



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

ECOLOGÍA TRÓFICA DE *Cyprinus carpio* Y SU
RELACIÓN CON LA ESTRUCTURA COMUNITARIA
DE PECES DEL LAGO DE PÁTZCUARO,
MICHOACÁN

TESIS

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación Ecología)

Presenta

Juan Pablo Ramírez Herrejón

La Paz, Baja California Sur, Junio de 2013

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 12:00 horas del día 3 del Mes de Junio del 2013, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

Ecología trófica de *Cyprinus carpio* y su relación con la estructura y función de la comunidad de peces del Lago de Pátzcuaro, Michoacán.

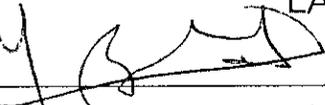
Presentada por el alumno:

Juan Pablo Ramírez Herrejón

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN Ecología

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA



DR. EDUARDO F. BALART PÁEZ
CO-DIRECTOR DE TESIS



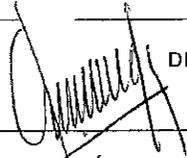
DR. JAVIER CARAVEO PATIÑO
CO-DIRECTOR DE TESIS



DR. NORMAN MERCADO SILVA
CO-TUTOR



DR. RODRIGO MONCAYO ESTRADA
CO-TUTOR



DR. JUAN GABRIEL DÍAZ URIBE
CO-TUTOR



DRA. ELISA SERVIERE ZARAGOZA,
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

Comité tutorial

Dr. Eduardo F. Balart Páez (CIBNOR), Co-Director de Tesis

Dr. Javier Caraveo Patiño (CIBNOR), Co-Director de Tesis

Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe (CRIP-La Paz), Cotutor

Dr. Rodrigo Moncayo Estrada (CIIDIR-Michoacán), Cotutor

Dr. Norman Mercado Silva (CUC-Sur-UDG), Cotutor

Comité revisor de tesis

Dr. Eduardo F. Balart Páez

Dr. Javier Caraveo Patiño

Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe

Dr. Rodrigo Moncayo Estrada

Dr. Norman Mercado Silva

Jurado del examen de grado

Dr. Eduardo F. Balart Páez

Dr. Javier Caraveo Patiño

Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe

Dr. Rodrigo Moncayo Estrada

Dr. Norman Mercado Silva

Dr. María del Carmen Blázquez Moreno (CIBNOR), Suplente

Dr. Juan Antonio De Anda Montañez (CIBNOR), Suplente

RESUMEN

La carpa común, *Cyprinus carpio* Linnaeus ha sido ampliamente introducida a partir de Eurasia en la mayoría de los ecosistemas dulceacuícolas del mundo. La carpa posee características que la hacen exitosa como especie invasiva. La introducción de la carpa ha sido relacionada con alteraciones físicas (resuspensión del sedimento) y ecológicas de los ecosistemas dulceacuícolas, pudiendo modificar hábitats enteros, lo que puede conducir a la pérdida de biodiversidad local (nativa). Se hipotetiza que el efecto de la carpa sobre las comunidades nativas puede ser directo (competencia) o indirecto causando alteraciones en cascada en las redes tróficas. Sin embargo la mayoría de los estudios al respecto se basan en experimentos en jaulas, estanques, o experimentos de mesocosmo y muy pocos en ambientes naturales. Un modelo adecuado para el estudio de la influencia de la carpa sobre la estructura de la comunidad de peces y su ecología trófica es el Lago de Patzcuaro, Michoacán, un sistema somero donde la carpa fue introducida en 1974. Para ello se analizó la estructura de la comunidad de peces (densidad, biomasa, diversidad) y la ecología trófica de *C. carpio* y de la ictiofauna local (análisis de contenido estomacal e isótopos estables) en seis sitios con variación en las características del hábitat en el Lago de Pátzcuaro. Los peces fueron capturados con dos redes tipo chinchorro durante las temporadas de lluvias y estiaje. Se estimaron las relaciones entre las distintas especies de peces y la carpa y las interacciones multivariadas entre la densidad y biomasa de los peces con las características del hábitat. Considerando la biomasa, la carpa fue dominante en tres sitios (durante el estiaje) y cuatro (durante las lluvias), y su contribución a la comunidad fue >50% en dos sitios durante el estiaje y <40% durante las lluvias. En términos de densidad la carpa no fue dominante y su contribución fue mínima (<5%) en ambas temporadas y en todos los sitios. Adicionalmente, la densidad y biomasa de la carpa no se relacionó negativamente con la densidad y biomasa de las especies nativas, aun cuando la densidad y biomasa de la carpa si se correlacionó positivamente con los niveles de turbidez del agua. El análisis de un total de 1744 tractos digestivos permitió estimar la contribución (% IRI) de los componentes de la dieta y el índice de omnivoría. El gremio trófico, la posición trófica, la amplitud de dieta y el traslape de dieta fueron determinados para cada taxón. La firma isotópica de nitrógeno a partir del análisis de tejidos de músculo dorsal y de raíces de lirio dio otra estimación del nivel trófico de los miembros de la comunidad. *C. carpio* fue determinado como omnívoro y se comportó como especialista alimentándose primariamente de detritus y restos vegetales (>60% de la dieta), los elementos más comunes del fondo del lago. La dieta de la carpa se traslapó con la dieta de los peces nativos e introducidos del lago, y sus interacciones fueron mayores en los sitios más someros y turbios, con detritus vegetal en el fondo y macrófitas flotantes cubriendo la superficie. Sin embargo, la carpa no fue capturada en los sitios profundos del lago, con rocas en el fondo y sin cobertura vegetal en la superficie. Estos resultados sugieren que el efecto de la carpa sobre la estructura de la comunidad de peces en el Lago de Pátzcuaro es altamente dependiente de las características del hábitat, y que este efecto debiera ser evaluado considerando otros impactos sinérgicos causados por el hombre.

Palabras clave: Especie introducida, lagos someros, estructura de la comunidad de peces, ecología trófica, características del hábitat, análisis de isótopos estables.

ABSTRACT

The introduction of common carp *Cyprinus carpio* has been related to ecological alterations on freshwater ecosystems through its vigorous benthic foraging. Carp can modify entire habitats which can lead to a loss of local (native) biodiversity. The effect of common carp on native communities can be indirect, causing alterations on trophic webs. *Cyprinus carpio* has been widely introduced for farming and commercial fishing purposes. This species inhabits in the most freshwater systems of Mexico. Common carp was introduced in 1974 in Lago de Pátzcuaro and its role on structure of fish assemblages and its feeding interactions with fish community have not been studied. We compared fish density and biomass, the structure of fish assemblages, the feeding ecology of *C. carpio* and its trophic interrelationships with fish fauna from six sites with different habitat characteristics en el Lago de Pátzcuaro. Fish was captured with two seines; our analyses were based on wet and dry season among site comparisons of water and habitat characteristics; the comparison of fish density, diversity, evenness and biomass data among sites; the study of relationships between individual (non-carp) species and carp; and the study of multivariate interactions between fish abundance and habitat characteristics. We analyzed a total of 1744 guts including all fish taxa. The contribution of food items were quantified using frequency of occurrence and area percentage. The diet was compared between fish sizes and sites. The importance of each item was determined by the index of relative importance and the omnivory index was used to assess the feeding behavior. For all fish taxa, we determined the trophic guild and the trophic position using the TrophLab Program and stable isotope analysis. Diet breadth was calculated by standardized Levins' Index and diet overlap by the index of Horn. Dorsal muscle and water hyacinth tissues were obtained for nitrogen isotope signature analysis. From a biomass perspective, carp was dominant in three (dry season) and four (wet season) of six sites and its contribution to the fish community was >50% at two sites during the dry season and <40% during the wet season. In terms of density, carp was not a dominant species and its contribution was negligible (<5%) in all seasons and sites. Further, carp density and biomass were not negatively related to native species density and biomass, even when carp density and biomass were positively correlated to water turbidity levels. We found that *C. carpio* is omnivorous and behave mostly as specialist because the bottom of the Lake is generally composed by detritus and vegetation debris, which contribute >60% of its diet. Carp dominated fish assemblages and overlapped its diet with native and introduced fish and their interactions were higher at in the shallowest sites with the highest water turbidity, plant detritus at the bottom and floating macrophytes covering the lake surface, but were not captured in the deepest site with rocky bottom and uncovered water surface. These results suggest that the effect of carp on Lago de Pátzcuaro and its fish assemblages is highly dependent on habitat characteristics, and that this influence should be evaluated with consideration to other synergistic impacts to which the lake is subject.

