introducción de la trucha café (*Salmo trutta*) es la mayor amenaza de la trucha apache nativa (*Oncorhynchus apache*); (Dextrase & Coscarelli,

2000). La depredación de lobinas (*Micropterus* spp.) introducidas en México ha ocasionado el desplazamiento de peces nativos en varias localidades con impactos severos en algunas especies endémicas (Contreras & Escalante, 1984).

Otro ejemplo de la introducción de especies exóticas en cuerpos de agua mexicanos es la carpa común (*C. carpio*). Esta resulta en la remoción directa de macrofitas acuáticas a través del consumo y remoción de raíces, además de que el hábito de excavación de sustrato por parte de la carpa frecuentemente resulta en un incremento de la turbidez que puede disminuir indirectamente la abundancia de macrofitas acuáticas. Estos cambios en el hábitat frecuentemente están asociados con el declive en las poblaciones de peces nativos (Taylor *et al.*, 1984; Zambrano *et al.*, 1999).

Así mismo, se reportan efectos negativos en especies nativas al ser desplazadas por competencia con especies introducidas. Especies de importancia comercial como o la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) ha sido introducida principalmente en ríos y lagos de Norteamérica, y pudo ser responsable del desplazamiento de la trucha Brook nativa (*Salvelinus fontinalis*); (Krueger & May, 1991). También existen reportes que la mojarra de agallas azules (*Lepomis macrochirus*; especie introducida) desplaza competitivamente a la percha Sacramento nativa (*Archoplites interruptus*) en California (Moyle, 1976) y a especies nativas en México (Contreras & Escalante 1984). Fischer (2000) también reporta que la introducción de *L. macrochirus* en el Lago Constance, sur de Alemania generó un efecto competitivo sobre la especie nativa *L. gibbosus*. Un estudio en Italia documenta que dos especies introducidas, *Chondrostoma genei* y *Padogobius boneli*, son competidores directos de las especies nativas *Leuciscus lucumonis* y *P. nigricans* respectivamente (Bianco & Ketmaier, 2001).

Otra de las introducciones a la que se le atribuye la extinción de fauna íctica nativa en lagos y ríos de España es la del Lucio (*Exos lucius*), en el Parque Nacional de Daimiel (Elvira & Barrachina, 1996) y en el Parque Natural de los Lagos Ruidera (Almodóvar & Elvira, 1994; Elvira *et al.*, 1996). También se le atribuye a la introducción de la lobina (*Micropterus* sp.) la extinción de fauna nativa, pero a menor escala en diferentes cuerpos de agua en España (Nicola *et al.*, 1996). Gratwicke y colaboradores, (2003) encontraron que la introducción de dos especies de lobina (*Micropterus salmoides* y *Serranochromis robustus*) redujo el número de especies nativas, especialmente las del género *Barbus* en el Río Manyame, Zimbabwe.

Por otro lado, la introgresión causada por la hibridación entre la lobina introducida (*Micropterus dolomieu*) y la lobina nativa (*M. treculi*) es considerada una seria amenaza para la lobina nativa dentro de su rango nativo, que es altamente restringido, y puede generar una gran cantidad de híbridos (Morizot *et al.*, 1991). La hibridación de la trucha café produce también diferentes niveles de introgresión en las poblaciones de trucha café silvestre en España (García-Marín & Pla, 1996; Cagigas *et al.*, 1999; García-Marín *et al.*, 1999), y estos niveles de introgresión aumentan considerablemente después de muchos años de manejo con especímenes alóctonos (Machordom *et al.* 2000).

Los peces conocidos como “Tilapias” son un grupo de peces de agua dulce tropicales y subtropicales que pertenecen a la familia Cichlidae, nativos de África. Las Tilapias se agrupan en tres géneros: *Oreochromis*, *Sarotherodon*, y *Tilapia*. A partir de 1930, muchas especies de *Tilapia* se han dispersado intencionalmente casi en todo el mundo (Canónico *et al.*, 2005). Estudios de caso sobre los efectos de la introducción de Tilapias son numerosos, y se han llevado a cabo en diferentes países como: Ruanda (De Vos *et al.*, 1990),

Venezuela (Pérez *et al.*, 2004), Sudáfrica, Zimbabwe, Madagascar, Filipinas, Nicaragua, Estados Unidos (revisado por Canonico *et al.*, 2005) y México (Zambrano & Marcias-García, 1999; Jiménez-García *et al.*, 2001). Las Tilapias tienen características que las convierten en organismos con un enorme potencial para competir y desplazar a las especies nativas (Pérez *et al.*, 2004). Todas las especies de Tilapia son omnívoras y tienen una alta capacidad reproductiva, por lo que se pueden generar invasiones a muy corto plazo, incrementando la depredación de huevos de especies nativas y competencia con las especies nativas (Taylor *et al.*, 1984). Por su hábito de remover macrófitas sumergidas y flotantes, aunado a una fuerte territorialidad agresiva, las Tilapias pueden desplazar a las especies nativas de sus lugares de anidamiento y alimentación, incluyendo un cambio en las interacciones tróficas de la fauna nativa (Canonico *et al.*, 2005). Otros impactos potenciales de la introducción de Tilapias son la eutrofización de cuerpos de agua, que puede producir “blooms” de algas, potenciar el crecimiento de algas tóxicas, y finalmente causar la muerte de peces (Armantrout, 1998; Starling *et al.*, 2002); y la transferencia de parásitos a especies de nativas (Jiménez-García *et al.*, 2001). La introducción de Tilapias también tiene impactos genéticos, particularmente sobre poblaciones de cíclidos nativos, debido a su capacidad de hibridación (Canonico *et al.*, 2005). Carvalho y Hauser (1995) dividen los impactos genéticos en dos categorías: impactos directos que inician cambios en el flujo génico (hibridación e introgresión); e impactos indirectos, como el declive en el tamaño poblacional de especies nativas que resulta en la pérdida de poblaciones localmente adaptadas y por ende, en pérdida de diversidad genética.

COMPETENCIA INTERESPECÍFICA

La competencia interespecífica es definida como el efecto negativo de una especie sobre otra (mediado directa o indirectamente por cambios en la disponibilidad de recursos), y es considerada como uno de los procesos más importantes que determinan la estructura de las comunidades naturales. Sin embargo, aún existe incertidumbre sobre las circunstancias biológicas bajo las cuales la competencia entre especies tiene un mayor o menor efecto en las características de las especies, las densidades poblacionales y sobretodo en la estructura de la comunidad (Morin, 1999; Gurevitch *et al.*, 2000; Chase *et al.*, 2002).

El modelo más sencillo que describe la competencia entre especies en la literatura ecológica, es el modelo de Lotka-Volterra (Lotka, 1924; Volterra, 1931). Los coeficientes de Lotka-Volterra dependen del tipo de recurso utilizado por las especies, las características de consumo de cada especie y los procesos que gobiernan el suministro de recursos. Este modelo predice cuatro posibles respuestas de la competencia interespecífica: (a) exclusión de la especie 1, (b) exclusión de la especie 2, (c) coexistencia estable y (d) coexistencia inestable (Tilman, 1982; Begon *et al.*, 1996).

Abrams (1977) analizó un modelo de competencia por recursos abióticos, en el cual el incremento diferencial de la mortalidad de cada una de las especies competidoras, reduce la abundancia relativa de la especie menos competitiva causada por la adición de la segunda. En contraste, un modelo para competencia entre dos especies de consumidores de recursos bióticos (Abrams, 1998) predice que la mortalidad impuesta sobre ambos competidores puede disminuir el impacto proporcional de cada una de las especies en la densidad de la otra. Lo anterior está implícito en el modelo de competencia interespecífica de Lotka–Volterra, donde

la coexistencia está determinada por los coeficientes de competencia. Estos coeficientes son proporciones simples de los efectos inter e intraespecíficos del tamaño de la población sobre la tasa de crecimiento per capita.

Cuando la intensidad de la competencia se mide en relación a los efectos de la población competidora sobre la disponibilidad de recursos compartidos, usualmente dicha intensidad se expresa en términos de la diferencia de las tasas individuales de crecimiento de las especies focales en presencia y ausencia de competidor (Peacor & Werner, 2000). En la práctica, dado el tiempo y la naturaleza de los experimentos, los efectos de la competencia interespecífica encontrados en diferentes estudios, típicamente caen en una de tres categorías: (1) reducción en el suministro de recursos (o de algún recurso que determina la adecuación) de individuos de una especie causada por la presencia de otra especie competidora; (2) reducción absoluta o proporcional en la densidad de la población causada por la presencia de un competidor (3) probabilidad de exclusión competitiva (Chase *et al.*, 2002).

Estudios de competencia interespecífica entre peces son escasos. Sin embargo, un estudio en condiciones de laboratorio entre el pez nativo *Archoplites interruptus* (percha Sacramento) y el pez introducido *Lepomis macrochirus* “bluegill”, demuestra la existencia de competencia interespecífica debido a que: a) la percha Sacramento gana menos peso y muestra un crecimiento reducido cuando se coloca con la especie introducida, pero esta interacción sólo ocurre con limitación de alimento y no es afectada por la densidad de peces; b) que la percha Sacramento demuestra un comportamiento menos agresivo que la especie introducida, pero más agresivo cuando llega a ser conspicuamente más grande que la especie introducida; c) que la percha Sacramento cambia su uso de hábitat en presencia de la especie introducida (Marchetti, 1999). Otro experimento de habilidad competitiva en condiciones de laboratorio

demuestra que el salmón Coho (*Oncorhynchus kisutch*) es un competidor superior comparado con la trucha brook (*Salvelinus fontinalis*) y la trucha café (*Salmo trutta*) de igual tamaño. La competencia en este caso, se da sobre la selección del hábitat, debido que el salmón selecciona hábitat más óptimos que los hábitat donde se encuentran las truchas. Estos cambios de nicho resultan de una competencia directa y proveen una fuerte evidencia que el salmón Coho es un competidor dominante que fácilmente excluye a las truchas de sus hábitat óptimos. Todas las especies crecen a tasas similares para el mismo peso, pero el salmón coho siempre gana más peso (Fausch & White, 1986). Así mismo, los resultados de experimentos de laboratorio para determinar competencia interespecífica por alimento entre un langostino politrófico introducido en la cuenca del Río Colorado y dos peces nativos: *Gila intermedia* y el matalote *Catostomus latipinnis*, demuestran que el langostino introducido compite exitosamente con las dos especies de peces, pero con un mayor impacto sobre el matalote, debido a que el langostino reduce el crecimiento de los peces por competencia por alimento, con un efecto diferencial entre las dos especies (mayor efecto sobre el matalote) (Carpenter, 2005).

HÁBITOS ALIMENTICIOS DE POECILIDAE Y GOODEIDAE

En general, los poecílidos son considerados generalistas omnívoros debido a la diversidad de recursos alimenticios que consumen. Estudios enfocados a la alimentación o consumo de presas por parte de *Poecilia mexicana* son pocos, encontrando solamente el reporte de Menzel y Darnell (1973). Esta especie se reporta que en el norte de México *P. mexicana* se alimenta de detritos orgánicos con inclusiones de algas filamentosas, desmidos y pedazos de plantas vasculares. Otros ejemplos de la dieta para miembros de la familia Poecílidae son los reportes de García-Berthou (1999) quien menciona que las presas principales de la especie *Gambusia holbrooki* son cladóceros, particularmente *Chydorus sphaericus*, *Scapholeberis ramneri*, *Ceriodaphnia reticulata*, y *Pleuroxus laevis*; y Dípteros adultos (principalmente chironómidos y *Chaoborus flavicans*). Los nematoceros (Dípteros) adultos fueron comunes en el alimento de *G. holbrooki* en el lago Banyotes, pero los cladóceros fueron más importantes, particularmente por número y ocurrencia. También se ha reportado que la base de la dieta de esta especie en otros hábitat es el zooplancton, principalmente cladóceros, ostrácodos y copepodos (Bence & Murdoch, 1986; Bence, 1988; Soto & Hurlbert, 1991), con una preferencia por cladóceros en muchos sistemas, como campos de arroz (Farley, 1980; Blaustein & Karban, 1990), estanques seminaturales (Miura *et al.*, 1979), y canales de drenaje (Crivelli & Boy, 1987). Otra especie de este género, *G. affinis*, es una especie polífaga que se alimenta de zooplancton, insectos de agua dulce, peces, caracoles, y organismos terrestres capturados en la superficie del agua. Cladóceros, copépodos, y larvas de chironómidos comprenden más del 65% del total de su dieta, mientras que los rotíferos y fauna terrestre constituyen un 18% adicional (Mansfield & Mcardle, 1998). Martínez (1983) reporta que la dieta de *Poecilia sphenops* en la presa de Zicuhirán, la Huacana,

Mich. México, incluye fitoplancton y zooplancton, específicamente: diatomeas, clorofilas, ostrácodos, cladóceros, copépodos, algas filamentosas y restos plantas vasculares.

En el caso de los goodeidos, existen pocos trabajos que analicen la dieta de las diferentes especies en su medio natural, sin embargo los únicos estudios realizados con algunas especies sugieren que existen diferencias en la alimentación dentro de la familia (Zubieta, 1985; Moncayo, 1996, Nepita, 1993). Como es el caso de *Zoogoneticus quitzeoensis* que se considera un carnívoro consumidor de organismos del perifiton y bentos, como: insectos, ostracodos, el anfípodo *Hyaella azteca* y detritos, con una preferencia por larvas del género *Chironomus* seguido por crustáceos. En diferentes tallas esta especie consume de manera muy similar todas las especies de presa, lo que la circunscribe en cierta medida a un hábitat particular para su alimentación, lo cual se ha confirmado en diferentes cuerpos de agua (Zubieta, 1985; Moncayo, 1996). *Goodea atripinnis* es una especie detritívora con inclusión ocasional diatomeas, algas filamentosas, ostrácodos y copépodos en el Lago de Pátzcuaro, Michoacán (Nepita, 1993).

Cabe destacar que para el estudio de hábitos alimenticios de peces, se han discutido varios métodos para analizar el contenido estomacal, entre ellos se encuentran: el método volumétrico, el método numérico, el método gravimétrico, el método de frecuencia, el índice de importancia relativa y el coeficiente de vacuidad. De acuerdo al tamaño de los estómagos, al tipo y tamaño del alimento y al grado de digestión, es necesario combinar entre sí diferentes métodos para obtener una información más clara sobre la preferencia alimenticia de las especies en determinadas áreas (Yáñez-Arancibia, 1976).

CONDICIÓN ACTUAL DEL HÁBITAT DE LAS ESPECIES DE ESTUDIO

El río Ameca es un ejemplo de sistemas acuáticos que presentan un declive de especies nativas, un incremento en la dominancia de especies exóticas y una reducción de la estabilidad poblacional nativa. La diversidad de peces ha declinado drásticamente, de tal forma que actualmente sólo se presenta un 30% de la diversidad de la fauna íctica nativa. En la cuenca del Río Ameca era posible encontrar las especies: *Allodontichthys polylepis*, *Allophorus robustus*, *Allotoca maculata*, *Allotoca goslinei*, *Ameca splendens*, *Chirostoma jordani*, *Goodea atripinnis*, *Ichталurus dugesi*, *Ilyodon fursidens*, *Moxostoma mascotae*, *Notropis amecae*, *Poeciliopsis infans*, *Poeciliopsis vidriosa*, *Skiffia francesae*, *Xenotoca eiseni*, *Xenotoca melanosoma*, *Yuriria alta*, y *Zoogoneticus quitzeoensis*, *Zoogoneticus tequila*. No obstante, López-López & Paulo-Maya (2001) no encontraron en esa cuenca a las especies nativas *Allodontichthys polylepis*, *Allophorus robustus*, *Allotoca goslinei*, *Allotoca maculata*, *Chirostoma jordani*, *Ichталurus dugesi*, *Ilyodon fursidens*, *Poeciliopsis vidriosa*, *Skiffia francesae*, *Xenotoca eiseni*, *Xenotoca melanosoma*, *Yuriria alta*, y *Zoogoneticus tequila*; mientras que las especies encontradas que persistían fueron: *A. splendens*, *G. atripinnis*, *M. mascotae*, *N. amecae*, *P. infans* y *Z. quitzeoensis*; y las especies exóticas encontradas fueron: *Cyprinus carpio*, *Oreochromis aureus*, *Poecilia sphenops* y *Xiphophorus clemenceae*.

