

UNIVERSIDAD DEL VALLE DE GUATEMALA

Facultad de Ciencias y Humanidades



La dieta de *Parachromis managuensis* (Cichlidae: Perciformes) y su influencia sobre la red trófica de Laguna de Güija, Guatemala

Trabajo de graduación presentado por

Isabel Christina Herrarte Müller

para optar al grado académico de Licenciado en Biología

Guatemala

2015

**La dieta de *Parachromis managuensis*
(Cichlidae: Perciformes) y su influencia
sobre la red trófica de Laguna de Güija,
Guatemala**

UNIVERSIDAD DEL VALLE DE GUATEMALA

Facultad de Ciencias y Humanidades

La dieta de *Parachromis managuensis* (Cichlidae: Perciformes) y su influencia sobre la red trófica de Laguna de Güija, Guatemala

Trabajo de graduación presentado por

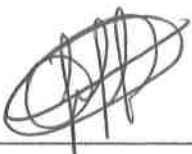
Isabel Christina Herrarte Müller

**para optar al grado académico de Licenciada en
Biología**

Guatemala

2015

Vo Bo.:

(f)  _____

(Lic. Arnoldo Font)

Tribunal Examinador:

(f)  _____

(Lic. Arnoldo Font)

(f)  _____

(Dra. Margareth Dix)

(f)  _____

(Lic. Pablo Bolaños)

Fecha de aprobación: Guatemala 2 de marzo 2015

PREFACIO

El presente estudio surge de un interés común entre biólogos, que luego se desarrolló en una idea para realizar investigación. Este trabajo es ejemplo del uso de organismos que han sido preservados en colecciones y que eventualmente son utilizados para extraer información del estado de los ecosistemas en donde se encuentran. Con esta idea en mente, surge una tesis sobre el efecto que presenta una especie exótica en el ecosistema de laguna de Güija, basada en una colección de peces que fue donada a la Universidad del Valle de Guatemala. En conjunto con la Universidad y de Colecciones de Referencia se realizó una investigación que sugiere un entendimiento de los efectos que puede ocasionar la introducción de una especie exótica desde hace mucho tiempo.

Se agradece el apoyo del Lic. Arnoldo Font quien ha guiado a lo largo de la investigación, y el apoyo de Colecciones de Referencia y el departamento de Biología de la Universidad del Valle de Guatemala que han facilitaron un espacio de laboratorio, reactivos y materiales. También quisiera mencionar y agradecer a los doctores Margaret y Michael Dix por mostrar tanto interés y ayudar durante su desarrollo; así como también a todas las personas que participaron en las largas horas de trabajo de laboratorio y a todos los demás que de una u otra manera hicieron posible la elaboración de este proyecto.

También se espera que este estudio sirva como un ejemplo para observar los cambios y/o consecuencias que pueden ocurrir al introducir una especie exótica en un ecosistema, y así generar conciencia para la toma de decisiones que involucren la introducción de especies que presentan un supuesto beneficio humano. Finalmente, esta tesis puede impulsar a otros estudiantes o científicos a generar información utilizando las colecciones de referencia de la Universidad del Valle de Guatemala.

ÍNDICE

PREFACIO.....	VI
ÍNDICE DE FIGURAS	VIII
ÍNDICE DE CUADROS.....	IX
ÍNDICE DE ANEXOS.....	IX
RESUMEN	X
I. INTRODUCCIÓN	1
A. ANTECEDENTES	2
1. Hábitos alimenticios en peces	2
2. Descripción de la especie, su distribución, hábitos.....	3
3. Ictiofauna de Laguna de Güija.....	6
4. <i>P. managuensis</i> en Laguna de Güija.....	9
5. Introducción de <i>P. managuensis</i> en otras localidades y los efectos documentados	11
6. Estudios previos sobre la dieta de <i>P. managuensis</i>	13
7. Consecuencias y efectos de una especie invasora en un ecosistema.....	13
B. JUSTIFICACIÓN	15
C. OBJETIVOS.....	17
1. General.....	17
2. Específicos.....	17
D. HIPÓTESIS	17
1. Principales	17
II. METODOLOGÍA	18
A. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	18
B. TOMA DE MUESTRAS	19
C. PRESERVACIÓN, TOMA DE DATOS MORFOMÉTRICOS EN LABORATORIO Y ANÁLISIS DE CONTENIDO ESTOMACAL.....	21
D. ANÁLISIS ESTADÍSTICO	22
III. RESULTADOS	24
A. LA DIETA DE <i>PARACHROMIS MANAGUENSIS</i> EN LAGUNA DE GÜIJA	24
B. RELACIONES TRÓFICAS DE LA ICTIOFAUNA DE LAGUNA DE GÜIJA.	32
IV. DISCUSIÓN	45
A. LA DIETA DEL GUAPOTE TIGRE (<i>P. MANAGUENSIS</i>) EN LAGUNA DE GÜIJA	45
B. RELACIONES TRÓFICAS DE LA ICTIOFAUNA DE LAGUNA DE GÜIJA.....	51
V. CONCLUSIONES	60
VI. RECOMENDACIONES	62
VII. LITERATURA CITADA.....	64
VIII. ANEXOS	71

Índice de figuras

Figura 1. Clasificación taxonómica del guapote tigre (<i>Parachromis managuensis</i>	4
Figura 2. Fotografía de un individuo de <i>Parachromis managuensis</i>	5
Figura 3. Gráfica de talla de la primera madurez sexual para el guapo tigre en la laguna de Güija.	10
Figura 4. Gráfica de talla de primera madurez para el guapote tigre en la laguna de Güija.	11
Figura 5. Diagrama de los impactos ecológicos que puede tener una especie no nativa de pez. ..	14
Figura 6. Ubicación de estaciones de colecta en Laguna de Güija	19
Figura 7. Mapa conceptual de la metodología de selección y adquisición de organismos.	20
Figura 8. Curva de acumulación de categorías alimenticios para <i>P. managuensis</i>	24
Figura 9. Categorías alimenticias de mayor importancia según el índice de importancia relativa (IRI) para los rangos de tallas.	27
Figura 10. Diagrama de estrategias de alimentación	29
Figura 11. Índices de diversidad de <i>items</i> alimenticios.....	31
Figura 12. Importancia relativa de las categorías alimenticias generales para la ictiofauna registrada en Laguna de Güija.	32
Figura 13. Descripción de la dieta de la ictiofauna observada en Laguna de Güija.....	34
Figura 14. Gremios alimenticios de las especies de peces de Laguna de Güija.....	39
Figura 15. Cadena trófica sugerida para Laguna de Güija.....	42
Figura 16. Medidas morfométricas a registrar en el estudio	72
Figura 17. Preparación, deshidratación, tinción y montaje de muestras de escamas	77
Figura 18. Gráfica descriptiva del modelo de Costello modificado por Ammundsen.	83
Figura 19. Fotografías de escamas de <i>A. macracanthus</i>	87
Figura 20. Fotografía de escamas de <i>C. trimaculatum</i>	88
Figura 21. Fotografía de escamas de <i>O. niloticus</i>	89
Figura 22. Fotografía de escamas de <i>P. dovii</i>	90
Figura 23. Fotografía de escamas de <i>A. nigrofasciatus</i>	91
Figura 24. Fotografía de escamas de <i>A. aeneus</i>	92
Figura 25. Fotografía de escamas de <i>R. bouchellei</i>	93
Figura 26. Fotografía de escamas de <i>A. argentea</i>	94
Figura 27. Fotografías de escamas de <i>P. gillii</i>	96
Figura 28. Fotografía de escamas de <i>P. pleurospilus</i>	97

Índice de cuadros

Cuadro 1. Listado de especies de peces de Laguna de Güija*	7
Cuadro 2. Listado de índices a utilizar en el análisis estadístico	23
Cuadro 3. Cantidad de individuos analizados por rango de talla de <i>P. managuensis</i>	25
Cuadro 4. Análisis de Chi cuadrado para rangos de tallas de <i>P. managuensis</i>	26
Cuadro 5. Contribuciones calóricas de cada categoría alimenticia	30
Cuadro 6. Nivel trófico de las especies de peces de Laguna de Güija	40

Índice de anexos

Anexo 1. Preparación de solución fijadora de Formalina Buferada 10% (1L)	71
Anexo 2. Posición de las medidas morfométricas	71
Anexo 3. Hojas de datos morfométrico	73
Anexo 4. Análisis de contenido estomacal	74
Anexo 5. Hoja de datos análisis estomacal	76
Anexo 6. Metodología para montaje y tinción de escamas de pez.	76
Anexo 7. Metodología para elaboración de esqueletos.....	78
Anexo 8. Índice de Frecuencia de Ocurrencia	79
Anexo 9. Índice de importancia relativa	79
Anexo 10. Índice de importancia relativa de la presa	81
Anexo 11. Método de Costello modificado por Amundsen.....	81
Anexo 12. Índice de traslape de nichos	83
Anexo 13. Índice trófico de Pauly y Christiansen (2000).....	84
Anexo 14. Índice de diversidad de Shannon (H').....	84
Anexo 15. Índice de equitatividad de Shannon*.....	85
Anexo 16. Índice de diversidad de Levin (β_i).....	85
Anexo 17. Descripción de dieta de especies de peces de laguna de Güija.....	87

RESUMEN

El objetivo principal del presente estudio era realizar una descripción detallada de la dieta del guapote tigre, *Parachromis managuensis* y analizar su influencia sobre la cadena trófica de laguna de Güija. Se pudo concluir que *P. managuensis* presenta una segregación de nicho en cuanto a los rangos de talla escogidos (0-10 cm, juveniles; 10-18 cm, primeros organismos adultos; 18-26 cm, población adulta), pero no se pudo concluir acerca del cambio de dieta según épocas ya que hubieron problemas con la proporción numérica de las muestras. Con base al análisis realizado se concluye que la población de *P. managuensis* en laguna de Güija tiene un hábito alimenticio exclusivamente carnívoro, variando el grado de insectivoría y piscivoría, así como el tipo de presas, conforme a la talla de los individuos.

Se realizó una modelación de la cadena trófica utilizando contenidos estomacales de las especies de peces y se complementó los datos con una revisión literaria. La red trófica obtenida cuenta con cinco niveles tróficos, en el cual el guapote tigre se presentaba en tres de los cinco niveles. La red trófica parece estar basada en la detritivoría, al ser las especies claves del ecosistema las larvas de la familia Chironomidae y los adultos de la pepesca. También se considera que *P. managuensis* está actuando como depredador superior, consumiendo las poblaciones juveniles de las familias Cichlidae (presa preferida), Atherinidae, Poecilidae y adultos de Characidae. Otro resultado importante es que 5 de las 12 especies de peces se han reportado con un nicho alimenticio diferente al reportado en la literatura, lo que sugiere un desplazamiento de nicho para evitar competencia o depredación, en especial *Cichlasoma trimaculatum*, una especie normalmente piscívora, que presentó en este estudio un hábito alimenticio omnívoro y *Cathorops steindachneri*, una especie normalmente carnívora en el bentos, consumió casi exclusivamente cladoceros.

I. INTRODUCCIÓN

El guapote tigre (*Parachromis managuensis*) ha sido introducido intencionalmente en muchos lugares del mundo con el objetivo de mejorar la pesca artesanal y deportiva; sin embargo también se ha introducido accidentalmente debido al escape de especímenes de acuario. A pesar de que ha invadido la mayoría de los cuerpos de agua dulce de América, y también algunos de Asia, su impacto en el ecosistema está pobremente documentado. La distribución nativa de esta especie es desde el río Ulúa en Honduras hasta el río Matinan en Costa Rica.

Estudios anteriores concluyen que el guapote tigre es un depredador voraz, que tiene un hábito oportunista. La mayoría de estudios reportan a este pez con una dieta carnívora, en algunos casos piscívora. El introducir un pez piscívoro a un ecosistema, puede tener efectos devastadores para el mismo, lo cual no ha sido altamente documentado para el guapote tigre.

En laguna de Güija el guapote tigre fue introducido por el Ministerio de Agricultura y Recursos Naturales (MARN) en los años setentas con el objetivo de mejorar el recurso pesquero de la laguna. Desde la introducción del guapote no se ha realizado ningún estudio acerca del impacto que éste está teniendo sobre el ecosistema. En el estudio realizado por Prepac en el 2006, se documentó que *Parachromis managuensis* representaba la mayor biomasa conforme a todas las especies de peces de la laguna.

A. Antecedentes

1. Hábitos alimenticios en peces. La alimentación es un proceso importante para la adquisición de energía y nutrientes que son necesarios para el crecimiento, reproducción y supervivencia de cada individuo (Lager *et al.* 1977). Para cumplir esta tarea satisfactoriamente cada especie de pez ha desarrollado diferentes estructuras alimenticias y mecanismos de alimentación para poder explotar la gran variedad de nichos que existen en los cuerpos de agua. De manera general se pueden clasificar cuatro hábitos alimenticios: detritivoría, herbivoría, carnivoría y omnivoría; sin embargo, entre estas categorías pueden considerarse mayor número de sub-clasificaciones como la selectividad o especialización en el consumo de tipos de alimento que tienen las especies. Existen los peces eurípagos, que presentan una dieta mezclada consumiendo una variedad de clases de alimentos; los peces estenófagos que únicamente consumen 2-3 clases de alimentos y los monófagos que consumen solamente un tipo de alimento. La mayoría de las especies de peces se consideran carnívoros eurípagos (Lager *et al.* 1977).

Frecuentemente, los hábitos alimenticios de un pez se ven estrechamente relacionados con la forma del cuerpo y el aparato digestivo. Con ayuda de la relación entre longitud del intestino versus la longitud total del pez se puede determinar si el pez es carnívoro (0.7-0.9), omnívoro (1.1-2.2) o herbívoro (5.4-28.7). Asimismo, el estómago se ve modificado según la dieta, siendo más fácil de diferenciar en peces carnívoros, mientras que en peces herbívoros y omnívoros está pobremente definido. Otras modificaciones conforme la dieta también se observan en las estructuras de la cavidad bucofaríngea, empezando con los dientes, los cuales pueden ser, por ejemplo, filiformes para una dieta carnívora, o cónicos para una dieta herbívora / detritívora. Las espinas branquiales también cambian su estructura según la dieta, siendo cortas, gruesas, puntiagudas y ampliamente espaciadas en peces carnívoros piscívoros, mientras que en peces zooplánctófagos eurípagos normalmente se encuentran menos espaciadas entre sí y tienen longitud y grosor intermedios. Mientras más pequeñas sean las presas más largas,

delgadas y con menos espacio entre sí serán las espinas branquiales (Helfmann *et al.*2009).

El tamaño de la presa varía grandemente entre las diferentes especies de peces; sin embargo, la tendencia evolutiva es que las presas sean tan grandes como las estructuras alimenticias lo permitan. Por ejemplo, los peces carnívoros deben asegurar que las presas que consumen sean lo suficientemente grandes para compensar el gasto energético que se invirtió en la captura y el consumo. En el caso de los peces planctívoros el individuo debe procurar capturar la mayor cantidad de presas debido a que por su pequeño tamaño individualmente tienen un aporte calórico bastante bajo (Helfmann *et al.*2009).

2. Descripción de la especie, su distribución hábitos. El guapote tigre es el nombre común de la especie *Parachromis managuensis* (Günther 1867), perteneciente a la familia Cichlidae cuya distribución nativa se extiende desde el Río Ulua en la Costa Atlántica de Honduras hasta el Río Matinan en Costa Rica. Su clasificación taxonómica, según el Sistema de Información Taxonómica Integrada (ITIS 2004), se presenta en la Figura 1. Los peces pueden alcanzar un largo máximo de 63 cm en el macho y el peso máximo reportado es de 1.6 kg (IGFA 2001). Esta especie tiene una variedad de nombres comunes dependiendo del país. En Guatemala el nombre común más utilizado es guapote tigre; sin embargo, en otros países se utilizan otros como Mojarra de Managua (México), Guapote jaguar (Costa Rica, México), *Jaguar cichlid* (USA) y Guapote barcino (Nicaragua, Costa Rica) (Foerse & Pauly 2013).

Figura 1. Clasificación taxonómica del guapote tigre (*Parachromis managuensis*)

Reino	Animalia
Filo	Chordata
Subfilo	Vertebrata
Superclase	Osteichthyes
Clase	Actinopterygii
Subclase	Neopterygii
Infraclase	Teleostei
Superorden	Acanthopterygii
Orden	Perciformes
Suborden	Labroidei
Familia	Cichlidae
Género	<i>Parachromis</i> (Agassiz, 1859)
Especie	<i>Parachromis managuensis</i> (Günther 1867)

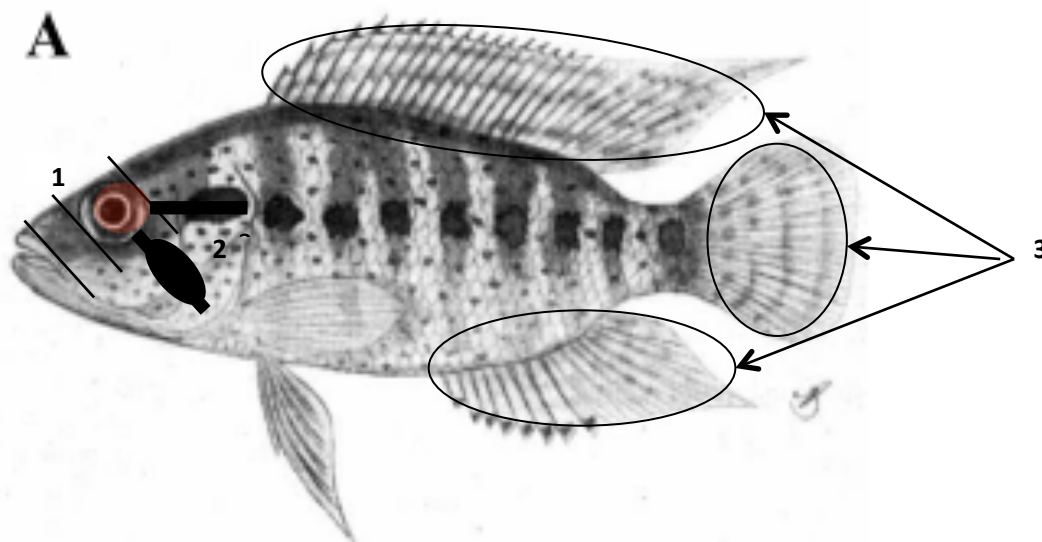
Tomado de Miller (2009)

La especie *P. managuensis* pertenece a la familia Cichlidae, la cual incluye las mojarra de agua dulce. Esta familia se caracteriza porque presentan un par de nostrilos contrario a los dos pares que se encuentran en las otras familias de agua dulce. También presenta una línea lateral interrumpida versus una sola línea lateral unida en las otras familias. Las características diagnósticas para la especie son una boca grande y altamente extensible, mandíbula inferior saliente y un patrón de coloración característico atigrado a lo largo del cuerpo, y más que todo en las aletas dorsal, pélvicas, caudal y anales (ver Figura 2A). La coloración general varía a lo largo del cuerpo entre verde-dorado a dorado. El lomo por lo general es verde musgo, los costados dorados con un matiz morado y el vientre amarillento. Además, se observan dos barras de color negras proyectadas desde la base posterior del ojo; las mismas parecen adoptar la forma de la letra V. Otra característica distintiva es la coloración roja del iris (ver Figura 2A) (Bussing 2002).

Para distinguir entre las diferentes especies de *Parachromis* spp. se utiliza la relación que existe entre el diámetro del ojo y la distancia del borde anterior del ojo al borde posterior de la boca. La especie *P. managuensis* presenta un diámetro del ojo mayor a la distancia entre el ojo y la boca (ver Figura 2 A). Las branquioespinas también son

utilizadas para diferenciar entre las especies de *Parachromis*. La especie *P. managuensis* se caracteriza por presentar un alto número de branquioespinas (14-17) mientras que todas las demás especies de este género presentan menos de 13.

Figura 2. Fotografía de un individuo de *Parachromis managuensis* (Günther 1867)



Modificada de Froese y Pauly 2004 : www.Fishbase.org> version (06/2004)



Tomada de Heijns W. 2008: <http://www.cichlidae.com/forum/viewtopic.php?f=4&t=13442>

(A): característica (1) la relación entre el diámetro del ojo y el espacio entre ojo y boca; la característica (2) la letra V que se proyecta sobre el opérculo, siendo ésta una característica para la descripción del género. Entre la característica 1 y 2 se observa el iris rojo que presenta la especie. La característica (3) señala el patrón atigrado que presentan las aletas impares. La ilustración 2B presenta una fotografía de un ejemplar que presenta las características diagnósticas de la especie.

Generalmente, esta especie prefiere lagos, lagunas o desembocaduras con corriente lenta y en condiciones eutróficas con aguas turbias (Page & Burr 1991). Comúnmente, prefiere el agua caliente con una concentración baja de oxígeno, sin embargo, es bastante versátil en cuanto a su ambiente ya que también se ha reportado en ríos y riachuelos (Nassar & Nonell 1992).

Estos peces son en su mayoría carnívoros oportunistas altamente depredadores. Se alimentan mayormente de peces pequeños y macro invertebrados (Yanamoto & Tagawa 2000); sin embargo, en estudios realizados en la cuenca del lago de Izabal se reportó el consumo exclusivo de algas verdes (Pérez *et al.* 2005). Esta especie presenta mayor abundancia en la época seca que en la época lluviosa en el lago de Nicaragua, siendo más abundante en agua somera de hasta 5 m. Especímenes de menor tamaño se capturaron en profundidades de 3-5 m de profundidad mientras que los especímenes de mayor tamaño se capturaron en agua con menor profundidad (Hernández Portocarrero 2013).

3. Ictiofauna de Laguna de Güija. La ictiofauna está conformada de aproximadamente 22 especies (ver Cuadro 1) sin embargo, en un estudio realizado en el año 2006 solamente se registraron once especies de peces. La composición de la ictiofauna capturada en el estudio realizado en el 2006 reporta que las especies dominantes en cuanto a número de individuos fueron *Astyanax aeneus* (Günther 1860) (51% de todos los individuos capturados); sin embargo, solamente representan el 9% de la biomasa capturada. El guapote tigre dominó en cuanto a la biomasa (50%) mientras que numéricamente representaba sólo el 19% del total capturado. Las especies que aportaron la mayor biomasa en la pesca total fueron la Tilapia (*Oreochromis sp.* (Günther 1889)), el Guapote tigre (*P. managuensis*) y el Quisque (*Cathorops steindachneri* (Gilbert & Starks 1904)).

Cuadro 1. Listado de especies de peces de Laguna de Güija*

Especie	Familia	Nombre común	Observaciones	Estado de conservación	Dieta
<i>Cathorops steindachneri</i> (Gilbert & Starks, 1904)	Ariidae	Quisque	Aceptado	No hay datos	carnívoro (oligochaetos, crustaceos, gastrópodos, bivalvos bénticos, peces (Smithsonian Tropical Research Institute 2008))
<i>Rhambdia guatemalensis</i> (Günther, 1864)	Heptapteridae	Filin, Julin	Aceptado	No hay datos	Carnívoros (insectos acuáticos, peces) (Miller 2005)
<i>Atherinella argentea</i> (Chernoff 1986)	Atherinidae	Ejote	identificación realizada por el Dr. King	Menor preocupación	no reportado
<i>Astyanax aeneus</i> (Günther 1860)	Characidae	Plateada, Pepesca	Aceptado	No hay datos	Omnívoro (algas, semillas, hojas, insectos acuáticos y terrestres y pequeños peces) (Miller 2005)
<i>Roeboides bouchellei</i> (Fowler 1924)	Characidae	Alma seca	Aceptado	No hay datos	Carnívoro (insectos y escamas de peces) (Miller 2005)
<i>Poecilia salvatoris</i> (Regan 1907)	Poeciliidae	Pupo, Bute, Chimbol o	Aceptado	No hay datos	no reportado
<i>Poeciliopsis pleurospilus</i> (Heckel, 1848)	Poeciliidae	Pupo, Bute, Chimbol o	Aceptado	No hay datos	no reportado

(Prepac 2006)

*Solamente se tomaron en cuenta las especies utilizadas en el presente estudio.

Cuadro 1. Listado de especies de peces de Laguna de Güija

Especie	Familia	Nombre común	Observaciones	Estado de conservación	Dieta
<i>Archocentrus nigrofasciatus</i> (Günther 1862)	Cichlidae	Burra, Cirica,	Aceptado	índice 3 (lista roja de CONAP)	Omnívoro (insectos, crustaceos, material vegetal, peces) (Kullander 2003)
<i>Archocentrus spilurus</i> (Günther 1862)	Cichlidae	-	Descrita recientemente solo para el Norte de Guatemala	No hay datos	Omnívoro (Miller 2005)
<i>Cichlasoma trimaculatum</i> (Günther, 1867)	Cichlidae	Mojarra colorada, Istatagua	Aceptado	índice 3 (lista roja de CONAP)	Piscívoro (Miller 2005)
<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758)	Cichlidae	Tilapia, Buta	Aceptado	No hay datos	Herbívoro (Miller 2005), Carnívoro (consume larvas de peces y anfibios) (Morgan <i>et al</i> 2006)
<i>Parachromis managuensis</i> (Günther 1867)	Cichlidae	Guapote tigre	Aceptado	No hay datos	Carnívoro (Miller 2005)
<i>Parachromis dovii</i> (Günther 1864)	Cichlidae	Guapote pardo	Aceptado	No hay datos	Carnívoro (Miller 2005)

(Prepac 2006)

Las especies presentes en Laguna de Güija se pueden categorizar según la dieta encontrada en la literatura; sin embargo, la dieta de cada especie puede presentar variaciones dependiendo de su ambiente y de la disponibilidad de los recursos alimenticios. En el Cuadro 1 se observa que las especies: *Anableps dovii* (Gill 1861), *Roeboides bouchellei* (Fowler 1923), *Cichlasoma trimaculatum* (Günther 1867), *Rhamdia guatemalensis* (Günther 1864), *Parachromis dovii* (Günther 1864) y *Parachromis managuensis* se han reportado en la literatura como especies carnívoras.