Key words: Shallow lakes, habitat characteristics, structure of fish assemblages, trophic ecology, gut content analysis, stable isotope analysis

DEDICATORIA

A mi Dios que me permitió experimentar esta vida con amor y entendimiento y porque siempre se hizo presente durante esta extraordinaria aventura.

Con todo mi ser para Erika, Ariadna, Marissa por compartir su vida conmigo.

A mis superhéroes María Martha y Juan José a su perfección, a su transformación, a su trascendencia, a su felicidad...

Juan Pablo

“Hoy es un nuevo día y tienes la oportunidad de hacer otro intento...”

Anónimo

AGRADECIMIENTOS

Al Programa de estudios de posgrado del CIBNOR por apoyar mi formación académica y por otorgarme la infraestructura necesaria. Agradezco al CONACyT por la beca otorgada para conseguir mi formación doctoral (CONACYT 337465/229677).

A la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y a la Coordinación de la Investigación Científica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo por el financiamiento otorgado.

Al Dr. Javier Caraveo Patiño porque sin conocerme se arriesgó a colaborar conmigo y a cultivar nuestra amistad y aun cuando perdimos una batalla me motivo a seguir adelante. Yo no creía que algún día pudiera estudiar un doctorado en una institución tan prestigiada como el CIBNOR, pero el doc Javier siempre lo creyó posible.

Al Dr. Norman Mercado Silva porque ha sido uno de mis principales maestros durante mi formación como investigador y en los momentos de tensión me regaló su tiempo sin esperar nada a cambio. Y sin querer queriendo el destino nos hizo amigos.

Al Dr. Rodrigo Moncayo Estrada por su amistad, su confianza, por su extrema generosidad y su ejemplo de vida, mostrándome que el hacer ciencia con una familia unida tiene mucho sentido.

Al Dr. Eduardo F. Balart por que confió en mí y me abrió las puertas de su cubículo y de su casa. Gracias por compartir su experiencia conmigo.

Al Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe por su disposición y su ayuda.

A la Dra. Martina Medina Nava y al Dr. Omar Domínguez Domínguez por creer en mí y al Dr. Fernando Walter Bernal Brooks por compartirme su experiencia.

Al M. en C. Ira Fogel del CIBNOR por su apoyo en la edición en inglés de los manuscritos derivados de este estudio. A la Dra. Noemí Bocanegra Castillo del Laboratorio de Necton y

Ecología de Arrecifes, a la M. en C. Lucía Campos Dávila del Laboratorio de Ictiología y al Biol. Christian Silva Bejarano del Laboratorio de Ecología Vegetal, los tres del CIBNOR por su apoyo técnico en este estudio.

Al equipo de trabajo y grupo de amigos, antes estudiantes y ahora profesionistas que me acompañaron en el proceso y que me permitieron a prender de ellos: Adriana Torres Téllez, Berenice Elena Vital Rodríguez, Lisette Suhying Castañeda Sam, Luis Alberto García Camacho, Valentín Mar Silva.

Al personal del Laboratorio de Biología Acuática “Javier Alvarado Díaz” de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo y a todos los colegas y voluntarios que nos ayudaron con el trabajo de campo, Eliot Camacho Morales, Pedro de Jesús Martínez Morales, Adán Fernando Mar Silva, Gabriel Maldonado Rocha, Carlos Alberto Emanuel García Madrigal, Eugenio Arroyo Reséndiz, Claudia Esmeralda Hernández Pacheco, Zinthia López Vázquez, Arcadio Antonio Muñoz Gaytán, Virginia Atilano García, Hugo Oropeza Flores, Ivone Martínez Sánchez, Rubén Hernández Morales, Nestor Irepani Dimas Mora.

A Guillermo Chávez Guzmán por su amistad incondicional y por su generosidad. Su apoyo logístico fue clave para el desarrollo del proyecto.

A mi hermano y amigo Eduardo Palomino que me apoyo en los momentos emocionalmente complicados.

A mi esposa Erika por aventurarse conmigo, a mis hijas por su ejemplo de constancia y alegría y a mis papas, María Martha y Juan José que lo han dado “TODO” por mí y por mi familia, a ellos el honor y la gloria por siempre.

Seguramente olvido muchas personas, compañeros y amigos que estuvieron conmigo en el proceso, a todas ellas y todos ellos, les agradezco y les pido me disculpen este hecho, espero que comprendan la presión por terminar a tiempo.

CONTENIDO

Resumen en español.....	i
Resumen en inglés.....	ii
Dedicatoria.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Contenido.....	v
Lista de Figuras.....	vi
Lista de Tablas.....	vii
1. INTRODUCCIÓN	2
2. ANTECEDENTES	6
3. JUSTIFICACIÓN	12
4. OBJETIVOS	14
5. HIPÓTESIS	15
6. MATERIALES Y MÉTODOS	16
6.1. ÁREA DE ESTUDIO	16
6.2. CARACTERIZACIÓN DEL HABITAT Y MUESTREO DE PECES	18
6.3. PROCESAMIENTO DE LOS PECES CAPTURADOS	19
6.4. ANÁLISIS DE COMUNIDAD	20
6.5. ANÁLISIS TRÓFICO	22
7. RESULTADOS	26
7.1. CARACTERIZACIÓN DEL HÁBITAT	26
7.2. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE PECES	27
7.3. INTERACCIONES TRÓFICAS	37
7.3.1. GREMIO TRÓFICO	37
7.3.2. AMPLITUD DE DIETA	43
7.3.3. POSICIÓN TRÓFICA	48
7.3.4. VALORES DE $\delta^{15}\text{N}$ Y POSICIÓN TRÓFICA ENTRE SITIOS	48
7.3.5. TRASLAPE DE DIETA	53
8. DISCUSIÓN	55
8.1. ANÁLISIS COMUNITARIO	55
8.2. ANÁLISIS TRÓFICO	59
8.3. CONSIDERACIONES DE MANEJO	62
9. CONCLUSIONES	65
10. LITERATURA CITADA	66
11. ANEXOS	78

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Localización geográfica del Lago de Pátzcuaro (Región central de México) y los sitios de estudio. Las zonas limnológicas definidas por Alcocer y Bernal-Brooks (2002) están separadas por líneas puntuadas que cruzan el área del lago. 1. San Jerónimo (<i>SAJ</i>) (19°40'40.4"N, 101°36'16.9"W); 2. Isla Pacanda (<i>PAC</i>) (19°36'38.1"N, 101°39'2.7"W); 3. Ucasanastacua (<i>UCA</i>) (19°35'51.7"N, 101°37'58.5"W); 4. Napízaro (<i>NAP</i>) (19°35'20.8"N, 101°40'12.7"W); 5. Ihuatzio (<i>IHU</i>) (19°35'35.1"N, 101°40'45.2"W); 6. Embarcadero (<i>EMB</i>) (19°33'0.6"N, 101°37'30.7"W). Los rectángulos negros muestran una aproximación de las áreas de colecta en cada sitio de estudio (500m x 100m, aproximadamente)...	17
2	Diagrama de ordenación del análisis de redundancias basado en distancias (db-RDA) basado en la densidad (a) y biomasa (b) de las especies de peces y parámetros del hábitat (flechas grises) por sitio en el Lago de Pátzcuaro. Las especies de peces se indican con triángulos negros. Los sitios se indican con círculos grises. Los ejes principales se indican con flechas negras. Acrónimos: (<i>cc</i>) <i>Cyprinus carpio</i> ; (<i>ch</i>) <i>Chirostoma</i> spp.; (<i>ga</i>) <i>Goodea atrippinis</i> ; (<i>pi</i>) <i>Poeciliopsis infans</i> ; (<i>ox</i>) <i>Oreochromis</i> spp.; (<i>tra</i>) transparencia; (<i>std</i>) sólidos totales disueltos; (<i>prof</i>) profundidad; (<i>dv</i>) detritus vegetal; (<i>mf</i>) macrófitas flotantes; (<i>tur</i>) turbidez; (<i>sw</i>) San Jerónimo durante las lluvias; (<i>pw</i>) Isla Pacanda durante las lluvias; (<i>uw</i>) Ucasanastacua durante las lluvias; (<i>nw</i>) Napízaro durante las lluvias; (<i>hw</i>) Ihuatzio durante las lluvias; (<i>ew</i>) Embarcadero durante las lluvias; (<i>sd</i>) San Jerónimo durante el estiaje; (<i>pd</i>) Isla Pacanda durante el estiaje; (<i>ud</i>) Ucasanastacua durante el estiaje; (<i>nd</i>) Napízaro durante el estiaje; (<i>hd</i>) Ihuatzio durante el estiaje; (<i>ed</i>) Embarcadero durante el estiaje.....	34
3	Número de individuos de los tres grupos de tallas de <i>C. carpio</i> en cinco sitios de estudio del Lago de Pátzcuaro, durante las temporadas de lluvias y estiaje. Las columnas muestran la media \pm la desviación estándar. Los datos en Isla Pacanda no se muestra en la figura porque <i>C. carpio</i> no fue colectada en este sitio.....	38
4	Diversidad (H') y equidad (J') de peces en cada sitio de estudio en el Lago de Pátzcuaro. El cálculo basado en la densidad de peces se presenta para la temporada de lluvias (I) y de estiaje (II). El cálculo basado en la biomasa de peces se presenta para la temporada de lluvias (III) y de estiaje (IV). Las columnas muestran la media \pm la desviación estándar. Superíndices <i>a</i> , <i>b</i> , <i>c</i> refieren a las diferencias en la variación de los datos entre sitios (diferencia honestamente significativa de Tukey-Kramer [HSD] prueba post hoc, $P < 0.05$). <i>SAJ</i> = San Jerónimo. <i>PAC</i> = Isla Pacanda. <i>UCA</i> = Ucasanastacua. <i>NAP</i> = Napízaro. <i>IHU</i> = Ihuatzio. <i>EMB</i> = Embarcadero.....	39