JUSTIFICACIÓN

En la actualidad, más del 20% de las especies de peces descritas para ecosistemas acuáticos y marinos están en riesgo de extinción en un futuro cercano (Leidy & Moyle 1998), debido a que las acciones humanas alteran la naturaleza física de los ecosistemas acuáticos de manera semejante alrededor del mundo, el riesgo de extinción entre muchos peces de agua dulce que comparten rasgos particulares de historia de vida puede ser similar (Duncan & Lockwoodb, 2001). Conocer cuales especies son más susceptibles a la extinción es tal vez uno de los retos fundamentales en el esfuerzo por conservar la biodiversidad (McKinney, 1997). Esfuerzos en la biología de la conservación con un valor predictivo reflejan un dilema básico entre la necesidad de actuar y saber mas. Los conservacionistas requieren de la capacidad para identificar características en rasgos biológicos o ecológicos que predisponen a las especies a la extinción. Por lo tanto entender la ecología de las especies que coexisten es indispensable para mejorar la conservación de las especies (Bacheler *et al.*, 2004). Datos de campo, nos muestran la existencia de pequeñas poblaciones de *A. splendens* en localidades como El Balneario El Rincón y Los Veneros, sin embargo *Z. tequila* no se encuentra en la localidad tipo ni en tributarios del Río Ameca. Un hecho relevante, es la introducción de la especie exótica *P. mexicana* en esta zona, la cual pudo afectar la interacción entre especies nativas y podría estar relacionada con la extinción de *Z. tequila*.

El presente estudio ofrece información que nos ayuda a entender la repercusión de la presencia de una especie exótica sobre las relaciones tróficas y competitivas de las especies nativas en la zona de Teuchitlán, Jalisco. Implementar una estrategia de conservación requiere de este tipo de estudios para mejorar nuestro conocimiento de los factores implícitos en la pérdida de diversidad nativa.

OBJETIVOS

General

Analizar la relación de competencia alimenticia de *Poecillia mexicana* (introducida) con las especies nativas *Zoogoneticus tequila*, *Ameca splendens* y *Goodea atripinnis*.

Particulares

- Comprender las relaciones competitivas por alimento de *P. mexicana* con *Z. tequila*, *G. atripinnis* y *A. splendens*.
- Comprender las relaciones competitivas por alimento de *P. mexicana* y *Z. tequila*.
- Analizar la posible extinción de *Z. tequila* por desplazamiento competitivo con *P. mexicana*.

HIPÓTESIS

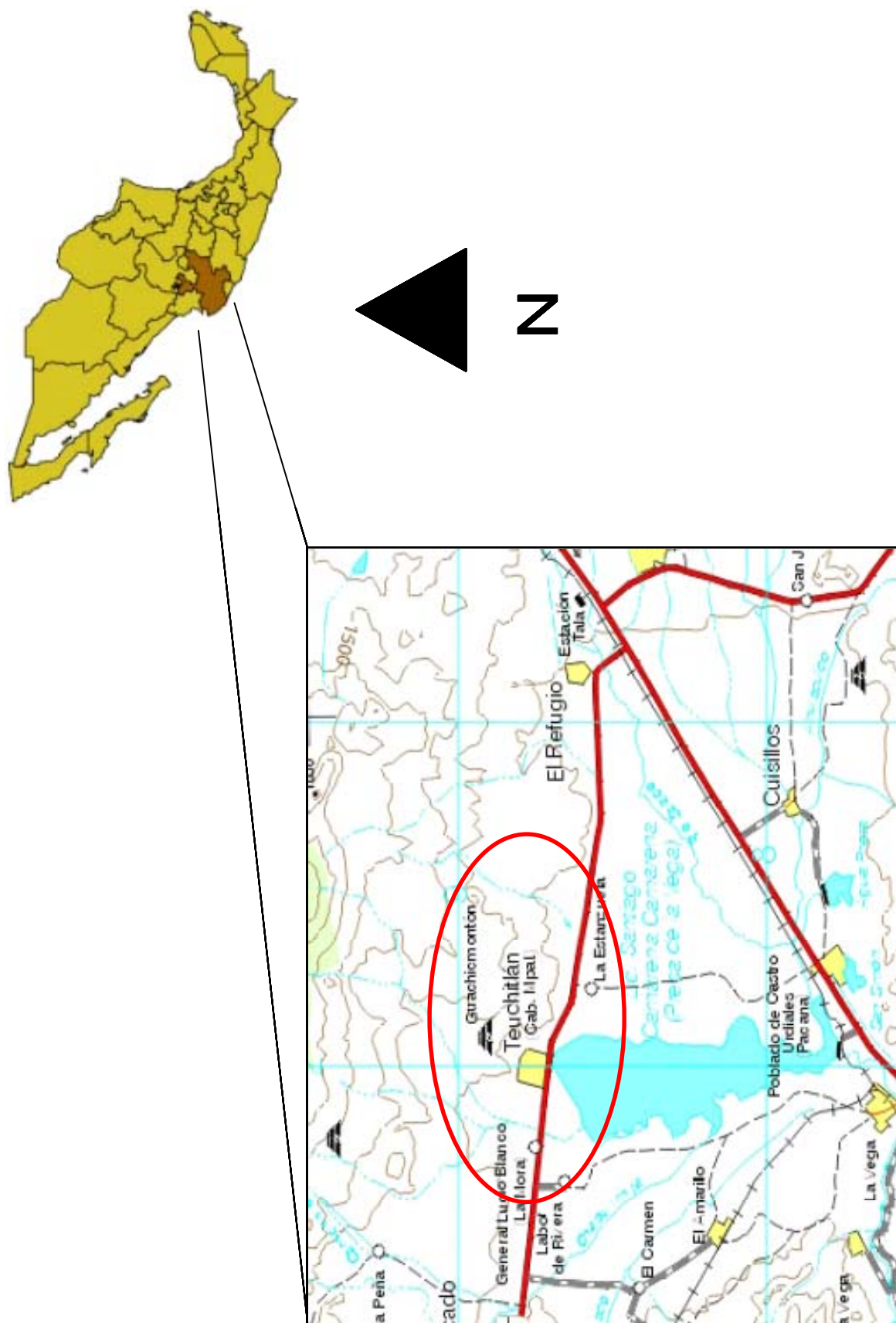
Al ser una especie generalista, *P. mexicana* es capaz de consumir organismos que se encuentran en la dieta de *Zoogoneticus tequila*, *A. splendens* y *Goodea atripinnis*, por lo que se esperaría una competencia por alimento y desplazamiento de las especies nativas.

MÉTODO

Obtención y cuidado de organismos

Se realizó una salida de campo a la Localidad de Teuchitlán, Jalisco en el balneario El Rincón (20° 41' 17.8" Latitud Norte y 103° 50' 37.7" Longitud Oeste) (Figura 1) en donde se colectaron organismos de las especies *Poecilia mexicana* (Figura 2a), *Goodea atripinnis* (Figura 2b) y *Ameca splendens* (Figura 2c) en una cantidad representativa de reproductores con una proporción sexual de 1:1 (15 machos y 15 hembras de cada especie). La colecta se llevó a cabo con redes tipo chinchorro, redes de mano y en los sitios donde fue posible se utilizaron técnicas de electropesca.

Posteriormente se realizaron salidas de campo haciendo una búsqueda exhaustiva de la especie *Z. tequila* (Figura 2d) a lo largo del Río Teuchitlán, así como en tributarios del Río Ameca en localidades como "Los Veneros" (20° 40' 9.7 Latitud Norte 103° 52' 25.3 Longitud Oeste), "Tanque del Tajo" (20°40'35.4" Latitud Norte 103°52'21.6" Longitud Oeste) y "El Moloya" (20° 54'4.4" Latitud Norte 104° 4'46.7" Longitud Oeste), esto con la finalidad de corroborar su estatus. *Z. tequila* no se encontró en los cuerpos de agua registrados, por lo que los experimentos se realizaron con ejemplares donados por el Laboratorio de Biología Acuática de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia Michoacán. Los organismos de las especies colectadas fueron reproducidos en módulos de estanquería de 600 l con recirculación cerrada y aireación continua. Este módulo de estanquería se usó para crecimiento y reproducción para la utilización de los organismos en los experimentos.



Modificado de INEGI 1:250 000 (2006)

Figura 1. Mapa de localización de la zona de colecta.



(A) *Poecilia mexicana*



(B) *Goodea atripinnis*



(C) *Ameca splendens*



(D) *Zoogoneticus tequila*

Figura 2. (A) *Poecilia mexicana* [Fotografía.-Juan M. Artigas Azas], (B) *Goodea atripinnis* [Fotografía.- Kees de Jong], (C) *Ameca splendens* [Fotografía.- Charley Grimes] y (D) *Zoogoneticus tequila* [Fotografía.-Charley Grimes].

Experimentación

Se realizaron dos experimentos. El primero para determinar la dieta de las diferentes especies nativas tanto en ausencia como en presencia de competencia de la especie introducida. Determinando el traslape de dieta y la diferencia en el crecimiento. El segundo experimento fue para determinar competencia por escasez de alimento reflejada en el crecimiento y la sobrevivencia de los organismos.

Experimento 1: Influencia de la especie introducida sobre las especies nativas.

El módulo para este experimento consistió de 20 estanques de concreto de circulación cerrada, cada estanque presenta dimensiones de 2.00 m de largo, 0.40 m de altura y 0.40 m de ancho con un volumen total de agua de 320 l. Este módulo estuvo a la intemperie, por lo que fue posible que se establecieran de manera natural organismos planctónicos como: copépodos, anfípodos, cladóceros, ostrácodos, insectos, larvas de insecto y algas (Obs. Pers.). Cada cinco días se monitoreó la densidad de zooplancton. Se tamizaron 20 l de agua del estanque con luz de maya de 54 µm. Se monitorearon parámetros fisicoquímicos como: pH, amonio total, nitritos y dureza total con el *kit* comercial Tetra Test. Adicionalmente se midió la temperatura diariamente (en intervalos de 30 minutos) con termógrafos Onset Computer Corporation. Modelo HOBO Pendant Temperature / Light Data Logger (Part # UA-002-XX).

El experimento se realizó con individuos juveniles de edades menores a tres meses o con una talla inicial entre 1.5 cm y 2.5 cm. Se mantuvo una densidad de 30 peces por estanque tomando como densidad base que un centímetro de pez este contenido en un l de agua. Se llevaron a cabo cuatro tratamientos con cinco réplicas con una duración de 30 días:

Tratamientos:

(i) *Z. tequila* (30 individuos)

(ii) *P. mexicana* (30 individuos)

(iii) *Z. tequila* (15 individuos) + *P. mexicana* (15 individuos)

(iv) *Z. tequila* (7 individuos) + *A. splendens* (7 individuos) + *G. atripinnis* (7 individuos) + *P. mexicana* (7 individuos).

Análisis de dieta

Se realizaron análisis de contenido estomacal para determinar la diferencia en la dieta de las diferentes especies de peces. Se extrajo el tracto digestivo de los individuos, preservados previamente en Formol puro durante 15 minutos, posteriormente se cambiaron a alcohol al 70% y el intestino se preservó independientemente del organismo en alcohol al 70% (Zubieta com. pers., 2005). Se midió la longitud del intestino y longitud patrón de los individuos. La disección del tracto digestivo se llevó a cabo con agujas de disección y con un microscopio estereoscópico EISS Stemi DR 1040. Se separaron los diferentes artículos alimenticios encontrados. La identificación taxonómica de los artículos alimentarios se basó en los criterios de Edmondson, 1959; Ward & Whypple, 1945; Usinger, 1956; Pennak, 1989; identificando hasta el menor nivel taxonómico posible.

La evaluación cuantitativa del alimento se realizó mediante los métodos de porcentaje frecuencia de ocurrencia (%FO), índice medio volumétrico (%IVM) de Saiki (1976); modificado por Martínez (1983), además del índice de importancia relativa, expresado en porcentaje (%IIR). Este último análisis se basó en los criterios establecidos por Cailliet *et al.* (1986).

Método de frecuencia de ocurrencia (%FO)

El método de frecuencia de ocurrencia señala la periodicidad con la que son ingeridas las diferentes especies de presas, pero no señala la cantidad o número. Sin embargo el método ayuda a la interpretación final del patrón alimenticio de la especie. Yáñez- Arancibia (1976)

discute este método en detalle. La expresión matemática para determinar la frecuencia de ocurrencia es:

$$F = n / NE * 100 \quad (1)$$

Donde **F** representa la *frecuencia* o periodicidad de aparición de algún alimento, **n** representa el número de tractos digestivos que contienen dicho alimento, y **NE** es el total de estómagos analizados. Esto determina que **F** sea una expresión porcentual (%).

Índice Medio Volumétrico (%IMV)

Este método indica la proporción en masa o volumen de cada presa consumida. Para obtener el porcentaje de los artículos alimenticios se utilizaron tractos digestivos llenos. El contenido estomacal se examinó en cajas de Petri reticulada con capacidad de 3 ml; Los artículos encontrados se separaron dentro de la misma caja de Petri. Para peces de tallas pequeñas (menores a 15 cm) Martínez (1983) determina el volumen asignando un valor *n* (número de artículos alimenticios establecidos), el artículo que ocupa el primer lugar es igual a *n*, el artículo en segundo lugar es igual a *n-1*, al tercer lugar *n-2* hasta *n-n*, cuando una presa no se encuentra se le asigna un cero; al final se suman los números de cada presa y se obtiene el porcentaje con respecto a la suma total de todos los artículos alimenticios.

$$nT = (n) + (n - 1) + (n - 2) + \dots(n - n)$$

$$\% P 1 = (nT / n) 100 \quad (2)$$

$$\% P 2 = (nT / n - 1) 100$$

$$\% P x = (nT / n - n) 100$$

Donde:

n = número designado a la presa con mayor volumen

$n - n$ = número designado a la presa que ocupa el segundo, tercero, cuarto... n . lugar en volumen

nT = sumatoria de los números obtenidos por cada presa

$\% P x$ = Volumen de la presa x expresado en porcentaje

Índice de Importancia Relativa (%IIR)

Para obtener el IIR para de las diferentes especies, se integraron y contemplaron todos los porcentajes de %FO e %IMV de los diferentes taxa de presa, categorizados en 10 grupos: Chironómidos, Ostrácodos, Insectos, *Daphnia pulex*, *Bosminia* sp., *Alona* sp., *Hyallela azteca*, restos de planta, algas y Materia Orgánica No Identificada (MONI).

La expresión matemática del modelo del índice de importancia relativa es:

$$\%IIR = \frac{(\%FO) (\%IMV)}{100} \quad (3)$$

Donde:

$\%IIR$ = Índice de importancia relativa (expresado en porcentaje).

$\%FO$ = Porcentaje en frecuencia de ocurrencia

$\%IMV$ = Porcentaje del índice medio volumétrico

Análisis trófico combinado

Este análisis se realizó para determinar cuales especies de presas, de las encontradas en los tractos digestivos forman comúnmente parte de la dieta del pez. Para determinar cuáles presas son accidentales o circunstanciales, secundarias y preferentes se utilizaron las gráficas del espectro trófico (Figura 3) en relación a los tres cuadrantes propuestos por Yañez-Arancibia *et al.* (1976).

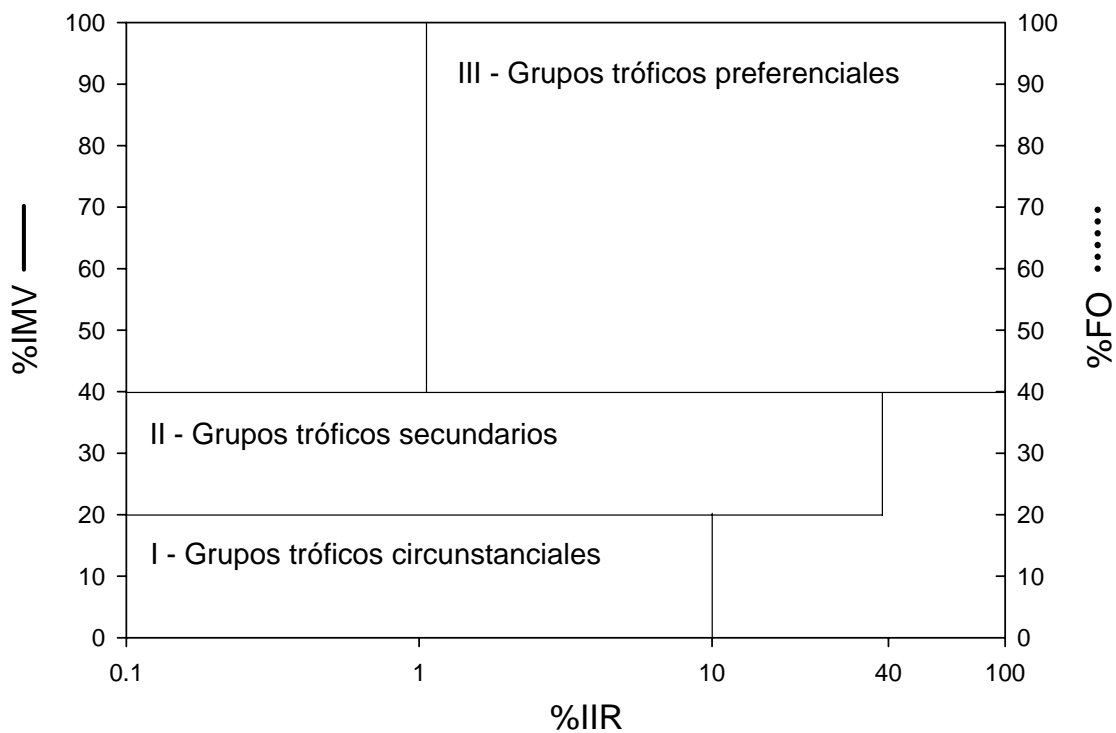


Figura 3.- Gráfica del espectro trófico combinado. El cuadrante I representa la Zona de grupos tróficos accidentales o circunstanciales; el cuadrante II representa la Zona que define grupos tróficos secundarios y; el cuadrante II representa la Zona de grupos tróficos preferenciales.