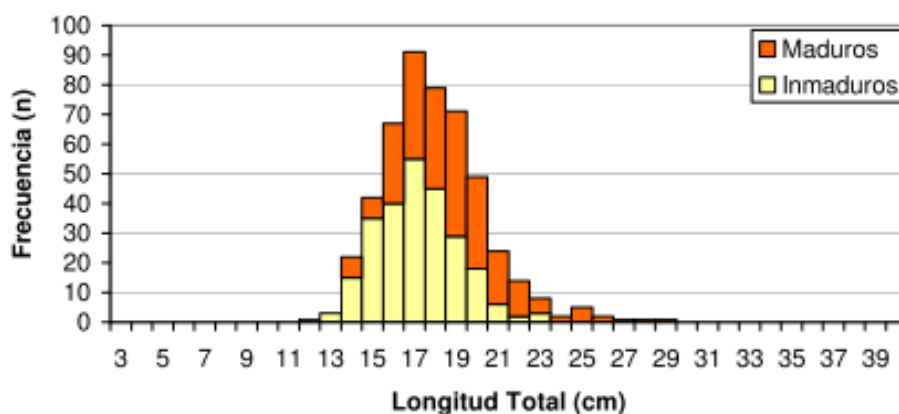
Entre estas *Anableps dovii*, *R. bouchellei* y *R. guatemalensis* consumen preferentemente insectos mientras que la dieta de las otras especies está constituida mayormente por peces. La herbivoría se ha reportado en las siguientes especies: *Poecilia sphenops* (Valenciennes 1848) y *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758). Las especies *Astyanax aeneus* y *Archocentrus spilurus* (Günther 1862) tienen una dieta omnívora, mientras que *Amphilophus macracanthus* (Günther 1864) ha sido reportado con una dieta detritívora (Miller 2009).

Los recursos naturales de laguna de Güija han sido ampliamente utilizados por la mayoría de pueblos que se sitúan a su alrededor. Para mejorar el recurso pesquero se introdujeron algunas especies no nativas, entre las cuales se pueden mencionar: *P. managuensis*, *P. dovii* y *O. niloticus*. Estas tres especies se adaptan usualmente muy bien a diferentes condiciones ambientales y no son muy sensibles a condiciones poco favorables. La introducción de estas especies ha causado cambios en el ecosistema; sin embargo en la mayoría de ecosistemas el impacto de estas especies no ha sido evaluado. Se ha reportado que la introducción de *O. niloticus* puede causar alteraciones en la estructura de la red trófica, debido a que compete con las otras especies por el alimento y depreda a los juveniles de otras especies así como a los anfibios (Zambrano *et al* 2006).

4. *P. managuensis* en Laguna de Güija En cuanto a la proporción de machos versus hembras que existe en laguna de Güija se observó que habitan 1.7 machos por cada hembra presente. En cuanto a los estadios gonadales de los individuos, variaron de forma mensual, habiendo mayor cantidad de hembras sexualmente maduras en el mes de octubre y noviembre de 2005 y reduciéndose considerablemente el número en los meses de enero y febrero de 2006. En marzo de 2006 vuelven a aparecer varios estadios gonadales en las hembras sugiriendo que su reproducción es intermitente a lo largo de distintos períodos del año. A pesar de esto, se debe tomar en cuenta que en otros cuerpos de agua se ha reportado la máxima actividad reproductiva al inicio de la temporada lluviosa, es decir abril y mayo (Prepac 2006).

En la Figura 3 se observa el número de Guapotes tigres capturados por talla y su estadio de madurez sexual, siendo los de color naranja individuos maduros y amarillos los inmaduros. Como se observa, estos peces empiezan a presentar madurez al alcanzar una medida de 14 cm de largo total (Prepac 2006).

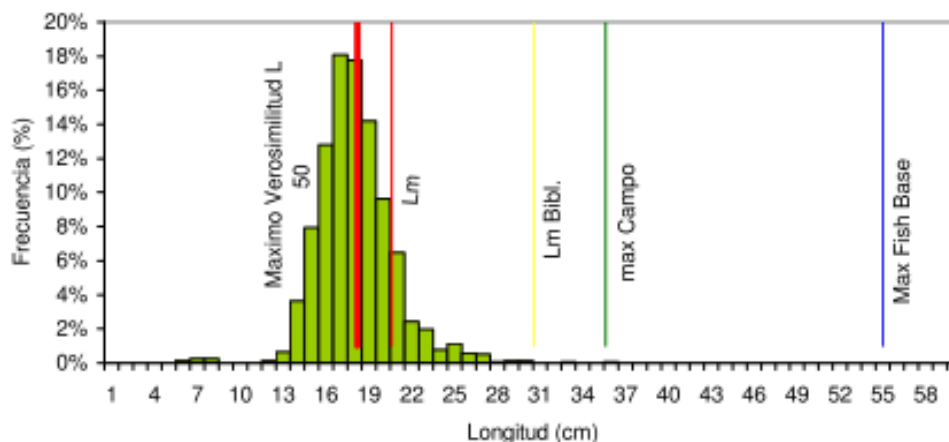
Figura 3. Gráfica de talla de la primera madurez sexual para el guapo tigre en la laguna de Güija.



(Prepac 2006)

La Figura 3 indica que la primera madurez sexual que presenta el guapote en Laguna de Güija, estimada a partir de la talla máxima y mínima observada en campo, es de 18.2 cm. En base a esto, más del 50% de las capturas son individuos inmaduros, lo que podría ser un indicio de sobrepesca en la laguna. También se observa que los peces no alcanzan la talla máxima reportada por Page y Burr (1991), siendo la mayor talla capturada en este estudio de aproximadamente 36 cm de largo total (Prepac 2006).

Figura 4. Gráfica de Talla de primera madurez para el guapote tigre en la laguna de Güija.



(Prepac 2006)

En el estudio realizado en el 2006 se reportó que la industria pesquera cosechaba tres especies de vital importancia para la comunidad, siendo éstas: el guapote tigre (*P. managuensis*), el quisque (*Cathorops steindachneri*) y la pepesca (*Astyanax aeneus*). De la pesca, que es en promedio 9 kg por pescador por día, el 15% es destinado al consumo familiar (Prepac 2006).

5. Introducción de *P. managuensis* en otras localidades y los efectos documentados. La especie *P. managuensis* ha sido ampliamente introducida alrededor de todo el mundo, desde El Salvador, Guatemala (Prepac 2006), Panamá, México (Amador *et al* 2009), Cuba y Puerto Rico, hasta Sudamérica habiendo reportes en Brasil (Barros *et al.* 2012). También se han reportado registros en Hawaii (Yamamoto & Tagawa 2000), las Filipinas (Agasen *et al.* 2006), Singapur (Darren & Cheryl 2010) y algunos estados de los Estados Unidos de América (Nico *et al.* 2013).

En la mayoría de los estudios realizados alrededor del mundo esta especie se ha descrito como una amenaza potencial para las especies nativas debido a su comportamiento agresivo y su dieta mayormente piscívora (Yanamoto & Tagawa 2000;

Agasen *et al.* 2006; Amador *et al.* 2009; Nico *et al.* 2013). La especie ha sido introducida por diferentes medios y con una gran variedad de fines. Entre ellos la introducción para la pesca deportiva, para la venta en acuarios (Yanamoto & Tagawa 2000) y para el uso en la acuicultura (IGFA 2001).

Esta especie presenta las siguientes cualidades, las cuales la hacen interesante para la acuicultura y también un gran peligro para el ecosistema, entre ellas: crecimiento acelerado, tolerancia a altas densidades de individuos, presentan alta resistencia a enfermedades y calidad de carne de amplia aceptación pública (Stickney 1993). Los miembros de la familia Cichlidae son ampliamente conocidos por su impacto en los ecosistemas al ser introducidos por su capacidad de alterar las comunidades acuáticas (Amador *et al.* 2009). Sin embargo, *P. managuensis* cuenta con cualidades que la hacen una potencial especie invasora. Entre estas características cabe mencionar su agresividad, tolerancia a amplias variaciones ambientales (salinidad, temperatura y concentraciones de oxígeno disuelto), su nicho alimenticio carnívoro y su eficiencia reproductiva (Schoenfield & Loftus 2010).

La introducción de *P. managuensis* ha causado declive de las poblaciones de especies nativas de peces debido a que desde la etapa del alevín es un depredador feroz, y además presenta un comportamiento muy territorial. Como es un pez depredador, se ha documentado que su presencia afecta principalmente a las especies nativas de cichlidos, ya que son su presa preferencial (Agasen *et al.* 2006; Amador *et al.* 2009). Por muchos autores (Yamamoto & Tagawa 2000; Amador *et al.* 2009; Barros *et al.* 2012; Nico *et al.* 2013), este guapote es considerado el mayor depredador de todos los guapotes, debido a que es altamente piscívoro y agresivo (Agasen *et al.* 2006). La introducción del guapote tigre en México ha causado que *P. friedrichtshalii* (Heckel 1840), otra especie de guapote, sufra impactos en cuanto a su número poblacional, disponibilidad de hábitat, pero también debido a que hay muchas hibridaciones entre estas dos especies reportadas en el río Usumacinta (Miller & Norris 2003).

En estudios realizados en las Filipinas, se han documentado las consecuencias que ha tenido la introducción de *P. managuensis* desde el aspecto económico y de estatus socio-económico. Este estudio se realizó en el lago Taal que alberga la única especie de sardina dulceacuícola, la cual se ha visto desplazada por *P. managuensis*. Aunque el guapote tigre ha generado ingresos a las familias pescadoras, debido a la baja calidad de su carne, a comparación de la sardina nativa, en comparación con la de las especies nativas, su introducción ha traído pérdidas en la industria de la pesca. Otro aspecto que se notó en este estudio es que la pesca de las otras especies nativas y de la tilapia, disminuyó luego de la introducción del guapote (Agasen *et al.* 2006). También se ha descrito una pérdida de biodiversidad luego de la invasión de este pez (Amador *et al.* 2009; Agasen *et al.* 2006).

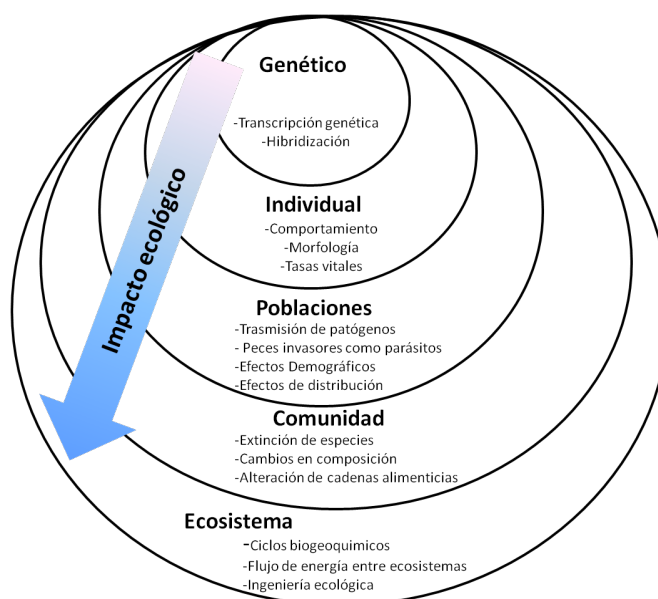
6. Estudios previos sobre la dieta de *P. managuensis*. La dieta del guapote tigre se ha estudiado relativamente poco; sin embargo, existen algunos estudios que incluyen un análisis estomacal breve de esta especie. El guapote tigre tiene mayormente una dieta piscívora (Barros *et al.* 2012), pero cuando es juvenil se ha observado que consume mayormente macroinvertebrados bénticos (Yamamoto & Tagawa 2000).

En un estudio realizado en las Filipinas se ha reportado que el 50% de la dieta de esta especie está constituida por peces, siendo las presas predominantes peces de los géneros: *Atherina sp.*, *Ambassis sp.*, especies de gobidos y ciclidos incluyendo tilapia y otro guapote tigre. El segundo grupo más importante en la dieta son los crustáceos, constituyendo un 40% de la dieta incluyendo principalmente pequeños camarones de las familias Atyidae y Palaemonidae. Otros ítems que se encontraron en el estudio fueron Gastropodos (7%) e insectos, específicamente Odonatos (3%) (Yamamoto & Tagawa 2000).

7. Consecuencias y efectos de una especie invasora en un ecosistema. La introducción de un pez no nativo en un ecosistema de agua dulce puede tener efectos a nivel genético, individual, de población, comunidad y ecosistema (ver Figura 5). Los impactos a nivel genético se dan por medio de hibridizaciones o transcripción de genes; a

nivel individual los impactos pueden causar cambios en comportamiento, morfología y tasas vitales de los organismos nativos. Las poblaciones de peces nativos se pueden ver afectadas por la transmisión de patógenos y parásitos; sin embargo, también se han documentado efectos demográficos y cambios de distribución. El impacto en las comunidades se observa en cambios en la composición de la misma, extinción de especies y alteración de la cadena alimenticia. Conforme se ven afectadas las comunidades de peces también lo experimenta el ecosistema ya que sufre cambios en los ciclos bioquímicos, en el intercambio energético y la especie invasora puede actuar como ingeniera de ecosistemas (Cucherousset & Olden 2011).

Figura 5. Diagrama de los impactos ecológicos que puede tener una especie no nativa de pez.



(Cucherousset y Olden 2011)

La introducción de un pez piscívoro causa cambios mayormente en la especie presa; sin embargo, también se dan cambios más profundos en el ecosistema y en la comunidad, y muchas veces se pueden documentar estos cambios hasta que el ecosistema sufre de un efecto de cascada debido a la pérdida de las especies presa más vulnerables (Strayer 2010). Al igual que las especies piscívoras la invasión de peces con otras dietas tiene efectos importantes en la cadena trófica. La introducción de una especie planctívora

puede alterar grandemente las poblaciones de zooplancton (Strayer 2010). Esto a la vez puede causar que las poblaciones de fitoplancton se vuelvan más abundantes, cambiando así las concentraciones de fósforo y nitrógeno en el agua. La estructura de la cadena alimenticia puede afectar igualmente la tasa de suplemento de nutrientes (N:P). Particularmente el efecto de los peces en la dinámica de nutrientes es bastante complejo y fuerte (Vanni *et al* 1997).

B. Justificación

El guapote tigre es una especie que ha sido introducida ampliamente en todo el mundo, pesar de esto, solamente en Asia se ha estudiado a fondo los efectos que puede presentar esta especie sobre el ecosistema. En Guatemala ésta ha sido introducida en la mayoría de los cuerpos de agua de la Costa Sur y sigue siendo introducida a mayor cantidad de cuerpos de agua del país. Esta especie incluso está siendo utilizada para la repoblación de ríos de la costa sur como parte de algunos proyectos. Todo ello sin tener en cuenta los posibles efectos que puede presentar sobre los diferentes ecosistemas y/o cadenas tróficas.

Evaluar el impacto ecológico que causa *P. managuensis* en la laguna de Güija es de vital importancia ya que puede afectar el recurso pesquero que es la base que sustenta a numerosas familias de las aldeas circundantes. Esta especie fue introducida con el fin de mejorar el recurso pesquero en este cuerpo de agua; sin embargo, en estudios similares al presente realizados en las Filipinas, se ha demostrado que la calidad de la carne de guapote es inferior a la que presentan las especies nativas, produciendo una disminución en el ingreso de los pescadores locales, debido a que el precio por la carne de peces nativos es mayor que la del guapote. Debido a que es una especie altamente adaptable, aparentemente se adaptó muy bien y ha llegado a dominar, por biomasa, a la comunidad de peces de la laguna de Güija. La Laguna de Güija es un escenario ideal para la documentación del efecto del guapote tigre debido a que la introducción de la especie está documentada y a que la laguna se encuentra conectada con varios ríos, que el

guapote podría utilizar como medios de dispersión hacia otros cuerpos de agua, actuando así como un punto de dispersión.

Estudios realizados en las Filipinas han reportado que este pez tiene una dieta mayormente piscívora al presentar una talla adecuada, lo que en ese país causó un desequilibrio en el ecosistema, ya que actúa como un depredador superior sobre todo el ecosistema. Una introducción de una especie con estas características (alta adaptabilidad y piscívora) podrían presentar efectos devastadores sobre ciertas especies, provocando así la disminución poblacional de las especies nativas, hasta ser desplazadas por la población invasora. Este proceso podría culminar en la extinción local de algunas especies nativas dejando así los nichos ecológicos que ellas ocupaban libres. La ausencia de estas especies nativas podría causar explosiones poblacionales en sus presas, lo que a su vez podría causar cambios en la cadena trófica y, a más largo plazo, en la dinámica de una laguna.

Este estudio es importante para Guatemala ya que la dispersión de esta especie puede ser muy rápida, debido a las características anteriormente mencionadas; con el tiempo puede producir un problema al causar disminución en las poblaciones de peces nativos con importancia pesquera, como se ha reportado en otros estudios. Asimismo, ha ganado bastante popularidad para la introducción en los ríos, sin conocimiento del efecto ecosistémico que produce. Es un problema difícil de observar y predecir, y no ha sido bien documentado en toda América. El resultado de este estudio podría beneficiar no sólo a Guatemala, sino a otros países que han experimentado la introducción de *P. managuensis*.

C. Objetivos

1. General

- Caracterización de la dieta de la población de *P. managuensis* y su influencia sobre la red trófica de Laguna de Güija

2. Específicos

- Determinación de la variación de la dieta de *P. managuensis* conforme la longitud total
- Determinación de la variación de la dieta de *P. managuensis* conforme la época.
- Descripción de la dieta sobre la ictiofauna presente en la Laguna de Güija
- Sugerir el flujo de energía (red trófica) para la comunidad de ictiofauna en base al análisis de la dieta.
- Evaluación del impacto que tiene el guapote tigre en la red trófica de peces en Laguna de Güija.

D. Hipótesis

1. Principales

Talla¹

- H_1 : La dieta de *P. managuensis* presenta variaciones según la talla.
- H_0 : La dieta de *P. managuensis* no presenta variaciones según la talla

Época

- H_1 : La dieta de *P. managuensis* presenta variaciones conforme la época.
- H_0 : La dieta de *P. managuensis* no presenta variaciones conforme la época.

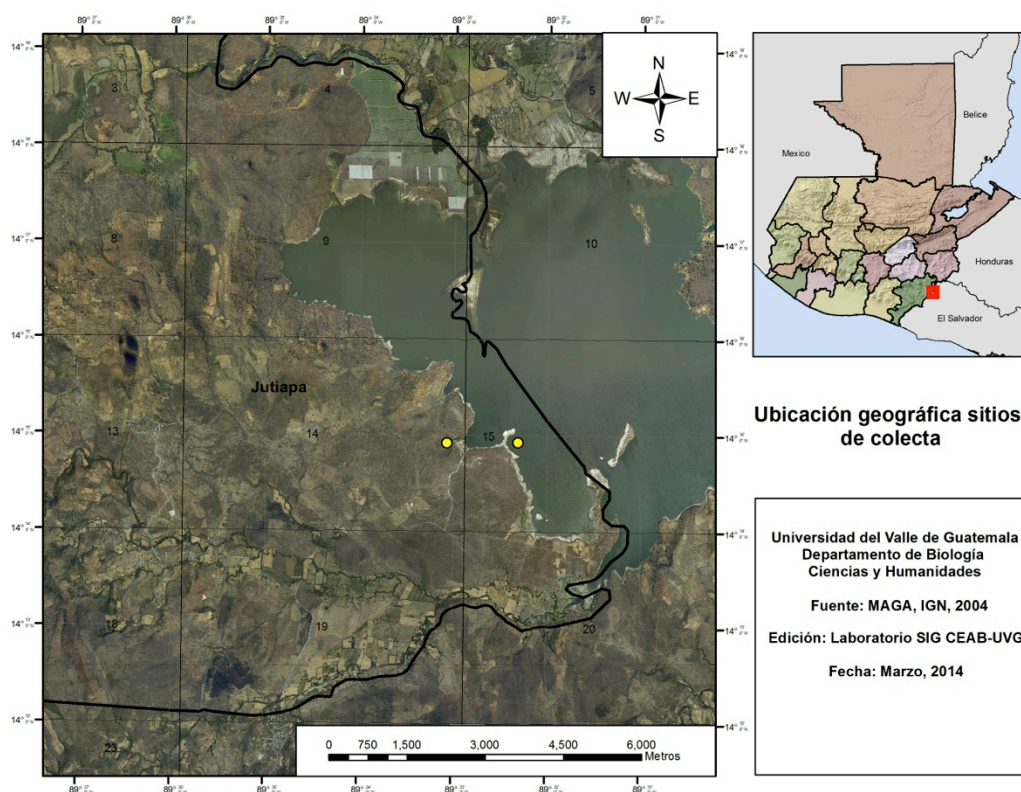
¹Las hipótesis se colocan conforme a los primeros dos objetivos específicos.

II. Metodología

A. Descripción del área de estudio

El lago de Güija es un lago de origen volcánico situado entre las fronteras de Guatemala y El Salvador, con una extensión de aproximadamente 45 km² de los cuales aproximadamente 23 km² se sitúan en el departamento de Jutiapa de Guatemala (ver Figura 6). Los principales afluentes del lago son los ríos Ostúa: en Guatemala y los ríos Angue y Cusmapa, en El Salvador, mientras que el principal efluente es el río Desagüe, un tributario del río Lempa, en El Salvador. El lago se sitúa a una altura de 420 msnm y tiene una profundidad máxima de 25 m. Las tierras aledañas son utilizadas para agricultura, pastoreo y turismo, así como 11 comunidades pesqueras. El lago se enmarca en el Área de Conservación Trifinio lo que ha promovido la coordinación interinstitucional para su conservación. La temperatura del agua puede variar entre 22.4 °C (mínima) hasta 25.6 °C (máxima) a lo largo de todo el año. Por lo general las zonas norteñas presentan temperaturas más frías que las zonas sureñas. La concentración de oxígeno presenta una distribución bastante similar a la de la temperatura, teniendo mayores concentraciones de oxígeno en las zonas norteñas, esta concentración puede variar de 6-10 mg/l. El pH puede variar entre 7.7 y 9.4 y su distribución es similar a la de los últimos dos parámetros siendo el lago más básico en las zonas del norte. La turbidez es mayor en las zonas de la orilla sin embargo este dato cambia a lo largo del año, presuntamente debido al movimiento de los vientos y lluvias. Las profundidades mayores que presenta el lago son 25 m, ubicándose esta zona en el área central del lago mientras que en las zonas costeras el lago es bastante somero (Prepac 2006).

Figura 6. Ubicación de estaciones de colecta en Laguna de Güija



B. Toma de muestras

La muestra de trabajo estuvo compuesta por dos fuentes principales: 1) Colecciones donadas a la UVG y 2) Pescadores locales.

Se utilizaron los peces pertenecientes a una colección privada que posterior a su uso se ingresó a Colecciones de Referencia de la UVG. Estos peces fueron colectados en Laguna de Güija en dos puntos indicados en el mapa (Figura 6) y fueron conservados en formalina bufferada 10% (ver Anexo 1). Los peces utilizados en este estudio se colectaron a diferentes profundidades. El estudio priorizó la utilización de estos especímenes y solamente se utilizaron peces de pescadores locales para completar el número de muestra. Se utilizaron 282 individuos de la colección donada y 238 individuos adquiridos de los pescadores locales.

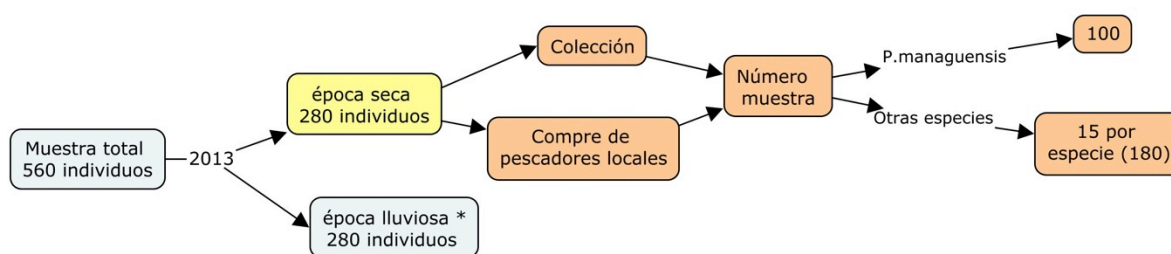
Los peces pertenecientes a la colección donada que fueron colectados en la fecha 8 de mayo de 2013 fueron considerados la muestra de época seca, y los peces colectados en las fechas 18 de septiembre de 2013 fueron considerados para la época lluviosa.

Las colectas fueron realizadas mediante el arrastre de una red Seine de 100 m de longitud, realizándose dos esfuerzos de colecta en cada punto de muestreo. Este procedimiento fue realizado entre las 10:00-13:00 horas. Todos los individuos que fueron capturados fueron preservados con formalina al 20%.

Con los pescadores locales se compraron los organismos pertenecientes a las especies que no estaban lo suficientemente representados en la colección donada. Estos se adquirieron el 24 de septiembre y los organismos se preservaron frío hasta su traslado al laboratorio.

En la Figura 7 se observa el proceso de selección de peces a seguir durante las dos épocas de muestreo a evaluar. La metodología descrita para la época seca del año 2013 se replicó en la época lluviosa 2013.

Figura 7. Mapa conceptual de la metodología de selección y adquisición de organismos.



* El procedimiento ejemplificado en la Figura 7 se replicó en las dos épocas estudiadas.

C. Preservación, toma de datos morfométricos en laboratorio y análisis de contenido estomacal

Para esta sección se utilizaron las instalaciones de Colecciones de la UVG. En el laboratorio se obtuvieron las mediciones morfométricas de cada individuo y luego se procedió a la extracción del tracto digestivo.