LISTA DE TABLAS

Tabla	Página
I Parámetros del hábitat para cada sitio de estudio durante las temporadas de lluvias y estiaje en el Lago de Pátzcuaro. Los datos muestran la media \pm la desviación estándar. Superíndices <i>a</i> , <i>b</i> , <i>c</i> refieren a las diferencias en la variación de los datos entre sitios (diferencia honestamente significativa de Tukey-Kramer [HSD] prueba post hoc, $P < 0.05$).....	30
II Densidad ($\text{ind} \cdot \text{m}^{-2}$) y biomasa ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$) de las especies de peces en cada sitio de colecta durante las temporadas de lluvias y estiaje en el Lago de Pátzcuaro. Los datos muestran la media \pm la desviación estándar. Superíndices <i>a</i> , <i>b</i> , <i>c</i> refieren a las diferencias en la variación de los datos entre sitios (diferencia honestamente significativa de Tukey-Kramer [HSD] prueba post hoc, $P < 0.05$).....	31
III Correlaciones entre las variables del hábitat y los ejes de ordenación (densidad y biomasa de las especies de peces en todos los sitios de estudio en el Lago de Pátzcuaro). Correlaciones Especies-Hábitat (CEH); porcentaje acumulado de varianza de los datos de las especies (PAVDE); porcentaje acumulado de la variancia de la relación especies-hábitat PAVRE).....	33
IV Especies distintivas en cada sitio reveladas por el análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) basado en la densidad y biomasa de los peces, durante las temporadas de lluvias y estiaje en el Lago de Pátzcuaro. Promedio de abundancia (Abu); Promedio de similitud (Sim); Porcentaje de contribución (Con); Porcentaje acumulado (Cum). <i>Algansea lacustris</i> , <i>Allophorus robustus</i> , <i>Goodea atripinnis</i> y <i>M. salmoides</i> no se incluyen porque estas especies contribuyeron con $< 5\%$ a la densidad y biomasa de la comunidad de peces en todos los sitios durante las temporadas de lluvias y estiaje.....	36
V Área (mm^2) de cada uno de los componentes de la dieta con valores distintos entre tallas de <i>C. carpio</i> ($N=301$) en el Lago de Pátzcuaro. Los datos muestran la media \pm la desviación estándar. Superíndices <i>a</i> , <i>b</i> , <i>c</i> refieren a las diferencias en la variación de los datos entre sitios (diferencia honestamente significativa de Tukey-Kramer [HSD] prueba post hoc, $P < 0.05$).....	40
VI Índice de importancia relativa (<i>IIR%</i>) para cada componente de la dieta de las especies de peces incluidas en el estudio en cuatro sitios <i>SAJ</i> , <i>PAC</i> , <i>UCA</i> , <i>NAP</i> durante las temporadas de lluvias y estiaje* en el Lago de Pátzcuaro.....	44
VII Índice de importancia relativa (<i>IIR%</i>) para cada componente de la dieta de las especies de peces incluidas en el estudio en dos sitios <i>IHU</i> y <i>EMB</i> durante las temporadas de lluvias y estiaje* en el Lago de Pátzcuaro.....	45
VIII Índice de omnivoría para las especies de peces en todos los sitios de estudio durante las temporadas de lluvias y estiaje en el Lago de Pátzcuaro.....	46

IX	Amplitud de dieta de cada una de las especies de peces durante las temporadas de lluvias y estiaje en el Lago de Pátzcuaro.....	47
X	Posición trófica de cada una de las especies de peces con base en el <i>IIR</i> durante las temporadas de lluvias y estiaje en el Lago de Pátzcuaro. Los datos muestran la media \pm la desviación estándar.....	50
XI	Posición trófica de cada una de las especies de peces con base en $\delta^{15}N$ durante las temporadas de lluvias y estiaje en el Lago de Pátzcuaro. Los datos muestran la media \pm la desviación estándar. Superíndices <i>a</i> , <i>b</i> refieren a las diferencias en la variación de los datos entre sitios (diferencia honestamente significativa de Tukey-Kramer [HSD] prueba post hoc, $P < 0.05$).....	51
XII	Firma isotópica de $\delta^{15}N$ para cada una de las especies de peces durante las temporadas de lluvias y estiaje en el Lago de Pátzcuaro. Los datos muestran la media \pm la desviación estándar. Superíndices <i>a</i> , <i>b</i> refieren a las diferencias en la variación de los datos entre sitios (diferencia honestamente significativa de Tukey-Kramer [HSD] prueba post hoc, $P < 0.05$).....	52
XIII	Traslape de dieta entre las especies de peces durante las temporadas de lluvias y estiaje* en el Lago de Pátzcuaro. No se presentan datos de la Isla Pacanda (<i>PAC</i>) porque en ese sitio el análisis trófico se realizó únicamente para <i>Chirostoma</i> spp.....	54

1. INTRODUCCIÓN

La introducción de especies fuera de su área de distribución natural es uno de los impactos humanos más importantes en los ecosistemas acuáticos (Koehn, 2004). La carpa común, *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 (Pisces: Cypriniformes) es probablemente una de las primeras especies acuáticas dispersadas por el hombre (Billard, 1999). Esta especie euroasiática actualmente se encuentra distribuida en todos los ambientes dulceacuícolas de prácticamente todos los continentes incluyendo Australia, África, Norte y Sur América. La carpa puede habitar sistemas lénticos someros con alta turbidez del agua, poca transparencia y bajos niveles de oxígeno disuelto donde los peces nativos usualmente se ven afectados (Zambrano *et al.*, 1999; Zambrano *et al.*, 2001; Koehn, 2004).

Cyprinus carpio es un pez omnívoro de crecimiento rápido que se alimenta de insectos, gusanos, moluscos, zooplancton, macrófitas acuáticas, restos vegetales, algas y detritus (Summerfelt *et al.*, 1970; Eder y Carlson, 1977; Crivelli, 1981; Powles *et al.*, 1983; Chapman y Fernando, 1994; Elías-Fernández y Navarrete-Salgado, 1998; Navarrete-Salgado *et al.*, 2000; Coulatti y Remes-Lenicov, 2001; Coto *et al.*, 2002; Huipe-Ramos y Bernal-Brooks, 2009). La diversidad de su dieta le confiere la capacidad de resistir cambios en las redes tróficas y habitar en una amplia variedad de hábitats (Koehn, 2004; Wolfe *et al.*, 2009; Weber y Brown, 2011).