Traslape de Dieta

La competencia de especies implica un traslape en el uso de recursos, los cuales pueden ser medidos por diferentes índices (Gotelli & Graves, 1996). Ya que no existe un índice para el traslape dieta estandarizado en la literatura y con fines comparativos, se estimó el

traslape de dieta, mediante el índice de Horn (1966) y el índice de Pianka (1973). El índice de Horn no es sensible al tamaño de muestra, mientras que el índice de Pianka es uno de los índices comúnmente usados (Krebs, 1999). El traslape se estimó para los tratamientos **(iii)** *Z. tequila* + *P. mexicana* ; y **(iv)** *Z. tequila* + *A. splendens* + *G. atripinnis* + *P. mexicana*.

Índice de Horn

$$R_o = 1.6610 [\sum (p_{ij} + p_{ik}) \log (p_{ij} + p_{ik}) - \sum p_{ij} \log p_{ij} - \sum p_{ik} \log p_{ik}] \quad (4)$$

Donde:

R_o = Índice de Horn indicando el traslape en uso de recursos de las especies de peces j y k ;

p_{ij} = Proporción de presas i sobre el total de presas utilizadas por la especie de pez j , y

p_{ik} = Proporción de presas i sobre el total de presas utilizadas por la especie de pez k .

La media de R_o y el error estándar (ES) asociado, se calcularon mediante combinaciones aleatorias de los diferentes contenidos estomacales analizados.

Índice de Pianka

$$O_{21} = O_{12} = \frac{\sum P_{2i} P_{1i}}{[\sum (P_{2i})^2 \sum (P_{1i})^2]^{0.5}} \quad (5)$$

Donde: O_{21} es el traslape respecto al uso del recurso utilizado por la especie 2 sobre la especie 1; O_{12} , es el traslape respecto al uso de recursos utilizados por las especie 1 sobre la especie 2; P_{2i} , frecuencia de utilización del estado del recurso i por la especie 2; P_{1i} , frecuencia de utilización del estado del recurso i por la especie 1. Los valores de traslape presentan un rango de 0 (ninguna especie de presa compartida) a 1 (idéntica utilización de especies de presa).

Diferencia en el crecimiento de las diferentes especies

Se tomaron talla y peso inicial y final de los individuos. Al comenzar se seleccionaron individuos con tallas mayores a 1.5 cm y menores a 2.5 cm realizando tratamientos de la misma manera que en el experimento 1. El experimento tuvo una duración de 30 días. Con los datos de talla inicial y final se determinó si había diferencia significativa en el crecimiento analizando los datos entre los diferentes tratamientos mediante un ANOVA de una vía de medidas repetidas ya que los individuos que se midieron al inicio fueron los mismos que se midieron al final. El análisis de los datos se realizó con ayuda del software S-PLUS 2000. Como análisis *post hoc* se analizaron los datos de manera independiente (antes y después) mediante una prueba de Tukey-Kramer con el mismo paquete estadístico.

Experimento 2. Competencia por escasez de un recurso

Debido a que mediante el análisis de contenido estomacal realizado en experimentos anteriores se observó que ambas especies (*Z. tequila* y *P. mexicana*) consumen Chironomidos, este fue el alimento seleccionado para determinar la competencia por escasez de recursos. En este experimento, se utilizó una densidad de 16 individuos por acuario. La capacidad de los acuarios es de 40 l, y en cada una de ellas se colocó un filtro biológico para acuario. Se omitió el uso de grava, rocas o cualquier otro sustrato para eliminar la alimentación de los peces con otros organismos que pudieran establecerse (e.g. algas). Se seleccionaron individuos de *Z. tequila* y *P. mexicana* que presentaran tallas entre 1.5 cm y 2.5 cm.. La talla inicial y final de cada individuo se registraron al inicio del experimento. Los peces, se alimentaron dos veces al día durante 30 días con larvas de Chironómidos de tamaño 5.19 ± 1.12 mm utilizando distintas densidades.

Este experimento presentó 12 tratamientos con 5 réplicas cada uno:

- (i) 16 *Z. tequila* alimentados con 1 Chironomido / ind.
- (ii) 16 *P. mexicana* alimentados con 1 Chironomido / ind.
- (iii) 8 *Z. tequila* + 8 *P. mexicana* alimentados con 1 Chironomido / ind.
- (iv) 16 *Z. tequila* alimentados con 2 Chironomido / ind.
- (v) 16 *P. mexicana* alimentados con 2 Chironomido / ind.
- (vi) 8 *Z. tequila* + 8 *P. mexicana* alimentados con 2 Chironomido / ind.
- (vii) 16 *Z. tequila* alimentados con 4 Chironomido / ind.
- (viii) 16 *P. mexicana* alimentados con 4 Chironomido / ind.
- (ix) 8 *Z. tequila* + 8 *P. mexicana* alimentados con 4 Chironomido / ind.
- (x) 16 *Z. tequila* alimentados con 8 Chironomido / ind.
- (xi) 16 *P. mexicana* alimentados con 8 Chironomido / ind.
- (xii) 8 *Z. tequila* + 8 *P. mexicana* alimentados con 8 Chironomido / ind.

Concluidos los 30 días se tomaron la talla y peso finales de los individuos, con lo cual se analizó el crecimiento de las dos especies. Para determinar la diferencia en crecimiento los datos se analizaron mediante un ANOVA de una vía de medidas repetidas ya que los individuos que se midieron al inicio fueron los mismos que se midieron al final. El análisis de los datos fue con ayuda del software S-PLUS 2000. Como análisis *post hoc* se analizaron los datos de manera independiente (antes y después) mediante una prueba de Tukey-Kramer con el mismo paquete estadístico.

RESULTADOS

Los parámetros fisicoquímicos de los estanques fueron:

Tabla 1.- Parámetros fisicoquímicos de los estanques

	T °C	pH	NO ₂ (mg/l)	NH ₄ (mg/l)	GH
(promedio)	20.20	8.87	0.30	0.45	8.62
(Desv. Est)	2.00	0.23	0.00	0.66	1.18

El monitoreo de zooplancton muestra la presencia de: *Hyaella* sp. 6.36 DE=4.37 ind/l⁻¹; Ostracodos 17.07 DE= 11.40 ind/l⁻¹; Chironomidos 3.30 DE= 2.40 ind/l⁻¹; *Daphnia pulex* 6.22 DE= 6.66 ind/l⁻¹; *Alona* sp 1.13 DE= 0.78 ind/l⁻¹; *Bosminia* sp. 1.16 DE= 0.78 ind/l⁻¹; Copepodos 0.08 DE= 0.03 ind/l⁻¹

Experimento 1. (Influencia de la especie introducida sobre las especies nativas)

Análisis de dieta

El total de tipos de presa encontrados y clasificados en el tracto digestivo de todas las especies fueron 11: 3 géneros de cladóceros (*Bosminia* sp., *D. pulex* y *Alona* sp); Insectos; chironómidos (larvas de dípteros); ostracodos; *H. azteca* (anphipodo); algas; diatomeas; restos de plantas y materia orgánica no identificada (MONI).

El volumen de cada uno de los artículos alimenticios encontrados en el tracto digestivo de cada una de las especies cuando están presentes todas las especies (Figura 4), para cada especie de pez los artículos alimenticios fueron:

- a) *Z. tequila*.- ostracodos*, chironómidos*, insectos y *D. pulex* (Fig. 4A).
- b) *P. mexicana*.- ostracodos*, *Bosminia* sp, chironómidos*, *D. pulex**, *Alona* sp, *H. azteca*, algas*, plantas y MONI (Fig. 4B).
- c) *A. splendens*.- Algas*, plantas y MONI (Fig. 4C)
- d) *G. atripinnis*.- chironómidos, ostracodos, algas, plantas y MONI* (Fig. 4D).

* Artículos alimenticios con mayor presencia en los tractos digestivos

Análisis trófico combinado

El espectro trófico combinado demostró variación entre las especies, señalando que: el grupo trófico preferencial de *Z. tequila* lo constituyen ostracodos y chironómidos (Fig. 5A); la dieta de *P. mexicana* está constituida principalmente por algas, ostracodos, chironómidos y *D. pulex* (Fig. 5B); El grupo trófico preferencial de *A. splendens* está claramente representado por algas, principalmente por el género *Oscillatoria* sp. y con valores menores pero dentro de el grupo trófico preferencial se encuentran ostracodos (Fig. 5C); finalmente *G. atripinnis* se alimenta principalmente de materia orgánica (Fig. 5D).

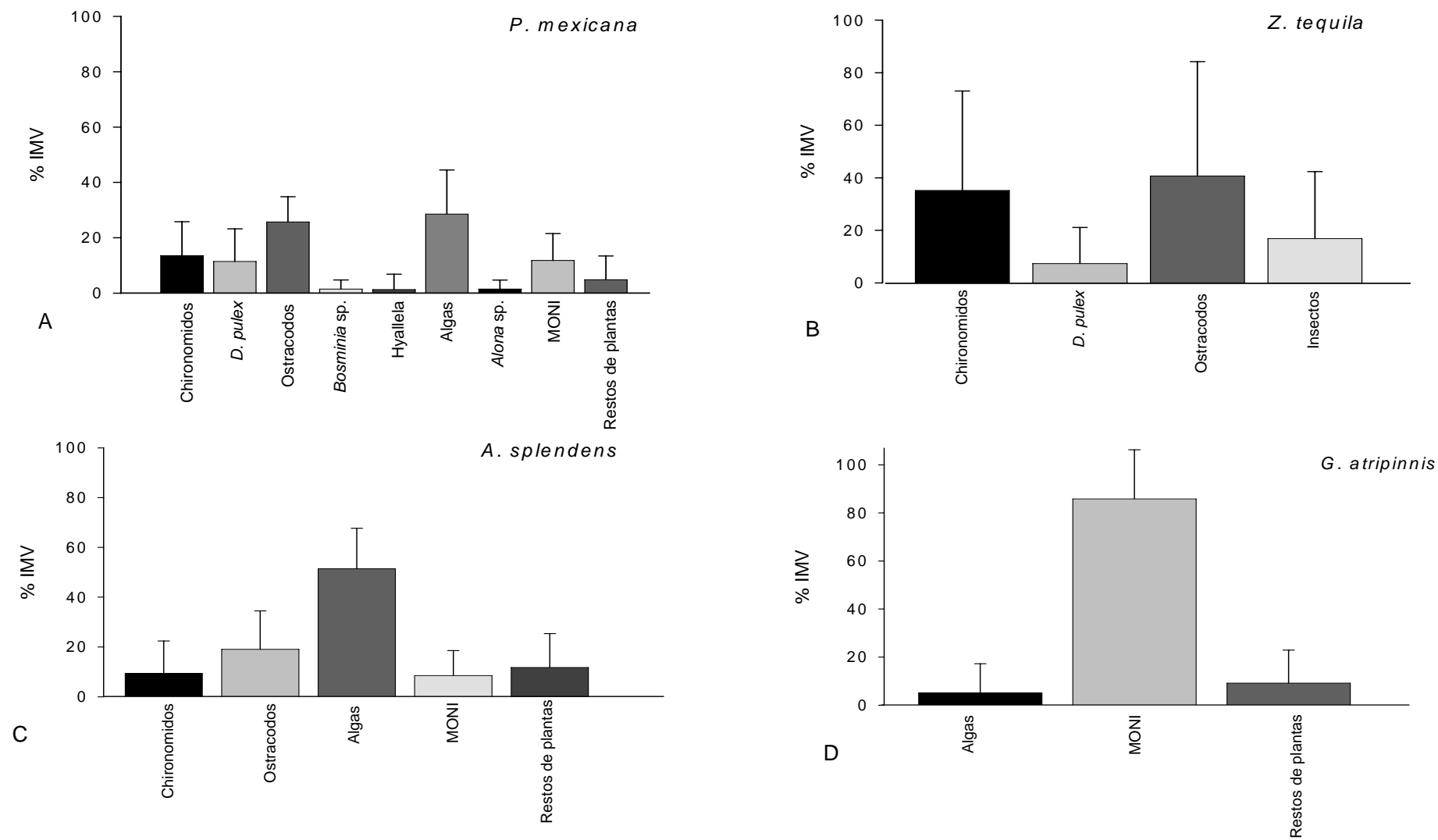


Fig. 4 Análisis de contenido de dieta cuando las especies nativas y la especie introducida coexisten. Los valores del índice medio volumétrico se expresan como porcentaje. A. Contenido estomacal de *P. mexicana*; B. Contenido estomacal de *Z. tequila*; C. contenido estomacal de *A. splendens*; D. contenido estomacal de *G. atripinnis*. (Las barras indican la media y desviación estándar).

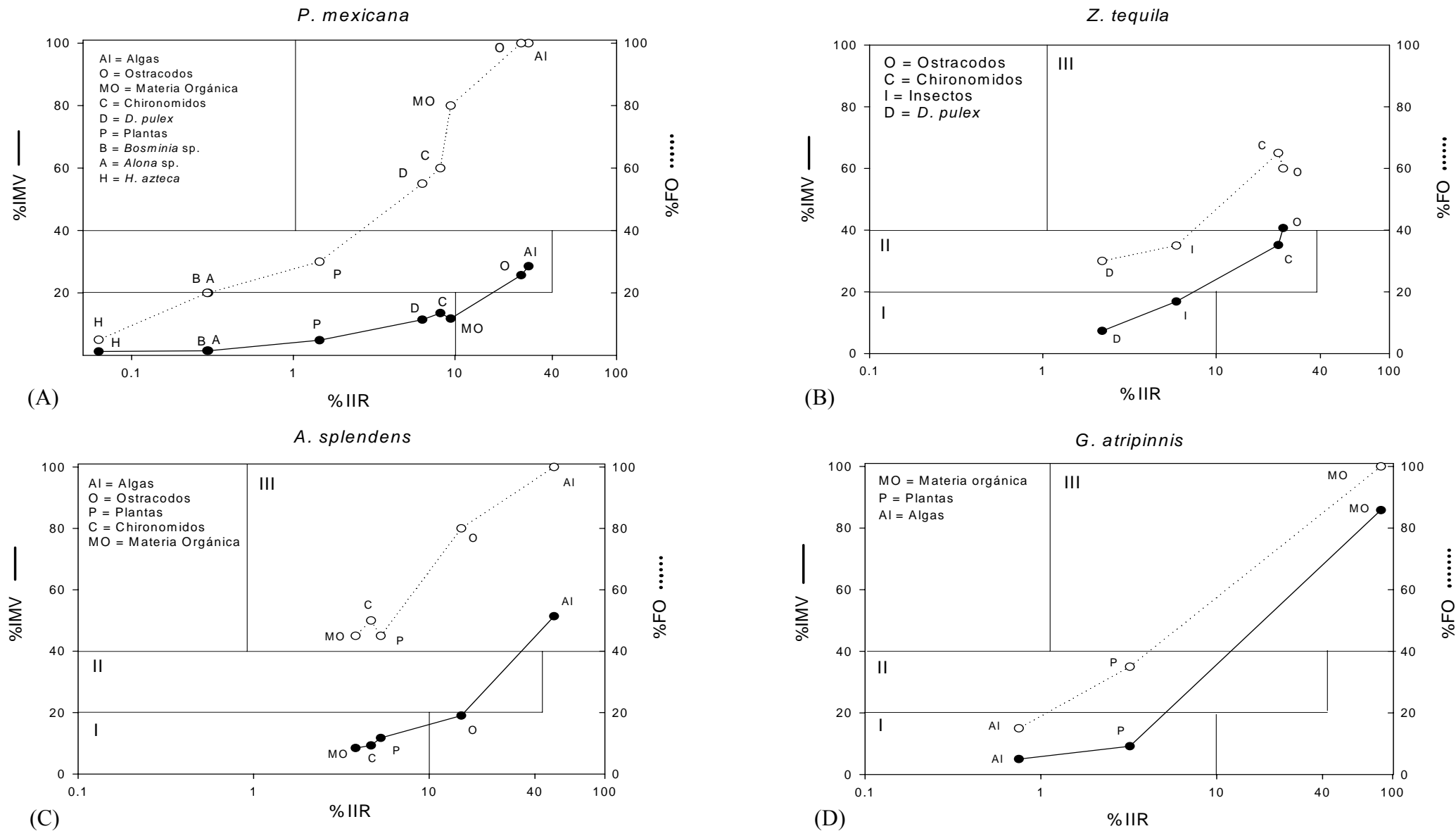


Figura 5. Diagrama trófico combinado de las especies nativas y la especie introducida en coexistencia. %IMV = Índice Medio Volumétrico; %IIR= Índice de Importancia Relativa; %FO= Frecuencia de Ocurrencia; Cuadrante I: Zona de grupos tróficos accidentales o circunstanciales. Cuadrante II: Zona que define grupos tróficos secundarios; Cuadrante III: Zona de grupos tróficos preferenciales. (A) *P. mexicana* ; (B) *Z. tequila*; (C) *A. splendens* ; (D) *G. atripinnis*. (Línea punteada con círculos blancos %FO. Línea continua con círculos negros %IMV).