Las únicas mediciones que se realizaron fueron: largo total (LT)(mm) (ver Anexo 2) peso (g), identificación taxonómica, época y fecha de colecta; todos estos valores se registraron en la hoja de datos morfométricos (ver Anexo 3). A cada individuo analizado se le colocó una etiqueta de cinta Dymo, la cual lo identifica con un código que fue registrado en la base de datos. Para las mediciones se utilizó una balanza OHAUS modelo Scout Pro y un vernier manual. Luego de la toma de datos se extrajo el tracto digestivo (estómago a intestino grueso) mediante una disección simple en la parte ventral del pez. El tracto digestivo de cada individuo se preservó en etanol al 70% en un tubo rotulado con el código asignado a cada individuo (Elliot *et al.* 1996). Si el espécimen estaba preservado en hielo se tomó una muestra de tejido del hígado, preservándolo en etanol al 90% en tubos Eppendorf para posteriores estudios de ADN.

Estos procedimientos se aplicaron a todos los individuos de todas las especies, la variación que se presentará es el número de individuos que se analizaron por especie en cada época, siendo éste de 100 individuos² por cada época en el caso de *Parachromis managuensis* y 30³ individuos por época en el caso de las otras especies. El análisis de contenido estomacal se realizaron según lo descrito en el Anexo 4.

² Es el número mínimo de individuos que se deben analizar para poder realizar una descripción completa de su dieta (Baker *et al.* 2013)

³ Dependiendo de la disponibilidad de individuos de la especie

D. Análisis estadístico

Las estadísticas que se utilizaron para evaluar el impacto que tiene la especie invasora sobre el ecosistema, variaron dependiendo de la especie. Los análisis más completos y rigurosos se aplicaron solamente a la especie de interés: *Parachromis managuensis*, mientras que las demás especies solamente se utilizaron para definir las relaciones tróficas entre las especies (ver Cuadro 2). Los datos de la dieta fueron analizados utilizando una serie de índices para poder determinar si existen diferencias en la dieta conforme la talla y época.

Para determinar el nicho alimenticio que ocupa *P. managuensis* se utilizó el modelo de Costello modificado por Amundsen *et al.* (2005) (ver Anexo 11), para obtener una representación gráfica de la dieta de la especie, que se basa en el modelaje del índice de frecuencia de ocurrencia y el peso de ítem alimenticio. Para comprobar si existe diferencia en la dieta dependiendo de la época y talla se realizó el análisis de χ^2 usando el paquete estadístico STATISTICA.

Todos los datos de contenido estomacal obtenidos de todas las especies se sometieron a los análisis propuestos a continuación (ver Cuadro 2). Las especies se clasificaron en diferentes grupos funcionales dependiendo del porcentaje de algas, presas o material béntico que se encuentre en sus estómagos, siendo los mismos: herbívoros, omnívoros y carnívoros. Con base en esta clasificación se construyó la red trófica estableciendo los vínculos según la importancia en la dieta del depredador. Para determinar el traslape de nicho o dieta (Anexo 12) que las especies presentaron se utilizó el índice de Piankas (1973) que se basa en la comparación de las frecuencias de uso de los ítems alimenticios entre dos especies, obteniendo un resultado en un rango de 0-1 (siendo 1, un traslape total de dieta) (Raborn *et al.* 2004). Para determinar los grupos funcionales se utilizó el método propuesto por Muñoz y Ojeda (1997); Angel & Ojeda (2001) en el cual los resultados de los índices de traslape de nicho se sometieron a un análisis de conglomerados utilizando el índice de similitud de Jaccard (Angel & Ojeda 2001) para generar finalmente un fenograma de similitud entre todas las especies del lago basado en sus contenidos estomacales. Para descubrir la estructura de la red trófica se establecieron

a qué nivel tróficos pertenecía cada especie según su dieta. Las categorías tróficas que comúnmente se utilizan son productores primarios, herbívoros, carnívoros primarios, secundarios, terciarios y omnívoros. Los vínculos se establecieron conforme al grado de ingesta de cada organismo según el índice de importancia relativa.

Cuadro 2. Listado de índices a utilizar en el análisis estadístico

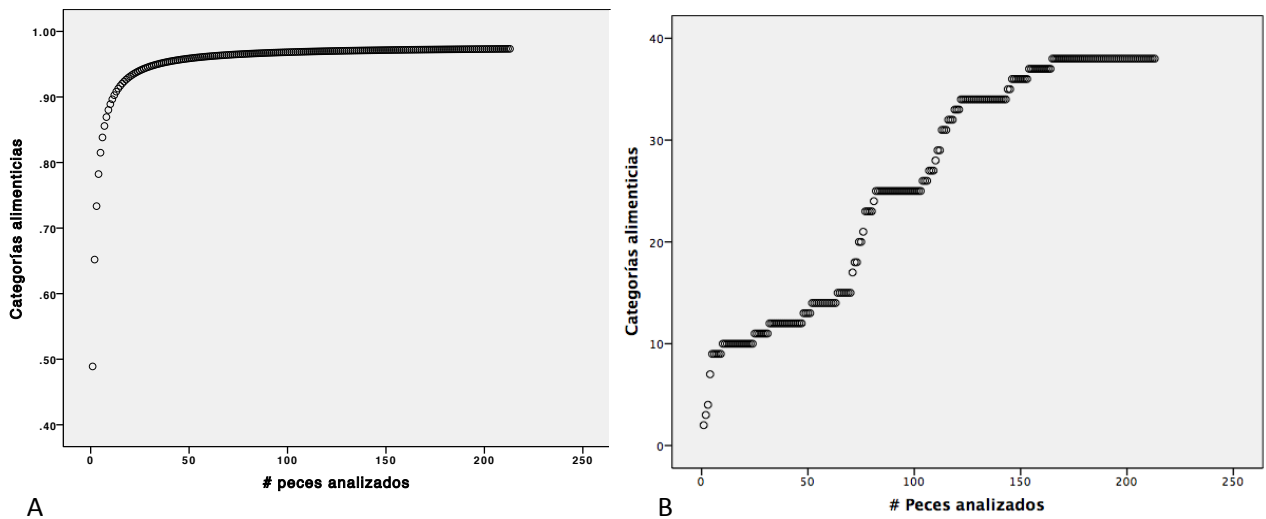
Índice	Descripción	<i>Parachromis managuensis</i>	Todas las especies
Índice de porcentaje de peso (W%)	Describe el porcentaje del peso total que representa cada categoría alimenticia	X	X
Índice de frecuencia de ocurrencia (FO%)	Describe la frecuencia en la que se registró el ítem alimenticio	X	
Índice de importancia relativa (IRI %)	Describe la importancia que tenía cada ítem alimenticio en la dieta de la especie	X	
Índice de importancia de la presa	Determina la importancia de la presa en cuanto al aporte calórico de los ítems alimenticios	X	
Índice de traslape de nicho	Expresan el traslape de dieta que se encuentra entre dos especies (0-1)	X	X
Índice de Pauly y Christensen	Permite determinar a qué categoría trófica pertenece la especie	X	X
Índice de diversidad de Shannon	Determina la diversidad de categorías alimenticias que tiene la dieta de la especie	X	
Índice de equitatividad de Shannon	Determina la equitatividad de las categorías alimenticias de la especie	X	
Índice de diversidad de Lewin	Mide la uniformidad de distribución de las presas en la dieta de los peces	X	

RESULTADOS

A. La dieta de *Parachromis managuensis* en laguna de Güija

Para realizar este estudio se analizó el contenido estomacal de 213 especímenes, de los cuales 106 fueron capturados en época seca y 107 se capturaron en época lluviosa. Debido a que no habían suficientes especímenes de época lluviosa en la colección para hacer un análisis válido, se complementó este número con peces que se adquirieron de pescadores locales. En la Figura 8 se observa la curva de acumulación de *items* alimenticios según el modelo de Clench modificado (Soberón & Llorente 1993). Este Gráfico es útil para estimar si el número de individuos analizados en el estudio fue suficiente para describir detalladamente la dieta de *P. managuensis*.

Figura 8. Curva de acumulación de categorías alimenticios para *P. managuensis*



* La gráfica A representa la curva de acumulación de categorías alimenticias modificadas con el modelo de Clench. La gráfica B presenta la acumulación de categorías alimenticias según los datos reales.

En la Figura 8 se observa que la gráfica presenta un ajuste perfecto a una asíntota describiendo así el 100% de la dieta de *P. managuensis* para la laguna de Güija. El ajuste de la gráfica indica que se procesó el tamaño de muestra suficiente para describir a

detalle la dieta de *P. managuensis*, además se podría estimar que 40 individuos son suficientes para obtener una excelente descripción de la dieta.

Con base en los datos de contenido estomacal se realizó un análisis de Chi cuadrado (X^2) para determinar si existe diferencia entre la composición de la dieta de los individuos entre época seca y lluviosa. Este análisis permite rechazar la hipótesis nula y sugerir que las épocas presentan una diferencia significativa con un grado de significancia del 95% ($\alpha \leq 0.05$), siendo el X^2 empírico mayor al X^2 crítico ($X^2_e = 67.4322 > X^2_c = 21.0261$, respectivamente).

Para la comparación de tallas se establecieron tres rangos (0-10.0 cm, 10.1-18.0 cm y 18.1-28.0), conforme a los datos sobre madurez sexual presentados en el estudio de Prepac (2006). El primer rango de talla contiene a los individuos que no han alcanzado la madurez sexual; la segunda, comienza con la talla más pequeña en la que se registró madurez sexual (10.1cm) en el presente estudio y finaliza con la talla en la que se registraron hembras activas en el estudio de Prepac 2006 (18.0 cm); y por último, el tercer rango contiene la mayor parte de los individuos que se encuentran sexualmente activos. Con fines de facilitar la descripción de los grupos, en sus diferentes rangos de talla, se ha identificado el primero (0-10.0) como los juveniles; el segundo (10.1-18.0) como los intermedios y el último (18.1-26.0) como los maduros. En el Cuadro 3 se observa la cantidad de individuos analizados por rango de talla.

Cuadro 3. Cantidad de individuos analizados por rango de talla de *P. managuensis*

Estómagos	Juveniles	Intermedios	Maduros
vacíos	2	47	5
llenos	112	38	9
Total	114	85	14

En el Cuadro 3 se observa que no se analizó una cantidad equitativa para los tres rangos de talla. Para el rango juvenil se analizaron 114 individuos, de los que 112 presentaron contenido estomacal. En el rango intermedio se analizaron 85 individuos de

los cuales solamente 38 presentaron contenido estomacal. En el rango Maduros se analizaron únicamente 14 individuos, de los cuales 9 presentaron contenido estomacal. En el Cuadro 4 se presentan los resultados del análisis de X^2 comparando la dieta de los tres grupos.

Cuadro 4. Análisis de Chi cuadrado para rangos de tallas de *P. managuensis*

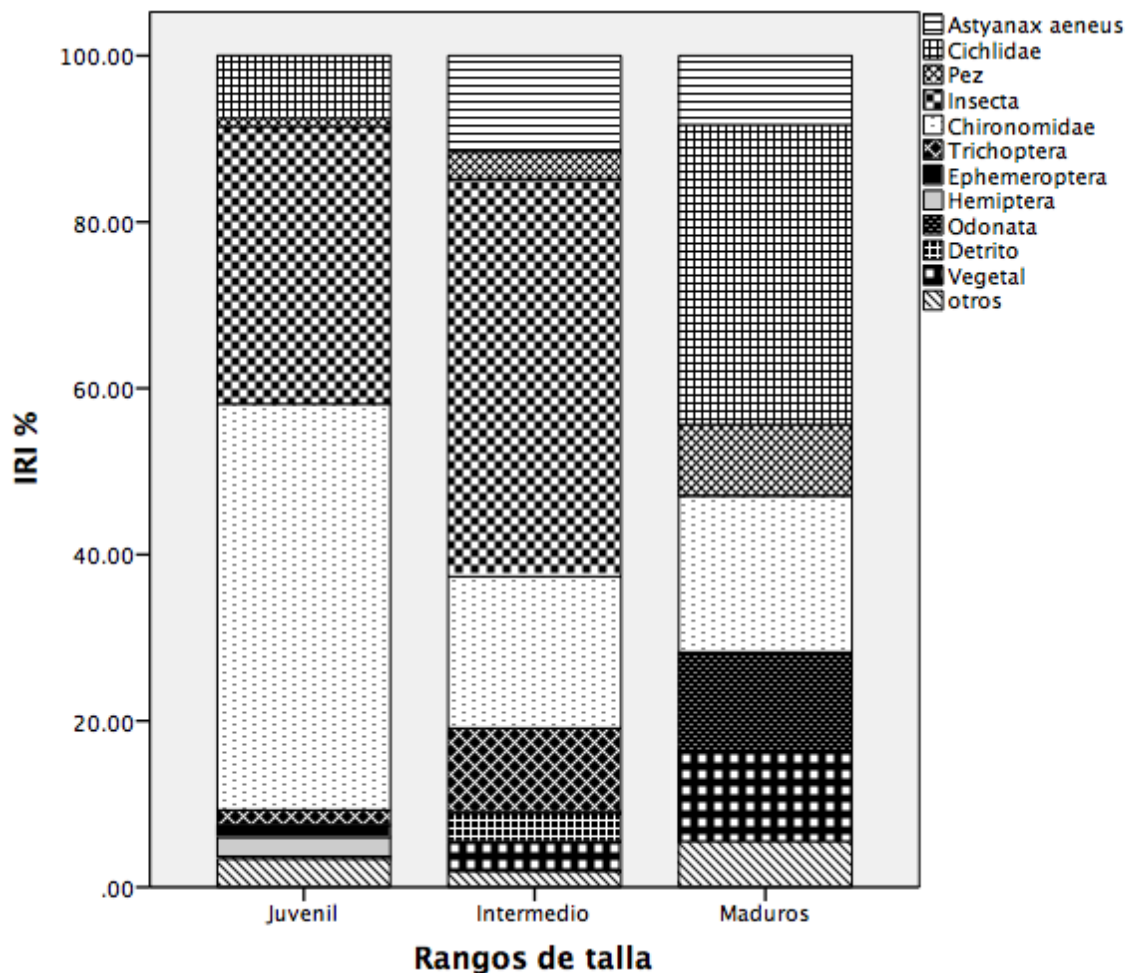
	Diferencia tallas	Juveniles	Intermedios	Maduros
X^2 empírico	267.3	67.2	122.8	148.7
df	30	15	15	15
X^2 crítico	43.7	30.6	30.6	30.6

En el Cuadro 4 se observa que hay diferencias significativas entre rangos siendo el X^2_e (267.32) mayor al X^2_c (43.77) con una significancia del 95%. También se observa que en los tres grupos de talla presentan diferencias significativas entre sí, siendo siempre el X^2_e mayor al X^2_c con un $\alpha = 0.0025$ y 15 grados de libertad.

En la Figura 9 se observan las categorías alimenticias más importantes según el índice de importancia relativa (IRI) de cada rango de talla de *P. managuensis*. Este análisis se calcula utilizando el índice de peso y abundancia como se indica en el Anexo 9.

En el rango de los juveniles (0-10.0 cm) se observa que la categoría más representativa en la dieta es la clase Insecta, teniendo una representatividad del 87% de la dieta. El grupo de mayor importancia entre los insectos es la familia Chironomidae representando el 49% de la dieta, seguida por los insectos indeterminados (33%). Otros grupos de menor importancia incluyen Trichoptera (2%), Hemiptera (2%) y Ephemeroptera (1%). Otros *items* de menor importancia son los peces (10%) de los cuales el 8% está conformado por juveniles de Cichlidae; el 8% contiene otros *items* que no fueron tan abundantes en la dieta de este pez.

Figura 9. Categorías alimenticias de mayor importancia según el índice de importancia relativa (IRI) para los rangos de tallas.



En los intermedios se observa que la categoría alimenticia con mayor importancia son los insectos (76%); sin embargo, el grupo más importante está representado por insectos no determinados (48%), seguido por la familia Chironomidae (18%) y por último el orden Trichoptera (10%). Los peces tienen mayor representatividad en este grupo (15%) que el rango anterior, estando un 11% representado por *Astyanax aeneus*, además se tienen categorías con menor importancia como lo son los vegetales (3%), el detrito (4%) y otros (2%).

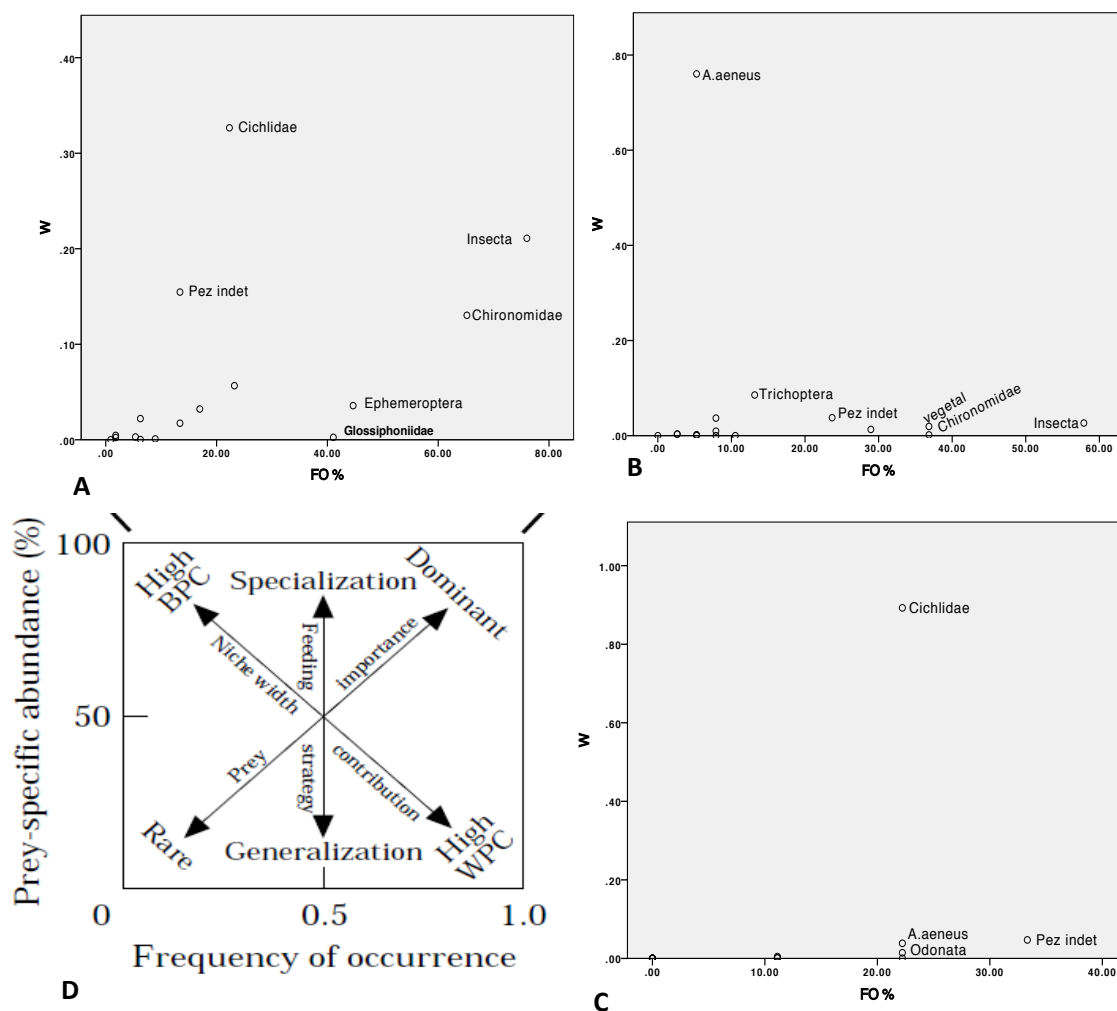
En los peces maduros se observa que la categoría alimenticia más importante son los peces (54%) de los cuales las larvas de Cichlidae representan el mayor porcentaje de la dieta con un 36%, seguidos por *A. aeneus* con 8% y otros peces con 10%. Los insectos siguen siendo importantes representando un 31% de la dieta, estando esta categoría conformada por Chironomidae (19%) y Odonatos (12%). Las categorías de menor importancia que presenta este rango de talla son: vegetal (11%) y otras categorías con 4%.

El modelo de Costello modificado por Amundsen (ver Figura 10) se utiliza para describir los hábitos alimenticios de una especie. En el caso de *P. managuensis* este análisis se realizó separadamente para los tres rangos de talla definidos utilizando la variable de peso y frecuencia de ocurrencia de las categorías alimenticias más importantes. Los resultados del modelo de Costello modificado por Amundsen se interpreta según lo explicado en el Anexo 11.

El análisis gráfico de la dieta del guapote tigre (Figura 10) indica que la población de laguna de Güija presenta una tendencia a tener una dieta principalmente generalista, consumiendo una gran variedad de taxa.

En el caso de los especímenes juveniles (0-10.0 cm) (Figura 10 A) se observa cierta preferencia poblacional por los insectos en general y específicamente por la familia Chironomidae. También destaca que una proporción alta del porcentaje de peso consumido (W%) por estos organismos se encuentra representado por la familia Cichlidae; sin embargo, esto es una preferencia individual ya que menos del 20 % de los peces presentan este *item* en su dieta. También se observa que en términos de peso hay una preferencia por los peces no determinados (partes de peces o alevines), siendo esto también una tendencia de algunos especímenes. El orden Ephemeroptera y las sanguijuelas tienen un alto índice de incidencia en la dieta de la población de los peces juveniles presentándose aproximadamente en el 45 y 40 % respectivamente, siendo sin embargo muy insignificantes en términos de peso.

Figura 10. Diagrama de estrategias de alimentación



*La gráfica A representa la estrategia de alimentación de los juveniles; la gráfica B representa la estrategia de los intermedios, y la gráfica C, la de los maduros. La gráfica D ejemplifica la interpretación del modelo de Costello modificado por Amundsen. La abreviación FO% representa la frecuencia de ocurrencia y la W representa el índice de porcentaje de peso.

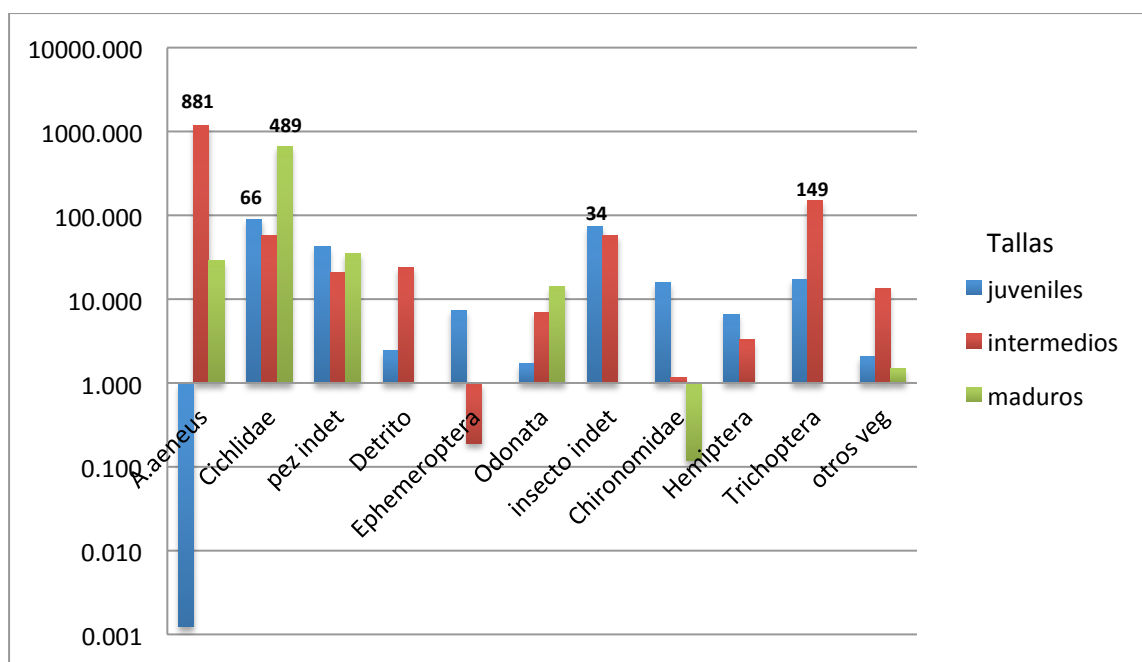
Los intermedios (Figura 10 B) presenta una dieta mucho más generalizada que el grupo anterior, siendo importante, en cuanto al peso, únicamente la especie *A. aeneus*; sin embargo, al estar esta categoría representada en menos del 10% de los estómagos analizados, marca así una tendencia individualista. Los insectos (sin incluir Chironomidae) son otro ítem representativo, encontrados en el 58% de los estómagos de este rango, seguidos por Chironomidae y material vegetal estando presentes ambos en un 38% de los estómagos analizados. Otros ítems como Detrito (27%), peces indeterminados (25%) y trichopteros (15%) también están presentes, sin embargo, son insignificantes en

cuanto al peso.

Los organismos maduros (Figura 10 C) presentan una dieta más especializada, al ser de particular importancia los juveniles de la familia Cichlidae, considerados importantes tanto en peso como en frecuencia de ocurrencia. Luego, el *ítem* de peces indeterminados es representativo en los estómagos analizados (35%); sin embargo, insignificantes en cuanto al peso. Finalmente, los *ítems* de *A. aeneus* y Odonata son igualmente importantes según la incidencia de consumo pero no conforme al peso, siendo *A. aeneus* ligeramente más importante.

El índice de importancia relativa de la presa (ver Anexo 10), representa la contribución calórica de cada categoría alimenticia, estableciendo así la importancia en términos de contribución energética a la dieta del pez. Este índice fue propuesto por Cummins y Wuycheck (1971) y fue calculado mediante los datos calóricos para peso mojados teóricos publicados en el estudio de Lee *et al.* (2001).