De acuerdo con Zambrano *et al.* (1999; 2006) y Miller y Crowl (2006) la carpa es la causa de muchas alteraciones en los ecosistemas dulceacuícolas. El incremento en la re-suspensión del sedimento, destrucción del hábitat, pérdida de la cobertura de macrófitas acuáticas, disminución de la transparencia y el incremento de la turbidez del agua puede ser el resultado de la alimentación béntica de la carpa (Vitousek *et al.*, 1996; Zambrano *et al.*, 2001; Leung *et al.*, 2002; Scheffer *et al.*, 2003; Ozbay, 2008). La carpa puede modificar severamente el hábitat, conduciéndolo a la pérdida de biodiversidad local nativa (Britton *et al.*, 2010) así como causar alteraciones en las redes tróficas (Khan, 2003). Numerosos estudios sugieren que los impactos de *C. carpio* sobre las comunidades de peces nativos, su hábitat y las redes tróficas son indirectos (Zambrano *et al.*, 2000; Wolfe *et al.*, 2009; Weber y Brown, 2011), denso dependientes, y

generalmente localizados en las zonas litorales de los sistemas lénticos (Miller y Crowl, 2006).

La introducción de *C. carpio* en embalses y Lagos de México ha sido ampliamente documentado porque esta especie es una de las más importantes y de interés para la acuicultura (Zambrano *et al.*, 1999; Zambrano y Macías-García, 2000; Hinojosa-Garro y Zambrano, 2004). La carpa se introdujo para incrementar la ingesta de proteína animal en las comunidades rurales por medio de un programa nacional para fortalecer la acuicultura rural y las pesquerías continentales durante la década de 1930's (Zambrano y Macías-García, 2000). Actualmente, la carpa habita en la mayoría (>80%) de los ecosistemas dulceacuícolas naturales en México, incluyendo el Lago de Chapala, el Lago de Cuitzeo y el Lago de Xochimilco, algunos de los cuales albergan especies de peces endémicas (Zambrano y Macías-García, 2000; Diario Oficial de la Federación, 2010).

Cyprinus carpio fue introducida en el Lago de Pátzcuaro en 1974 y se dispersó en todo el Lago después de la liberación accidental de peces confinados en estanques para la acuicultura (Rosas, 1976). El Lago de Pátzcuaro puede ser un modelo adecuado para evaluar la influencia de la carpa común sobre la comunidad íctica local ya que alberga especies de peces nativos que se ubican en distintos gremios tróficos como los géneros *Goodea* (hervívora), *Allophorus* (carnívoro ictiófago), *Allotoca* (carnívoro insectívoro), *Algansea* (omnívoro) y *Chiostoma* (carnívoro zooplanctófago-insectívoro) (Rosas, 1976; García de León, 1985; Berlanga-Robles *et al.*, 2002; Miller, 2005), todos ellos endémicos del centro de México, mismos que han sido objeto de números estudios (e.g., Peresbarbosa-Rojas *et al.*, 1994; Espinosa-Huerta *et al.*, 1996; Mendoza-Garfias *et al.*, 1996; Pérez-Ponce de León, 2000; Palacios *et al.*, 2007). Este lago también alberga otros peces introducidos de los géneros *Oreochromis* (omnívoro), *Poeciliopsis* (omnívoro) y *Micropterus* (carnívoro ictiófago) (Rosas, 1976; Galindo-Villegas y Sosa-Lima, 2002). Otra característica relevante del Lago de Pátzcuaro es que es un lago somero (profundidad máxima < 13 m) bien caracterizado y con marcadas diferencias entre cuatro zonas del Lago en términos de las propiedades físicas y químicas del agua y el uso de suelo del entorno (Alcocer y Bernal-Brooks, 2002). Tales diferencias incluyen variaciones en la transparencia y turbidez del agua, actividades antrópicas y características físicas del hábitat (e.g., profundidad, tipo de fondo y cobertura de la

vegetación acuática flotante) (Huerto-Delgadillo y Amador-García, 2011; Sánchez-Chávez *et al.*, 2011). Esta diversidad de hábitats aunada a la presencia de especies de peces nativos e introducidos hace del Lago de Pátzcuaro un interesante modelo de estudio para estimar las interacciones entre la carpa y la comunidad de peces en un escenario de variación de las condiciones ambientales.

Algunas evidencias obtenidas en estanques (Roberts, 1995; Zambrano *et al.*, 1999; Parkos *et al.*, 2006), extensos meso-cosmos (Wolfe *et al.*, 2009), y jaulas colocadas en las áreas de litoral de grandes lagos (Miller y Crowl, 2006) han vinculado altos niveles de turbidez del agua con altas densidades de *C. carpio*. Esto puede también pasar en el Lago de Pátzcuaro porque 1) *C. carpio* soporta una de las pesquerías más importantes en el Lago (proporcionando ~ 10 t de peces anualmente (Orbe-Mendoza *et al.*, 2002; Zambrano *et al.*, 2011), mientras las pesquerías de especies nativas se encuentran en decline (Berlanga-Robles *et al.*, 2002; Berry *et al.*, 2011); y 2) la transparencia del agua del Lago ha disminuido en los últimos 30 años (después del establecimiento de la carpa), pasando de >2 m a <30 cm (Orbe-Mendoza *et al.*, 2002; Sánchez-Chávez *et al.*, 2011). El Lago de Pátzcuaro presenta un gradiente marcado del norte al sur de incremento en la turbidez del agua, re-suspensión del sedimento diariamente inducido por el viento, alta heterogeneidad del hábitat y fluctuaciones estacionales del nivel del agua (Bernal-Brooks *et al.*, 2002). Sin embargo también hay que considerar que el Lago ha sufrido una pérdida de la columna de agua de >5 m, alteraciones de la línea de costa, deforestación de la cuenca, actividad náutica, y aporte de aguas residuales sin tratamiento (Orbe-Mendoza *et al.*, 2002; Sánchez-Chávez *et al.*, 2011). Mientras estos impactos humanos han incrementado la turbidez del agua y cambiado las condiciones abióticas del Lago, es posible que la carpa también tenga un efecto indirecto sobre la comunidad de peces nativos y las características ambientales del Lago. De esta forma, las preguntas de investigación planteadas son:

¿Cómo se relacionan la densidad y biomasa de *C. carpio* con la densidad y biomasa de las especies nativas? ¿Cómo se relacionan la densidad y biomasa de *C. carpio* con las características del hábitat? ¿*C. carpio* es la especie dominante en todos los sitios o solo en aquellos con características del hábitat específicas? ¿Cuáles son los hábitos alimentarios de la carpa en el Lago de Pátzcuaro? ¿Los hábitos alimentarios de

C. carpio cambian en hábitat con características distintas? ¿*C. carpio* traslapa su dieta con todas las especies de peces?

2. ANTECEDENTES

***Cyprinus carpio* como especie introducida e invasora**

La carpa (*Cyprinus carpio*, Familia: Cyprinidae) es una especie de pez de origen euroasiático y es la especie piscícola más dispersa en el mundo. La carpa es probablemente una de las primeras especies dispersadas por los humanos. Presenta formas domésticas seleccionadas que alcanzan crecimientos rápidos con tallas máximas superiores a un metro de longitud total, alcanza la madurez sexual en menos de un año y una elevada tasa de reproducción con fecundidades mayores a 500 000 huevos por hembra (Billard, 1999). Es decir, presenta características propias de una especie invasiva exitosa.

La carpa representa una de las especies comerciales más importantes que se han introducido en embalses y lagos de México para fomentar actividades como la pesca y la acuicultura (Zambrano *et al.*, 1999; Zambrano y Macías-García, 2000; Hinojosa-Garro y Zambrano, 2004). Una de las principales razones para la introducción de la carpa fue incrementar el consumo de proteínas de pescado en las comunidades más marginadas, a través de programas gubernamentales implementados a partir de 1930 (Zambrano y Macías-García, 2000). En la actualidad, las introducciones intencionales y la dispersión de la carpa han ocasionado que esta especie se distribuya en más del 80% de los cuerpos de agua continentales en México (Zambrano y Macías-García, 2000; Diario Oficial de la Federación, 2010).

Cyprinus carpio es un pez omnívoro que se alimenta de una amplia variedad de invertebrados bentónicos, así como de material vegetal y materia orgánica en descomposición (Summerfelt *et al.*, 1970; Eder y Carlson, 1977; Crivelli, 1981; Powles *et al.*, 1983; Chapman y Fernando, 1994; Elías-Fernández y Navarrete-Salgado, 1998; Navarrete-Salgado *et al.*, 2000; Coulatti y Remes-Lenicov, 2001; Coto *et al.*, 2002; Huipe-Ramos y Bernal-Brooks, 2009). Debido a que puede alimentarse de diversos recursos alimenticios, la carpa es capaz de resistir cambios naturales y antrópicos en las redes tróficas y habitar en distintos tipos de hábitats y sistemas acuáticos (Koehn, 2004; Wolfe *et al.*, 2009; Weber y Brown, 2011). La posición trófica de la carpa puede variar

dependiendo del sistema donde habite, puede encontrarse desde relacionada con el detritus hasta cercana a los consumidores secundarios (Mercado-Silva *et al.*, 2009).