Traslape de dieta

Los valores de ambos índices de traslape de dieta (Horn y Pianka) demuestran que existe un traslape de dieta de la especie introducida (*P. mexicana*) con cada una de las tres especies nativas. Aún cuando existe traslape de dieta entre las especies nativas, el traslape es menor respecto al observado para *P. mexicana* con cada una de las especies nativas (Tabla 2).

Tabla 2. Índices de traslape de dieta (proporciones) cuando las especies nativas y la introducida coexisten.

ESPECIES	ÍNDICE DE HORN	ÍNDICE DE PIANKA
<i>Z. tequila</i> + <i>A. splendens</i>	0.174 (DE \pm 0.172)	0.138 (DE \pm 0.170)
<i>Z. tequila</i> + <i>G. atripinnis</i>	0.000 (DE \pm 0.000)	0.000 (DE \pm 0.000)
<i>Z. tequila</i> + <i>P. mexicana</i>	0.393 (DE \pm 0.258)	0.392 (DE \pm 0.272)
<i>A. splendens</i> + <i>G. atripinnis</i>	0.271 (DE \pm 0.332)	0.252 (DE \pm 0.311)
<i>A. splendens</i> + <i>P. mexicana</i>	0.627 (DE \pm 0.156)	0.620 (DE \pm 0.185)
<i>G. atripinnis</i> + <i>P. mexicana</i>	0.293 (DE \pm 0.189)	0.261 (DE \pm 0.194)

El traslape de dieta se calculó a partir de n = 100

Diferencia en el crecimiento de las especies

Cuando se encuentran las cuatro especies en el mismo tratamiento (*Z. tequila* + *P. mexicana* + *A. splendens* + *G. atripinnis*) se observó un aumento de talla significativo en las cuatro especies después del tiempo de tratamiento ($p < 0.001$, $n = 280$) (Tabla. 3).

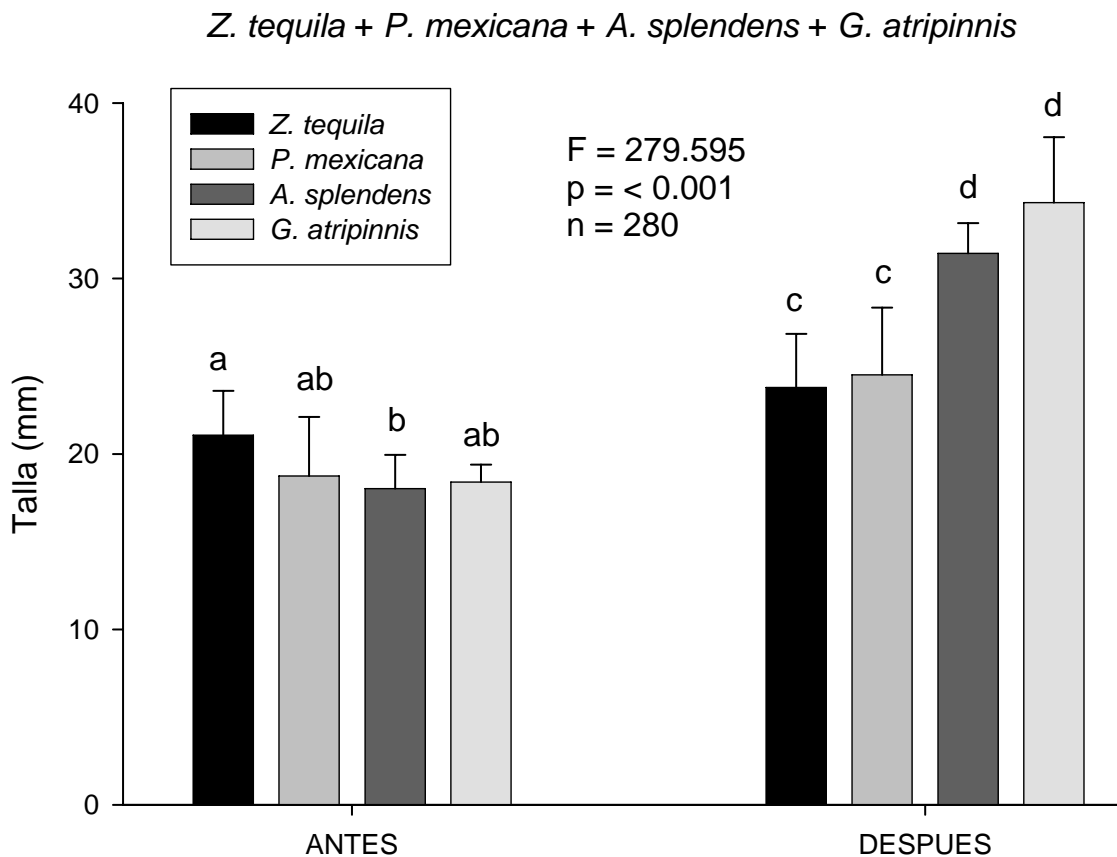
Ya que hubo diferencia significativa entre las especies, el análisis *pot hoc* muestra que en las talla iniciales no hay diferencia significativa entre la talla de *Z. tequila*, *P. mexicana* y *G. atripinnis* (21.06 mm, DE= 2.535; 18.735 mm DE= 3.367; 18.391 DE= 0.997 respectivamente), sin embargo *A. splendens* (18.018 mm DE= 1.9272) sí presentó diferencia significativa respecto a *Z. tequila* pero no con las otras especies respecto a la talla inicial, esto se pudo deber a la imposibilidad de obtener una homogeneidad en las tallas de todas las crías al mismo tiempo.

Las tallas finales de las cuatro especies muestran que las especies *A. splendens* y *G. atripinnis* presentan un crecimiento significativamente mayor (31.43 mm, DE= 1.72; 34.32 mm, DE=3.72 respectivamente) respecto a *Z. tequila* y *P. mexicana* (23.78 mm, DE= 3.05; 24.51 mm, DE=3.82 respectivamente). *A. splendens* y *G. atripinnis* no presentan diferencia significativa entre ellas respecto a la talla final. También se observó que *P. mexicana* presenta un crecimiento mayor que *Z. tequila* pero la diferencia no fue significativa (Fig. 6).

Tabla 3.- Análisis de Varianza de medidas repetidas para el crecimiento de las especies en coexistencia. Especies, (Tiempo) antes y después.

	GL	SC	CM	valor de F	P
Especies	3	455.4541	151.8180	17.53919	< 0.0001
Residuales	16	138.4949	8.6559		
Tiempo	1	1242.150	1242.150	279.5952	< 0.0001
Especie: Tiempo	3	152.442	50.814	11.4377	< 0.0003
Residuales	16	71.083	4.443		

GL = Grados de libertad SC = Suma de Cuadrados CM = Cuadrados Medios

**Figura 6.** Diferencia en el crecimiento de las cuatro especies (*Z. tequila*, *P. mexicana*, *A. splendens* y *G. atripinnis*) en coexistencia. Antes y después del tratamiento de 30 días. (Las barras indican la media y desviación estándar)

Influencia de la especie introducida sobre *Z. tequila*

Para los siguientes experimentos se tomó en cuenta que: el crecimiento de *Z. tequila* y *P. mexicana* no fueron significativamente diferentes, y el traslape de dieta de *Z. tequila* con *P. mexicana* (Horn = 0.3993; Pianka = 0.392) es mayor respecto a los traslapes de dieta con las otras especies. Por lo que se analizó el efecto competitivo sólo entre *P. mexicana* sobre la especie nativa *Z. tequila*.

Los artículos alimenticios encontrados en *Z. tequila* en ausencia de competencia son chironómidos, *D. pulex* y ostrácodos, *Bosminia* sp., *Hyallela* sp., insectos, algas y *Alona* sp. (Fig 7a) El Diagrama trófico combinado muestra que sus artículos preferenciales son chironómidos, ostrácodos y *D. pulex*. (Fig. 8a). Los artículos encontrados en los tractos digestivos de *P. mexicana* en ausencia de competencia fueron chironómidos, *D. pulex*, Ostrácodos, algas, MONI, *Alona* sp. y diatomeas, en su mayoría penales (Fig. 7b). El Diagrama trófico combinado (Fig. 8b) señala que los artículos preferenciales de *P. mexicana* son ostrácodos, *D. pulex* y chironómidos.

Cuando *Z. tequila* y *P. mexicana* coexisten hubo una disminución en el número de especies de presa en la dieta por parte de la especie nativa, incluyendo solamente chironómidos, *D. pulex*, ostrácodos y *Bosminia* sp. (Fig 9a). El Diagrama trófico combinado muestra un aumento en la preferencia de ostrácodos, seguidos de chironómidos y *D. pulex*. *Bosminia* sp. se presenta como una presa circunstancial (Fig. 10a). Por el contrario, en número de presas en la dieta de *P. mexicana* en presencia de competencia aumenta, incluyendo los artículos encontrados en ausencia de competencia incluyendo ahora al grupo de los insectos (Fig. 9b), siendo preferenciales los ostrácodos seguidos de *D. pulex* y chironómidos (Fig. 10b).

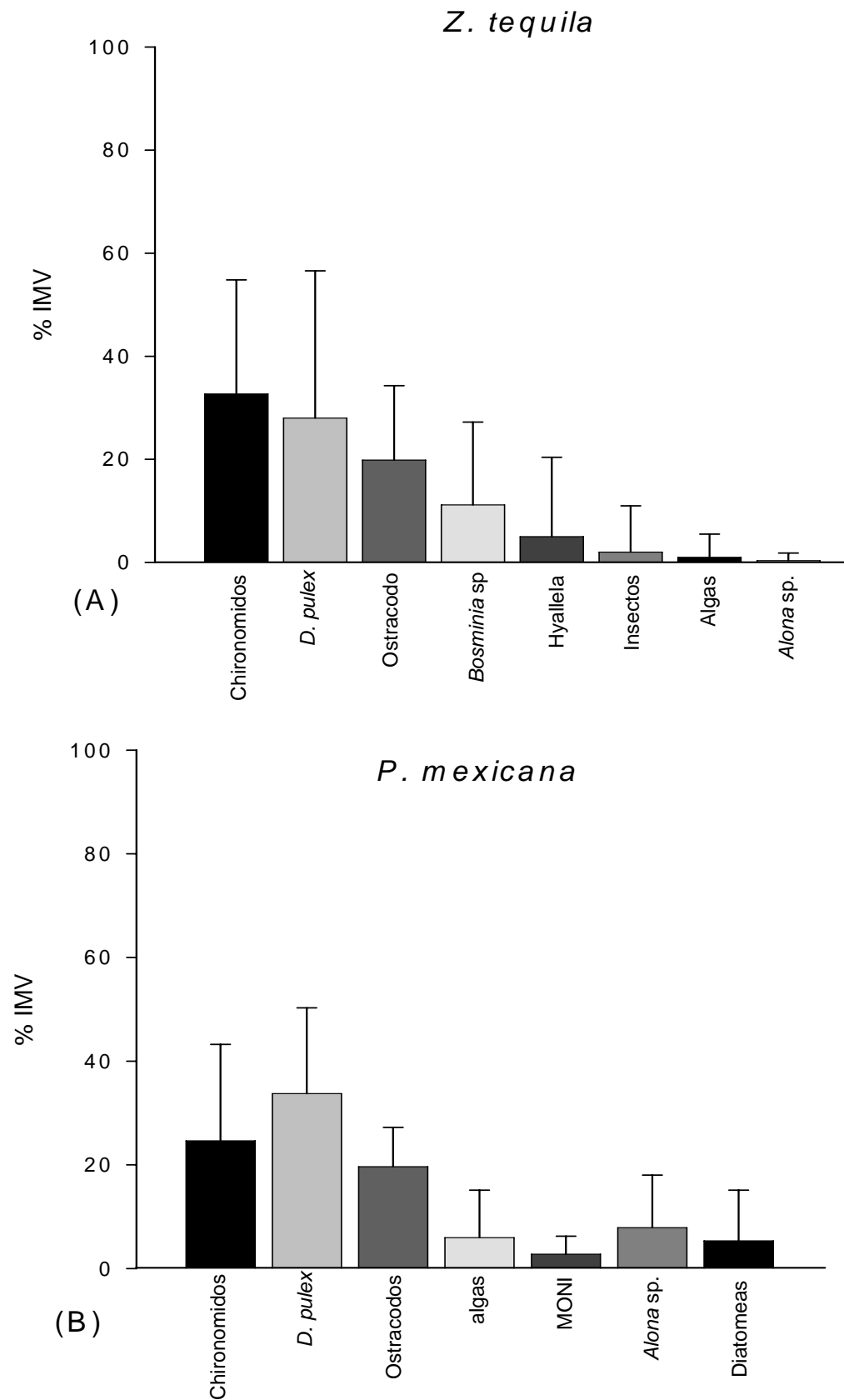
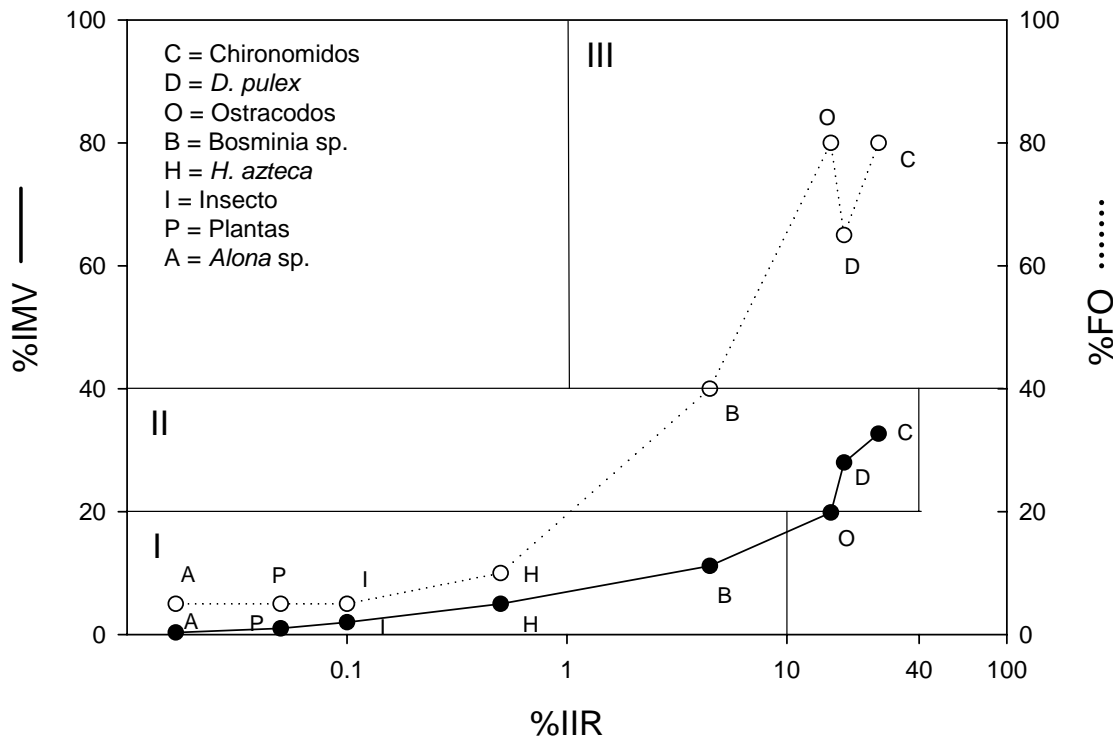