Cuadro 5. Contribuciones calóricas de cada categoría alimenticia

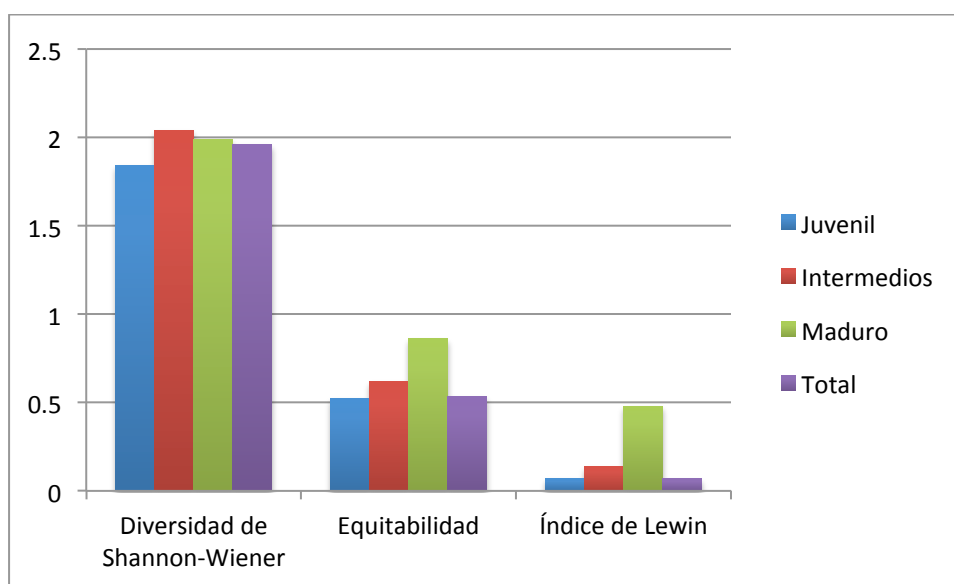


* Los valores en negritas sobre las barras marcan la contribución calórica (cal/mg) (en escala logarítmica) de los *ítems* con mayor importancia para la dieta

Según la contribución energética que tiene cada *item* alimenticio, destaca que Cichlidae es la categoría con mayor contribución calórica en las categorías juvenil y maduro, representando el 90% de la contribución calórica en los organismos maduros. En los juveniles destacan igualmente los insectos y los peces indeterminados por su aporte energético. Igualmente *A. aeneus* es la categoría alimenticia que representa el 80% de la contribución calórica de la talla intermedia (10.1-18.0), siendo todos los demás *items* de poca importancia.

En el Figura 11 se observan los índices de diversidad de la presa para todos los rangos de talla analizados en este estudio y para el total de la población. Se calcularon índices de diversidad (Shannon Wiener), equitabilidad e índice de Lewin.

Figura 11. Índices de diversidad de *items* alimenticios



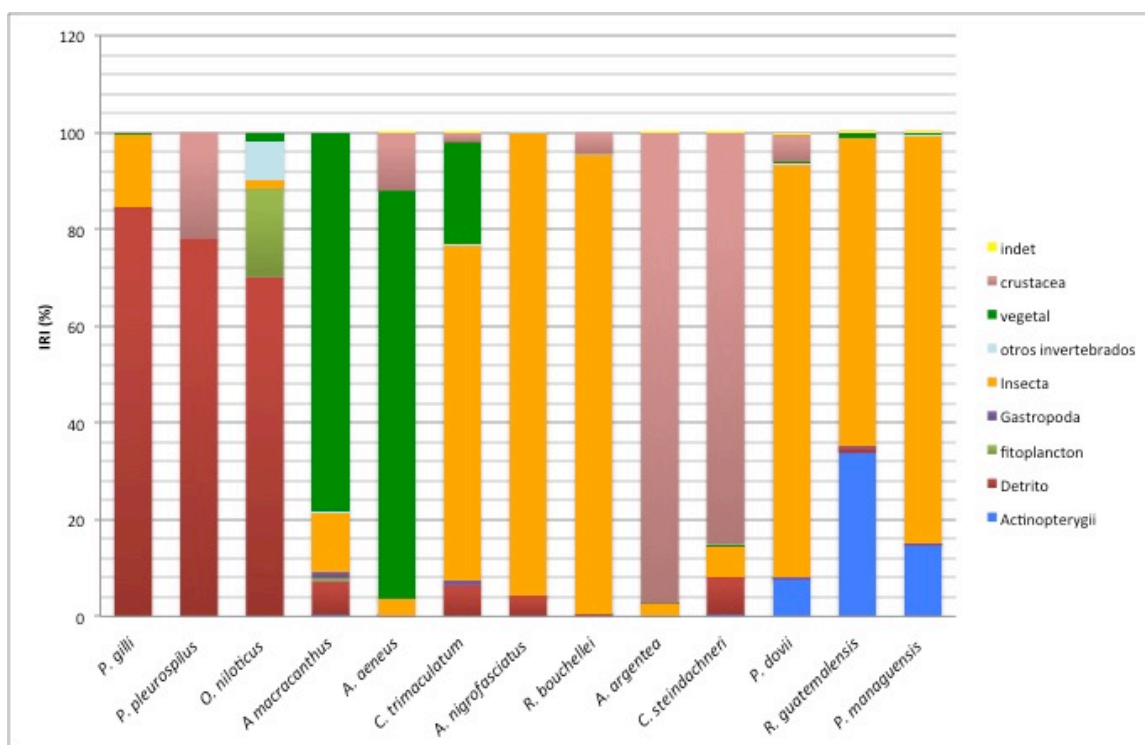
El índice de diversidad de Shannon-Wiener concluye que todos los grupos presentan una diversidad baja ya que los resultados son menores o iguales a 2, sin embargo la talla intermedia presenta la mayor diversidad y los juveniles presenta la menor diversidad. El índice de Lewin sugiere que ningún grupo presenta una distribución homogénea de los *items* alimenticios, presentando así mayor abundancia o peso de ciertas categorías alimenticias, lo cual indica dominancia de algunas categorías alimenticias y como resultado especialización para el consumo de ciertas categorías alimenticias.

B. Relaciones tróficas de la Ictiofauna de Laguna de Güija.

Como resultado del análisis de contenidos estomacales, incluyendo a todas las especies de peces, se generó el índice de importancia relativa de todas las especies, un análisis de conglomerados según el índice de traslape de nicho alimenticio utilizando el índice de similitud de Jaccard, los índices tróficos de las especies, y por último, una sugerencia del modelo de la red trófica.

En la Figura 12 se presenta el índice de importancia relativa (IRI) para todas las especies de peces, un índice que utiliza los datos de peso, número y frecuencia de ocurrencia de los *items* alimenticios para determinar su importancia en la dieta del consumidor.

Figura 12. Importancia relativa de las categorías alimenticias generales para la ictiofauna registrada en Laguna de Güija.



La Figura 12 indica que tres de las especies (dos pupos: *P. gilli* y *P. pleurospilus*, y la mojarra *O. niloticus*) presentan un hábito alimenticio principalmente detritívoro. La

mojarra *A. macracanthus* y el characido *A. aeneus* presentan hábitos herbívoros consumiendo más del 80% de material vegetal. La mojarra *Cichlasoma trimaculatum* presenta una dieta omnívora; sin embargo, el componente principal está representado por los insectos (61%). La mojarra *A. nigrofasciatus* y el characido *R. bouchellei* presentan una dieta insectívora, en donde más del 90% está conformada por el ítem insectos. Las especies que presentan una dieta de crustáceos, conformada más que todo de zooplancton como cladóceros, son los plateados *A. argentea* y el pez gato *C. steindachneri*. Particularmente, *C. steindachneri* presenta una preferencia por un cladóceros del género *Bosmina*, el cual se observó en un 40% de su contenido estomacal. Las especies que presentan una hábito alimenticio carnívoro, incluyendo en su dieta a pequeños peces, son el pez gato *R. guatemalensis* y los guapotes *P. dovii* y *P. managuensis*. Aunque su dieta está conformada principalmente por insectos, las tres presentan al menos un 10% de consumo de peces, destacando *R. guatemalensis* en el cual el índice de importancia relativa de los peces asciende al 43%. Igualmente cabe destacar que la dieta de *P. managuensis* parece ser mayormente invertívora debido a que la mayoría de los organismos analizados fueron de los rangos juveniles.

La Figura 13 es una representación gráfica de la dieta específica de cada especie de pez de laguna de Güija observadas en este estudio. Para establecer las categorías de mayor importancia para la dieta de cada especie se utilizó el índice de importancia relativa (IRI), que toma en cuenta datos de abundancia y peso. Esta figura describe la dieta con mayor especificidad que la Figura 12, ya que identifica las categorías importantes para cada especie.

Figura 13. Descripción de la dieta de la ictiofauna observada en Laguna de Güija

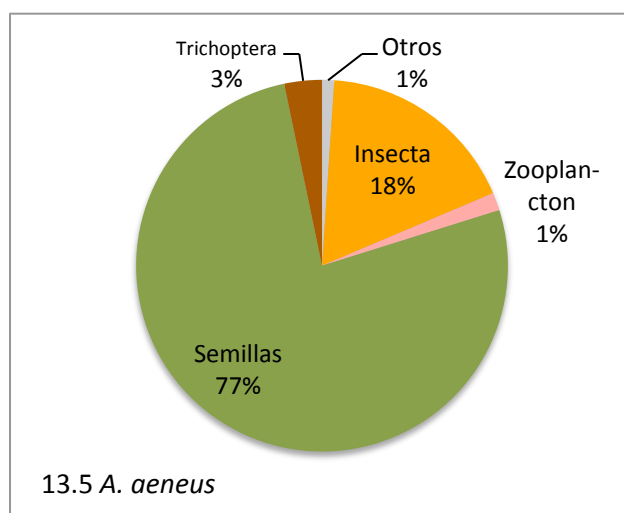
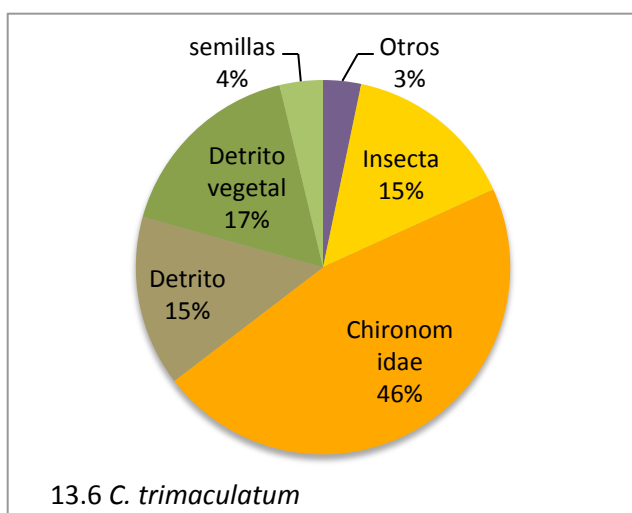
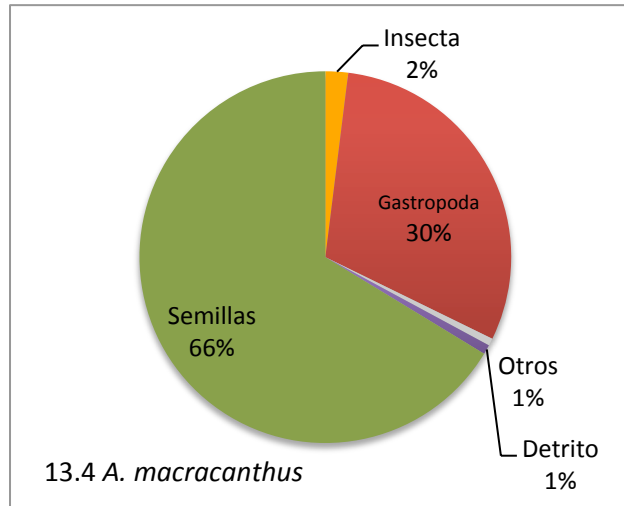
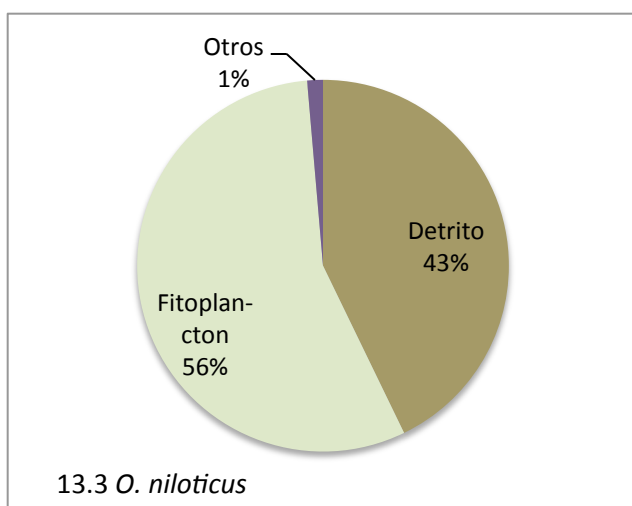
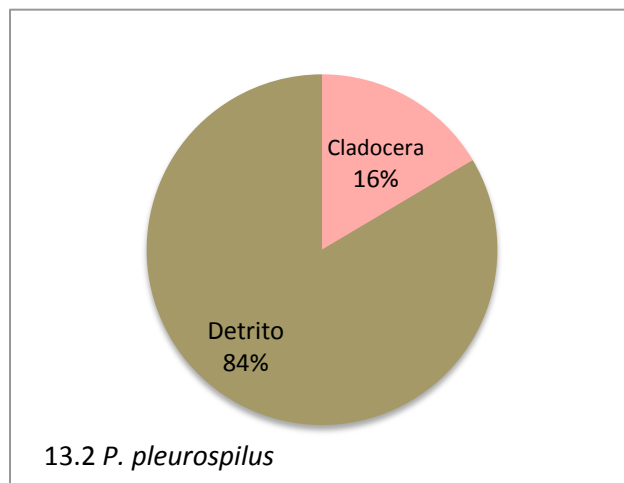
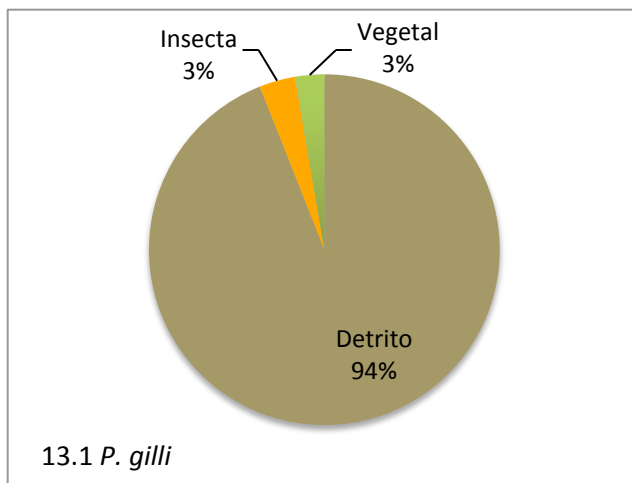
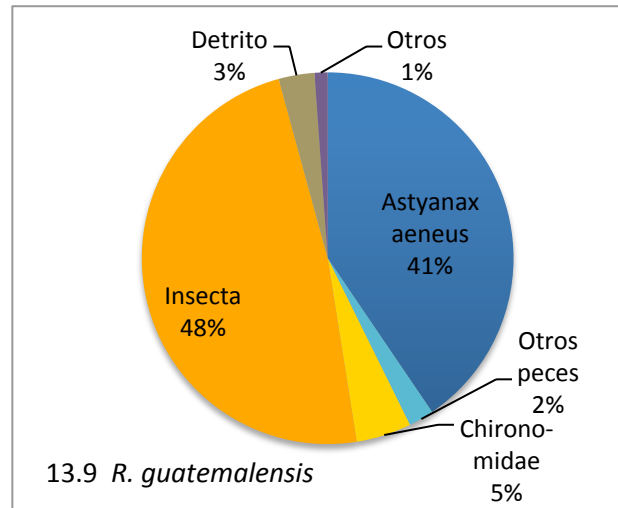
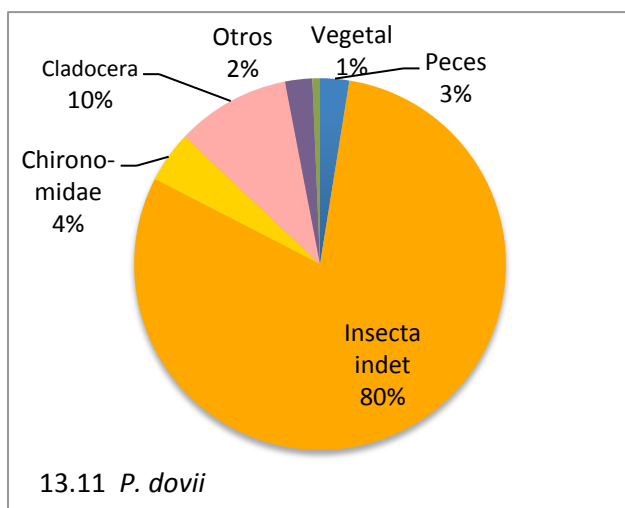
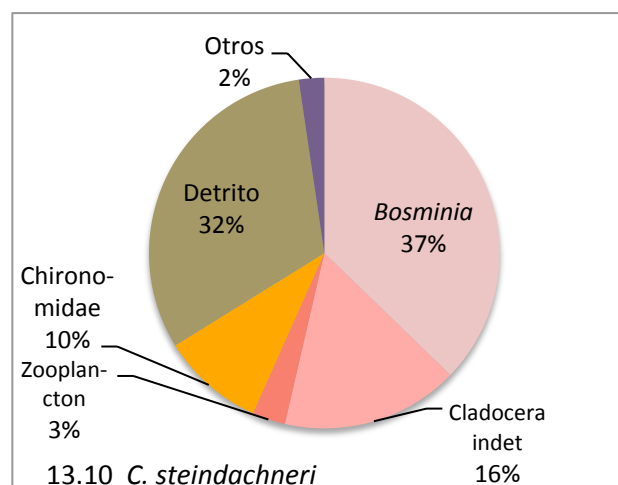
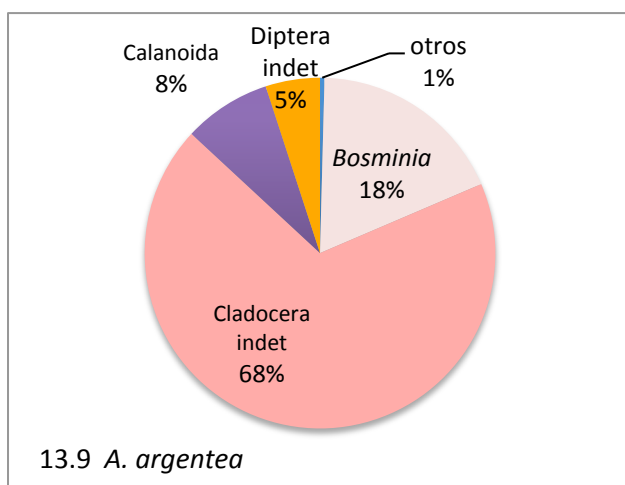
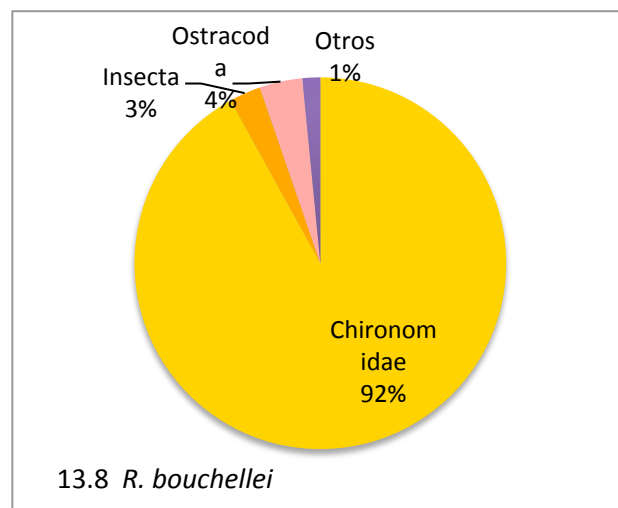
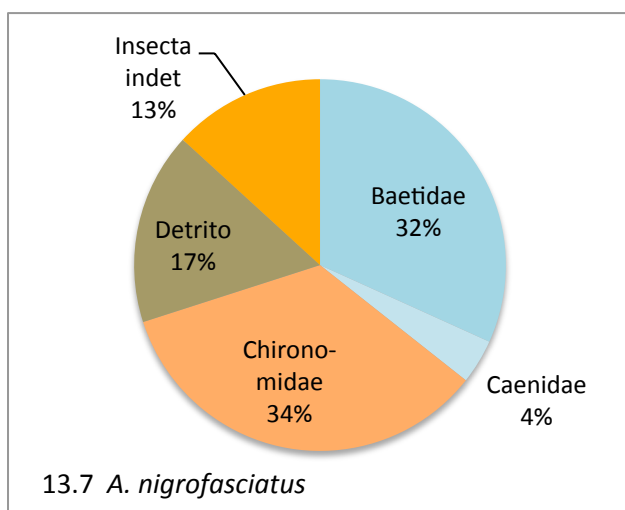


Figura 13. Descripción de la dieta de la ictiofauna observada en Laguna de Güija



La Figura 13.1 representa la dieta específica de *A. macracanthus*. Para realizar este análisis se utilizaron 40 organismos, de todos éstos únicamente se registró un estómago vacío. El largo de estos organismos se encontraba entre el rango de 32.5-201 mm. En la gráfica se observa que el *item* alimenticio más importante para esta especie son las semillas, representando el 66% de la dieta, seguido por Gastrópodos, representando éstos un 30% de la dieta, mientras que los grupos insecta, detrito y otros solamente representan el 2% de la dieta.

La Figura 13.2 representa la dieta de *C. trimaculatum*, se realizó a partir de 19 organismos de los cuales únicamente dos no presentaron contenido estomacal. Los organismos analizados presentaban un rango de 84.3-144 mm de largo total. En la gráfica se observa que la dieta de *C. trimaculatum* está compuesta por varias categorías, destacando entre estas la familia Chironomidae con un 46% de representatividad en la dieta, seguida por el detrito vegetal (17%), detrito indefinido (15%), Insecta (15%) y finalmente semillas y otros *items* con 4 y 3% respectivamente.

La Figura 13.3, que representa la dieta específica de *O. niloticus*, se realizó a partir de 10 organismos cuya longitud total se encontró en un rango de 24.6- 110 mm. Las dos categorías que tienen mayor importancia son: el fitoplancton que representa el 56% de la dieta de la tilapia, estando compuesto en su mayoría por el género *Aulacoseira spp.* sin embargo, también se registró géneros como *Ceratium spp.* en los contenidos estomacales. El segundo *item* más importante es el detrito representando un 43% de la dieta.

La Figura 13.4 representa la dieta específica de *P. dovii*. Este análisis se basó en 36 individuos analizados de los cuales 29 presentaron contenido estomacal. Éstos presentaban longitudes totales entre los rangos de 57.3-212.4 mm. En la gráfica se observa que la población de guapote pardo en Laguna de Güija consume mayormente insectos (84%) de los cuales 4% pertenecen a Chironomidae y los demás no pudieron ser identificados a nivel de familia. El segundo *item* más importante son los Cladoceros con 10%, seguido por peces (3%) y en proporciones menores Vegetales y otros *items* con 1 y 2 % respectivamente.

La Figura 13.5, que representa la dieta de *A. nigrofasciatus*, se realizó a partir de 15 individuos, que presentaban un rango de longitud total de 50.2-64.8 mm. Se obtuvo contenido estomacal de todos los estómagos analizados. En la gráfica se observa que la dieta está representada por un 83% de Insectos, siendo grupos importantes entre estos, los Ephemeropteros (36%), así como las familias Baetidae (32%) y Caenidae (4%), seguido por la familia Chironomidae (34%); otra categoría con incidencia alta en la dieta fue el detrito con un 17% de representación.

La Figura 13.6, que representa la dieta de *A. aeneus*, fue realizada a partir de 29 organismos de los cuales 27 presentaron contenido estomacal. Estos organismos presentaron un rango de longitud total de 37.8-106.9. La mayor parte de la dieta está conformada por semillas (77%), seguida por Insectos (21%) y finalmente Zooplancton y otros con 1% cada uno.

La Figura 13.7 representa la dieta de *R. bouchellei*, esta descripción de dieta solamente es una sugerencia, debido a que únicamente se analizaron 8 individuos de los cuales 5 presentaron contenido estomacal. Estos organismos presentaron una longitud total de 50.8-73.4 mm. La categoría que dominó la dieta fue la familia Chironomidae (92%), seguida por Ostracodos (4%) y otros Insectos y otros *items* con 3 y 1 % respectivamente.

La Figura 13.8 es una representación de la dieta de *A. argentea*, esta se hizo a partir de 31 especímenes, de los cuales 29 presentaron contenido estomacal. Los organismos analizados presentaron una longitud total entre los rangos de 61.0-96.2 mm. La mayor parte de la dieta estaba conformada por Cladóceros (86%) de los cuales el mayor porcentaje pertenecen a géneros indeterminados, el 18% pertenecieron al género *Bosminia spp.* seguido por Calanoides (8%), Dipteros indeterminados (5%) y otras categorías representando el 1%.

La descripción de la dieta de *R. guatemalensis* (Figura 13.9) se realizó a partir de 24 especímenes de los cuales 20 presentaron contenido estomacal. Los organismos analizados presentaron una longitud total entre los rangos de 12.8-235.9 mm. Esta dieta está conformada principalmente por dos categorías mayores que son los insectos representando un 53% de la dieta y los peces que representan el 43% de la dieta. Cabe

destacar que la categoría de peces está conformada sobre todo por *Astyanax aeneus* (41%), mientras que la categoría de insectos está conformada en su mayoría por insectos indeterminados (48%) y Chironomidos (5%).