En ecosistemas lénticos, caracterizados por tener alta turbidez y poca transparencia del agua, bajos niveles de oxígeno y homogeneidad de hábitat donde las poblaciones de peces nativos de manera general declinan, la carpa puede alcanzar densidades y biomasa elevadas (Zambrano *et al.*, 1999; Zambrano *et al.*, 2001; Koehn, 2004).

Las poblaciones de *Cyprinus carpio* confinadas en estanques experimentales, bordos en zonas rurales y jaulas en la zona litoral de Lagos causan efectos considerados negativos a través de su comportamiento alimentario bentónico sobre este tipo de sistemas “artificiales” (Breukelaar *et al.*, 1994; Roberts *et al.*, 1995; Loughheed *et al.*, 1998). El incremento en la re-suspensión del sedimento, destrucción del hábitat, pérdida de la cobertura de macrófitas acuáticas, disminución de la transparencia y el incremento de la turbidez del agua puede ser el resultado de la alimentación béntica de la carpa (Vitousek *et al.*, 1996; Zambrano *et al.*, 2001; Leung *et al.*, 2002; Scheffer *et al.*, 2003; Ozbay, 2008).

En este sentido, estudios realizados en los mismos tipos de sistemas artificiales concluyeron que las poblaciones no confinadas de carpa causan los mismos efectos en lagos someros (Zambrano *et al.*, 1999; Zambrano *et al.*, 2001; Scheffer *et al.*, 2003; Miller y Crowl, 2006; Parkos *et al.*, 2006; Wolfe *et al.*, 2009). Por esta razón, la carpa ha sido considerada en todos los continentes como una especie invasora que puede causar importantes alteraciones ecológicas en los ecosistemas dulceacuícolas (Koehn, 2004; Lowe *et al.*, 2004; Miller y Crowl, 2006). De esta forma, la capacidad potencial de invasión de *Cyprinus carpio* es la principal característica por la que esta especie es reconocida como una de las amenazas más importantes para la biodiversidad en lagos someros (Zambrano *et al.*, 2001).

Otros estudios sugieren que la modificación severa del hábitat causada por la carpa puede conducir a la pérdida de biodiversidad (Britton *et al.*, 2010); causar la reducción en la abundancia de los peces nativos (Weber y Brown, 2011); reestructurar las comunidades biológicas (Weber y Brown, 2009); y causar efectos cascada en las redes tróficas (Zambrano y Macías-García, 2000; Zambrano *et al.*, 2001; Khan, 2003; Miller y Crowl, 2006).

Numerosos estudios sugieren que los impactos anteriormente descritos causados por *C. carpio* son indirectos (Zambrano *et al.*, 2000; Wolfe *et al.*, 2009; Weber y Brown, 2011). La extensión del daño que la carpa pueda causar sobre los ecosistemas acuáticos se relaciona positivamente con la densidad de estos peces (Miller *et al.*, 2006) y de forma general los efectos son más intensos en las zonas litorales de los sistemas lénticos (Miller y Crowl, 2006). En sistemas dulceacuícolas donde se ha estimado el efecto de la carpa, la densidad de peces es mayor a 1000 individuos ha⁻¹ (Harris y Gehrke, 1997).

Por otro lado, en lagos someros del continente africano tal como el Lago Naivasha en Kenya, la carpa no es considerada una especie invasora y su introducción no se relaciona con efectos negativos sobre la comunidad de peces. Aun cuando alcance alta densidad y biomasa, además su abundancia en este lago se relaciona positivamente con la abundancia y diversidad de macrófitas (Britton *et al.*, 2007).

Se encuentra ampliamente documentado que *Cyprinus carpio* es una especie que resiste cambios en las características del hábitat, en la disponibilidad de alimento y en las redes tróficas (Maceda-Veiga y De Sostoa, 2011). Dicha resistencia le permite a la carpa además de habitar en una amplia variación de condiciones ambientales, tolerar la degradación ambiental (Maceda-Veiga y De Sostoa, 2011).

Otros autores han argumentado que la capacidad de la carpa para sobrevivir se relaciona con su capacidad para adaptarse a la turbidez del agua y de esta forma, le proporciona una ventaja sobre los peces nativos, sobre todo en ecosistemas degradados (Zambrano *et al.*, 1999; Zambrano y Macías-García, 2000; Zambrano *et al.*, 2001; Koehn, 2004).

Por todo lo anterior, se sugiere que la carpa puede haber afectado indirectamente a los peces y macro-invertebrados del Lago de Pátzcuaro destruyendo la cobertura vegetal y las zonas de reproducción y alterando la red trófica durante más de cuarenta años (Rosas, 1976; Bernal-Brooks, 2008).

De la carpa en el lago de Patzcuaro

Durante la década de 1970s *Cyprinus carpio* era una especie de pez cultivada en estanques rústicos que fueron construidos en la zona litoral del Lago de Pátzcuaro. Sin embargo, fue durante 1974 que muchos organismos fueron liberados de forma

accidental al interior del Lago (Rosas, 1976). Posterior a su introducción, el primer estudio sobre los hábitos alimentarios de la carpa fue hecho por Rosas (1976), quien encontró que la carpa se alimentaba de detritus e invertebrados asociados al bentos. Recientemente, se ha encontrado que la carpa continua usando recursos alimenticios similares a los que usaba hace aproximadamente 40 años (Zambrano *et al.*, 2011).

La carpa en el Lago de Pátzcuaro solía ser una de las pesquerías comerciales más importantes en la década de los 1980s con una producción >600 toneladas anuales (Gaspar-Dillanes *et al.*, 2000). Después del año 2000 la pesquería de la carpa no alcanzaba las 20 toneladas (Diario Oficial de la Federación, 2010). Recientemente, en el año 2009 se estimó que la producción pesquera de la carpa no rebasa las 10 toneladas, incluyendo las capturas con propósitos comerciales y de supervivencia (Zambrano *et al.*, 2011). En este mismo tenor, algunos autores han argumentado que la carpa no es la especie más abundante, y que *C. carpio* actualmente representa una de las especies de peces más raras (0.1% del total de peces capturados) en el Lago de Pátzcuaro (Berlanga-Robles *et al.*, 1997; Berlanga-Robles *et al.*, 2002).

De la comunidad de peces

Los primeros estudios sobre la composición de especies de peces en el Lago de Pátzcuaro se remontan a la década de los 40s (De Buen, 1941), y sobre su origen y distribución a la década de los 70s (Alvarez del Villar, 1972; Barbour, 1973a,b). El Lago de Pátzcuaro alberga especies de peces nativos que usan distintos recursos alimenticios como *Goodea atripinnis* (hervívora), *Allophorus robustus* (ictiófago), *Allotoca dugessi*, *Allotoca mekii* (insectívoros), *Algansea lacustris* (omnívoro) y cuatro especies del género *Chirostoma patzcuaro*, *Chirostoma grandocule*, *Chirostoma attenuatum*, *Chirostoma estor* (zooplantófagos-insectívoros) (Rosas, 1976; García de León, 1985; Berlanga-Robles *et al.*, 2002; Miller, 2005). Las especies antes mencionadas son endémicas de la región central de México, y han sido objeto de estudio en el Lago de Pátzcuaro (Peresbarbosa-Rojas *et al.*, 1994; Espinosa-Huerta *et al.*, 1996; Mendoza-Garfias *et al.*, 1996; Pérez-Ponce de León, 2000; Palacios *et al.*, 2007).

En el Lago de Pátzcuaro también habitan otras especies de peces introducidos tales como *Oreochromis niloticus* y *Oreochromis aureus* (omnívoros) (Gaspar-Dillanes

et al., 2000; Berlanga-Robles *et al.*, 1997; Berlanga-Robles *et al.*, 2002), *Poeciliopsis infans* (omnívoro) (Galindo-Villegas y Sosa-Lima, 2002) y *Micropterus salmoides* (ictiófago) (Rosas, 1976).

En el Lago de Pátzcuaro la producción pesquera incluyendo todas las especies de peces han declinado, de ~2500 t en 1988 a <50 t en 2007 (Diario Oficial de la Federación, 2010) y <10 t en 2009 (Zambrano *et al.*, 2011).