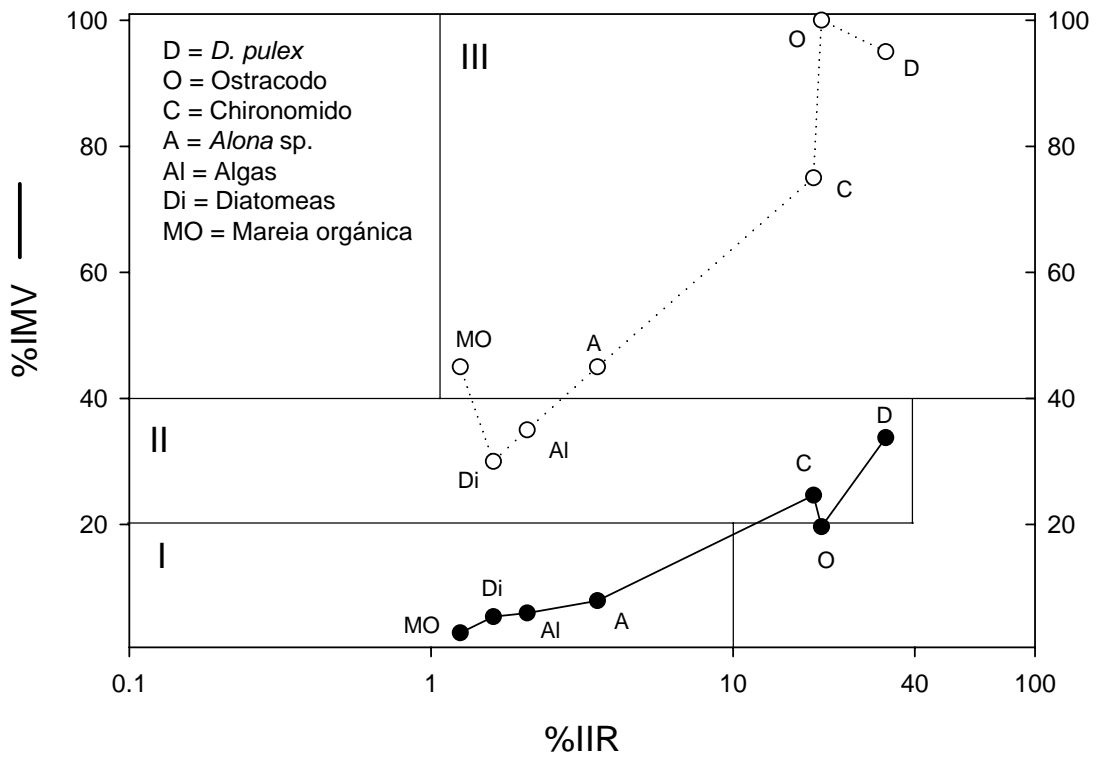
Figura 7. Análisis de contenido estomacal de *Z. tequila* y *P. mexicana* en ausencia de competencia. Los valores del índice medio volumétrico se expresan como porcentaje. (A) Contenido estomacal de *Z. tequila* y (B) Contenido estomacal de *P. mexicana*. (Las barras indican la media y desviación estándar)

Z. tequila



(A)

P. mexicana



(B)

Figura 8. Diagrama trófico combinado de (A) *Z. tequila* y (B) *P. mexicana* en ausencia de competencia. (Línea punteada con círculos blancos %FO. Línea continua con círculos negros %IMV).

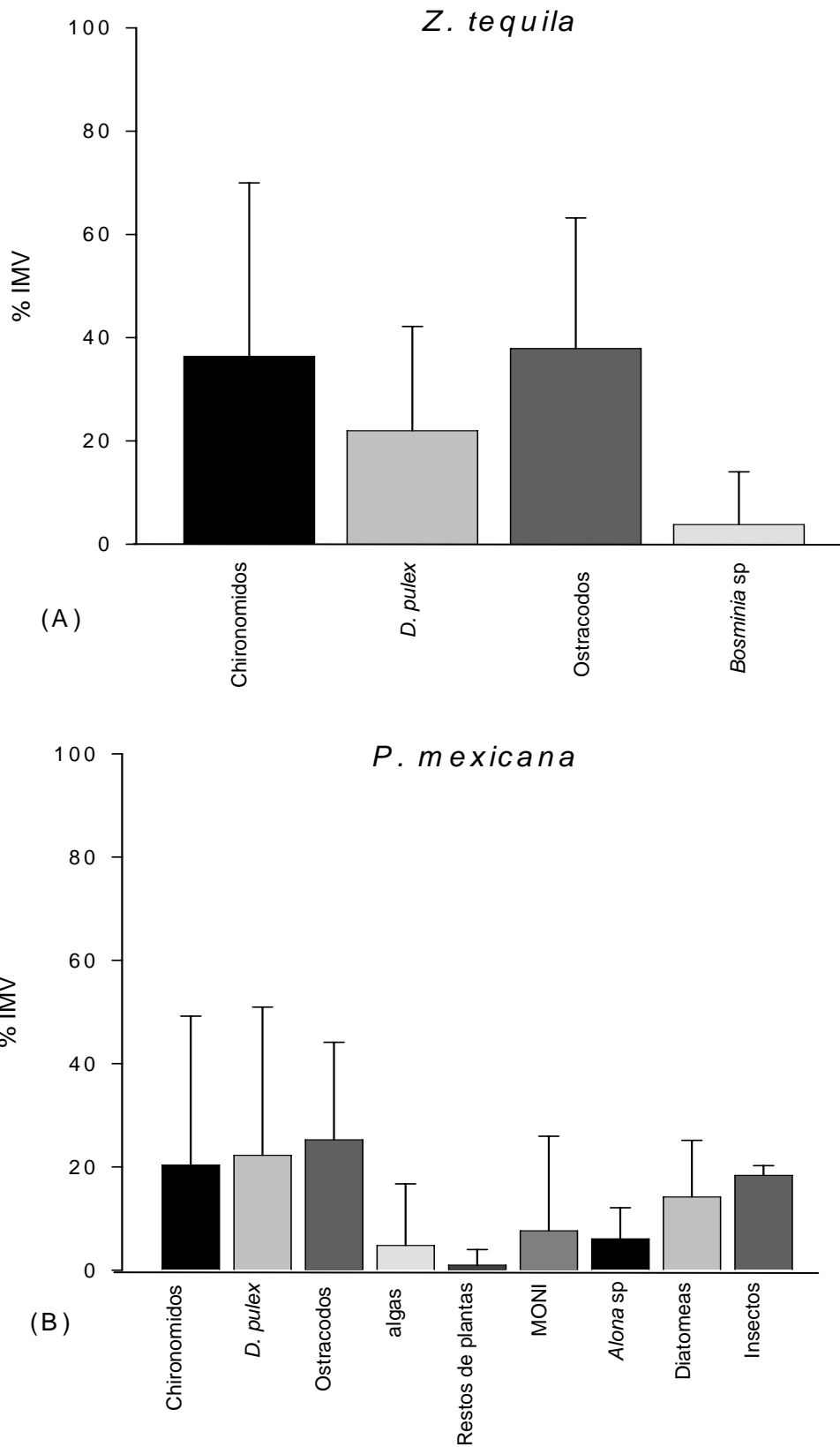
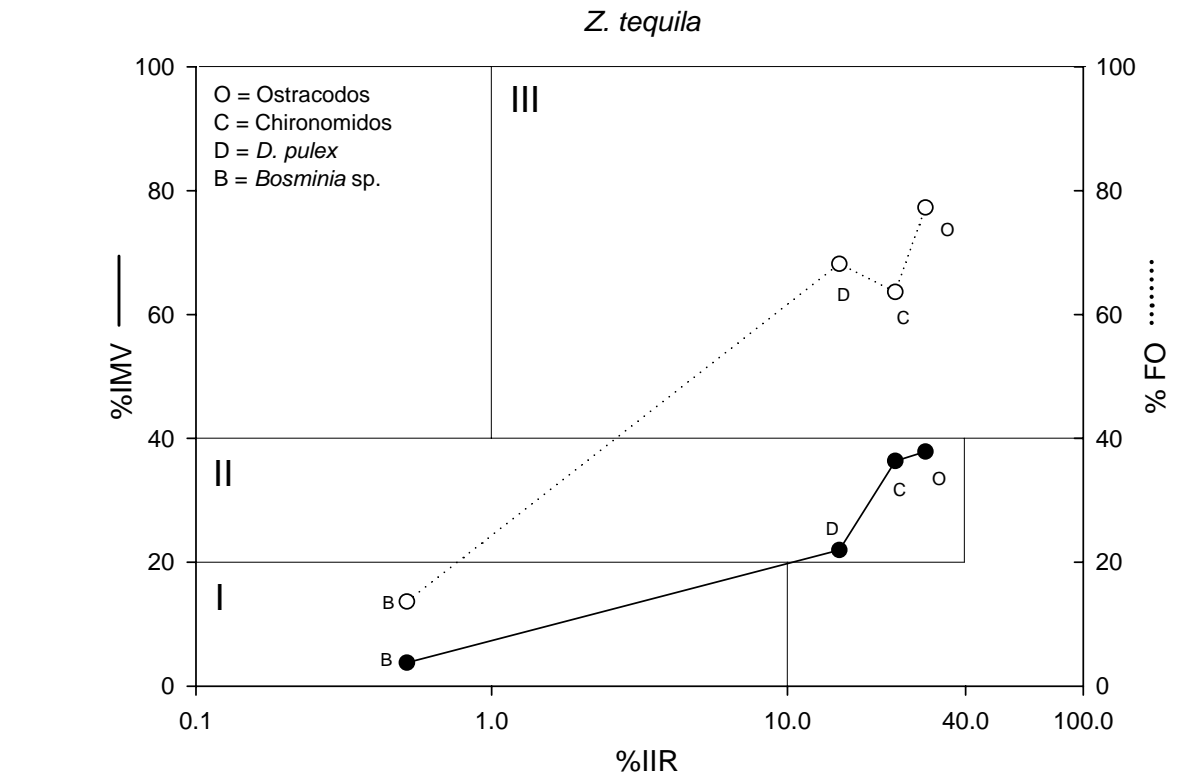
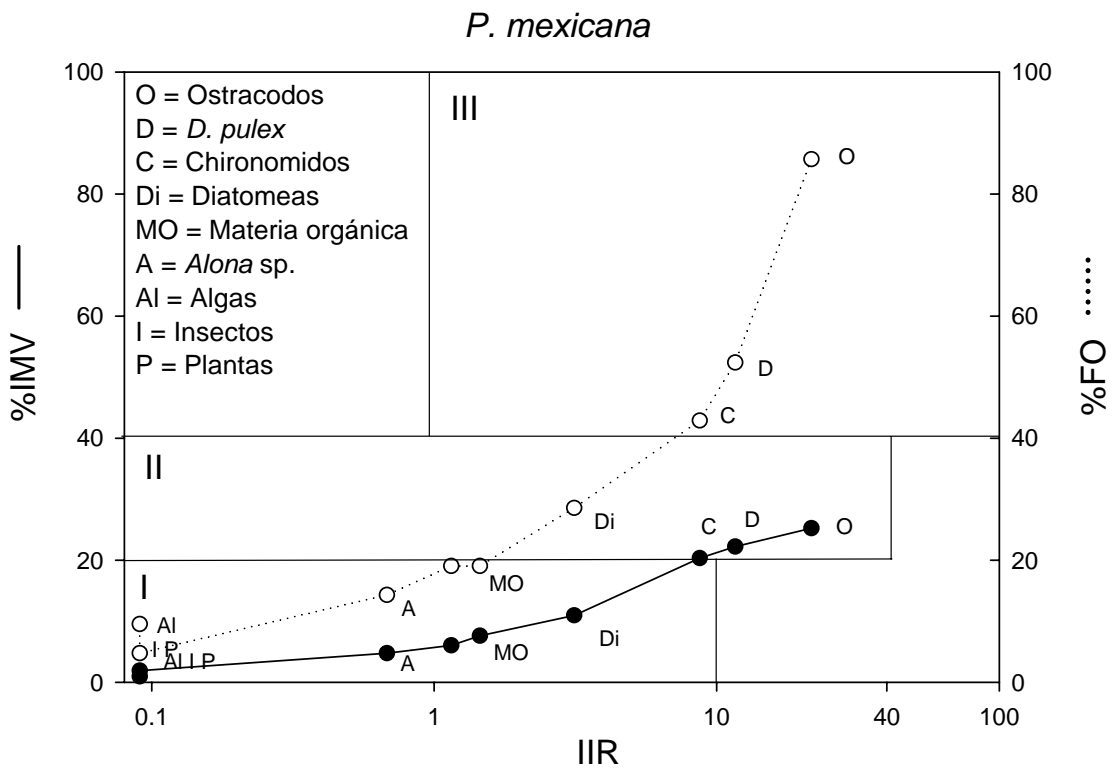


Figura 9. Análisis de contenido estomacal de *Z. tequila* y *P. mexicana* en presencia de competencia. Los valores del índice medio volumétrico se expresan como porcentaje. (A) Contenido estomacal de *Z. tequila* y (B) Contenido estomacal de *P. mexicana*. (Las barras indican la media con desviación estándar)



(A)



(B)

Figura 10. Diagrama trófico combinado de (A) *Z. tequila* y (B) *P. mexicana* en presencia de competencia. (Línea punteada con círculos blancos %FO. Línea continua con círculos negros %IMV).

Traslape de dieta Zoogoneticus tequila y Poecilia mexicana en competencia

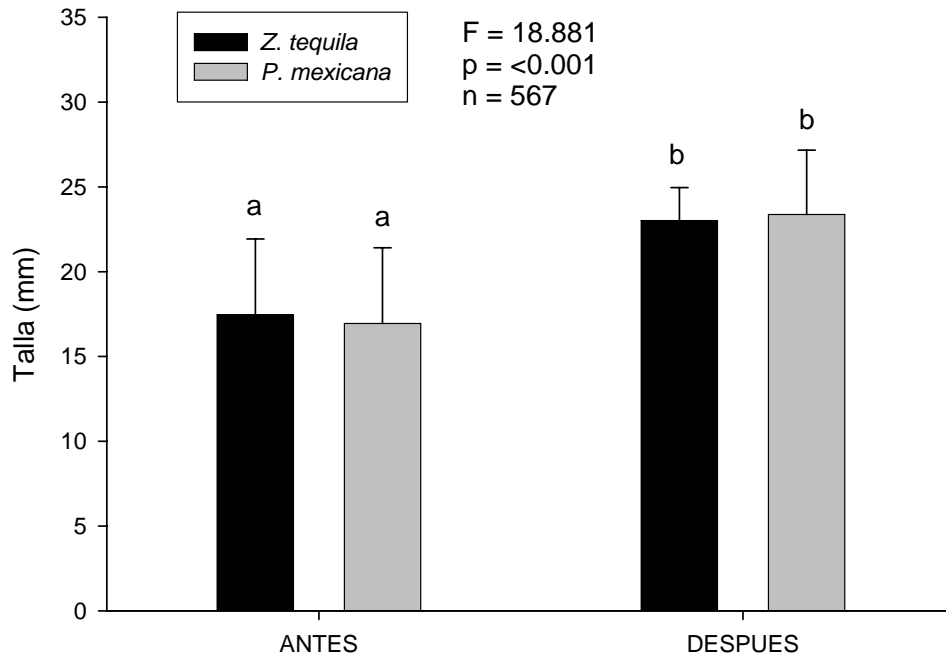
El traslape de dieta observado cuando *Z. tequila* y *P. mexicana* coexisten fue: Horn = 0.573 (DE = 0.315), Pianka = 0.502 (DE = 0.321), lo cual sugiere que el traslape de dieta aumenta cuando se excluyen las otras dos especies nativas (Horn = 0.3993; Pianka = 0.392).

Diferencia en el crecimiento

En ausencia de competencia se observa un aumento de talla significativo por parte de las dos especies ($p < 0.001$, $F = 18.881$, $n = 567$; Tabla 4a). Al inicio del tratamiento no hay diferencia significativa en las tallas de ambas especies, así como tampoco hay diferencia significativa al compararlas al final del tratamiento (Fig. 11a).