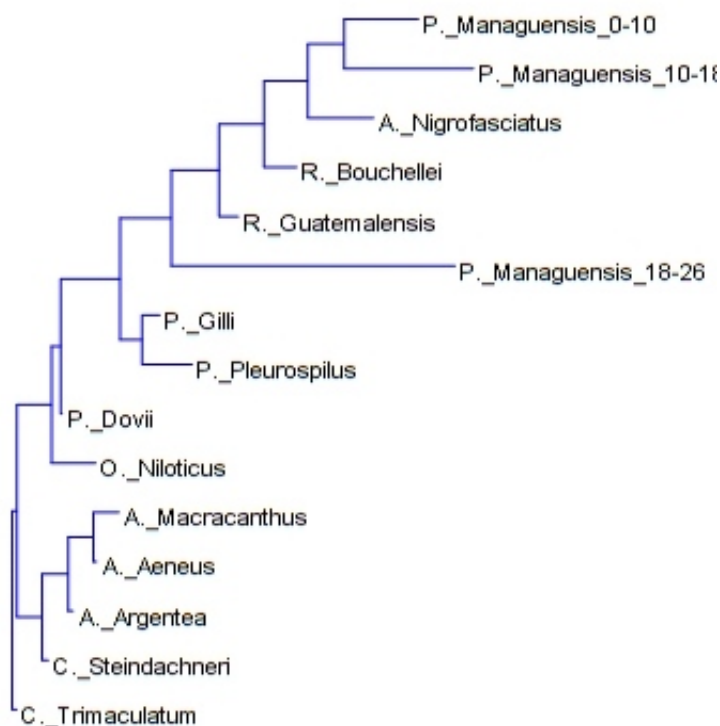
La dieta de *C. steindachneri* (Figura 13.10) fue descrita en base a 32 individuos de los cuales todos presentaron contenido estomacal. Los individuos analizados presentaban un largo total en el rango de 84.8-163.8 mm. La dieta es dominada por los Cladóceros (53%) de los cuales el 37% pertenece al género *Bosminia*, el segundo grupo más importante es el detrito con el 32%, seguido por la familia Chironomidae (10%) y finalmente el zooplancton con 3%.

El análisis de la dieta de *P. gilli* (Figura 13.11) se realizó con base en 21 individuos de los cuales solamente 12 presentaron contenido estomacal. Los organismos analizados presentaron una longitud total entre los rangos de 35.1-99.3 mm además cabe mencionar que 10 hembras portaban huevos, a lo cual posiblemente se le pueda atribuir la baja tasa de contenido estomacal en los estómagos. Se observa que la categoría alimenticia con mayor importancia es el detrito representando el 94% seguido por vegetal e Insecta con 3% cada una.

La dieta de *P. pleurospilus* (Figura 13.12) se analizó con base en 32 organismos de los cuales solamente 23 presentaron contenido estomacal. Los individuos presentaron una longitud total entre el rango de 25.3-73.4 mm. Se observa en la gráfica que el 84% de la dieta está conformado por detrito, y el 16% por Cladoceros.

En la Figura 14 se observan las agrupaciones por gremios alimenticios de las especies ictiológicas en laguna de Güija. Para realizar este análisis de conglomerados se utilizaron los datos del índice de traslape de nicho utilizando el índice de similitud entre especies de Jaccard .

Figura 14. Gremios alimenticios de las especies de peces de Laguna de Güija



En la Figura 14 se observan varios *clados*, empezando desde la base del cladograma se observa que la especie con mayores diferencias es *C. trimaculatum*, lo que posiblemente se debe a que esta especie tiene una dieta omnívora. Luego se separan dos grupos; los insectívoros- detritívoros y los herbívoros-zooplancívoros. El primer grupo incluye el gremio de los zooplancívoros como *A. argentea* y *C. steindachneri* y los herbívoros; *A. macracanthus* y *A. aeneus*. El segundo clado tiene como grupo basal a *O. niloticus* presentando este una dieta compuesta de fitoplancton y detrito, luego se observa otro clado que engloba a los detritívoros (*P. gilli* y *P. pleurospilus*) y el siguiente clado incluye a todos los carnívoros exceptuando a los zooplancívoros.

En el Cuadro 6 se observa la clasificación trófica de las especies de peces de laguna de Güija. Los niveles tróficos se calculan a partir de la dieta de cada organismo y dictan el sitio que éstos ocupan en la cadena trófica (ver Cuadro 6). Si el nivel trófico presenta un

valor cercano a dos se interpreta que la especie se alimenta de productores primarios, es decir, a las especies que consumen detrito, carroña o material vegetal. Los peces que se encuentran en un nivel trófico entre dos y tres son considerados omnívoros que consumen presas tanto de niveles uno y dos, es decir, consumen productores primarios y consumidores primarios (por ejemplo, insectos tanto herbívoros como carnívoros). Los organismos que presentan un nivel trófico más arriba de tres se consideran carnívoros primarios.

Cuadro 6. Nivel trófico de las especies de peces de Laguna de Güija.

Especies	Nivel trófico	Interpretación
<i>P. gilli</i>	1.9	Consumidor primario Herbívoro/ Detritívoro
<i>O. niloticus</i>	1.9	
<i>A. macracanthus</i>	1.9	
<i>P. pleurospilus</i>	2.3	
<i>C. trimaculatum</i>	2.6	Omnívoro
<i>A. aeneus</i>	2.7	
<i>P. managuensis</i> (0-10.0)	2.7	
<i>A. nigrofasciatus</i>	3	Consumidor secundario/Carnívoro primario
<i>R. bouchellei</i>	3	
<i>C. steindachneri</i>	3.3	
<i>A. argentea</i>	3.3	
<i>P. dovii</i>	3.5	
<i>R. guatemalensis</i>	3.8	
<i>P. managuensis</i> (10.1-18.0)	3.9	
<i>P. managuensis</i> (18.2-26.0)	4.6	Consumidor terciario/Carnívoro secundario

Concorde a la clasificación mencionada en el párrafo anterior, se concluye que en laguna de Güija existen cuatro especies de peces (*P. gilli*, *O. niloticus*, *A. macracanthus*, *P. pleurospilus*) que consumen productores primarios o detrito; tres especies (*C. trimaculatum*, *A. aeneus*, *P. managuensis* 0-10.0) que presentan omnivoría, siete especies (*A. nigrofasciatus*, *R. bouchellei*, *C. steindachneri*, *A. argentea*, *P. dovii*, *R.*

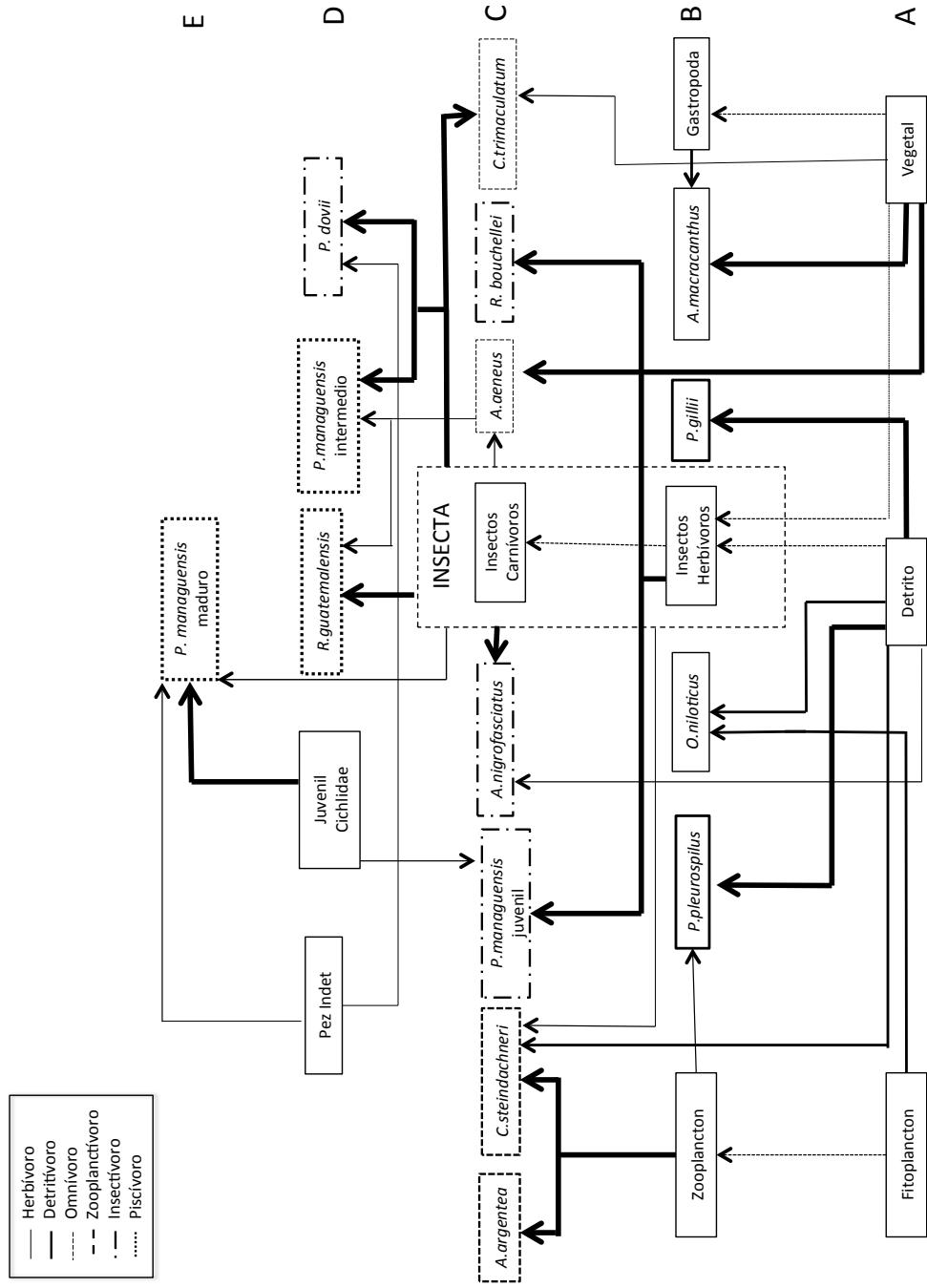
guatemalensis, *P. managuensis* 10.1-18.0) que consumen consumidores primarios y una especie (*P. managuensis* 18.1-26.0) que es un consumidor terciario.

En la Figura 15 se observa una descripción visual de la cadena trófica utilizando los datos del índice de importancia relativa (IRI) para establecer las relaciones entre los organismos en este ecosistema, señalando el flujo de energía entre los diferentes grupos. Para elaborar esta gráfica se utilizaron datos del índice trófico, así como las relaciones depredador presa que representen más del 10% en cuanto al índice de importancia relativa. Las presas con menos del 10 % de importancia en la dieta se consideraron presas accidentales. Estas dietas plasmadas en la red trófica fueron determinadas conforme el índice de importancia relativa presentado en la Figura 12.

La red trófica se ordenó según los niveles tróficos calculados anteriormente (ver Figura 15) y se estableció la dieta y nivel trófico del zooplancton y de los insectos herbívoros según la revisión literaria basada en los autores. Los grupos de insectos carnívoros y herbívoros se reagruparon en uno más grande, debido a que se observó una alta proporción de insectos no posibles de identificar en los contenidos estomacales; sin embargo, en insectos herbívoros y/o detritívoros se incluyó a la familia Chironomidae y los ordenes Ephemeroptera y Trichoptera; mientras que en insectos carnívoros se incluyó a los ordenes: Odonata y Hemiptera. En general, se observa que las presas que presentan mayores conexiones son los insectos, seguido por el detrito, el material vegetal, y el zooplancton. Debido a que la transferencia de energía originaria del detrito es muy importante en esta red trófica y afecta a los niveles tróficos más altos se incluirá en la graficación de la cadena trófica herbívora.

La base de la cadena trófica herbívora está conformada principalmente por material vegetal que incluye semillas, material filamentoso, leñoso y detrito vegetal y el fitoplancton en el cual se logró identificar una alta proporción de la alga *Aulacoseira* spp. entre otros géneros menos abundantes en la dieta de *O. niloticus*. Adicionalmente, en este nivel se colocó el detrito que no es necesariamente un productor primario, sin embargo, participa en el reciclaje de nutrientes en la cadena detritívora. Como se puede observar, este nivel es uno de los que presenta mayor número de conexiones y es consumido por los insectos.

Figura 15. Cadena trófica sugerida para Laguna de Güija



* Las letras indican el nivel trófico; (A) Productores primarios, (B) Consumidores secundarios, (C) Consumidores terciarios, (E) Consumidores cuaternarios. El grosor de las líneas que señalan el traspaso de energía varían en grosor dependiendo de la importancia y certitud que se tiene, siendo: líneas punteadas, basadas en literatura, líneas delgadas relaciones que representan menos del 40% de la dieta y las líneas gruesas, relaciones que representan más del 60% de la dieta. Las dietas de las diferentes especies de peces son diferenciadas por el diferente encuadre, pudiendo verse esto en el índice en la parte superior izquierda de la figura, exceptuando los peces intermedio y los juveniles de Cichlidae. Las líneas punteadas representan las dietas que se sugieren según revisiones literarias.

El segundo nivel de la cadena detritívora, los descomponedores, está conformado principalmente por tres especies: *P. gilli*, *P. pleurospilus* y *O. niloticus*; siendo la tercera de menor importancia al presentar únicamente el 50% de su dieta constituida por detrito. La dieta de las primeras dos especies está conformada en un 85% de detrito. Algunas otras especies también presentan cierta ingesta de detrito, pero la misma es menor al 30% de la dieta, por lo que no se tomará en cuenta en la cadena detritívora, debido que muchas veces la ingesta de detrito es accidental al succionar alguna otra presa. La energía de la cadena detritívora sigue su paso hacia los siguientes niveles tróficos al ser el detrito uno de los alimentos más comunes de la familia Chironomidae (Silva *et al.* 2008) y del orden Trichoptera (Smith & Smith 2001).

A nivel de consumidores primarios de la cadena herbívora se reporta una especie de pez (*O. niloticus*), además del zooplancton, los invertebrados herbívoros, como los efemerópteros y los gastrópodos. El material vegetal de fuentes terrestres, en particular las semillas, son la base de la dieta de dos peces: *A. aeneus* y *A. macracanthus* conformando más del 60% de la dieta. Este recurso alimenticio es de suma importancia debido a que tanto los gastrópodos como los insectos herbívoros lo consumen. El fitoplancton también es de suma importancia ya que es el recurso alimenticio de la tilapia (*O. niloticus*) y de la comunidad zooplanctónica, que a su vez constituye la dieta de *A. argentea* y *C. steindachneri*.

En el siguiente nivel trófico se observan consumidores secundarios y omnívoros. En el mismo, se observa el grupo que contiene la talla más pequeña del guapote tigre (0-10 cm) con una dieta principalmente insectívora, al igual que la mojarra *A. nigrofasciatus* y el characido *R. bouchellei*. Las otras dos especies: *A. aeneus* y *C. trimaculatum* son consideradas omnívoras, ya que existe flujo de energía desde los insectos y también de los recursos vegetales. En este nivel también se colocaron, por preferencia, los juveniles de la familia Cichlidae y peces no determinados para los niveles tróficos superiores. Finalmente, en este nivel trófico también se incluye a los zooplanctívoros: *A. argentea* y *C. steindachneri*.

Los consumidores terciarios están representados por tres especies de peces, entre ellos el guapote *P. dovii*, que presenta una dieta mayormente insectívora, el pez gato, *R. guatemalensis* y la talla mediana del guapote tigre, los cuales tienen una dieta

principalmente insectívora-piscívora, presentando una preferencia por el charácido *A. aeneus*.

El último nivel trófico está constituido solamente por los individuos más grandes y maduros de *P. managuensis* (18-26 cm), el cual presenta una dieta en su mayoría piscívora, con una alta proporción de juveniles de cíclidos y peces no determinados; sin embargo, no se observó ingesta del pez *A. aeneus*. Este rango de talla también presenta cierta preferencia por los Odonatos y otros insectos carnívoros en menor cantidad.

III. DISCUSIÓN

A. La dieta del guapote tigre (*P. managuensis*) en laguna de Güija

La descripción de la dieta de *P. managuensis* realizada en este estudio se basó en 213 individuos colectados en dos épocas, lo cual demostró ser una muestra lo suficientemente grande para una descripción detallada según la curva de acumulación de especies que se estimó (Figura 8). Para futuros estudios acerca de la dieta de *P. managuensis* se sugiere que el uso de 40-50 individuos, ya que en caso de laguna de Güija éste número de individuos fue suficiente para alcanzar una asíntota en la curva de acumulación de especies.

Las muestras que se analizaron para este estudio fueron obtenidas de una colección de peces capturada y preservada con anterioridad. Adicional a esto, fue necesario complementar el número de individuos capturados durante la época lluviosa con otros ejemplares capturados por pescadores, ya que la muestra original no completó los 100 individuos mínimos establecidos por el protocolo.

Otro factor importante de discutir es la significancia de la naturaleza de la muestra con relación a su obtención en los puntos de muestreo, ya que éstos se encuentran muy cercanos entre sí; sin embargo, se considera que para un análisis de descripción de dieta es posible generalizar para toda la población de *P. managuensis*, ya que la laguna parece no presentar barreras para su dispersión. Walter *et al* estableció en el 2009 que una barrera de dispersión entre comunidades de peces debe presentar una profundidad igual o mayor a 100 m, cambios de hábitat dentro de la laguna o zonas arenosas. Laguna de Güija presenta una profundidad máxima de 20 metros lo cual no se considera suficientemente profundo como para representar una barrera de dispersión según Walter *et al* (2009). La falta de barreras en la laguna puede ser resultado de una profundidad máxima de 20 metros, lo cual no es suficiente para disminuir la dispersión entre comunidades de peces según Walter *et al*. (2009). La laguna de Güija parece no presentar ninguna de las características descritas para barreras de dispersión, y por lo tanto, la descripción en el presente estudio se puede considerar significativa para la población del guapote tigre.

Una variedad de estudios ha comprobado que muchas especies de peces varía su dieta conforme la época en respuesta a los recursos disponibles (Zaret & Rand 1971; Balcome *et al.* 2005). En el presente estudio se observó la variación de la dieta por épocas; sin embargo, es importante mencionar que en época seca se capturaron casi exclusivamente ejemplares juveniles (0-10 cm) y intermedios (10-18 cm), mientras que en época lluviosa se capturaron muy pocos ejemplares juveniles. La muestra de la época lluviosa fue necesario complementarla con ejemplares adultos y intermedios capturados por pescadores locales. Debido a la diferente composición en cuanto a las tallas de los individuos, de cada época, no fue posible determinar con seguridad si la variación registrada se debe a los cambios de dieta temporales que exhibe la especie, ó si se debe a variaciones en función de la talla, lo cual es considerado más probable. Sin embargo se considera que la muestra obtenida si refleja la composición de tallas verdadera de la población, como se puede observar en la Figura 4 que representa la distribución de tallas en el estudio poblacional que realizó Prepac (2006).

La población de guapote tigre en laguna de Güija parece presentar una segregación espacial en cuanto a los rangos de tallas. Los organismos adultos de mayor tamaño se reproducen en las orillas (Agasen *et al.* 2006) y presentan cuidado parental. Las tallas pequeñas de *P. managuensis* son muy abundantes en época seca cerca de las orillas debido a que en esta época eclosionan los huevos del guapote y son criados en esta área. En época lluviosa la abundancia de juveniles ya ha bajado debido a la alta tasa de depredación que existe hacia ellos, habiendo consiguientemente altas tasas de mortalidad en los juveniles. Como consecuencia de esto en época lluviosa es más común capturar organismos de tallas medianas y grandes, ya que son más abundantes.

La población de guapote tigre en laguna de Güija ha demostrado presentar diferencias de dieta conforme la talla, lo cual se observó mediante un análisis de X^2 (Cuadro 4) es importante mencionar que este análisis es mayormente significativo para la época lluviosa, ya que se contaba con individuos de los tres rangos de tallas. Debido a que no se contaba con una distribución ideal de las tallas en los individuos analizados no se puede determinar con exactitud si la diferencia entre tallas en época seca se debe a la época ó a los rangos de tallas colectados. En el caso de las tallas intermedia y grande se puede considerar válida una variación de dietas para época lluviosa debido a que la mayoría de los organismos analizados pertenecían únicamente a esta época.

Los diferentes individuos de guapote tigre capturados, por época, pertenecen a rangos de tallas muy diferentes, en donde la mayoría de individuos en época seca pertenecen a estadios juveniles. La época lluviosa se caracterizó por la capturar de muy pocos peces, en su mayoría individuos sexualmente activos. Según el estudio realizado por Prepac (2006) en época seca (diciembre a marzo) más del 50% de los organismos capturados presentaban un estado gonadal 1, lo cual significa la ausencia de actividad sexual. En otros estudios se sugiere que *P. managuensis* puede presentar un pico reproductivo a inicios de la época lluviosa ó presentar dos picos de actividad sexual (Agasen *et al.* 2006); sin embargo, entre los meses de octubre y noviembre se registraron una mayor cantidad de organismos sexualmente activos en laguna de Güija. Esto último sugiere que la densidad de organismos juveniles es mayor en época seca que en época lluviosa, lo cual es resultado de los eventos de reproducción en época lluviosa del año anterior.

La población de guapote tigre de laguna de Güija presenta una ecología alimenticia típica de un pez piscívoro primario como ha sido reportado en estudios anteriores (Yamamoto & Tagawa 2000; Amador *et al.* 2009; Barros *et al.* 2012; Nico *et al.* 2013). Los peces que presentan ésta dieta se caracterizan por desarrollar un patrón alimenticio en donde primero consumen peces juveniles o de menor tamaño (Juanes *et al.* 2002) desde estadios larvales; sin embargo, pueden presentar otra fuente alimenticia primaria y cambian gradualmente a lo largo de su ciclo de crecimiento. Al crecer, eventualmente, los peces forman el componente de mayor importancia para su dieta (existe una tendencia a la especialización). Este patrón es evidente al observar la Figura 9 en la cual existe una disminución gradual de la dieta insectívora y, eventualmente, un aumento de la dieta piscívora conforme el aumento de la talla. Los peces piscívoros primarios comúnmente se alimentan de consumidores secundarios y terciarios, siendo así, los depredadores superiores del ecosistema (Hart *et al.* 2008). Las adaptaciones morfológicas del guapote tigre, como la boca altamente extendible y los dientes faríngeos cónicos, concuerdan con una estrategia alimenticia en la que el pez consume a su presa entera por succión (Helfmann *et al.* 2009), siendo la boca extendible una característica en la que la familia Cichlidae ha presentado mucha especialización (Miller 2009). Esto limita la edad a la que los guapotes pueden empezar a ser piscívoros debido a que los individuos deben presentar un mayor tamaño que la presa (Juanes *et al.* 2002), lo que explica su cambio gradual de dieta

conforme el aumento de talla.

Los tres rangos de talla de guapote tigre ocupan un nicho diferente, habiendo cierto traslape entre sí. El gasto energético y así también las calorías requeridas, varían según la talla y dependen de actividad de los individuos (Helfman *et al.* 2008), por lo que es otro factor a tomar en cuenta en esta sección. Los juveniles (0-1.0 cm) forman parte, principalmente, de la cadena detritívora consumiendo en su mayoría larvas de dípteros de la familia Chironomidae, presentando éstos el mayor aporte energético para esta talla, siendo una presa con poca movilidad y alta abundancia en laguna de Güija (Madrid 2014). A pesar de esto se determinaron algunas tendencias individualistas que obtienen la mayor parte de su energía por medio de la ingesta de larvas de Ciclidos. Debido a su dieta es posible sugerir que estos habitan, principalmente, en las desembocaduras de los ríos y las zonas de baja profundidad de la laguna, ya que estas zonas presentan el hábitat ideal para la presencia de insectos debido a que presentan concentraciones de oxígeno más altas que las zonas más profundas del lago.

Los intermedios (10.1-18.0 cm) presentan una dieta compuesta de insectos y peces que pertenecen, principalmente, a la especie *A. aeneus*. Esta última presa es un pez que comúnmente se encuentra en la columna pelágica de agua (Small *et al.* 2011), lo cual nos sugiere que el guapote tigre caza en la columna de agua. Como se observa en la Figura 10 B el consumo del characido *A. aeneus* es una tendencia de pocos individuos, por lo que se cree que estos organismos pueden ocupar dos diferentes hábitats en el ecosistema, la columna pelágica de agua de la laguna y la desembocadura del río. Se cree que cuando los individuos intermedios se encuentra en la laguna su área de forrajeo es, principalmente, en mayores profundidades, al haberse registrado mayor presencia de esta talla en profundidades mayores a 5 metros por el estudio de Prepac en el 2006. La etología de alimentación de los organismos presentes en el río y su desembocadura probablemente difiere de la que presentan los juveniles, ya que consumen organismos que normalmente se encuentran aferrados a las piedras (trichopteros) o en el sedimento (Chironomidae), y en el caso de los que forrajean en la columna pelágica de la laguna prefieren la ingesta de pepesca, sin embargo el mayor aporte energético lo siguen dando los insectos.

Los maduros tienen una dieta especializada en piscivoría, en particular de juveniles de la familia Cichlidae, contribuyendo estos la mayor cantidad de calorías a la dieta. Este rango de talla se ha registrado en mayor densidad en áreas de menor profundidad (Prepac 2006), donde posiblemente depredan a los juveniles de otras especies de cíclidos, presentando así una potencial amenaza para todas las especies de la familia Cichlidae que se reproducen en las orillas. El comportamiento de forrajeo de los maduros difiere de la que utilizan los individuos intermedios, debido a que estos consumen organismos que se aferran a las plantas (Odonatos) y/o se encuentran en las aguas de poca profundidad; es importante mencionar que esta talla se caracteriza por la ingesta accidental de ítems alimenticios, por ejemplo, se observó la ingesta de material vegetal que probablemente proviene de la succión de insectos que se encontraban sobre los mismos.