Del lago de Pátzcuaro

El Lago de Pátzcuaro es un lago somero con profundidades máximas menores a 12 metros. Presenta heterogeneidad ambiental en un gradiente de norte a sur, donde las características físicas y químicas del agua son distintas. Las principales variaciones se muestran en la transparencia y la turbidez del agua y el contenido de nutrientes (Alcocer y Bernal-Brooks, 2002).

El Lago de Pátzcuaro ha sido impactado por las actividades humanas desde la época prehispánica (Bernal-Brooks, 2008). Sin embargo, en los últimos setenta años la condición ambiental del lago se ha visto afectada por múltiples factores (Chacón-Torres, 1993). El incremento en los niveles de turbidez del agua y la destrucción del hábitat (profundidad, tipo de fondo, cobertura de la vegetación acuática) han sido afectadas por la deforestación de la cuenca y la intensa erosión desde hace más de 30 años (Chacón-Torres, 1993); la carga de nutrientes se ha incrementado desde la década de 1940s, causando el desarrollo incontrolado de fitoplancton llevando al lago a alcanzar condiciones eutróficas (Berry *et al.*, 2011); de manera adicional se ha acumulado materia orgánica producto de las actividades de extracción de lirio desde la década de los 80s (Orbe-Mendoza *et al.*, 2002). Asimismo, los canales de navegación han sido dragados desde los 90s contribuyendo al incremento en la re-suspensión del sedimento y la disminución en la transparencia (Rodríguez-Arteaga y Zarazúa-Sánchez, 2009). En este sentido, la transparencia del agua se ha perdido en los últimos 70 años, ya que existen registros de 3 metros de transparencia hasta menos de 30 centímetros en los últimos años (Orbe-Mendoza *et al.*, 2002; Sánchez-Chávez *et al.*, 2011). Con todo lo anterior, actualmente el Lago de Pátzcuaro ha perdido >6 m de la columna de agua, la re-suspensión del sedimento es inducida diariamente por el viento, y presenta

oscilaciones del nivel del agua entre la temporada de lluvias y el estiaje (Bernal-Brooks *et al.*, 2002).

Estudios actuales han encontrado que la zona sur del Lago presenta los niveles de degradación ambiental más avanzados, y se caracteriza por tener diversas formas de vegetación acuática: enraizada sumergida, enraizada con hojas flotantes, enraizada emergente y flotante, donde el lirio (*Eichornia crassipes*) es la especie dominante (Huerto-Delgadillo and Amador-García 2011). Además, esta misma zona exhibe niveles de contaminación del agua que se relacionan con las descargas de aguas residuales sin tratar (Sánchez-Chávez *et al.* 2011).

Propuestas de manejo y conservación

Dada la condición ambiental del Lago se ha argumentado que de forma urgente es necesario desarrollar estrategias de manejo pesquero, donde la gente que habita en las comunidades aledañas al Lago puedan utilizar a los peces como una fuente de autoconsumo sustentable en el corto plazo (Orbe-Mendoza *et al.* (2002).

3. JUSTIFICACIÓN

Actualmente se reconoce que las especies invasoras son la segunda causa a nivel global de la pérdida de biodiversidad y la carpa (*Cyprinus carpio*) figura entre las más dañinas en los sistemas dulceacuícolas. La carpa es una especie de alto impacto ecológico que requiere ser considerada prioritariamente en México para evitar una mayor dispersión en los sistemas acuáticos.

El Lago de Pátzcuaro es actualmente un sitio que, por su valor para la biodiversidad, necesita el desarrollo e implementación de protocolos de control y manejo de especies invasoras como la carpa. De esta forma, resulta imperativo general información sobre la distribución y abundancia de la carpa en este ecosistema, la función de esta especie en la estructura de la comunidad de peces, y conocer sus interacciones alimentarias con las especies de peces que también habitan en el lago. Este tipo de información es importante para poder estimar el efecto que la carpa puede ejercer sobre este ecosistema.

En forma paralela, las actividades antrópicas han causado cambios drásticos en el ecosistema del Lago de Pátzcuaro, entre ellos, la pérdida de la columna de agua comenzó hace aproximadamente 70 años y en la actualidad ha alcanzado los seis metros. Este hecho ocasiona las condiciones ideales de turbidez para la proliferación de la carpa en el Lago.

De manera cualitativa existen señales de daños que la carpa puede estar causando al ecosistema, como el aumento exagerado en turbidez del agua por la re-suspensión de sedimentos y la disminución en la abundancia de especies nativas.

No obstante, faltan indicadores que permitan valorar adecuadamente el daño provocado por la especie invasora para justificar plenamente su manejo, control o erradicación.

En la actualidad, no se cuenta con información certera sobre la abundancia o dominancia de la carpa en el Lago de Pátzcuaro y la primera información específica sobre los aspectos biológicos de *C. carpio* en este ecosistema se obtuvo en la década de 1960.

Recientemente, las autoridades como la Comisión de Pesca del Gobierno del Estado de Michoacán han implementado medidas para controlar la población de carpa a

través del esfuerzo pesquero, y han manifestado interés por contar con una evaluación por parte de las instituciones de investigación sobre el efecto de la carpa en el lago de Pátzcuaro.

Por otro lado, aún con la escasa información, instituciones académicas y gubernamentales han propuesto estrategias de corto plazo para erradicar a la carpa del Lago de Pátzcuaro. En este sentido, la contribución del presente estudio es necesaria para fortalecer o modificar dichas estrategias y proponer a su vez alternativas de manejo y conservación a nivel comunitario y ecosistémico.

4. OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar el papel que juega *Cyprinus carpio* en la estructura de la comunidad de peces y las interacciones tróficas de *Cyprinus carpio* con los peces del Lago de Pátzcuaro, en sitios con características de hábitat distintas.

Objetivos particulares

1. Describir la estructura de la comunidad de peces en sitios con características de hábitat distintas en el lago de Pátzcuaro.
2. Determinar el gremio trófico y la amplitud de dieta de todos los taxa de peces en sitios con características de hábitat distintas en el lago de Pátzcuaro.
3. Estimar el traslape de dieta entre *Cyprinus carpio* y el resto de los taxa de peces en sitios con características de hábitat distintas en el lago de Pátzcuaro.
4. Estimar el nivel trófico de *Cyprinus carpio* y el de las especies de peces nativas utilizando el contenido estomacal y el análisis de isótopos estables ($\delta^{15}N$) en sitios con características de hábitat distintas en el lago de Pátzcuaro.

5. HIPÓTESIS

La abundancia de *Cyprinus carpio* (densidad y biomasa) se relaciona negativamente con la abundancia de las especies nativas y se relaciona positivamente con los niveles de turbidez del agua en el Lago de Pátzcuaro.

Cyprinus carpio es la especie dominante de la comunidad de peces independientemente de características del hábitat distintas en el Lago de Pátzcuaro.

Cyprinus carpio es una especie omnívora generalista que es capaz de encontrar su alimento en más de un nivel trófico en el Lago de Pátzcuaro.

Cyprinus carpio traslapa su dieta con todos los taxa de peces en todos los sitios de estudio, independientemente de las características del hábitat en el Lago de Pátzcuaro.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. ÁREA DE ESTUDIO

Lago de Pátzcuaro (Fig. 1) se ubica dentro de una cuenca endorreica del centro de México (19°32' N–19°42' N, 101° 32'W–101°42'W) en el estado de Michoacán, México (Bernal-Brooks *et al.*, 2002). La superficie del Lago tiene un área máxima de 116 km² (Gómez-Tagle *et al.*, 2002), una profundidad máxima de 12.2 m en su mayor capacidad. La profundidad promedio es 4.9 m. El viento mezcla diariamente la columna de agua desde el fondo hasta la superficie (Bernal-Brooks *et al.*, 2002). Arroyos efímeros (Arroyo San Gregorio y Arroyo Santa Fe) alimentan ocasionalmente la zona norte del Lago durante la estación de verano. Un arroyo (Arroyo Chapultepec) provee agua a la parte sur del Lago durante todo el año. El volumen del agua es determinado por la precipitación, evapotranspiración y manantiales internos (Bernal-Brooks *et al.*, 2002). El nivel del agua más alto registrado es 2041 m.s.n.m. y el más bajo es 2035 m.s.n.m. Hay 26 áreas urbanas alrededor del Lago y una isla densamente poblada (Isla de Janitzio) en la zona sur del Lago. El área de captación del Lago cubre 9,340 km² e incluye uso de suelo para la agricultura, ganadería (~40% de la zona de captación), explotación forestal (~30%), y actividades urbanas (~22%) (Bravo-Espinosa *et al.*, 2006). La erosión causada por las actividades agrícolas y el pastoreo es alta en algunas partes de la cuenca y se refleja en los depósitos de sedimento en el fondo del Lago (Gómez-Tagle *et al.*, 2002) (100,000 m³ cada año) (Rodríguez-Arteaga y Zarazúa-Sánchez, 2009). La acelerada disminución del área forestal, el incremento en la desertificación y la desaparición parcial de plantas y animales nativos son signos de degradación de la cuenca (Bravo-Espinosa *et al.*, 2006).