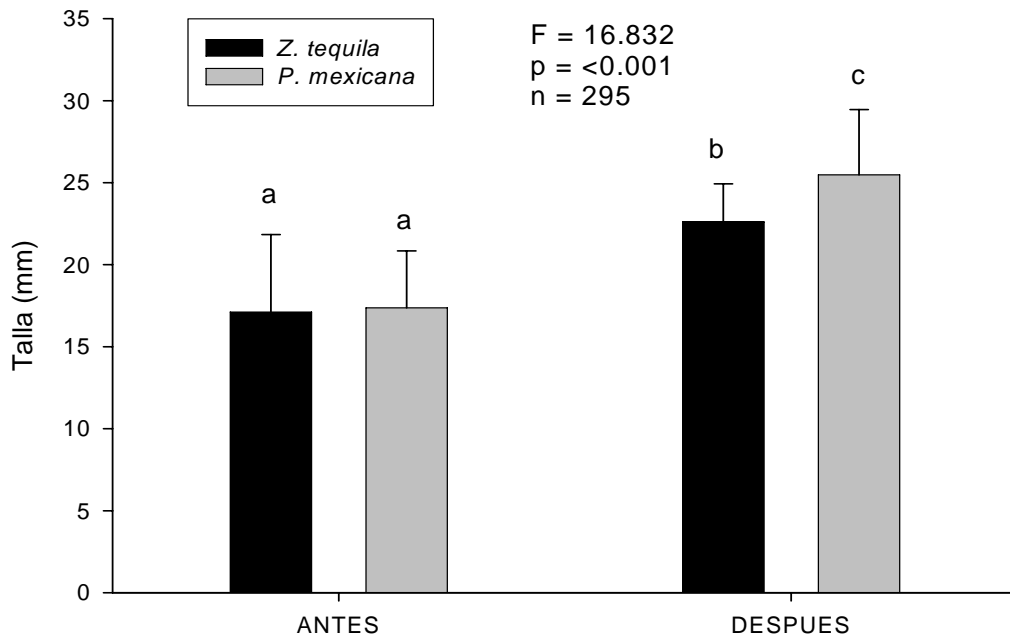
Cuando las especies compiten también se observa un aumento significativo de talla de las dos especies ($p < 0.001$, $F = 16.832$, $n = 295$; Tabla 4b). Sin embargo, la especie introducida *P. mexicana* presenta una talla significativamente mayor (25.47 mm DE = 3.98) que la especie nativa *Z. tequila* (22.60 mm DE = 2.32) al final del tratamiento (Fig.11b).

Z. tequila y *P. mexicana*
en ausencia de competencia



(A)

Z. tequila y *P. mexicana* en competencia



(B)

Figura 11.- (A) Diferencia en talla de *Z. tequila* y *P. mexicana* en ausencia de competencia y (B) en presencia de competencia (Las barras indican la media y desviación estándar)

Tabla 4.- Análisis de Varianza de medidas repetidas para el crecimiento *Z. tequila* y *P. mexicana* en (A) ausencia de competencia y (B) presencia de competencia. Especies, (Fecha) antes y después.

(A) Ausencia de competencia					
	GL	SC	CM	F	P
Especies	1	0.0052	0.005195	0.0005	0.9810
Residuales	8	69.3321	8.666518		
Tiempo	1	182.0718	182.0718	18.8810	0.0024
Especies: Tiempo	1	1.1573	1.1573	0.1200	0.7379
Residuales	8	77.1450	9.6431		
(B) Presencia de competencia					
	GL	SC	CM	F	P
Especie	1	9.8329	9.8329	1.2465	0.2966
Residuales	8	63.1037	7.8879		
Tiempo	1	220.5180	220.5180	16.8327	0.0034
Especie : Tiempo	1	7.5894	7.5894	0.5793	0.4684
Residuales	8	104.8044	13.1005		

GL = Grados de libertad SC = Suma de Cuadrados CM = Cuadrados Medios

Experimento 2. (escasez de recursos)

En ausencia de competencia, el tratamiento de 1 chironómido por individuo no presentó una diferencia significativa en el crecimiento en ambas especies después del tratamiento; mientras que en los tratamientos de 2, 4 y 8 chironómidos por individuo el aumento de talla de ambas especies fue significativo después del tratamiento. El crecimiento de *Z. tequila* no presentó diferencia significativa respecto al crecimiento de *P. mexicana* en los diferentes tratamientos (Fig. 12a). En presencia de competencia el crecimiento tanto de *Z. tequila* como de *P. mexicana* fue significativo al finalizar los cuatro tratamientos. Sin embargo, no hubo diferencia significativa en la talla final de las dos especies (Fig. 12b).

Sobrevivencia

En los tratamientos que consistieron de un menor número de presas (1 y 2 chironómidos por individuo) la sobrevivencia de ambas especies es menor que en los tratamientos con mayor número de presas (4 y 8 chironómidos por individuo) tanto en ausencia como en presencia de competencia. No obstante, la sobrevivencia de la especie nativa *Z. tequila* es menor comparada con la sobrevivencia de la especie introducida *P. mexicana*. En el tratamiento de 1 chironómido por individuo, se observa un efecto de la competencia sobre la sobrevivencia de *Z. tequila*, debido a que la sobrevivencia disminuye cuando ambas especies coexisten (Tabla 5), a pesar de esto no se presenta una diferencia significativa en la sobrevivencia de *Z. tequila* tanto en ausencia como en presencia de competencia en los tratamientos de 1 y 2 chironómidos por individuo. Por otro lado en tratamiento de un chironómido por individuo para *P. mexicana* sí presentó una diferencia significativa mayor de la sobrevivencia en presencia de competencia al compararla en ausencia de competencia (Tabla 6). Los análisis de los demás tratamientos fueron omitidos ya que se presentó una sobrevivencia del $100\% \pm 0.00$ DE para ambas especies.

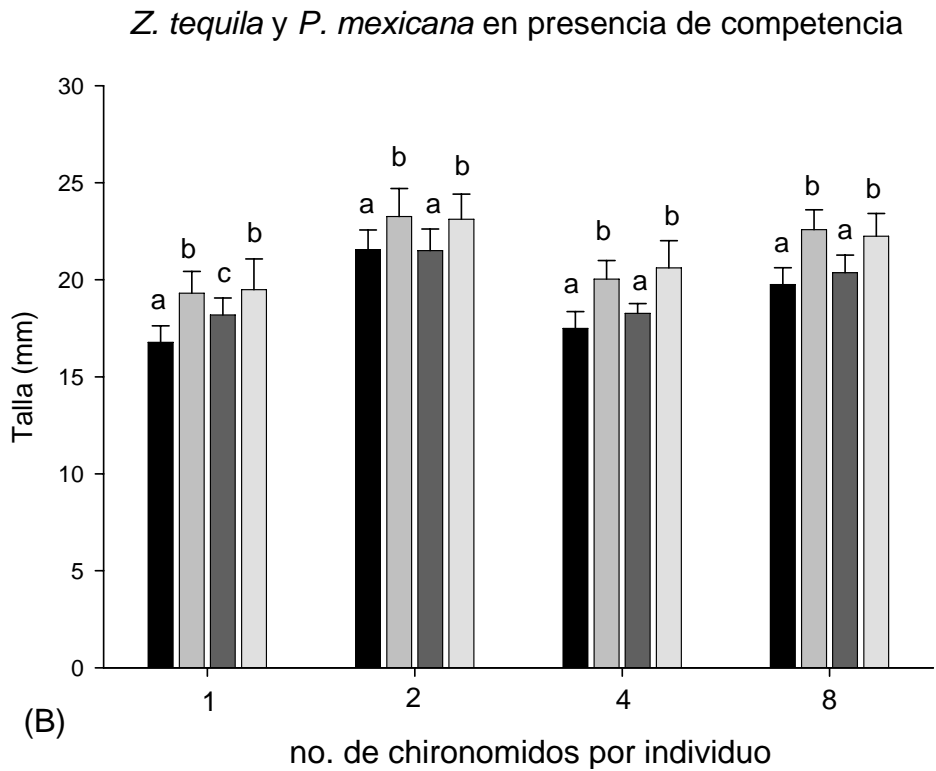
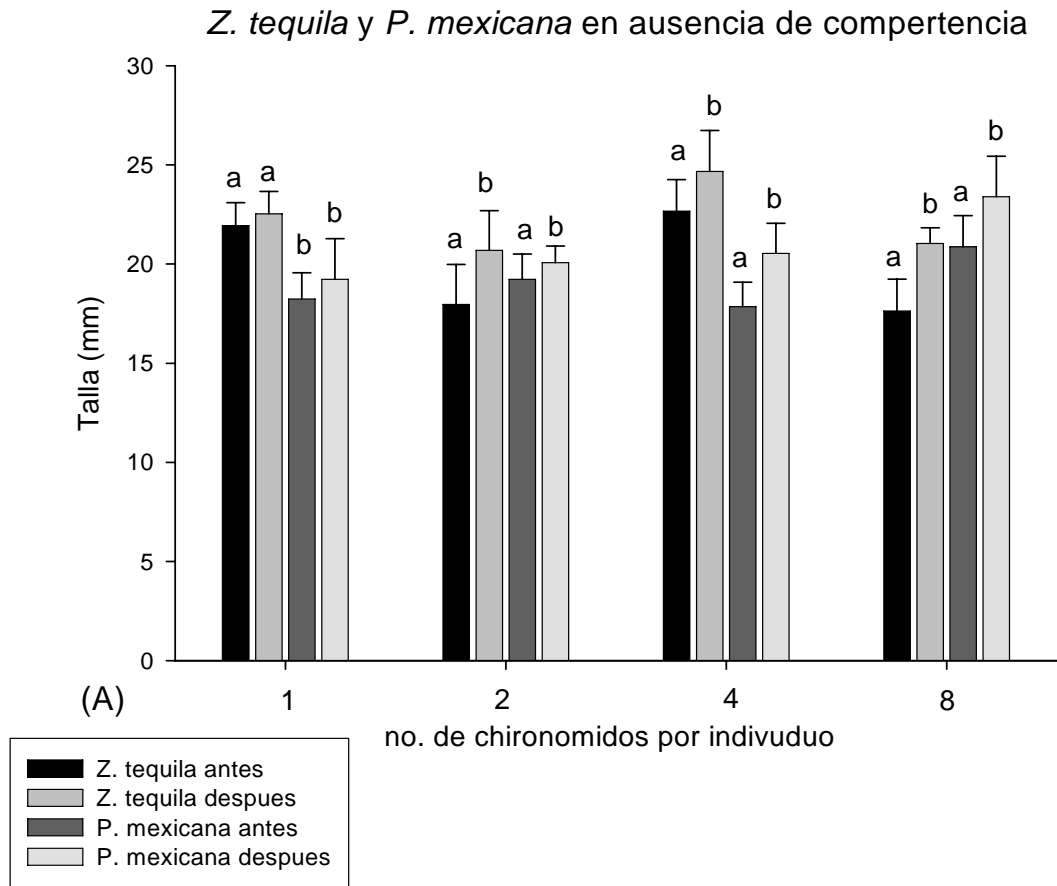


Figura 12. Diferencia de talla de *Z. tequila* y *P. mexicana* en (A) ausencia de competencia y (B) en presencia de competencia. (Las barras indican la media y desviación estándar).

Tabla 5. Supervivencia de *Z. tequila* y *P. mexicana* en ausencia y presencia de competencia (porcentaje)

Chironómidos / Individuo	Sin competencia		En competencia	
	<i>Z. tequila</i>	<i>P. mexicana</i>	<i>Z. tequila</i>	<i>P. mexicana</i>
1	81.66 ± 6.97	91.66 ± 0.00*	73.33 ± 9.12	96.66 ± 7.45*
2	86.66 ± 4.56	100 ± 0.00	90.00 ± 9.12	100 ± 0.00
4	100 ± 0.00	100 ± 0.00	100 ± 0.00	100 ± 0.00
8	100 ± 0.00	100 ± 0.00	100 ± 0.00	100 ± 0.00

Las comparaciones se realizaron entre las dos especies en mismo tratamiento (* p < 0.001).

Tabla 6.- Análisis de Varianza respecto a la supervivencia de *Z. tequila* con (A) 1 chironómido por individuo, (B) 2 chironómidos por individuo y (C) *P. mexicana* con 1 chironómido por individuo en ausencia de competencia y en presencia de competencia en escasez de recursos.**A) *Z. tequila* (1 chironómido/ind)**

	GL	SC	CM	F	P
Entre grupos	1	0.0268	0.0268	3.428	0.101
Residual	8	0.0625	0.00782		
Total	9	0.0893			

(B) *Z. tequila* (2 chironómido/ind)

	GL	SC	CM	F	P
Entre grupos	1	0.0065	0.0065	1.600	0.242
Residual	8	0.0326	0.0040		
Total	9	0.0391			

(C) *P. mexicana* (1 chironómido/ind)

	GL	SC	CM	F	P
Entre grupos	1	0.0772	0.0772	6.000	0.040
Residual	8	0.103	0.0129		
Total	9	0.180			

GL = Grados de libertad SC = Suma de Cuadrados CM = Cuadrados Medios

DISCUSIÓN

La competencia, es cada vez más reconocida como el medio principal a través del cual las especies exóticas impactan y desplazan a las especies nativas (Byers, 2002). La mayor parte del trabajo teórico sobre competencia se basa en modelos donde: las poblaciones son homogéneas en espacio; las especies se encuentran en redes tróficas con al menos tres niveles tróficos; no existen intervalos entre el consumo de recursos y la reproducción; y no hay diferencias en términos de edad o estado fisiológico dentro de las especies. Cada una de estas características representa una simplificación, y cada uno de estos supuestos probablemente se viola en la vasta mayoría de los sistemas naturales. De tal manera, aunque la mayor parte del marco teórico se ha generado en condiciones de equilibrio en sistemas cerrados, muchos de los esfuerzos empíricos para estimar las interacciones de especies con y sin competidores se han llevado a cabo principalmente en sistemas abiertos (Chase *et al.*, 2002). Una de las ventajas principales de este trabajo, es precisamente que se realizó en un sistema cerrado en condiciones semi-naturales, en el que fue posible contar con poblaciones homogéneas que incluyeron al menos tres niveles tróficos; y seleccionar individuos de todas las especies en el mismo estado fisiológico (crías).

Los análisis de contenido estomacal sugieren que *G. atripinnis* es una especie detritívora, *A. splendens* presenta hábitos planctófagos con preferencia por algas y zooplancton (principalmente ostrácodos), *Z. tequila* es una especie zooplanctófaga que se alimenta preferencialmente de chironomidos, cladoceros y ostracodos y *P. mexicana* es una especie generalista - omnívora con consumo preferencial de ostracodos, cladoceros, materia orgánica y algas. Estos resultados coinciden con los hábitos alimenticios reportados para especies cercanas de poecilidos (Menzel & Darnell 1973; Miura *et al.*, 1979, Farley, 1980; Martines, 1983; Bence & Murdoch, 1986; Crivelli & Boy, 1987; Bence, 1988; Blaustein & Karban, 1990; Mansfield & Mcardle, 1998; García-Berthou, 1999; Soto & Hurlbert, 1991) y goodeidos (Zubieta, 1985;

Nepita, 1993; Moncayo, 1996). Esto sugiere que las condiciones semi-naturales del sistema cerrado en el que se llevaron a cabo los experimentos son similares en cuanto a la diversidad de alimento presente en el medio natural.

El traslape de dieta entre las especies nativas fue menor que el traslape de dieta entre la especie introducida con cada una de las tres especies nativas. Bachelier *et al.*, (2004) sugieren que esto puede explicarse por el hecho que las especies nativas no han evolucionado en presencia de la especie introducida. Así mismo, valores altos de traslape de dieta indican un alto potencial de competencia interespecífica (Declerck *et al.*, 2002). Altos traslapes de dieta han sido reportados en otros casos de introducción de especies exóticas. Por ejemplo, la especie nativa *Cichla ocellaris* y la especie exótica *Micropterus salmoides* tienen alto traslape de dieta en la reserva Carite en Puerto Rico (Bachelier *et al.*, 2004). Declerck *et al.* (2002) reportan altos traslapes de dieta entre las especies nativas *Gobio gobio* y *Rutilus rutilus*, con las especies introducidas *Pseudorasbora parva*, *Ameiurus nebulosus*, *Lepomis gibbosus* y *Umbra pygmaea*. Los valores de traslape de dieta más altos observados en este estudio fueron entre *P. mexicana* - *A. splendens* y *P. mexicana* - *Z. tequila*, lo cual supondría un mayor efecto competitivo de *P. mexicana* sobre estas dos especies. Sin embargo, se observó un crecimiento mayor de *A. splendens* respecto a *P. mexicana* y se ha demostrado que la competencia que se presenta entre especies con individuos de diferentes tallas es de tipo asimétrica, donde los individuos competitivamente superiores frecuentemente monopolizan sus hábitat preferidos y restringen a conespecíficos e individuos de otras especies más pequeños y jóvenes a hábitat sub-óptimos (Declerck *et al.* 2002; Young 2004, Davey *et al.*, 2005). Por lo anterior no se esperaría que exista un efecto competitivo fuerte de *P. mexicana* sobre *A. splendens*. De tal manera que la mayor competencia podría presentarse entre *P. mexicana* y *Z. tequila* por tener un crecimiento similar (asegurando que no exista competencia asimétrica), y un traslape de dieta considerable.