Entre los rangos de talla definidos para este estudio existe exclusión competitiva, habiendo sin embargo presas compartidas, como los dípteros chironomidos, que parecen ser la base de la dieta de esta especie, al ser abundantes a lo largo de todo el año (Madrid 2014) y presentarse en la dieta de todos los organismos. De igual manera se cree que muchas de las estrategias alimenticias que presentan las tallas menores son adaptaciones para evitar depredación de los adultos, lo cual se ha reportado en estudios anteriores para la misma especie (Miller 2009). También es importante mencionar que la dieta puede presentar variaciones conforme a la época; sin embargo, en el presente estudio no se pudieron determinar debido a una posible pseudoreplicación en el muestreo y falta de muestras de especímenes de talla grande durante la época seca.

Al observar resultados sobre la abundancia de macroinvertebrados en laguna de Güija se puede determinar que la dieta del guapote tigre se encuentra estrechamente correlacionada con la densidad de la presa, habiendo un mayor consumo de odonatos en época lluviosa cuando estos presentan un pico de abundancia (Madrid 2014); siendo estos también parte de la dieta reportada en estudios del guapote tigre en las Filipinas (Yamamoto & Tagawa 2000). Otra categoría alimenticia con alta frecuencia de ocurrencia en época lluviosa son las sanguijuelas y nemátodos; esto posiblemente se debe a que al succionar a sus presas el pez ingiere detrito, el cual es el hábitat de estos organismos, presentando abundancias altas en época lluviosa (Madrid 2014). En el caso de los peces presa se puede observar un mismo patrón en donde la pesca es

la especie más abundante en el lago y uno de los componentes más importante de la dieta, especialmente de los intermedios (10-18cm) del guapote tigre. Al parecer las larvas de la familia Cichlidae están presentes a lo largo de todo el año ya que se presentan en la dieta de época seca en juveniles y en época lluviosa en los organismos maduros. Estos resultados sugieren que la alta densidad de larvas se debe a que existen al menos seis especies de cíclidos en el lago, las cuales probablemente tienen diferentes épocas de reproducción como se ha reportado en otros estudios (McKaye 1977). Se comprobó en este estudio que las larvas de cíclidos son presas preferenciales para los guapotes tigres; sin embargo, también depredan larvas de *Atherinella argentea*, aunque con menor frecuencia.

Las poblaciones de guapote tigre pueden ocupar diferentes nichos conforme a las características del ecosistema, comprobándose una alta plasticidad fenotípica en esta especie (Meyer 1987). En laguna de Güija la población de guapote tigre presenta una dieta muy parecida a la reportada en las Filipinas por Yamamoto & Tagawa (2000), ya que los adultos presentan un 50% de su dieta conformada por peces e insectos, en donde el grupo más importante son los odonatos. La población de guapote tigre de laguna de Güija, sin embargo, no presenta crustáceos en su dieta lo que se puede deber a que hay muy poca disponibilidad de estos a comparación de los insectos en la laguna y ríos aledaños, mientras que el ecosistema estudiado en las Filipinas presentaba una cercanía grande a los ecosistemas marinos por lo que abundancia de crustaceos es mayor que en laguna de Güija. Los guapotes tigres de laguna de Güija presentan muchas de las características con las que se le ha descrito anteriormente siendo depredadores altamente piscívoros (Yamamoto y Tagawa 2000; Amador *et al.* 2009; Barros *et al.* 2012; Agasen *et al.* 2006; Nico *et al.* 2013).

La dieta de población de *P. managuensis* en laguna de Güija presenta poca diversidad de presas según el índice de Shannon-Wiener(Figura 11). El grupo más diverso está representado por la talla intermedia, lo cual puede deberse a que algunos individuos consumen peces, mientras que los demás consumen en su mayoría macroinvertebrados bénticos; además se tomaron en cuenta organismos de época seca y lluviosa para el análisis de la dieta de esta talla. La talla más pequeña resultó con la menor diversidad, ya que presentan una especialización al consumir una mayor proporción de insectos, específicamente, de la familia Chironomidae. El índice de equitatividad también predice que no hay una distribución equitativa entre las

categorías alimenticias, lo que sugiere que estos peces presentan una alta especialización hacia la dieta carnívora pero no son excesivamente selectivos en cuanto a el tipo de presa consumen. Estos individuos presentan una alta adaptabilidad hacia la naturaleza del ecosistema y pueden adaptar su sistema de forrajeo en cuanto a los recursos que estén disponibles (Meyer 1987). Debido a esto, es una especie que se adapta mejor al ser introducida a un nuevo ecosistema y causa un mayor impacto al ser un depredador carnívoro.

B. Relaciones tróficas de la ictiofauna de laguna de Güija

Los resultados de este estudio sugieren que la cadena trófica se estructura en cinco niveles tróficos, siendo estos: productores primarios, consumidores primarios, consumidores secundarios, tercerarios y cuaternarios. La base de la cadena alimenticia herbívora está formada por material vegetal entre los cuales destacó la importancia de semillas y el fitoplancton, particularmente el género *Aulacoseira*. En este nivel también se incluyó el detrito que forma la base de la cadena detritívora.

La cadena detritívora parece ser de gran importancia para este ecosistema ya que el traspaso de energía originario del detrito se establece en todos los niveles tróficos. Los primeros consumidores de detrito identificados en este estudio son los dos poecilidos (*P. gilli*, *P. pleurospilus*) (Figura 12 y Figura 13), y las larvas de la familia Chironomidae (Sanseverino & Nessimian 2008); estos organismos son descomponedores que reciclan la energía del detrito y la hace disponible para niveles tróficos superiores (Smith & Smith 2001). La mayor transferencia energética se realiza por medio de las larvas de Chironomidae, que son depredadas por los peces insectívoros (*A. nigrofasciatus*, *P. dovii*, *R. bouchellei* y *P. managuensis* 0-10 (ver Figura 12 y Figura 13)), siendo de particular importancia los juveniles de guapote tigre (Figura 9) y el characido *R. bouchellei* (Figura 13). Los consumidores tercerarios, *P. dovii* y *P. managuensis* (10.1-18.0) también presentan ingesta de chironomidos, sin embargo en menores proporciones.

El primer nivel de la cadena trófica normalmente está basada en recursos que son más abundantes en el ecosistema, cómo lo es, en este caso, el fitoplancton, en especial

el género *Aulacoseira*, siendo éste uno de los géneros de diatomeas más abundantes en laguna de Güija (Madrid 2014). El fitoplancton es consumido por la tilapia, conformando aproximadamente el 60% de su dieta (Figura 13) y por la comunidad zooplanctónica, de la cual, los grupos más importantes para esta cadena trófica son los copépodos, ostrácodos y cladoceros. Otro consumidor primario para el ecosistema son los invertebrados herbívoros, que en este caso, son los efemerópteros y los gastrópodos. Los efemerópteros se alimentan principalmente de perifiton y detrito vegetal (Gattoliat y Nieto 2009), mientras que los Gastrópodos, de mayor importancia la familia Hydrobiidae, generalmente se alimentan de detrito vegetal.

Otro recurso que se encuentra en el primer nivel trófico son las semillas y material vegetal que constituyen la mayor parte de la dieta de *A. macracanthus* y *A. aeneus* (Figura 13). Estas especies por lo general presentan una dieta bastante omnívora, pero se ha reportado que los organismos adultos tienden a consumir una alta proporción de semillas, si éstas se encuentran disponibles (Miller 2008). *Astyanax aeneus* es considerado, por algunos autores, como una *key stone species* (especie clave) debido a que provee a los cuerpos de agua en los que habita de nutrientes, en particular de fósforo, proveniente de fuentes terrestres. Se ha comprobado que puede llegar a excretar hasta diez veces más fósforo que todas las otras especies de peces del mismo cuerpo de agua (Small *et al.* 2011). Esto es relevante para laguna de Güija debido a que muchas veces el fósforo es el nutriente limitante para el crecimiento de algas en cuerpos de agua dulce (Moreta 2008). Suponiendo que laguna de Güija estuviera limitada por el nutriente P, como es el caso en la mayoría de los cuerpos de agua dulce, el aporte por la pepesca (*A. aeneus*) podría representar una fuente significativa de nutrientes para la comunidad de algas de la laguna (Small *et al.* 2011). El aporte de este pez es relevante por dos razones: el 80% de la dieta de este pez proviene de semillas de alguna fuente vegetal terrestre, lo que significa que la energía que se incorpora en el ecosistema es de una fuente externa, y esta especie es la que mayor abundancia numérica presentó en el estudio realizado por Prepac en el 2008.

En el caso de *A. macracanthus* no existen estudios que verifiquen que esta especie presente el mismo comportamiento fisiológico que *A. aeneus*, pero sí se puede afirmar que representa un ingreso de energía proveniente de la red trófica terrestre. *A. macracanthus* es conocida por succionar grandes cantidades de detrito y filtrarlo en busca de alimento (Keijman 1996; Kullander 2003; Miller 2009) lo que explica la alta

tasa de ingesta de gastrópodos y semillas, que probablemente se encuentran en altas abundancias en el sustrato.

En el siguiente nivel trófico, que incluye a todos los consumidores secundarios, se observa la mayor cantidad de especies de peces, incluyendo entre estos los que presentan dietas zooplanctónicas e insectívoras. En este nivel trófico se encuentran los peces que consumen los insectos acuáticos herbívoros y/o una proporción muy baja de insectos carnívoros; entre estos peces insectívoros se encuentran juveniles de *P. managuensis* (Figura 9) y *R. bouchellei* (Figura 13) que son dos especies que presentan una dieta con una alta proporción de larvas de Chironomidae. Debido a que ambas especies ocupan el mismo nicho alimenticio (dieta muy similar) es probable que exista competencia por el mismo recurso. La especie *R. bouchellei* no es conocida por tener una dieta en su mayoría insectívora sino por consumir escamas de otros peces, en especial de ciclidos y characidos (Miller 2009), por lo tanto el hecho que *R. bouchellei* se alimenta en un 92% de larvas de chironomidos, sugiere que se ha adaptado a un nicho muy específico. Este cambio de nicho indica que el recurso alimenticio, en este caso las larvas de chironomidos, es muy abundante en laguna de Güija (Madrid 2008) y representa un bajo costo energético ingerirlas, ya que son organismos que presentan baja movilidad (Kuhlmann *et al.* 2001). Debido a sus características de reciclaje de nutrientes desde niveles tróficos inferiores ((detritivoria) Silva *et al.* 2008) y su poca movilidad, estos organismos han probado ser un enlace importante entre los niveles tróficos primarios o cadena detritívora con los niveles tróficos superiores (Silva *et al.* 2008). Esta importancia es presentada por la familia Chironomidae en la red trófica de laguna de Güija, estando presente en mayor o menor proporción en las dietas de todos los peces insectívoros de laguna de Güija, siendo una fuente alimenticia de bajo costo energético para su alimentación.

A. nigrofasciatus también es un consumidor secundario caracterizado por una dieta insectívora; sin embargo, ocupa un nicho más amplio incluyendo todo tipo de insectos, con una tendencia hacia los efemerópteros. Esta especie parece succionar a sus presas por lo que observa cierta cantidad de detrito en su dieta por ingesta accidental. Por lo general es considerada una especie omnívora (Kullander 2003); sin embargo, también es una especie oportunista que ocupa un nicho específico si el recurso depredado es lo suficientemente abundante. Esta especie es la única que

presenta una proporción tan alta de ingesta de efemerópteros, por lo que probablemente es un nicho alimenticio poco explotado que esta especie logró aprovechar, evadiendo así la competencia con otras especies insectívoras.

Los peces zooplanctívoros que incluye esta red trófica son *A. argentea* y *C. steindachneri* (Anexo 17). La mayor proporción de la dieta de estas dos especies está conformada por crustáceos zooplanctónicos, pero las taxa que consumen son muy diferentes entre sí. *A. argentea* por su lado consume en su mayoría cladóceros (80% de la dieta) de distintos géneros sin presentar una preferencia por alguno en específico, calanoides y algunas larvas de díptera. La especie *C. steindachneri* presenta una dieta más variada estando solamente el 50% de la dieta compuesta por organismos zooplanctónicos; el otro 50% está conformado por detrito y larvas de dípteros. Esta especie sin embargo, presenta una preferencia por los cladóceros del género *Bosmina sp.* constituyendo éstos el 37% de su dieta. Debido a que estas dos especies son morfológicamente muy distintas entre sí no se esperaba observar una dieta parecida, ya que están adaptadas para diferentes métodos de forrajeo. *A. argentea* es un pez elongado, comprimido lateralmente y la boca con orientación superior y ha sido reportada como un pez insectívoro y frugívoro (Bussing 1998); sin embargo, la familia Atherinidae presenta muchas especies que tienen una dieta zooplanctívora (Miller 2009). La especie *C. steindachneri*, por otro lado, presenta un cuerpo triangular adaptado para estar cerca del bentos, con la boca orientada inferiormente. La dieta que se ha reportado para este pez es invertívora, crustáceos, lombrices y restos de peces que encuentra en el bentos (Smithsonian Tropical Research Institute 2008). Esta especie es considerada demersal por lo que es interesante que se alimente de zooplancton el cual normalmente se encuentra en la columna de agua. Actualmente no se ha reportado una dieta zooplanctónica en esta especie.

Los cladóceros del género *Bosmina* son conocidos por habitar en una gran variedad de ecosistemas acuáticos de agua dulce distribuidas en todo el mundo. Son considerados herbívoros que consumen algas, pero también se ha reportado que consumen bacterias (Acharya, *et al.*, 2005; Branstrator & Lehman, 1991), y según Preston y Jaekle (2010) este género es capaz de consumir partículas orgánicas en el agua. Se cree que el alto porcentaje de depredación que se registró en este estudio por parte de *C. steindachneri*, se debe a que estos cladóceros presentan patrones de

migración hacia las zonas bénticas durante el día (Mageed 2000). Los individuos de *Bosmina* spp. evitan la depredación de peces zooplanctívoros, como por ejemplo *A. argentea*, al realizar este tipo de migraciones verticales; sin embargo, al encontrarse en columnas más profundas están expuestos al rango de depredación de *C. steindachneri*. Otra razón por la cual *Bosmina* presenta migración vertical, puede ser el beneficio de la alta cantidad de partículas orgánicas en el bentos, y así, evitar la competencia con los otros géneros de cladocera registrados en este estudio: *Allona* spp., *Daphnia* spp. e individuos de la familia Chydoridae, ya que solamente *Bosmina* se ha reportado que consume partículas orgánicas. Se concluye que no existe competencia entre las dos especies de peces zooplanctívoros debido a que cada uno ocupa un nicho distinto en el ecosistema, siendo *A. argentea* una especie filtradora de zooplancton de la superficie, mientras que *C. steindachneri* posiblemente aprovecha la migración vertical de *Bosmina* para su ingesta.

En el nivel de consumidores secundarios también se consideran a los omnívoros, que en este caso están representados por *A. aeneus* y *C. trimaculatum*; sin embargo, es difícil considerar a *A. aeneus* como omnívoro, debido a que presenta una dieta conformada en su mayoría por semillas. Una pequeña proporción de la dieta está integrada por insectos por lo que se asume que esto es causado por una segregación por tallas, asumiendo que los individuos más pequeños consumen insectos, como ha sido reportado por Miller (2009). La especie *C. trimaculatum* es considerada como omnívora en este estudio, ya que aunque la mayor parte de su dieta está conformada por insectos también ingiere material vegetal y detrito.

La mojarra *C. trimaculatum* se ha descrito como piscívora en estudios anteriores (Miller 2009), por lo que se cree que esta especie podría haber cambiado de nicho luego de la introducción de *P. managuensis*. Este desplazamiento de nicho que sufrió *C. trimaculatum*, posiblemente se debe a que estas dos especies presentaban un traslape de nicho y el guapote presentaba una mayor eficiencia aprovechando el recurso desplazando a *C. trimaculatum* hacia un nicho más generalista.

Los consumidores terciarios para esta cadena trófica están representados por especies carnívoras de las cuales dos consumen insectos y peces (*P. managuensis* 10-18 cm, *R. guatemalensis*) y una especie es insectívora (*P. dovii*). Para las primeras dos especies existen dos categorías importantes para la dieta, los insectos y la pepesca; la

pepesca representa el 50% de la dieta de *R. guatemalensis* y el 15 % de la dieta de *P. managuensis* (10-18).

Es interesante observar que *P. dovii* presenta insectivoría, ya que en la literatura se reporta como una especie piscívora (Miller 2009); sin embargo se cree que el cambio de dieta en esta especie se podría deber a dos razones: la población de *P. dovii* presenta una densidad poblacional mucho menor a la de *P. managuensis* por lo que se presenta dominancia por parte del guapote tigre causando la segregación de nicho alimenticio registrada y posiblemente la dieta reportada en este estudio se vea afectada porque se analizaron peces juveniles en su mayoría. En base a estas suposiciones se podría sugerir que la dieta reportada en este estudio para *P. dovii*, representa la dieta de los organismos juveniles de esta especie que presentan segregación de nicho alimenticio evitando competencia con los adultos del guapote tigre.

Por último, se tiene como depredador superior (*top predator*) del ecosistema a *Parachromis managuensis* (18-26), esta especie presenta una dieta carnívora en la cual destaca la ingesta de juveniles de cíclidos, peces no determinados e insectos. Este nivel trófico depende casi exclusivamente de los insectos, los juveniles de cíclidos y la pepesca. Particularmente la pepesca parece ser muy importante para la dieta de *R. guatemalensis* y la talla mediana de *P. managuensis*. Esta presa parece ser un recurso abundante que se mantiene cerca del sustrato para buscar semillas en el sedimento, lo cual la hace accesible a depredadores bentónicos como *R. guatemalensis*.

El guapote tigre se encuentra en tres de los cinco niveles tróficos de la cadena alimenticia, lo que significa que la presencia de esta especie en el ecosistema tiene efectos no solamente como depredador superior, sino que el juvenil también compete directamente con otras especies nativas como *R. bouchellei*, *A. nigrofasciatus* y *C. trimaculatum*. Debido a que el guapote presenta segregación de nichos entre las diferentes edades evitando la exclusión competitiva entre la misma especie, presenta una amenaza para el ecosistema a distintos niveles tróficos.

El comportamiento que el guapote tigre exhibe en laguna de Güija se ajusta al modelo de depredación intragremial propuesto por Polis y Holt (1992). Este modelo

supone que existe una depredación entre especies que ocupan el mismo nivel trófico y utilizan una fuente similar de alimento (Polis & Holt 1992). El guapote tigre se ajusta parcialmente a este modelo, ya que el juvenil compite con todas las especies insectívoras por el recurso de los insectos; sin embargo, el adulto depreda los juveniles de la familia Cichlidae, reduciendo así las poblaciones de las especies que presentan competencia para el juvenil. El modelo no se cumple por completo debido a dos condiciones: el guapote tigre adulto también es parcialmente insectívoro, compitiendo así con las demás tallas de la misma especie, y posiblemente, no distingue los juveniles de guapote tigre de otros ciclidos juveniles. El canibalismo sobre la misma especie es común y se ha reportado en estudios anteriores (Agasen *et al.* 2006).

El hecho que el guapote tigre consuma ciclidos juveniles desde que es juvenil puede tener repercusiones sobre las poblaciones nativas de cíclidos en laguna de Güija. En estudios realizados en otros países se reporta que la presencia del guapote tigre culmina en una pérdida de la biodiversidad (Guerrero 2001; Bagarinao 2001), lo cual podría también observarse en laguna de Güija. Los resultados sugieren que el guapote tigre ha empezado a desplazar otras especies que pudieron haber ocupado el nicho de dieta piscívora, como por ejemplo la especie *C. trimaculatum*, hacia nichos más generalistas. También se ha observado que las poblaciones de *C. trimaculatum* y de otros cíclidos nativos son muy bajas en comparación a las densidades poblacionales del guapote tigre en la laguna (Prepac 2006). Debido a que la mayoría de especies de la laguna se encuentran amenazadas por el guapote tigre se puede concluir que éste está actuando como una especie clave, presentando depredación hacia juveniles de cíclidos, poecilidos y atherinidos (menos común) así como sobre las poblaciones de la familia Characidae. Los juveniles a la vez presentan una amenaza indirecta ya que compiten directamente las demás especies insectívoras.

La cadena trófica de laguna de Güija parece estar estabilizada por una entrada de energía externa al sistema acuático, en este caso: el detrito (parcialmente), los restos vegetales y semillas. Este recurso sostiene a un 80% de los consumidores primarios en el modelo presentado (Figura 15), el restante 20% de los organismos son consumidores de fitoplancton. Los organismos detritívoros (Chironomidae) y herbívoros (*A. aeneus*) más importantes, a su vez son importantes en cuanto a su alta densidad poblacional en laguna de Güija (Madrid 2014; Prepac 2008). Esto no

necesariamente quiere decir que toda la energía del detrito proviene del exterior de la laguna, ya que al mismo tiempo la laguna se encuentra en un proceso de eutrofización (Madrid 2014), todo el plancton muerto también forma parte de la materia orgánica del bentos que forma el detrito. La familia Chironomidae y la pepesca (*A. aeneus*) parecen ser especies clave para el ecosistema en cuanto a la transferencia de energía desde las fuentes energética alóctonas hacia el ecosistema acuático.

En respuesta a la gran cantidad de materia orgánica que se cree que existe en laguna de Güija y sus ríos tributarios, la abundancia de insectos acuáticos es relativamente alta (Madrid 2014), lo que explicaría la gran proporción de peces que adoptan el hábito insectívoro. Las larvas de la familia Chironomidae son claves para soportar el gremio insectívoro, al presentar una abundancia muy alta (Madrid 2014), así como una alta tolerancia a cambios medioambientales, lo cual las hace una categoría alimenticia clave para el gremio insectívoro y así para la red trófica.

Al ser un lago de alta productividad (según datos de fitoplancton no publicados y Madrid 2014) se cree que con el tiempo las especies con mayor resistencia a la depredación por *P. managuensis* podrían verse beneficiados ante las especies más especializadas, ya que al haber alta productividad hay mayor cantidad de insectos, aumentando así las poblaciones de peces y, conforme a esto, la población de depredadores. La mayor densidad poblacional de los depredadores superiores afectaría más a las especies vulnerables a los depredadores (Holt 1977), en este caso, las especies de la familia Cichlidae. Estas presiones por parte del pez invasor podrían causar un cambio de nicho, en ciertas especies nativas evitando así la competencia, lo cual se observa en la actualidad. Además, se comprueba al registrarse dietas no reportadas anteriormente para cinco de las 12 especies estudiadas. Algunas especies, como *A. nigrofasciatus*, se han especializado al consumir el recurso más abundante, los insectos; otras como *C. steindachneri* están explotando un nicho inesperado no ocupado por ninguna de las otras otra especies estudiadas, otras, como *C. trimaculatum* y *P. dovii*, están explotando nichos alimenticios más generalistas, siendo *P. dovii* insectívoro en vez de piscívoro, y *C. trimaculatum* omnívoro en vez de piscívoro.

Al asumir que *C. trimaculatum* es una especie piscívora, como se reporta en la mayoría de estudios (Miller 2009), se asume que antes de la introducción del guapote

tigre, ésta era la especie piscívora que actuaba como depredador superior en laguna de Güija. El desplazamiento de nicho que ha sufrido esta especie hacia una nicho más generalista y oportunista posiblemente se deba a que *P. managuensis* representó competencia en cuanto a la piscivoría. Esto podría ser una desventaja para *C. trimaculatum* debido a que esta especie no está fisiológicamente adaptada para ser omnívora, siendo así menos eficiente al extraer nutrientes de este recurso. Al desplazar tanto las poblaciones de *C. trimaculatum* como de *A. nigrofasciatus* se puede asumir que la introducción y presencia de *P. managuensis* en laguna de Güija representa una amenaza directa para la supervivencia de las poblaciones nativas de estas dos especies que ya se encuentran con bajas densidades poblacionales desde un principio como lo indica su presencia en el listado rojo de CONAP.

Entre las especies que presentan piscivoría para este ecosistema no se cree que exista mucha competencia, ya que ocupan nichos completamente diferentes. El pez gato (*R. guatemalensis*) por lo general se encuentra cerca de las zonas bénticas consumiendo carroña (Miller 2009), o peces que pasen cerca buscando alimento en el bentos, destacando como presa preferencial la pepesca que posiblemente está buscando semillas entre el sustrato. El guapote tigre se cree que forrajea en un área cercana a la orilla, al ser capturado en mayor número a profundidades menores de 2 m (Prepac 2008), y que se encuentra en busca de los juveniles de distintas especies de la familia Cichlidae, así como a larvas de insectos característicos de esta área.

Al considerar la presión que *P. managuensis* ejerce sobre tres de los cinco niveles de la cadena trófica se puede observar que la introducción de esta especie pudo haber causado efectos principalmente negativos para las especies nativas. Esto es difícil verificar debido a que no se tienen datos históricos sobre la condición natural de las especies de la laguna antes de la introducción de las especies invasoras. Sin embargo, sí se puede sugerir que las poblaciones locales de cíclidos están sufriendo depredación fuerte por parte del guapote tigre, lo cual tiene implicaciones graves en la conservación de especies en peligro como lo son *C.* y *A. nigrofasciatus*, ambas en el listado rojo de CONAP.