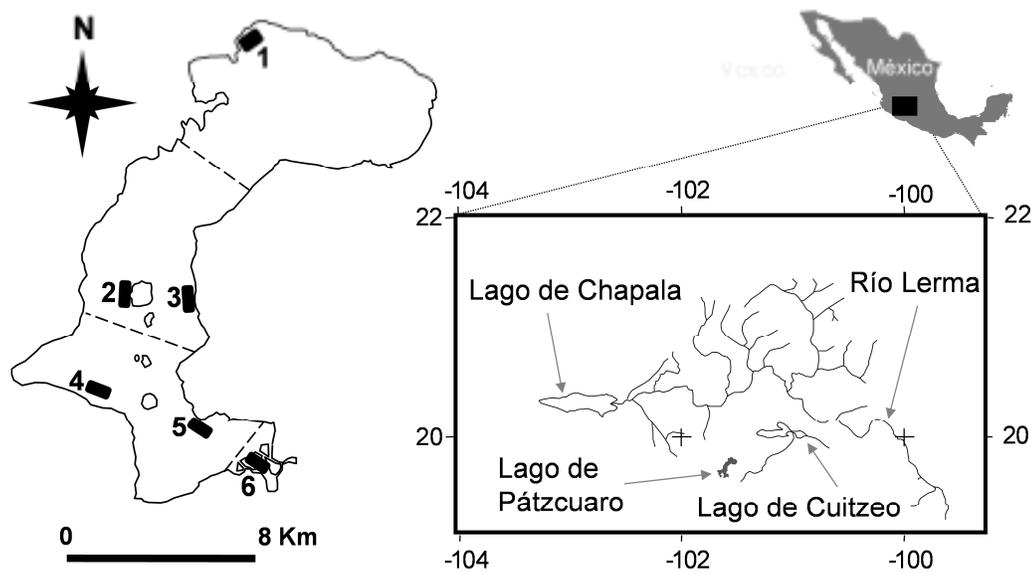


Figura 1. Localización geográfica del Lago de Pátzcuaro (Región central de México) y los sitios de estudio. Las zonas limnológicas definidas por Alcocer y Bernal-Brooks (2002) están separadas por las líneas puntuadas que cruzan el área del lago. 1. San Jerónimo (*SAJ*) ($19^{\circ}40'40.4''\text{N}$, $101^{\circ}36'16.9''\text{W}$); 2. Isla Pacanda (*PAC*) ($19^{\circ}36'38.1''\text{N}$, $101^{\circ}39'2.7''\text{W}$); 3. Ucasanastacua (*UCA*) ($19^{\circ}35'51.7''\text{N}$, $101^{\circ}37'58.5''\text{W}$); 4. Napízaro (*NAP*) ($19^{\circ}35'20.8''\text{N}$, $101^{\circ}40'12.7''\text{W}$); 5. Ihuatzio (*IHU*) ($19^{\circ}35'35.1''\text{N}$, $101^{\circ}40'45.2''\text{W}$); 6. Embarcadero (*EMB*) ($19^{\circ}33'0.6''\text{N}$, $101^{\circ}37'30.7''\text{W}$). Los rectángulos negros muestran una aproximación de las áreas de colecta en cada sitio de estudio (500m x 100m, aproximadamente).

Alcocer y Bernal-Brooks (2002), describieron una segregación espacial donde la zona norte del Lago presentó la mayor transparencia del agua (0.43 ± 0.06 m, transparencia del disco de Secchi), los niveles más altos de conductividad (924.7 ± 25.7 $\mu\text{S cm}^{-1}$), y la menor cantidad de sólidos suspendidos (32.7 ± 1.9 mg L^{-1}). Una zona media con transparencia del agua de 0.3 ± 0.05 m (transparencia del disco de Secchi), valores de conductividad de 794.7 ± 125.7 ($\mu\text{S cm}^{-1}$), y sólidos suspendidos de 50.1 ± 13.8 mg L^{-1} ; una zona al sur con la menor transparencia del agua (0.19 ± 0.09 m, transparencia del disco de Secchi), la menor conductividad (566.5 ± 276 $\mu\text{S cm}^{-1}$), y la mayor cantidad de sólidos suspendidos (128.2 ± 78.7 mg L^{-1}). Finalmente, una pequeña Ensenada en la zona más sureña del lago, con la concentración más alta de nutrientes, tales como nitrógeno total (922.2 ± 774.3 $\mu\text{g L}^{-1}$) y fósforo total (225.5 ± 84.5 $\mu\text{g L}^{-1}$). Esta última es un área donde se concentra la actividad humana. Seis sitios de recolecta fueron seleccionados con base en las propiedades físicas y químicas del agua (Fig. 1). Tales sitios incluyen zonas del Lago litorales (<25 m de la línea de costa) y limnéticas

(>200 m de la línea de costa) tanto someras (<2 m) como profundas (>4 m) (la profundidad de cada sitio se muestra en la Tabla I). San Jerónimo (*SAJ*) (19°40'40.4" N-101°36'16.9" W) está ubicado en una zona litoral somera en la porción norte del Lago. La Isla Pacanda (*PAC*) (19°36'38.1" N-101°39'2.7" W) se localiza en un área litoral profunda. Ucasanastacua (*UCA*) (19°35'51.1" N-101°37'58.5" W) se ubica en una zona litoral somera. Napízaro (*NAP*) (19°35'20.8" N-101°40'12.7" W) se encuentra en un área limnética somera en la parte sur del Lago. Ihuatzio (*IHU*) (19°35'35.1" N-101°40'45.2" W) está ubicado en una zona litoral somera al sur del Lago. El Embarcadero (*EMB*) (19°33'0.6" N-101°37'30.7" W) se localiza en un área litoral somera en la región más sureña del Lago cerca del muelle principal de la ciudad de Pátzcuaro.

6.2. CARACTERIZACIÓN DEL HABITAT Y MUESTREO DE PECES

Los sitios de estudio fueron visitados en el día (08:00–13:00) durante Septiembre y Noviembre 2009 (temporada de lluvias) y Febrero y Junio 2010 (temporada de estiaje). Las características de agua y del hábitat fueron registradas antes de recolectar los peces. Los parámetros físico-químicos del agua fueron medidos con un multisensor (Hach Hydromet Quanta, Loveland, CO), incluyendo oxígeno disuelto (mg L^{-1}), sólidos totales disueltos (mg L^{-1}), transparencia (m), y turbidez (NTU). La profundidad (m) fue medida en el punto inicial de cada lance de la red (las redes usadas se describen más adelante). La cobertura (% en cada sitio) de la vegetación acuática flotante (principalmente lirio *Eichornia crassipes* [Mart.] Solms) fue estimada usando una técnica visual propuesta por Barbour *et al.* (1999). Una muestra de sedimento fue recolectada con una draga Ekman y el tipo de fondo fue descrito usando la técnica de campo sugerida por Bouyoucos (1936). Se registró el tipo de fondo para cada sitio de recolecta (rocas, cieno y materia orgánica en degradación [detritus]).

La recolección de los peces se realizó con dos redes tipo chichorro, una red charalera (RCH) y una red carpera (RCA). Las redes fueron usadas en dos días distintos para evitar el uso de múltiples técnicas de pesca en el mismo sitio. El uso de ambas redes permitió tener muestras representativas de la comunidad de peces, desde <1 cm

hasta 45 cm de longitud patrón (LP). Los peces de tallas pequeñas (<100 mm LP) fueron capturados con RCH. Peces de tallas grandes (>100 mm LP) fueron capturados usando RCA. La red RCA (150 m × 9 m, 40 mm de luz de malla) tiene plomos y flotadores separados cada 3 m y 1 m de red, respectivamente. La red RCH (75 m × 7 m, 10 mm de luz de malla) tiene plomos y flotadores separados cada 10 m y 1 m de red, respectivamente. Ambas redes de cerco fueron siempre desplegadas desde la lancha. Siempre se intentó formar un círculo con cada una de las redes para calcular el área de recolección respectiva. El área total de recolección fue estimada en aproximadamente 1790.5 m² para RCA y aproximadamente en 447.6 m² para RCH. Cada red fue lanzada tres veces en cada sitio, para sumar un total de 36 lances por muestreo y 144 lances para el estudio completo. Cada lance fue realizado en un área que no hubiera sido muestreada durante un lance previo en el mismo día. Un área aproximada de 50,000 m² fue definida en cada sitio para evitar la superposición del área de muestreo entre un lance y el siguiente. El área definida para cada sitio se muestra con rectángulos negros en la figura 1, y cada lance fue ubicado al azar dentro de dicha área.