El análisis del efecto competitivo de *P. mexicana* sobre *Z. tequila* demuestra que cuando estas especies coexisten, se presenta un cambio de dieta, en el que *Z. tequila* disminuye tanto el número como el consumo de presas, mientras que *P. mexicana* aumenta el número de presas. Estos resultados sugieren que *P. mexicana* es más eficiente en el uso de recursos alimenticios, debido a que la teoría de competencia predice que la introducción de una especie más eficiente respecto al uso de recursos compartidos, resulta en un cambio de la dieta por parte de las especies nativas y una ampliación en la dieta de las especies introducidas (MacArthur & Pianka, 1966; Werner 1986). Resultados similares fueron observados por Fischer (2000) entre la especie introducida *L. microlophus* y la especie nativa *L. gibbosus*, donde en presencia de la especie introducida, la especie nativa presenta una disminución del 69% al 33% en la biomasa de la presa principal (caracoles) en el tracto digestivo. Scott *et al.* (2005) también reportan que en el lago de Ontario, Canadá, la especie introducida *Salmo trutta* ocasiona una disminución marcada en el éxito alimenticio del salmón nativo *S. salar*.

Si una especie menos exitosa es desplazada competitivamente a un hábitat alternativo o subóptimo, una disminución en la eficiencia de forrajeo y finalmente en la tasa de crecimiento podría observarse (Fischer, 2000; Werner *et al.* 1983, Crowder & Cooper 1982, Mittelbach 1981). Sin embargo, no se observó una disminución en el crecimiento de la especie nativa (*Z. tequila*), pero sí un aumento en el crecimiento de la especie introducida (*P. mexicana*) en presencia de competencia. Al igual que lo observado en este trabajo, Fischer (2000) no observó un efecto significativo detectable sobre la talla de la especie nativa *L. gibbosus* en la presencia de la especie introducida *L. microlophus* a lo largo de un año, después del primer año la especie introducida presentó una talla mayor llegando a ser hasta un 60% más grande que los peces nativos de la misma edad en el tercer año con una tasa de crecimiento de 2 a 3 veces mayor que la de la especie nativa para todas las tallas. Esto sugiere que la especie introducida podría promover su crecimiento en presencia de competencia.

Uno de los efectos documentados de la competencia tanto intra como interespecífica en escasez de recursos, es la reducción absoluta o proporcional en la densidad de la población (Dunham & Vinyard, 1997; Keeley, 2001; Chase *et al.*, 2002; Fréchette *et al.*, 2005). En el experimento del efecto competitivo de *P. mexicana* sobre *Z. tequila* bajo condiciones de escasez de recursos los resultados muestran que existe una disminución en la sobrevivencia de la especie nativa en presencia del competidor. Aunque esta disminución no fue estadísticamente significativa tiene implicaciones biológicas importantes, debido a que la sobrevivencia de la especie introducida aumenta significativamente. Esto concuerda con las predicciones del modelo de competencia entre especies de consumidores de recursos bióticos que señalan que la escasez de recursos puede imponer una mortalidad sobre ambos competidores, pero si la mortalidad es mayor para uno de los competidores, el impacto de esta especie sobre la densidad de la otra es menor (Abrams, 1998).

Como ya se ha mencionado, *Z. tequila* está reportada como extinta en su medio natural y los resultados obtenidos en este estudio, apoyan la existencia de un desplazamiento competitivo de *P. mexicana* sobre *Z. tequila*. Por lo tanto la introducción de *P. mexicana* puede ser uno de los factores que contribuyó a la extinción de *Z. tequila* en su medio natural. Sin embargo por los antecedentes expuestos no podemos atribuir una causalidad directa entre la introducción de la especie exótica y la extinción de la especie nativa, puesto que existen otros factores a considerar. En un estudio de caso, se sugiere que las introducciones de especies exóticas y otros factores como prácticas deletéreas de uso de tierra, contaminación de varias fuentes, y sobre-pesca, son factores que contribuyeron a la extinción de peces nativos del lago de Chapala (Becerra-Muñoz *et al.*, 2003). En este sentido un estudio realizado por López-López y Paulo-Maya (2001) reportan que en la cuenca del Río Ameca (zona de distribución de *Z. tequila*) varias localidades se encuentran sometidas a un estrés por la construcción de presas y extracción y contaminación del agua. Particularmente la parte baja de la presa La Vega está deteriorada por los valores bajos de

O₂ disuelto, los cuerpos de agua aledaños a la aldea Teuchitlán contiene altas cantidades de materia orgánica y el Río Ameca (dentro de la ciudad del mismo nombre) recibe aportes de desperdicios de agua y residuos de la industria productora de caña (López-López & Paulo-Maya, 2001). Por lo tanto, todos estos factores aunados al impacto de la introducción de especies pueden jugar un papel importante en la extinción de *Z. tequila*.

Para implementar una estrategia de conservación, si los procesos interactivos son responsables del declive de especies nativas, entonces la remoción de las especies invasoras puede resultar en un incremento directo en la riqueza y abundancia relativa de las especies nativas. Por el contrario, si las especies invasoras no son el factor limitante para las especies nativas, entonces la erradicación debería tener un impacto mínimo (Didham *et al.*, 2005). De acuerdo a lo anterior, si la introducción de *P. mexicana* fue uno de los factores principales en el declive de las poblaciones de *Z. tequila*, afectando las interacciones en la comunidad íctica nativa, una estrategia de conservación de las especies aún presentes en el medio natural debe contemplar la remoción de *P. mexicana* de estas localidades. A largo plazo es posible considerar un programa de reintroducción de *Z. tequila* en el medio natural aunado a un monitoreo continuo de las poblaciones liberadas.

CONCLUSIONES

- El análisis de dieta sugiere que: *G. atripinnis* es una especie detritívora; *A. splendens* presenta hábitos planctófagos; *P. mexicana* es una especie generalista omnívora y *Z. tequila* es una especie zooplanctófaga.

- *G. atripinnis* y *A. splendens*, presentan un crecimiento similar pero con hábitos alimentarios diferentes.

- Debido a los hábitos alimenticios y aumento en talla de *G. atripinnis* y *A. splendens* la competencia es menor que la que presentan *Z. tequila* y *P. mexicana*.

- *Z. tequila* consume un menor número de especies de presa en presencia de *P. mexicana*.

- Cuando solo coexisten las especies *P. mexicana* y *Z. tequila* el traslape de dieta es mayor.

- El crecimiento de *Z. tequila* es menor cuando compite con *P. mexicana* por recursos alimenticios.

- La sobrevivencia de *Z. tequila* es menor en presencia de *P. mexicana* cuando hay escasez de alimento.

Literatura Citada

- Abrams, P.A. (1977). Density independent mortality and interspecific competition: a test of Pianka's niche overlap hypothesis. *American Naturalist*. 111: 539–552.
- Abrams, P.A. (1998). High competition with low similarity and low competition with high similarity. The interaction of exploitative and apparent competition in consumer- resource systems. *American Naturalist*. 152: 114–128.
- Adams, C. E. (1991). Shift in pike, *Esox lucius* L., predation pressure following the introduction of ruffe, *Gymnocephalus cernuus* L., to Loch Lomond. *Journal of Fish Biology*. 38: 663–667.
- Allendorf, F. W. (1991). Ecological and genetic effects of fish introductions: synthesis and recommendations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 48: 178–181.
- Almodóvar, A. & Elvira, B. (1994). Further data on the fish fauna catalogue of the Natural Park of Ruidera Lakes (Guadiana river basin, central Spain). *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. 25: 2173–2177.
- Arthington, A. H. (1991). Ecological and genetic impacts of introduced and translocated freshwater fishes in Australia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 48 (Suppl. 1): 33–43.
- Armantrout N. B. (1998). Aquatic habitat inventory terminology. Western Division, American Fisheries Society: Bethesda, MD.
- Arthington, A. H. & McKenzie, F. (1997). Review of impacts of displaced/introduced fauna associated with inland waters. Australia: State of the Environment Technical Paper Series (Inland Waters), Department of the Environment, Canberra
- Bacheler, N. M., J. W. Neal, & R. L. Noble (2004). Diet overlap between native bigmouth sleepers (*Gobiomorus dormitor*) and introduced predatory fishes in a Puerto Rico reservoir. *Ecology of Freshwater Fish* 13:111–118.
- Bain, M. B. (1993). Assessing impacts of introduced aquatic species—grass carp in large systems. *Environmental Management*. 17: 211–224.
- Becerra-Muñoz, S., Buelna-Osben, H. R., Catalán-Romero, J. M. (2003). Spatial patterns of ARIMA modeled rates of change of atherinids (*Chirostoma* spp.) and goodeid *Chapalichthys encaustus* from Lake Chapala, México. *Ecological Modelling* 165 (2003) 237–250
- Begon, M., J. L. Harper & Colin R. Townsend (1996). *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 3^a ed. Blackwell Science. 1068 pp
- Bence, J. R. & Murdoch, W. W. (1986). Prey size selection by the mosquitofish: relation to optimal diet theory. *Ecology*. 67: 324–336.
- Bence, J. R. (1988). Indirect effects and biological control of mosquitoes by mosquitofish. *Journal of Applied Ecology*. 25: 505–521.
- Bianco, P. G. & V. Ketmaier (2001). Anthropogenic changes in the freshwater fish fauna of Italy, with reference to the central region and *Barbus graellsii*, a newly established alien species of Iberian origin. *Journal of Fish Biology*. 59: 190–208
- Blaustein, L. & Karban, R. (1990). Indirect effects of the mosquitofish *Gambusia affinis* on the mosquito *Culex tarsalis*. *Limnology and Oceanography* 35: 767–771.
- Braña, F., Frechilla, L. & Orizaola, G. (1996). Effect of introduced fish on amphibian assemblages in mountain lakes of northern Spain. *Herpetological Journal* 6: 145–148.

- Bruton, M. N. (1995). Have fish had their chips? The Dilemma of Threatened Fishes. *Environmental Biology of Fish*. 43: 1 – 27.
- Byers, J. E. (2002). Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *OIKOS* 97:449 - 458.
- Caillet G. M., M. S. Love y A. W. Ebeling (1986). *Fishes A Field and Laboratory Identification, and Natural History* Wadsworth, USA. 1- 193 pp.
- Cagigas, M. E., Vázquez, E., Blanco, G. & Sánchez, J. A. (1999). Genetic effect of introduced hatchery stocks on indigenous brown trout (*Salmo trutta* L.) populations in Spain. *Ecology of Freshwater Fish* 8: 141–150.
- Canonico, G. C., Arthington, A., McCrary, J. K., & Thieme, M. L. (2005). The effects of introduced tilapias on native biodiversity. *Aquatic Conservation: Marine and freshwater ecosystems*. 15: 463 – 483.
- Carpenter, J. (2005). Competition for food between an introduced crayfish and two fishes endemic to the Colorado River basin. *Environmental Biology of Fishes* 72: 335–342.
- Carvalho, G.R. & Hauser L. (1995). Genetic impacts of fish introductions: a perspective on African lakes. In *The Impact of Species Changes in African Lakes*, Pitcher TJ, Hart PJB (eds). Chapman & Hall: London; 457–485.
- Chase, J. M., P. A. Abrams, J. P. Grover, S. Diehl, P. Chesson, R. D. Holt, S. A. Richards, R. M. Nisbet & T. J. Case. (2002). The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology Letters* 5:302–315.
- Contreras, B. S. & M. A. Escalante C. (1984). Distribution and Know Impacts of Exotic Fishes in Mexico. En Courtenay, W.R., Jr., and J. R. Stauffer, Jr., (eds). *Distribution, Bilology and Management of Exotic Fishes*.
- Contreras-Balderas, S. & Lozano-Vilano, M. L. (1993) Water, endangered fishes, and development perspectives in Northeastern Mexico. *Conservation Biology* 8(2): 379–387.
- Crivelli, A. J. & Boy, V. (1987). The diet of the mosquitofish *Gambusia affinis* (Baird & Girard) (Poeciliidae) in Mediterranean France. *Revue d'Ecologie* 42: 421– 435.
- Crowder, L.B. & W.E. Cooper. (1982). Habitat structural complexity and the interactions between bluegills and their prey. *Ecology* 63: 1802–1813.
- Crowl, T.A., Twonsend, C.R. & McIntosh, A.R. (1992). The impact of introduced brown and rainbow trout on native fish: the case of Australasia. *Reviews in fish biology and fisheries*, 2: 217 - 241.
- Courtenay, W. R., Jr., & G. K. Meffe. (1989). Small fishes in strange places: a review of introduced poeciliids. En Meffe, G. K, and F. F. Snelson, Jr. (editors). *Ecology and Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. Pp. 319-331
- Czech, B. & Krausman, P. R. (1997). Distribution and causation of species endangerment in the United States. *Science* 277: 1116–1117.
- Davey, A. J. H., S. J. Hawkins, G. F. Turner, & C. P. Doncaster. (2005). Size-dependent Microhabitat Use and Intraspecific Competition in *Cottus gobio*. *Journal of Fish Biology*. 67:428—443.
- Dawes, J.A. (1995). *Livebearing fishes, A guide to their aquarium care, biology and classification*. Blandford Publications, United Kingdom.
- Declerck, S., T. Louette, T. De Bie, and L. De Meester. (2002). Patterns of diet overlap between populations of non-indigenous and native fishes in shallow ponds. *Journal of Fish Biology* 61:1182 - 1197.

- De Vos L., Snoeks, J., Van Den Audenaerde, D.T. (1990). The effects of *Tilapia* introductions in Lake Luhondo, Rwanda. *Environmental Biology of Fishes*, 27(4): 303-308.
- Dextrase, A.J. & M.A. Coscarelli (2000). Intencional Introductions of Nonindigenous Freshwater Organisms in North America, en *Nonindigenous Freshwater Organisms* (eds. Clausi, R. & J. H. Leach) p 61-98
- Didham, R. K., J. M. Tylianakis, M. A. Hutchison, R. M. Ewers, & N. J. Gemmill (2005). Are invasive species the drivers of ecological change? *TRENDS in Ecology and Evolution* 20: 470 - 475.
- Doadrio, I. & O. Domínguez (2004). Phylogenetics Relationship within the Fish Family Goodeidae on Cytocrome b Sequenced data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 31: 416–430
- Duncan, J. R., & J. L. Lockwoodb. (2001). Extinction in a field of bullets: a search for causes in the decline of the world's freshwater fishes. *Biological Conservation* 102: 97 - 105.
- Dunham, J.B. & G.L. Vinyard. (1997). Relationships between body mass, population density, and the self-thinning rule in stream-living salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 1025-1030.
- Edmonson, W.T. (1959). *Fresh-water Biology* Second edition University of Washington, Seattle New York. London John Wiley and Sons. Inc. 1248 pp.
- Elvira, B. & Barrachina, P. (1996). Peces. En *Las Tablas de Daimiel. Ecología Acuática y Sociedad* (Álvarez-Cobelas, M. & Cirujano, S., eds), pp. 171–185. Madrid: Colección Técnica, Organismo Autónomo Parques Nacionales.
- Elvira, B., Nicola, G. G. & Almodóvar, A. (1996). Pike and red swamp crayfish: a new case on predator- prey relationship between aliens in central Spain. *Journal of Fish Biology* 48: 437–446.
- Elvira, B., & A. Almodóvar. (2001). Fresh water fish introductions in Spain: facts and figures at the beginning of 21st century. *Journal of fish biology* 59: 323 - 331.
- Farley, D. G. (1980). Prey selection by the mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Proceedings of the California Mosquito Vector Control Association* 48: 51–55.
- Fausch K. D. & White R.J. (1986). Competition among Juveniles of Coho Salmon, Brook Trout, and Brown Trout in a Laboratory Stream, and Implications for Great Lakes Tributaries. *Transactions of the American Fisheries Society* 115:363-381.
- Fernando, C. H. (1991). Impacts of fish introductions in tropical Asia and America. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 24–32.
- Fischer, P. (2000). Test of competitive interactions for space between two benthic fish species, burbot *Lota lota*, and stone loach *Barbatula barbatula*. *Environmental Biology of Fishes* 58:439–446.
- Flecker A.S. & Townsend C.R. (1994) Community-wide consequences of trout introduction in New Zealand streams. *Ecology Applied* 4:798-807
- Fréchette, M., M. Alunno-Bruscia, J.-F. Dumais, R. Sirois, & G. Daigle (2005). Incompleteness and statistical uncertainty competition/stocking experiments. 246:209– 225.
- García- Berthou, E. (1999). Food of introduced mosquitofish: ontogenetic diet shift and prey selection. *Journal of Fish Biology* 55:135–147.
- García-Marín, J. L. & Pla, C. (1996). Origins and relationships of native populations of *Salmo trutta* (brown trout) in Spain. *Heredity* 77: 313–323.
- García-Marín, J. L., Sanz, N. & Pla, C. (1999). Erosion of the native genetic resources of brown trout in Spain. *Ecology of Freshwater Fish* 8: 151–158.