IV. CONCLUSIONES

- *P. managuensis* presentó una dieta conformada en un 80% de insectos y peces, en particular larvas de Cichlidae y *A. aeneus*, según el índice de importancia relativa (IRI). En la categoría de insectos resalta la importancia de las larvas de la familia Chironomidae que conforman aproximadamente el 50% de la dieta, incluyendo también efemerópteros, trichópteros, hemipteros y odonatos. Concluyendo este pez presenta una dieta carnívora generalista.
- La dieta de *P. managuensis* presenta variaciones significativas entre tres rangos de tallas. Los organismos juveniles (0-10.0 cm) consumen en su mayoría insectos (87%), específicamente larvas de Chironomidae, representando éstas un 49% de la dieta. Los organismos de talla intermedia (10.1-18.0 cm) presentan una dieta más variada con una mayor proporción de insectos en la dieta (78%), bajando la importancia de larvas de chironomido, habiendo sin embargo tendencias individuales en cuanto al consumo de *A. aeneus*, que representa el mayor ingreso calórico para este rango de talla. Los organismos maduros (18.1-26.0 cm) varían su dieta consumiendo un 54% de peces, siendo un 36% de éstos larvas de ciclidos; pero también presentan cierta proporción de ingesta de insectos (31 %).
- La variación temporal de la dieta de *P. managuensis* no se pudo determinar válidamente debido a que no se tuvo una muestra homogénea en las dos épocas por lo que fue imposible determinar si la variación registrada se debía a la época o a la variación de tallas en el análisis.
- El guapote tigre presenta un impacto en varios niveles tróficos presentado competencia por recursos en las tallas pequeña y mediana. También se ha registrado depredación de juveniles de la familia Cichlidae, como presa preferencial, así como de individuos de las familias Atherinidae, Characidae y Poeciliidae. Al presentar hábitos piscívoros, los rangos de talla mediano y grande han desplazado a las especies piscívoras nativas hacia nichos más generalistas. Debido a su hábito carnívoro amenaza las poblaciones nativas de

ciclicos de la laguna y presenta competencia con las especies insectívoras nativas.

- La ictiofauna en laguna de Güija presenta un conjunto de dietas, incluyendo: dos especies detritívoras (*P. gillii* y *P. pleurospilus*), una especie fitoplanctónica (*O. niloticus*), dos especies herbívoras (*A. aeneus* y *A. macracanthus*), una especie omnívora (*C. trimaculatum*), dos especies zooplanctónicas (*A. argentea* y *C. steindachneri*), tres especies insectívoras (*A. nigrofasciatus*, *R. bouchellei*, *P. dovii*), y dos especies que presentan una dieta carnívora incluyendo insectos y peces (*R. guatemalensis* y *P. managuensis*). Se concluye en base a esto que la dieta insectívora es la más común en las especies de peces de laguna de Güija.
- La red trófica de laguna de Güija está formada por cinco niveles tróficos, integrándose en la modelación dos cadenas tróficas, la cadena herbívora y la cadena detritívora, que demostró ser de vital importancia para este ecosistema. Adicionalmente las larvas de Chironomidae son una fuente energética indispensable para los organismos insectívoros, constituyendo una gran parte de la dieta de cada especie. Otra especie clave es *A. aeneus* al aportar energía de fuentes alóctonas a la red trófica y ser de importancia en la dieta de los organismos piscívoros.

V. RECOMENDACIONES

- En este estudio se experimentaron una serie de dificultades que se podrían prevenir cumpliendo algunas propuestas que se detallan a continuación. Debido a que este estudio se realizó con base en una colección de peces ya colectada se tuvo algunas limitaciones respecto al diseño de muestreo. En cuanto a esto se recomendaría realizar muestreos a lo largo de todo el año, para poder analizar así si existen cambios en cuanto a la dieta conforme a la época; sin embargo, es importante mencionar que en el presente estudio se minimizó el sacrificio de más individuos, especialmente de especies nativas.
- También se recomienda coleccionar un número equitativo de especímenes según los rangos de talla que se establecieron para el estudio, ya que de lo contrario no es posible concluir válidamente acerca de los cambios de dieta que presenta la especie conforme el tiempo, ya que el análisis se compromete por la calidad de la muestra.
- Para futuros estudios en laguna de Güija relacionados con el tema de esta tesis se recomienda incluir estimaciones poblacionales de los taxa que se incluirá en el análisis, ya que esto podría proveer más información acerca de la disponibilidad de los recursos y dar mayor sentido a la cadena trófica. Adicionalmente estos datos podrían esclarecer la situación poblacional de las especies nativas del lago en respuesta a la presión de *P. managuensis*.
- En este estudio se generó una colección de ADN de los organismos de *P. managuensis* colectados en laguna de Güija, a partir de la cual se podría desarrollar estudios acerca de hibridaciones que estén ocurriendo en este ecosistema, como se ha reportado en ecosistemas lóticos en México (Miller & Norris 2003) en los cuales se ha introducido esta especie.

- También se recomienda que se realice estudios poblacionales acerca de las especies incluidas en el apéndice 3 de CONAP, *A. nigrofasciatus* y *C. trimaculatum*. Estos estudios podrían contribuir para la conservación y preservación de las poblaciones de estas dos especies que residen en Laguna de Güija.

- Como última recomendación, se propone realizar estudios de isótopos estables para esclarecer el flujo energético en la cadena trófica que en este estudio solamente se puede proponer con base en el análisis de contenidos estomacales. Este estudio sería importante para entender la dinámica trófica de laguna de Güija y poder así tomar medidas para asegurar la sobrevivencia de poblaciones nativas de peces, así como del recurso pesquero.

VI. LITERATURA CITADA

- Amador E.; A. Wakida; E. Guevara; Brito R.; Cabrera P. 2009. *Peces Invasores de Agua dulce en la región de la Laguna de Términos, Campeche*. UNACAR TECNOCENCIA. Pp.11-28
- Ammundsen P.; H. Gabler; F. Staldvik. 2005. *A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data-modification of the Costello (1990) method*. Journal of Fish Biology 48(4):607-614.
- Angel A.; Ojeda P. 2001. *Structure and trophic organization of subtidal fish assemblages on the northern Chilean coast: the effect of hábitat complexity*. Marine Ecology Progress Series 217:81-91.
- Balcombe S.; S. Bunn; McKenzie-Smith F; Davies P. 2005. *Variability of fish diets between dry and flood periods in an arid zone floodplain river*. Journal of Fish Biology 67(6):1552-1567.
- Baker R.; A. Buckland; M. Sheaves. 2013. *Fish gut content analysis: robust measures of diet composition*. Fish and Fisheries 14(4):1-8.
- Barros L.; U. Santos; J. Zanuncio; J. Dergam. 2012. *Plagioscion squamosissimus (Sciaenidae) and Parachromis managuensis (Cichlidae): A Threat to Native Fishes of the Doce River in Minas Gerais, Brazil*. PLoS ONE 7(6):1-5
- Begon M; C.R. Townsend; J.L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing. 4th ed. Oxford. 759 p

- Buckmeister A.; M. Wilson. 2005. *Shrinkage correction and length conversions equations for Theragra chalcogramma, Mallotus villosus and Thaleichthys pacificus*. Journal of Fish Biology 67:541-548.
- Bussing W. 2002. **Peces de las aguas continentales de Costa Rica**. Universidad de Costa Rica. Costa Rica. 271 pp.
- Cavanihac J.; M. Cain-Fr. 2001. *Slide Mounting with Glycerin Jelly*. USA En: <http://beyond.prodelos.com/2001/jun/cavanihac/GlyJelMounts.html> (con acceso el 13 de Diciembre de 2013)
- Cummins K. Wuycheck J. 1971. *Caloric Equivalents for investigations in Ecological Energetics*. E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart.
- Darren C.; Cheryl S. 2010. *Introduced species in Singapore: an overview*. Cosmos 6(1):85-90.
- Elliott R.; P. Peeters; M Ebener; R. Rybicki; P. Schneeberger; R. Hess; J. Francis; G. Eck; C. Madenjian. 1996. *Conducting Diet Studies of Lake Michiganan Piscivores - a Protocol*. Fish & Wildlife Service. USA
- Froese, R. y D. Pauly. Editores. 2013. *Fishbase*. World Wide Web electronic publication. <www.Fishbase.org> version (12/2013)
- Gattolliat JL. y Nieto C. 2009. *The family Baetidae (Insecta:Ephemeroptera): synthesis and future challenges*. Aquatic Insects 31(1):41-62.
- Helfman G.; B. Collette; E. Douglas; B. Bowen.2009. *The diversity of Fishes*. Wiley-Blackwell. Second edition. USA. 720 pp.

- Hernández Portocarrero A. 2013. *Fishery ecology of the freshwater fishes in the Lake Nicaragua. Reproduction and management of Brycon guatemalensis*. Trabajo de Graduación de Doctorado. Departamento de Ecología e Biología Animal. Universidad de Vigo. España. 284 pp.
- Holt R. 1977. *Predation, apparent competition, and the structure of prey communities*. Theoretical Population Biology. 12 (2): 197-229.
- Hyslop E. J. 1980. *Stomach content analysis: a review of methods and their application*. Journal of Fish Biology 17(4):411-429.
- IGFA. 2001. *Database of IGFA angling records until 2001*. IGFA, Fort Lauderdale, USA.
- Ivlev V. 1961. *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes*. Yale University Press. New Haven. CT.
- Jaramillo Londoño A. 2009. *Estudio de la biología trófica de cinco especies de peces bentónicos de la costa de Cullera. Relaciones con la acumulación de metales pesados*. Trabajo de tesis doctoral. Departamento de Ingeniería Hidráulica y Medio ambiente Universidad Politécnica de Valencia. España. 478 pp.
- Juanes F., J. Buckel, F. Scharf. 2002. *Feeding Ecology of Piscivorous Fishes*. pp. 267-286. En: Hart P. y J. Reynolds.(ed) Fish Biology and Fisheries. Blackwell Science Ltd. Victoria Australia
- Kalogirou S.; M. Corsini; G. Kondilatos; H. Wennhage. 2007. *Diet of the invasive piscivorous fish *Fistularia commersonii* in a recently colonized area of the eastern Mediterranean*. Biological Invasions 9:887-896.
- Kullander S. 2003. *Family Cichlidae*. Check List of the Freshwater fishes of South and Central America. 605-654.

- Lager K.; E. Bardach; R. Miller; D. May Passino. 1977. *Ichthyology*. John Wiley & Sons, Second Edition. USA. 506 pp.
- Lee K; M. Lee; Duffy W.; P. Michaeltz. 2001. A caloric-based evaluation of diet indices for largemouth bass. *Environmental Biology of Fishes* 61:329-339 pp.
- López S. 2000. *Temas de Tafonomía*. Departamento de Paleontología. Universidad Complutense. 167 pp.
- Madrid E. 2014. *Calidad del Agua y Estado trófico en el lago de Güija y sus ríos afluentes y efluentes para un programa de monitoreo, en el departamento de Santa Ana, El Salvador*. Centro para la Investigación en Recursos Acuáticos de Nicaragua. CIRA/UNAN. (no publicado), copia personal.
- Mageed A. 2000. *Diurnal and nocturnal vertical migration of zooplankton in Wadi el rayan lakes (El Fayoum, Egypt)*. *Egyptian Journal of Aquatic Biology and Fish.*4(1):223-238
- McKaye K. 1977. *Competition for breeding sites between the cichlid fishes of Lake Jiloá, Nicaragua*. *Ecology*.58: 291-302
- Meyer A. 1987. *Phenotypic plasticity and heterochrony in Cichlasoma managuense (Pisces, Cichlidae) and their implications for speciation in cichlid fishes*. *Evolution*. 41(6):1357-1369
- Miller R. ; Minckley W.; S. Norris. 2009. *Freshwater Fishes of Mexico*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad A. C. Mexico D.F.PP.
- Moreta J. y Oleas M. 2008. *La eutrofización de los lagos y sus consecuencias*. Ibarra. Trabajo de grado previa la obtención del Título de Tecnólogo en saneamiento Ambiental. Universidad Tecnica del norte. Ibarra Ecuador.

- Muñoz A.; P. Ojeda. 1997. *Feeding guild structure of a rocky intertidal fish assemblage in central Chile*. Environmental Biology of Fish 49:471-479
- Nassar, M.A. and J.G. Nonell. 1992. *Growth of jaguar cichlid (Cichlasoma managuense) juveniles at different oxygen levels*. Uniciencia 9:3-5.
- Nico L.; P. Fuller ; M. Neilson; 2013. *Parachromis managuensis*. USGS Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, FL. En línea <http://nas.er.usgs.gov/queries/factsheet.aspx?SpeciesID=445> versión (26/12/13)
- Page, L.M. and B.M. Burr. 1991. *A field guide to freshwater fishes of North America north of Mexico*. Houghton Mifflin Company, Boston. 432 pp.
- Paine R. T.1995. *A conversation on Refining the Concept of Keystone Species*. Conservation Biology 9(4):962-964.
- Pauly D. y Christensen V. 2000. **Trophic levels of fishes**. Pp. 181.en R. Froese y D. Pauly (Eds) Fishbase 2000: Concepts, Design and Data Sources. Manila: ICLARM.
- Pianka R. 1973. *The structure of lizard communities*. Annual review of Ecology and Systematics 4:53-74
- Pinkas L; M. Oliphant; I. Iverson.1971. *Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in Californian waters*. Fish Bulletin152:1-105.
- Perez A.; L. Santos; A. Eloy; P. Vierira e Rosa; L. Solis. 2010. *Aceite de clavo como anestésico para el pez pacu (Piaractus mesopotamicus)*. An. Vet. 26:69-76.
- Perez L. 2005. *La Ictiofauna del refugio de Vida Silvestre Bocas del Polochic y la cuenca del lago de Izabal: composición, distribución y ecología*. Trabajo de

Graduación de Licenciatura, Departamento de Biología. Universidad del Valle de Guatemala. 301 pp.

- Prepac. 2006. *Caracterización del Lago de Güija con Énfasis en la Pesca y Acuicultura*. OSPESCA/TAIWAN/OIRSA (no publicado) En línea: <http://www.oirsa.org/aplicaciones/subidoarchivos/BibliotecaVirtual/CARACTERIZACIONLAGOGÜIJA.pdf> versión (11/3/14)
- Polis G., R. Holt. 1992. *Intraguild Predation: The Dynamics of Complex Trophic Interactions*. Elsevier Science Publishers:151-154.
- Pope K.; M.Brown; W. Duffy; P.Michaeltz. 2001. *A caloric-based evaluation of diet indices for largemouth bass*. Environmental Biology of Fishes 61:329-339.
- Raborn S.; L.Miranda; M. Driscoll. *Diet overlap and consumption patterns suggest seasonal flux in the likelihood for exploitative competition among piscivorous fishes*. Ecology of Freshwater Fish 13:276-284.
- Richford F. y Lamberti G. 2007. *Methods in Stream Ecology*. 2da. ed. Elsevier. Londres. UK. 895 pp.
- Sanseverino AM. y Nessimian JL. 2008. *The food of larval Chironomidae (Insecta, Diptera) in submerged litter in a forest stream of the Atlantic Forest (Rio de Janeiro, Brasil)*. Acta Limnológica Brasileira 20(1):15-20.
- Stickney R.R. 2002. *Issue associated with non indigenous species in marine aquaculture*, pp. 205-220. In: Stickney R. R. and Mc Vet, J. O. (Eds.) *Responsible marine aquaculture*. CABI Publishing, New York. 391 pp.
- Strayer D. 2010. *Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future*. Freshwater Biology 55 (1):152-174.

- Small G E.; C. Pringle, M. Pyron, Duff J. 2011. *Role of the fish *Astyanax aeneus* (Characidae) as a keystone nutrient recycler in low-nutrient neotropical streams*. Ecology. 92(2):386-397.
- Smith L & Smith M. 2001. *Ecología*. Pearson Addison Wesley. Madrid. España. 642 pp.
- Soberón J. y Llorente J. 1993. *The uses of species accumulation functions for the prediction of species richness*. Conservation Biology 7: 480-488.
- Suthers I. y Rissik D. 2009. *Plankton A guide to their ecology and monitoring for water quality*. CSIRO Publishing. Collingwood, Australia. 273 pp.
- Vanni M., C. Layne; S. Arnot. 1997. *“Top down” Trophic interactions in lakes: effects of fish on nutrient dynamics*. Ecological Society of America 78(1):1-20.
- Walter R., G. Haffner; Heath D. 2009. *Dispersal and population genetic structure of *telmatherina antoniae*, an endemic freshwater Sailfin silverside from Sulawesi, Indonesia*. Journal of Evolutionary Biology 22:314-323.
- Yamamoto, M.N. and A.W. Tagawa. 2000. *Hawaii's native and exotic freshwater animals*. Mutual Publishing, Honolulu, Hawaii. 200 pp.
- Zambrano L.; E. Martínez-Meyer; N. Menezes; A. Townsend Peterson. 2006. *Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American Freshwater systems*. Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 63(9):1903-1910
- Zaret, T y S. Rand. 1971. *Competition in Tropical Stream Fishes: Support for the Competitive Exclusion Principle*. Ecological Society of America Vol.52 (2) :1552-1567.

VII. ANEXOS

Anexo 1. Preparación de solución fijadora de Formalina Bufferada 10% (1L)

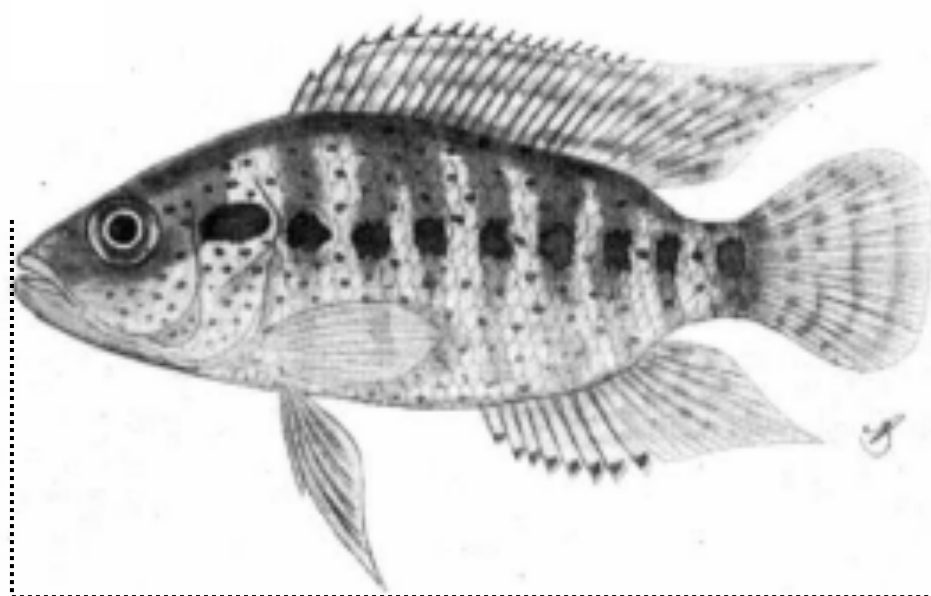
- Mezclar 250 ml de Formaldehído (40%) con 750 ml de Agua destilada.
- Pesar 40 g de Borax y disolver en la solución anterior utilizando una estufa y un agitador magnético, agitar por una hora.
- Medir el pH con papel de pH el cual debe estar entre 8 y 8.5
- Preparar solución unos días antes del uso y guardar en un contenedor forrado de papel aluminio a 4 grados Centígrados.

(Suthers & Rissik 2009)

Anexo 2. Posición de las medidas morfométricas

La siguiente medición morfométricas se tomarán en todos los individuos, LT que representa el largo total, midiéndose éste desde la punta de la boca hasta el extremo posterior de la aleta caudal.

Figura16. Medidas morfométricas a registrar en el estudio



LT

LT.....Largo total⁴

⁴ Se usó largo total para que los datos pudieran ser comparados con las bases de datos de Fishbase y con datos de la literatura que normalmente reportan esta medida para indicar madurez sexual y largo máximo.

Anexo 4. Análisis de contenido estomacal

1. Realizar una incisión en el estómago con tijeras quirúrgicas y remover todo los ítems alimenticios, colocándolos en una caja petri.
2. Colocar todo el contenido estomacal sobre papel tipo toalla para que éste absorba la humedad excesiva y luego pesar todo el contenido estomacal en una caja petri.
3. Examinar el contenido estomacal bajo un estereoscopio y separar los diferentes ítems alimenticios.
4. Cada ítem alimenticio será identificado* al taxón más bajo posible y se realizará un conteo de los individuos presentes en el estómago. Adicionalmente todos los individuos o secciones que formen parte del mismo ítem alimenticio serán pesados con una exactitud de 0.001 g.
5. Al finalizar el procedimiento el contenido estomacal será almacenado en botes de plástico, que variarán en tamaño conforme la cantidad y tamaño del contenido estomacal presente, y se preservarán con formalina buferada a 10%.

(Kalogirou *et al* 2007)

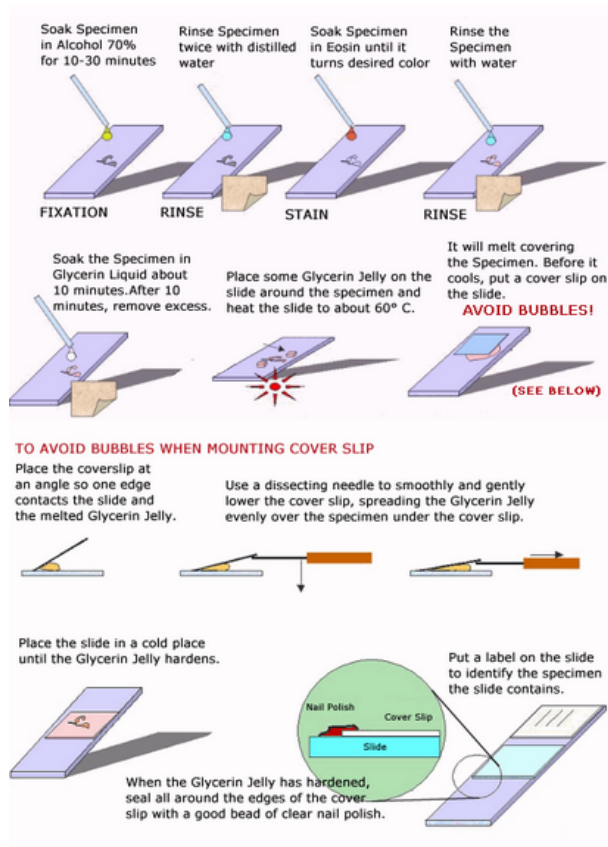
- Los peces fueron identificados a partir de una colección de escamas ver Anexo 17 y de esqueletos Anexo 7 que se elaboraron de todas las especies presentes en el lago; si la presa (Pez) estaban lo suficientemente completas se utilizó la guía “ Freshwater fish of Mexico” de Millers *et al* (2005) . Los macroinvertebrados se identificaron con la guía: “Ecology and Classification of North American of North American Freshwater Invertebrates” por Thorp y Covich (2001). Las Algas se clasificaron con la guía “Freshwater Algae. Identification and Use as Bioindicators” de Bellinger y Sigeo (2010). El Zooplancton se identificó con la guía “Plankton” de Suthers y Rissik (2009).

Anexo 6. Metodología para montaje y tinción de escamas de pez.

Para montar las escamas de un pez es necesaria su tinción previa al montaje.

1. Colocar la escama en una solución con detergente por dos horas para limpiar todos los residuos grasos
2. Lavar la escama tres veces con agua destilada
3. Introducir la escama en una solución de pigmento de Alizarina*
4. Luego de algunos minutos se lava la escama con agua destilada
5. Luego se introduce la escama en líquido de glicerina por 10 min.
6. Luego se remueve el exceso de glicerina
7. Para montar la escama se coloca la escama sobre un portaobjetos, se rodea con gelatina de glicerina y se coloca sobre un horno a 60°C.
8. Cuando la gelatina haya recubierto la escama se deja enfriar y se le coloca un cubreobjetos.

Figura 17. Preparación, deshidratación, tinción y montaje de muestras de escamas



(Cavanihac & Cain-Fryman 2000)

*Preparación de solución de rojo de alzarina

Reactivos

Alizarin Red S.....2 g

Agua destilada100mL

Mezclar los dos reactivos y ajustar el pH a 4.1-4.3 con hidróxido de amonio 10%. El pH es crítico, rehacer la solución si tiene más de un mes de haberse hecho.

A) Solución de Gelatina

- i. Hervir 10 mL de agua destilada en beaker pequeño de 50 mL.
- ii. Agregar 2 gramos de gelatina no saborizada, y mezclar
- iii. Agregar 12 mL de glicerina y mezclar
- iv. Agregar 77 μ L de fenol y mezclar.
- v. Guardar en un recipiente pequeño, rotulado a temperatura ambiente
- vi. Nota: La solución no debe formar burbujas
- vii. Nota: Para evitar la solidificación de la solución, mantener la en un beaker de 50 mL sobre una estufa a 60°C.

B) Solución de Glicerina

- i. Preparar un volumen total de 50 mL
- ii. La solución debe estar compuesta por 1/3 de glicerina, 1/3 de Etanol 70% y 1/3 de agua destilada
- iii. Guarde la solución en un recipiente pequeño bien cerrado para evitar la evaporación.

Anexo 7. Metodología para elaboración de esqueletos

Se elaborara únicamente un esqueleto por especie presente en la Laguna de Güija.

1. Colocar al espécimen preservado en formalina o en hielo en un recipiente con agua hirviendo y agregar jabón líquido.
2. Con una pinza y bisturí fino raspar y retirar los tejidos que no sean huesos.
3. Conforme los huesos se desprendan introducirlos en una bolsa con la etiqueta que los identifica, cubrirlos con Borax y dejarlo así por dos días.
4. Limpiar los huesos de los residuos de bórax, pintar con Tinner y barnizar.
5. Guardar en un contenedor

Anexo 8. Índice de Frecuencia de Ocurrencia

$$FO(\%)=100 \times \frac{\sum n_i}{\sum n}$$

En donde

n_iNúmero de estómagos en los que se encontró el ítem alimenticio i

nNúmero total de estómagos analizados con contenido estomacal

(Hyslop 1980)

Anexo 9. Índice de importancia relativa

$$IRI=(N+W) \times FO$$

$N(\%)$Índice de porcentaje de conteo

$W(\%)$Índice de porcentaje de peso

$FO(\%)$Índice de Frecuencia de ocurrencia

El resultado de este índice se expresa como un porcentaje cuyo valor indica la importancia relativa del ítem alimenticio en el contenido estomacal del pez. Mientras mayor sea este número, mayor es la importancia que tiene el ítem en la dieta.

(Piankas *et al* 1971)

Índice de porcentaje de peso

$$W(\%)=100x \frac{\sum Wi}{\sum W}$$

En donde

Wi.....Peso total del ítem alimenticio i

W.....Peso total del contenido estomacal

El resultado es expresado como el porcentaje que compone el ítem i de la dieta de cada especie.

(Kalogirou *et al* 2007)

Índice de porcentaje de conteo

$$N(\%)= 100x \frac{\sum Ni}{\sum N}$$

En donde

Ni..... Número total de individuos del ítem alimenticio i en el estómago

N.....Número total de presas

El resultado es el porcentaje que compone el ítem alimenticio i de la dieta total de cada especie.

(Kalogirou *et al* 2007)

Anexo 10. Índice de importancia relativa de la presa

$$R_i = P \cdot \frac{(W \cdot X)}{Q}$$

En donde

P..... número de peces con alimento en el tracto digestivo

W..... peso (g) de la categoría de alimento i

X..... Valor calórico (cal/ g peso mojado) de la categoría de alimento i

Q.....Número de categorías alimenticias

Para realizar este índice se utilizarán los valores teóricos por cada familia propuestos en el estudio de Cummins y Wuycheck (1971) y los valores utilizados en el estudio de Lee *et al.* (2001). Para obtener el valor calórico total para cada *ítem* alimenticio se multiplicará el peso mojado total (g) por la densidad calórica.

(Lee *et al.* 2001)

Anexo 11. Método de Costello modificado por Amundsen

$$P_i = \left(\frac{\sum S_i}{\sum S_t} \right) \times 100$$

En donde

P_i..... es la abundancia específica a la presa i

S_i..... contenido estomacal (volumen, peso o número) constituido por la presa i

S_t.....Contenido estomacal total de los depredadores con ítem i en el estómago.

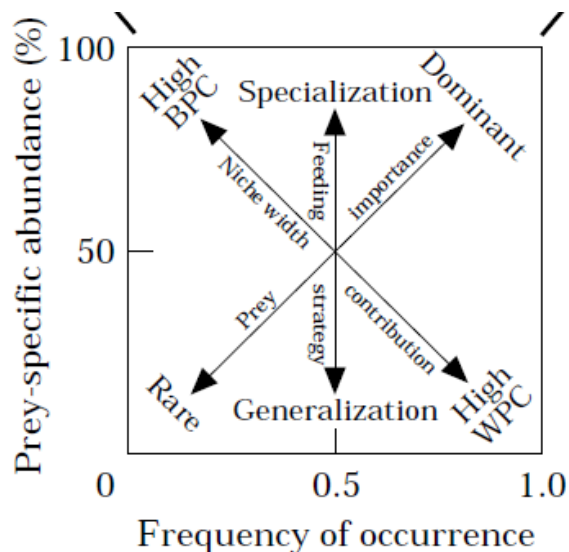
Los datos obtenidos de P_i (eje y) se grafican junto a la FO (en fracción no en porcentaje) (eje x) en una gráfica de dos dimensiones.

Interpretación de la gráfica

El porcentaje de abundancia que incrementa a lo largo de la diagonal desde la esquina inferior izquierda hacia la esquina superior derecha provee información acerca de la importancia de la presa, estando el ítem alimentario más dominante en la esquina superior y los ítems raros o no importantes en la esquina inferior.

El eje vertical representa la estrategia de alimentación de depredador en cuando al nivel de especialización que éste tiene. Los depredadores especializados tendrán una aglomeración en la parte superior de la gráfica, mientras que si los ítems alimenticios se encuentran aglomerados en la parte inferior de la gráfica el depredador tiende a ser generalista. Si los valores graficados se presentan en la esquina superior izquierda del diagrama esto indica la especialización de depredadores individuales mientras que si la aglomeración de datos se encuentra en la esquina superior derecha esto indica especialización de la población de depredadores. Si solamente se encuentra uno o algunos pocos datos en la esquina superior derecha, esto indica que el depredador tiene un nicho bastante específico, mientras que si no se tiene una gran cantidad de datos en la esquina superior derecha, sino que la mayoría está posicionada bajo la diagonal la población del depredador tiene un rango de nicho muy amplio y menos específico. Datos ubicados ya sea en la esquina superior izquierda o en el esquina inferior derecha representan ítems alimenticios que tienen la misma representatividad en la dieta, sin embargo no son indicadores de la estrategia generalizada de alimentación, sino de individuos (ver Figura18). Si los datos se encuentran aglomerados en la esquina superior izquierda, éstos representan dietas representativas e importantes por pocos individuos de la población analizada, por lo que se considera una tendencia individualista (BPC). Si los datos se encuentran aglomerados en la esquina inferior derecha, ésto significa que la mayoría de la población consume estas categorías alimenticias, pero en una abundancia baja, clasificándose así como una tendencia poblacional (WPC).

Figura 18. Gráfica descriptiva del modelo de Costello modificado por Ammundsen.



(Ammundsen *et al.* 2005)

Anexo 12. Índice de traslape de nichos

$$O_{21}=O_{12}=\frac{\sum P_{2i} * P_{1i}}{(\sum (P_{2i})^2 * \sum (P_{1i})^2)^{-0.5}}$$

En donde

O₂₁.....Traslape de dieta en especie 1

O₁₂..... Traslape de dieta en especie 2

P_{2i}.....Frecuencia de uso del ítem i por la especie 2 (número de veces que se encontró este ítem en los estómagos, dividido el total de estómagos)

P_{1i}.....Frecuencia de uso del ítem i por la especie 1

Los resultados de traslape de dieta se expresan de 0-1 siendo 0 no comparten ningún ítem alimenticio, 1 –uso de la presa idéntico

(Pianka 1973; Raborn *et al.* 2004)

Anexo 13. Índice trófico de Pauly y Christiansen (2000)

$$troph = 1 + \sum_{j=1}^G DC_{ij} \times troph_j$$

Donde:

DC_{ij} es la fracción⁵ de la presa (j) en la dieta del consumidor (i)

$Troph_j$ es el nivel trófico de la presa (j)

G..... número de taxones o grupos consumidor por (i)

Los valores resultantes pueden estar entre 2.0 para organismos herbívoros/ detritívoros y 5 para organismos piscívoros/carnívoros

(Pauly y Christensen (2000))

Anexo 14. Índice de diversidad de Shannon (H').

$$H' = - \sum_{i=1}^n (p_i \ln p_i)$$

Donde:

i....tipo de recurso trófico

P_i Proporción de la presa i en la dieta, número de individuos del *iesimo* componente trófico por el total de individuos de la muestra

⁵ Fracción: número de presa/ número total de ítems alimenticios.

N.... Número de presas o recursos trófico

(Begon *et al* 2006)

Anexo 15. Índice de equitatividad de Shannon*

$$J' = H' / H_{\max}$$

Donde:

H_{\max} corresponde al logaritmo natural del número de componentes tróficos por muestra

*Este índice es más sensible al recurso “raro”.

(Begon *et al* 2006)

Anexo 16. Índice de diversidad de Levin (β_i)

Este índice mide la uniformidad de distribución de las presas en la dieta de los peces

$$\beta_i = \left(\frac{1}{n-1}\right) \left(\frac{1}{\sum p_i^2} - 1\right)$$

p_iproporción de la presa i en la dieta

n número de grupos o taxones que conforman las presas

El índice tiene un rango de 0-1, cuando $\beta = 1$ esto significa que la dieta está conformada por un número igual de presas de cada categoría taxonómica y $\beta = 0$ indica que todas las presas pertenecen a una sola categoría taxonómica, presentando así máxima especialización. Este índice fue sugerido por Krebs (1999) como una medida de

comparación inter específica más precisa ya que le asigna mayor importancia a la abundancia del recurso (Krebs 1999).

Anexo 17. Descripción de dieta de especies de peces de laguna de Güija.

Amphilophus macracanthus (Günther 1864)

Familia:Cichlidae

Nombre común: Blackthroat cichlid

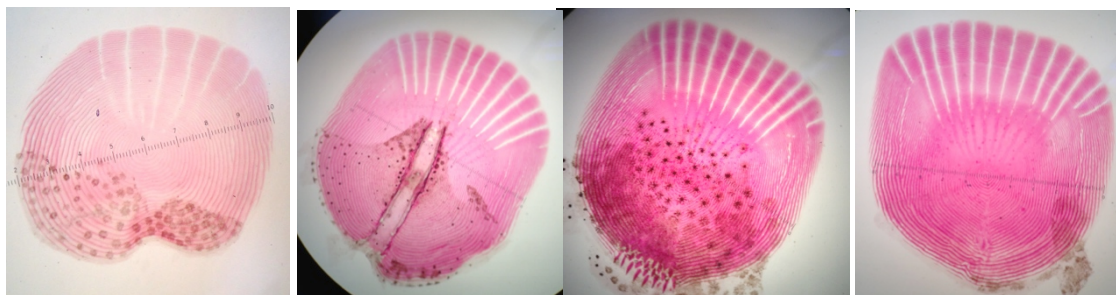
Tipos de escamas:

Este pez presenta una escamas ctenoideas como se observa en las imágenes inferiores. Las imágenes que se presentan a continuación representan escamas tomadas de diferentes partes del cuerpo, siendo la primera escama de la cabeza, la segunda, de la línea lateral y las dos última de diferentes secciones del abdomen. como se observa la escama varía solamente en el área de la cabeza siendo más irregular que en el resto del cuerpo.



Isabel Herrarte 2015

Figura 19. Fotografías de escamas de *A. macracanthus*



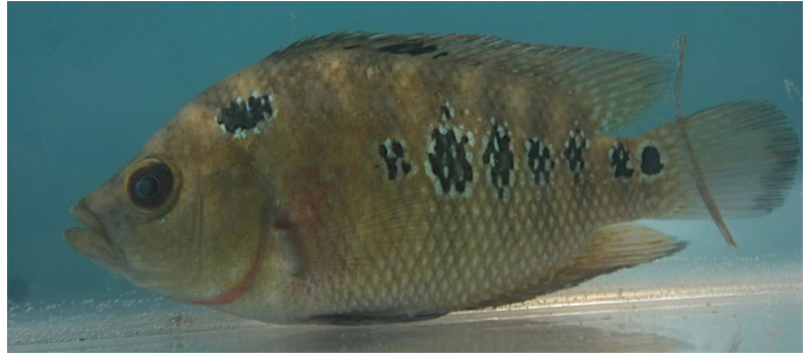
*magnificación de 50x

Isabel Herrarte 2015

Cichlasoma trimaculatum
(Günther 1867)

Familia: Cichlidae

Nombre común: Three spot cichlid

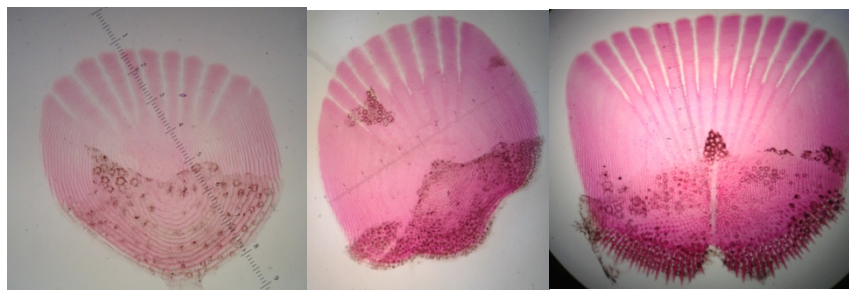


Alejandro Suarez 2013

Tipo de escamas:

Como se observa en las imágenes inferiores esta especie presenta escamas ctenoideas. De izquierda a derecha se observa: escama de la cabeza, del abdomen y de la línea lateral. Se observa que las escamas de cabeza y abdomen presentan una estructura bastante irregular mientras que la escama proveniente de la línea lateral presenta una forma más cuadrada y regular.

Figura 20. Fotografía de escamas de *C. trimaculatum*



*magnificación de 50x

Isabel Herrarte 2015

Oreochromis niloticus

Familia: Cichlidae

Nombre común: tilapia

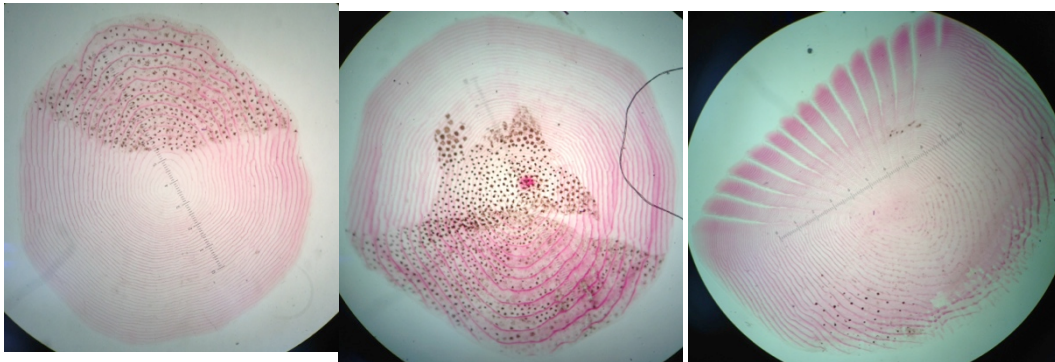


Arnoldo Font 2014

Tipo de escamas:

Las escamas de la tilapia presentan una forma redonde en el área de la cabeza (primeras dos escamas) presentando un tipo de escama cicloideo en estas zonas, mientras que en la zona abdominal esta especie presenta escamas ctenoideas, con mayor anchura que altura.

Figura 21. Fotografía de escamas de *O. niloticus*



*magnificación de 50x

Isabel Herrarte 2015

Parachromis dovii (Günther 1864)

Familia: Cichlidae

Nombre común: Guapote pardo

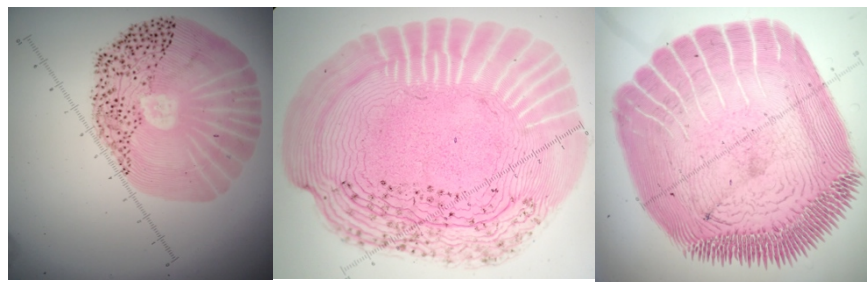


Alejandro Suarez 2013

Tipo de escamas:

Las escamas del guapote pardo presentan variaciones conforme su distribución corporal. Mientras más atrás sea su ubicación más cuadrada es su forma, mientras que las que se ubican en las zonas cercanas a la cabeza presentan una forma más redonde con los ctenios menos marcados.

Figura 22. Fotografía de escamas de *P. dovii*



*magnificación de 50x

Isabel Herrarte 2015

Archocentrus nigrofasciatus
(Günther 1862)

Familia: Cichlidae

Nombre común: Burra, Circa

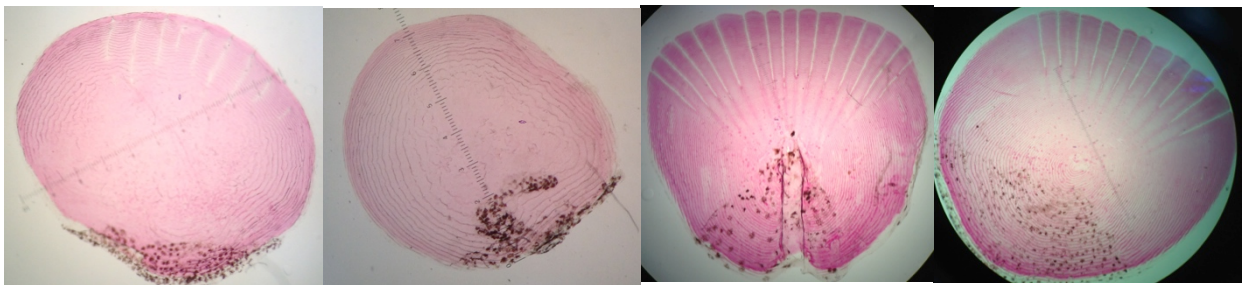


A. Suarez 2013

Tipo de escamas:

Las escamas de *A. nigrofasciatus* presentan una forma generalizada redonde sin embargo se observa que los cteni son menos profundos y marcados en la zona anterior del pez, mientras que en la zona posterior del pez se observa que los cteni están más marcados, y la escama tiende a ser un poco más cuadrada.

Figura 23. Fotografía de escamas de *A. nigrofasciatus*



*magnificación de 50x

Isabel Herrarte 2015

***Astyanax aeneus* (Günther 1860)**

Familia: Characidae

Nombre común: pepesca

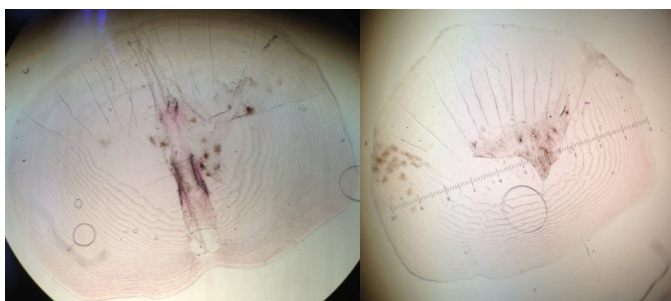


A. Suarez 2013

Tipo de escamas:

Las escamas de la pepesca presentan características distintas a las demás especies en cuanto a la afinidad por el colorante que se utilizó en este estudio. Como se observa en la imagen inferior estas escamas casi no presentaron tinción, al ser sometidas a igual o mayor tiempo que todas las demás. A pesar de la pobre tinción que se presenta en estas escamas se puede observar que se trata de escamas ctenoideas, con una forma atriangulada y los cteni bastante irregulares. Esta escama se puede utilizar para la identificación de restos de esta especie en contenidos estomacales, siendo esta y los dientes pentacúpidos las mejores características para identificar a esta especie.

Figura 24. Fotografía de escamas de *A. aeneus*



*magnificación de 50x

Isabel Herrarte 2015

***Roeboides bouchellei* (Hildebrand 1925)**

Familia: Characidae

Nombre común: Alma seca



I. Herrarte 2015

Tipo de escamas:

Esta especie presenta unas escamas cicloideas diminutas de aproximadamente 2 mm por lo que es muy difícil observarlas en contenidos estomacales. Estas escamas no parecen presentar diferencias en cuanto a su posición por lo que solamente se incluirá una foto mostrando un ejemplo de estas escamas.

Figura 25. Fotografía de escamas de *R. bouchellei*



*magnificación de 100x

Isabel Herrarte 2015

***Atherinella argentea* (Chernoff 1986)**

Familia: Atherinidae

Nombre común: Ejote

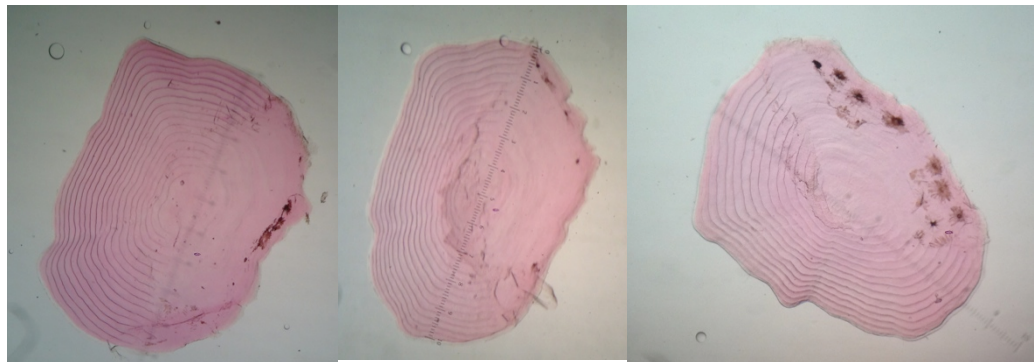
Tipo de escamas:



I. Herrarte 2015

A. argentea presenta escamas cicloideas que no presentan un cambio de morfología conforme su ubicación en el cuerpo del pez. Se observa que son escamas ovaladas de tamaño intermedio que tampoco presentan mucha afinidad por el colorante utilizado.

Figura 26. Fotografía de escamas de *A. argentea*



*magnificación de 50x

Isabel Herrarte 2015

***Rhambdia guatemalensis* (Günther, 1864)**

Familia: Heptapteridae

Nombre común: Julin

Tipo de escamas: no tiene escamas



A. Suarez 2013

***Cathorops steindachneri* (Gilbert & Starks, 1904)**

Familia: Ariidae

Nombre común: Quisque

Tipo de escamas: no tiene escamas



I. Herrarte 2015

***Poecilia gilli* (Kner 1863)**

Familia: Poeciliidae

Nombre común: Pupo

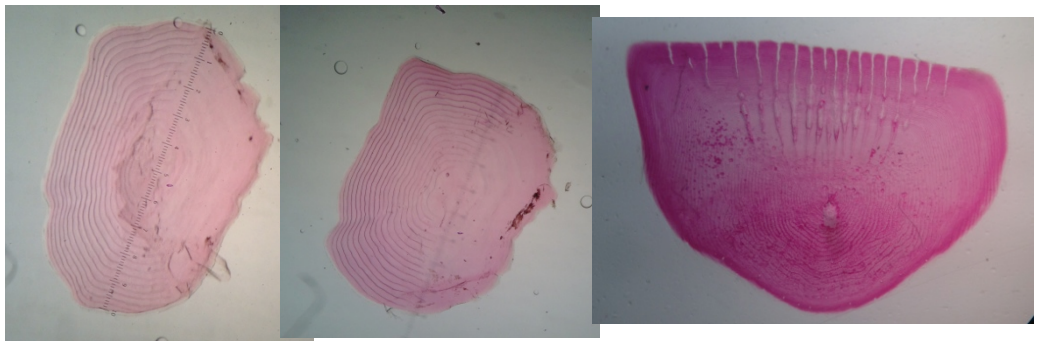
Tipo de escamas:



A. Suarez 2015

El pupo presenta escamas ctenoideas que son de tamaño grande relativamente a su tamaño. Se observa que esta especie si presenta diferencias en tamaño y forma dependiendo de la ubicación de las escamas. Las escamas de la cabeza (primeras dos imágenes) son escamas cicloideas con una forma ovalada, mientras que el resto de las escamas del cuerpo presentan una forma triangular invertida y son ctenoideas.

Figura 27. Fotografías de escamas de *P. gilli*



*magnificación de 50x

Isabel Herrarte 2015

***Poeciliopsis pleurospilus* (Heckel 1848)**

Familia: Poeciliidae

Nombre común: Pupo

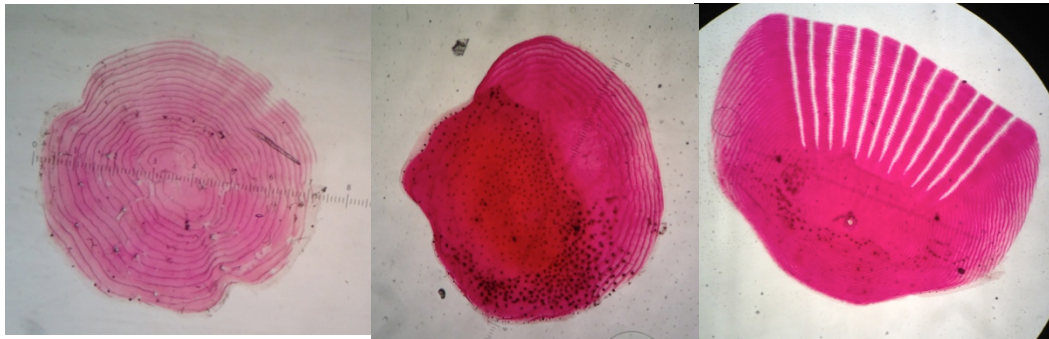


I. Herrarte 2015

Tipo de escamas:

Las escamas de *P. pleurospilus* presentan dimorfismo en cuanto a su ubicación. Las escamas presentes en la parte anterior del pez son cicloideas y redondas y mientras más posterior sea su ubicación más ctenoideas y triangulares se vuelven las escamas. Justo en la imagen del medio se puede notar la diferenciación entre los dos tipos de escamas (anterior/posterior).

Figura 28. Fotografía de escamas de *P. pleurospilus*



*magnificación de 50x

Isabel Herrarte 2015

IX GLOSARIO

1. **Hibridización:** Procedimiento de reproducción sexual mediante cruzamiento de individuos genéticamente impares, en contraposición con intracruzamiento, donde los individuos que se unen son genéticamente análogos (Neira & Mata 1973).
2. **Gremio:** Grupos de especies ó individuos que demandan niveles similares de algún recurso o que realizan funciones ecológicas similares (Guariguata & Kattan 2002).
3. **Detrito:** Materia orgánica muerta.
4. **Nivel Trófico:** Clasificación funcional de los organismos de un ecosistema según las relaciones alimentarias, empezando por los autótrofos de primer nivel, y pasando por los distintos niveles de herbívoros y carnívoros (Smith & Smith 2001).
5. **Red trófica:** Estructura entrelazada formada por una serie de cadenas tróficas entrelazadas (Smith & Smith 2001).
6. **Cadena herbívora:** Cadena trófica basada en material vegetal vivo o producción neta primaria (Smith & Smith 2001).
7. **Cadena detritívora:** Cadena trófica basada en materia orgánica muerta (Smith & Smith 2001).
8. **Key stone species:** En español significa una especie clave, siendo una especie que tiene un efecto desproporcionalmente grande sobre el ambiente relativa a su abundancia, teniendo un papel importante en la estructuración de una comunidad ecológica (Paine 1995).
9. **Segregación de nicho:** Uso diferente de diferentes organismos o poblaciones de un recurso limitado (Navarro *et al.* 2013).

10. **Exclusión competitiva:** Una especie excluye a la otra especie que compite por el mismo recurso (Smith & Smith 2001).
11. **Alóctonas:** Materiales que se han incorporado a un ecosistema desde el exterior del mismo (Lopez 2000).
12. **CONAP:** Acrónimo para “ Consejo Nacional de Áreas Protegidas”.