- Gotelli, N.J. & Graves, G.R. (1996). Null models in ecology. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Gratwicke, B., B. E. Marshall, & T. Nihwatiwa (2003). The distribution and relative abundance of stream fishes in the upper Manyame River, Zimbabwe, in relation to land use, pollution and exotic predators. *African Journal of Aquatic Science* 28:25–34.
- Gurevitch, J.J., Morrison, A. & Hedges, L.V. (2000). The interaction between competition and predation: a meta-analysis of field experiments. *Am. Nat.*, 155, 435–453.
- IUCN 2006. *2006 IUCN Red List of Threatened Species*. <www.iucnredlist.org>. Consultado el 14 junio del 2006.
- Jiménez-García, M. I., Vidal-Martínez, V. M. & López-Jiménez, X. X. (2001). Monogeneans in introduced and native cichlids in Mexico: evidence of transfer. *Journal of Parasitology*. 87: 907–909.
- Keeley, E. R. (2001). Demographic responses to food and space competition by juvenile steelhead trout. *Ecology* 82: 1247–1259.
- Krebs, C. J. (1999). *Ecological Methology*. Benjamin /Cummings, Addison Wesley, Menlo Park, California. 620pp.
- Krueger, C.C., & B. May. (1991). Ecological and Genetic Effects of Salmonid Introductions in North America. *Canadian Journal of Fish. And aquatic Sciences*. 48:1-12.
- Kupferberg, S. J. (1997). Bullfrog (*Rana catesbeiana*) invasion of a California river: the role of larval competition. *Ecology* 78: 1736–1751.
- Leidy, R.A. & Moyle, P.B. (1998). Conservation status of the world's fish fauna, in PL Fiedler & PM Kareiva (eds), *Conservation biology for the coming decade*, Chapman & Hall, London, pp. 187-227
- Li, H. W., & P. B. Moyle, (1993). Management of introduced fishes, in *Inland fisheries management in North America*, Kohler, C. C., and W. A. Hubert, Eds., American Fisheries Society, Bethesda, Maryland. Miller, R. R., J. D.
- Lodge, D, M. (1993). Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution*. 8: 133 -137.
- López-López, E. & J. Paulo-Maya. (2001). Changes in the Fish Assemblages in the Upper Río Ameca, Mexico. *Journal of Freshwater Ecology* 16:179-187.
- Lotka, A. J. (1924). *Elements of Physical Biology*. Williams & Wilkins, Inc. pp 465.
- Machordom, A., Suárez, J., Almodóvar, A. & Bautista, J. M. (2000). Mitochondrial haplotype variation and phylogeography of Iberian brown trout populations. *Molecular Ecology*. 9: 1325–1338.
- MacArthur, R.H., & Pianka, E.R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100:603–609
- Mansfield, S., & B. H. Mcardle. (1998). Dietary composition of *Gambusia affinis* (Family Poeciliidae) populations in the northern Waikato region of New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 32:375 - 383.
- Maitland, P. S. (1987). Fish introduction and translocations-their impact in the british isles. *Angling and wildlife in freshwaters* (eds. P.S. Maitland & A.K. Turner), pp. 57-65. ITE Symposium no. 19, institute of terrestrial ecology, grnage-over-sands, Cumbria.
- Marchetti, M. P. (1999). An experimental study of competition between the native Sacramento perch (*Archoplites interruptus*) and introduced bluegill (*Lepomis macrochirus*). *Biological Invasions* 1: 55–65.
- Martines, T. M. (1983). Contribución al conocimiento de la biología de *Poecilia sphenops* (Pisces: Poeciliidae) en la presa de Zicuhirán, la Huacana, Mich. Méx. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 64 pp.

- McKinney, M. L. (1997). Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views. *A. Rev. Ecol. System.* 28, 495-516.
- Meffe, G.K. (1984). Effects of abiotic disturbance on coexistence of predator-prey fish species. *Ecology* 65: 1525-1534.
- Meffe, G. K., Carroll, C. R. & Pimm, S. L. (1997). Community and ecosystem level conservation; species interactions, disturbance regimes and invading species. En *Principles of Conservation Biology* (Meffe, G. K. & Carroll, C. R., eds), pp. 235–268. Sunderland: Sinauer.
- Menzel, B. W., & R. M. Darnell. (1973). Systematics of *Poecilia mexicana* in Norther Mexico. *Copeia* 2 : 225 – 237.
- Miller, T. E. & W. C. Kerfoot, (1987). Redefining indirect effects. In: Kerfoot, W. C. & A. Sih (ed.), *Predation: direct and indirect effects on aquatic communities*. University Press of New England, pp. 33–37.
- Mittelbach, G.G. (1981). Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. *Ecology* 2: 1370–1386.
- Miura, T., Takahashi, R. M. & Stewart, R. J. (1979). Habitat and food selection by the mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Proceedings of the California Mosquito Vector Control Association* 47: 46–50.
- Moncayo Estrada, R. (1996). Estructura y función de la comunidad de peces de la laguna de Zacapu, Michoacán, México. Instituto Politecnico Nacional. Centro interdisciplinario de Ciencia Marinas CICIMAR, La paz, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Naturales: 172.
- Morin, P.J. (1999). *Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Morizot, D.C., S.W. Calhoun, L.L. Clepper, M.E. Schmidt, J.H. Williamson, & G.J. Carmichael (1991). Multispecies hybridization among native and introduced centrarchid basses in central Texas. *Transactions of the American Fisheries Society* 120:283-289
- Moyle, P.B., 1976 Fish introductions in California: History and impact on native fishes. *Biol.Conserv.* 9 (2):101–18
- Moyle, P. B., Li, H. W. & Barton, B. (1987). The Frankenstein effect: impact of introduced fishes on native fishes of North America. En *The Role of Fish Culture in Fisheries Management* (Stroud, R. H., ed.), pp. 415–426. Bethesda: American Fisheries Society.
- Murdoch, W.W. (1969). Switching in general predators. Experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecology Monograph.*, 39: 335–354.
- Nepita V., M.R. (1993). Hábitos alimenticios de tres especies de goodeidos del Lago de Pátzcuaro Mich., Mex. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Nicola, G. G., Almodóvar, A. & Elvira, B. (1996). The diet of introduced largemouth bass, *Micropterus salmoides*, in the Natural Park of the Ruidera Lakes, central Spain. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 43: 179–184.
- Norma Oficial Mexicana. NOM-059-ECOL –01. (2001). Protección Ambiental. Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestre-Categorías de Riesgo y Especificaciones para su Inclusión, Exclusión o Cambio-Lista de especies en Riesgo. 2ª Sección. Secretaría del Medio Ambiente y recursos Naturales. Diario Oficial de la federación. México, DF.
- Parenti, L. (1981). A Phylogenetic and Biogeographic Analysis of Ciprinodontiform Fishes (Atherinomorfha). *Bull. And Mus. Nat. Hist.*
- Peacor, S. D. & Werner, E. E. (2000). The effects of a predator on an assemblage of consumers through induced changes in consumer foraging behavior. *Ecology*, 81, 1998–2010.

- Pennak, R.W. (1989). Fresh-water invertebrates of the Unites States. John Wiley Sons., Inc. Znc. Ed. 803 New York.
- Pérez, J.E., Muñoz, C., Huaquín L., Nirchio, M. (2004). Riesgos de la introducción de tilapias (*Oreochromis* sp.) (Perciformes: Cichlidae) en ecosistemas acuáticos de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 195-199.
- Persson, L. & Greenberg, L. (1990). Juvenile competitive bottlenecks: the perch (*Perca fluviatilis*) roach (*Rutilus rutilus*) interaction. *Ecology*. 71: 44–56.
- Petren, K. & Case, T. J. (1996). An experimental demonstration of exploitation competition in an on going invasion. *Ecology* 77: 118–132.
- Pianka, E.R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53–74.
- Roberts J., Chick A., Oswald L., Thompson P. (1995). Effect of carp, *Cyprinus carpio* L., an exotic benthivorous fish, on aquatic plants and water quality in experimental ponds. *Marine & Freshwater Research*, 46(8): 1171-1180.
- Roughgarden, J. (1986). Predicting invasions and rates of spread. *Ecology od biological invasions of north America and Hawaii* (eds. H.A. Mooney & J.A. Drake), pp. 179-188. Springer-Verlag, New York.
- Saiki, M. (1976). Mean bulk index. Method of fish food analysis. *The progressive fish culturist* 38 (1): 55- 56 pp.
- Scott, R. J., M. S. Poos, D. L. G. Noakes, & F. W. H. Beamish. (2005). Effects of exotic salmonids on juvenile Atlantic salmon behaviour. *Ecology of Freshwater Fish* 14:283–288.
- Soto, D. & Hurlbert, S. H. (1991). Long-term experiments on calanoid-cyclopoid interactions. *Ecological Monographs*. 61: 245–265.
- Starling F, Lazzaro X, Cavalcanti C, Moreira R. (2002). Contribution of omnivorous tilapia to eutrophication of a shallow tropical reservoir: evidence from a fish kill. *Freshwater Biology* 47: 2443–2452.
- Tapia, M. & Zambrano, L. (2003). From Aquaculture Goals to Real Social and Ecological Impacts: Carp Introduction in Rural Central Mexico. *Ambio*. 32 (4): 252 – 257
- Taylor, J.N., Courtenay, W.R. Jr. and Mccann, J.A. (1984). Known impacts of exotic fishes in the continental United States. en: Courtenay, W.R. Jr. and Stauffer, J.R. Jr., Eds. *Distribution, biology and management of exotic fishes*. Baltimore, USA, Johns Hopkins Univ. Press. pp. 322–373.
- Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, New Jersey. 296.
- Usinger, L. R. (1956). *Aquatic insects of California*. University of California press LTD. USA. 508 pp.
- Volterra, V. (1931). Variations and Fluctuations of the Number of Individuals in Animal Species Living Together. En R.N. Chapman, ed. *Animal Ecology*, 409 – 448, McGraw- Hill, New York
- Ward, H.B y G. Ch. Wipple (1945). *Fresh-water Biology* Second edition University of Washington, Seattle New York. London John Wiley y Sons. Inc. 1111 pp.
- Werner, E. E. & Hall, D. J. (1977). Competition and habitat shift in two sunfishes (Centrarchidae). *Ecology* 58: 869–876.
- Werner, E.E., J.F. Gilliam, D.J. Hall & G.G. Mittelbach (1983). An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64: 1540–1548.
- Werner, E. E., & J. F. Gilliam. (1984). The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:393-425.

- Wilcove, D. S., Rothstein, D. & Dubow, J. (1998). Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* 48: 607–615.
- Wischnath, L. (1993). Atlas of livebearers of the world. T.F.H. Publications Inc.
- Yañez-Arancibia, (1976). Observaciones sobre *Mugil curema Valenciennes* en áreas naturales de crianza, México, alimentación, crecimiento, madurez y relaciones ecológicas, An. Instituto de ciencias del mar y Limnología. UNAM., México 3 (1):93-124 pp.
- Yodzis, P. (1988). The indeterminacy of ecological interactions as perceived through perturbation experiments. *Ecology*, 69: 508 - 515
- Young, K. A. (2004). Asymmetric Competition, Habitat Selection and Niche Overlap in Juvenile Salmonids. *Ecology* 85:134-149.
- Zambrano, L. & Macías-García, C. (1999). Impact of Introduced Fish for Aquaculture in Mexican Freshwater Systems. In R. Claudi & H. Leach (eds.). *Nonindigenous Freshwater Organisms*.
- Zambrano L., M. Perrow, V. Aguirre-Hidalgo & C. Macías-García. (1999) Impact of introduced carp (*Cyprinus carpio*) in subtropical shallow ponds in central Mexico. *Journal of Aquatic Stress Ecosystems and Recovery* 6:281-288.
- Zambrano, L., Sayer C, M. Perrow, M. Tomilson & T. Davidson (en prensa a). Relationships between fish feeding guild and trophic structure in English lowland shallow lakes subject to anthropogenic influence: implication for lake restoration. *Journal of Aquatic Ecology*.
- Zambrano, L., Martínez-Meyer, E., Menezes, N. & Peterson, A. T. (en prensa b). Invasive potential of exotic aquaculture fish in American freshwater systems. *Canadian Journal of Fisheries Society*.
- Zubieta Rojas, T. (1985). Estudio sobre los hábitos alimenticios de seis especies de peces del Lago de Cuitzeo. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

ANEXOS

%FO				%IMV				%IIR				spp. de presa
(ZT)	(PM)	(AS)	(GA)	(ZT)	(PM)	(AS)	(GA)	(ZT)	(PM)	(AS)	(GA)	
0.000	20	0.000	0.000	0	1.488	0.000	0.000	0	0.297	0.000	0.000	<i>Bosminia</i> sp.
65	60	0.000	50	35.166	13.542	0.000	9.312	22.858	8.125	0.000	4.656	Chironomido
30	55	0.000	0.000	7.333	11.420	0.000	0.000	2.200	6.281	0.000	0.000	<i>D. pulex</i>
60	100	0.000	80	40.666	25.675	0.000	19.041	24.400	25.675	0.000	15.233	Ostracodo
0.000	20	0.000	0.000	0.000	1.466	0.000	0.000	0.000	0.293	0.000	0.000	<i>Alona</i> sp.
0.000	5	0.000	0.000	0.000	1.250	0.000	0.000	0.000	0.062	0.000	0.000	H. azteca
35	0.000	0.000	0.000	16.833	0.000	0.000	0.000	5.891	0.000	0.000	0.000	Insectos
0.000	100	15	100	0.000	28.537	5	51.416	0.000	28.537	0.75	51.416	Algas
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	Diatomeas
0.000	80	100	45	0.000	11.773	85.833	8.458	0.000	9.419	85.833	3.806	MONI
0.000	30	35	45	0.000	4.845	9.166	11.770	0.000	1.453	3.208	5.296	Planas

Tabla 7.- Porcentaje de Frecuencia de Ocurrencia (%FO), Porcentaje Del Índice Medio Volumétrico (%IMV), Índice de Importancia Relativa (%IIR) de *Z. tequila* (ZT), *P. mexicana* (PM), *A. splendens* (AS) y *G. atripinnis* (GA) en competencia

%FO		%IMV		%IIR		spp. De presa
(ZT)	(PM)	(ZT)	(PM)	(ZT)	(PM)	
40	0.000	11.1666	0.000	4.4666	0.000	<i>Bosminia</i> sp.
80	75	32.666	24.642	26.133	18.482	Chironomido
65	95	28.000	33.761	18.200	32.073	<i>D. pulex</i>
80	100	19.833	19.630	15.866	19.630	Ostracodo
5	45	0.3333	7.892	0.016	3.551	<i>Alona</i> sp.
10	0	5.000	0.000	0.500	0.000	<i>H. azteca</i>
5	0	2.000	0.000	0.100	0.000	Insectos
5	35	1.000	5.940	0.050	2.079	Algas
0	30	0.000	5.357	0.000	1.607	Diatomeas
0	45	0.000	2.773	0.000	1.248	MONI

Tabla 8.- Porcentaje de Frecuencia de Ocurrencia (%FO), Porcentaje Del Índice Medio Volumétrico (%IMV), Índice de Importancia Relativa (%IIR) de *Z. tequila* (ZT) y *P. mexicana* (PM) en ausencia de competencia.

%FO		%IMV		%IIR		spp. De presa
(ZT)	(PM)	(ZT)	(PM)	(ZT)	(PM)	
13.636	0.000	3.787	0.000	0.516	0.000	<i>Bosminia</i> sp.
63.636	42.857	36.363	20.317	23.140	8.707	Chironomido
68.181	52.380	21.969	22.222	14.979	11.640	<i>D. pulex</i>
77.272	85.714	37.878	25.238	29.269	21.632	Ostracodo
0.000	19.047	0.000	6.031	0.000	1.1489	<i>Alona</i> sp.
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	<i>H. azteca</i>
0.000	4.761	0.000	1.904	0.000	0.090	Insectos
0.000	14.285	0.000	4.761	0.000	0.680	Algas
0.000	28.571	0.000	10.952	0.000	3.129	Diatomeas
0.000	19.047	0.000	7.619	0.000	1.451	MONI
0.000	9.523	0.000	0.952	0.000	0.090	Plantas

Tabla 9.- Porcentaje de Frecuencia de Ocurrencia (%FO), Porcentaje Del Índice Medio Volumétrico (%IMV), Índice de Importancia Relativa (%IIR) de *Z. tequila* (ZT) y *P. mexicana* (PM) en competencia.