6.3. PROCESAMIENTO DE LOS PECES CAPTURADOS

Los peces capturados fueron mantenidos en hielo para detener su digestión, según lo recomendado por Caillet *et al.* (1986) y transportados al laboratorio (Laboratorio de Biología Acuática “Javier Alvarado Díaz”, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, UMSNH, Morelia, Michoacán). Los especímenes fueron identificados al nivel de especie, excepto por *Oreochromis* y *Chirostoma* que solo lo fueron a nivel genérico. Al menos dos especies de *Oreochromis* fueron introducidas al Lago de Pátzcuaro, la Tilapia azul *O. aureus* (Steindachner 1864) y la Tilapia del Nilo *O. niloticus* (L. 1758) (Gaspar-Dillanes *et al.*, 2000; Berlanga-Robles *et al.*, 2002). La hibridación entre ambas especies ha dificultado la identificación certera a nivel específico. En relación al género *Chirostoma*, las diferencias taxonómicas entre cuatro especies nativas, el Charal güero *Ch. grandocule* (Steindachner 1894), el Charal pinto *Ch. patzcuaro* (Meek 1902), el Charal prieto *Ch. attenuatum* (Meek 1902), y el Pescado blanco *Ch. estor* (Jordan 1880) y una especie introducida, el Charal de Xochimilco *Ch.*

humboldtianum (Valenciennes 1835) se encuentran actualmente en disputa (Barriga-Sosa *et al.*, 2002; Bloom *et al.*, 2009). Los peces fueron separados por grupo taxonómico (especie o género) y por lance de cada uno de los chinchorros. Los individuos en cada taxón fueron contados, medidos (mm) y pesados (g).

6.4. ANÁLISIS DE COMUNIDAD

El análisis de varianza no paramétrico mediante rangos de Kruskal-Wallis fue usado para detectar diferencias entre sitios en los parámetros físicoquímicos del agua, la densidad (individuos/m²) y biomasa (g/m²) de peces. Los análisis fueron hechos para la temporada de lluvias y estiaje. Cuando fueron encontradas diferencias significativas, se realizaron comparaciones múltiples usando la diferencia honestamente significativa de Tukey-Kramer (HSD) como prueba *post hoc* (Zar, 1999). Ambos análisis fueron ejecutados con el programa JMP 3.1.6.2 (SAS Institute, 1995).

Análisis de correlación por rangos de Spearman (Zar, 1999), realizados con el programa Statistica 6.0 (StatSoft, Tulsa, OK) fueron usados para estimar la relación entre la turbidez del agua y la abundancia (densidad y biomasa) de los taxa de peces. La relación entre la abundancia de cada taxa de peces y la abundancia de *C. carpio* fue analizada.

Análisis de redundancias basado en distancias (db-RDA; Legendre y Anderson, 1999) fueron usados para identificar las interacciones multivariadas entre la densidad y biomasa de peces y las características del hábitat (parámetros físicoquímicos del agua, cobertura de la vegetación acuática y el tipo de fondo) durante las temporadas de lluvias y estiaje. Este análisis fue seleccionado debido a que un análisis de correspondencia sin tendencia (no presentado) mostró recambio de especies <2 unidades de desviación estándar, lo que representa el criterio recomendado para escoger modelos de ordenación lineal por encima de modelos de ordenación unimodal (Lepš y Šmilauer, 2003). Se usó la medida de distancia de Bray-Curtis (McArdle y Anderson, 2001). El análisis db-RDA se llevó a cabo sobre la matriz de correlación y el procedimiento de selección posterior fue usado para determinar variables explicativas significantes con un margen de error menor al 5% ($P < 0.05$) (Magalhães *et al.*, 2002). La significancia estadística fue

determinada usando la prueba de Monte-Carlo con 499 permutaciones. Los valores de densidad y biomasa fueron transformados logarítmicamente y las variables del hábitat que no pasaron la prueba de normalidad fueron transformadas usando raíz cuadrada. El programa CANOCO 4.5 (ter Braak y Šmilauer, 2002) fue usado para ejecutar el análisis db-RDA.

La categoría de cada taxón en la comunidad de peces, desde el más común y abundante hasta el taxón más raro (dominante, abundante, frecuente o raro), fue determinado aplicando el procedimiento de asociación de Olmstead-Tukey (Sokal y Rohlf, 1969). En este procedimiento, los taxa fueron clasificados de acuerdo a su abundancia relativa (encima y por debajo de la densidad o biomasa promedio de todos los taxa) y su frecuencia de ocurrencia (encima y por debajo de la frecuencia de ocurrencia promedio de todos los taxa). Esto permitió categorizar los taxa como: dominante (densidad o biomasa y frecuencia por encima del promedio para todos los taxa), abundante (densidad o biomasa por encima del promedio, pero frecuencia por debajo del promedio), frecuente (densidad o biomasa por debajo del promedio, pero frecuencia por encima del promedio) y rara (densidad o biomasa y frecuencia por debajo del promedio).

El análisis de porcentajes de similitud (SIMPER; Clarke y Warwick, 2001) fue usado para determinar la contribución de los taxones en cada uno de los sitios de estudio. El procedimiento de este análisis compara la densidad o biomasa promedio entre taxa en cada sitio y examina la contribución de cada especie con el promedio de disimilitud de Bray-Curtis. Finalmente, la diversidad de peces en la comunidad fue calculada con el índice de diversidad de Shannon (H' , log base 10) y la equidad de la comunidad con el índice de Pielou (J') para cada sitio durante las temporadas de lluvias y estiaje. La variación entre sitios de la diversidad y la equidad en ambas temporadas fue estimada con el análisis de varianza no paramétrico mediante rangos de Kruskal-Wallis y la prueba post hoc de Tukey-Kramer HSD siguiendo las recomendaciones de Magurran (2004).

6.5. ANÁLISIS TRÓFICO

Los individuos fueron disectados para estimar la repleción gástrica y realizar el análisis del contenido del tracto digestivo. Se estimó la diversidad acumulada de artículos alimentarios calculando el índice de Simpson para determinar la cantidad mínima necesaria de tractos digestivos para caracterizar el gremio trófico de cada taxa de peces (Magurran, 2004). La curva alcanzó la asíntota a los 12 individuos para *Cyprinus carpio*, 19 para *Oreochromis* spp., 23 para *Poeciliopsis infans*, 15 para *Chirostoma* spp., 22 para *Goodea atripinnis* y 8 para *Allophorus robustus*. Cuando se capturó un número menor de individuos en cada sitio, éstos no fueron incluidos en el análisis trófico.

El análisis del contenido del tracto digestivo se realizó utilizando una versión modificada del método del cuadrante propuesto por Hynes (1950). Los artículos alimentarios fueron identificados hasta niveles taxonómicos equivalentes (Edmondson, 1959; Pennak, 1978). La identificación de los insectos no fue posible hasta el nivel taxonómico de orden porque en los tractos digestivos solo fueron encontrados restos de insectos. Una versión modificada del Índice de Importancia Relativa (*IIR*) propuesto por Yañez-Arancibia *et al.* (1976) fue usada: (1) $IIR = (F \times A) / 100$, donde, F es la frecuencia de ocurrencia, y A es el área. La frecuencia de ocurrencia en la cual los componentes de la dieta son consumidos se expresó como porcentaje de su frecuencia de aparición (F) como sigue: (2) $F = (n \cdot 100) / N$. Dónde: “ n ” se refiere al número de veces que aparece un determinado componente en el contenido estomacal y se expresa como el porcentaje con respecto al número total de estómagos analizados (N) (Caillet *et al.*, 1986). La aplicación de A es una modificación del método volumétrico indirecto (Saiki, 1976) sugerida por Canto-Maza y Vega-Cendejas (2008). El área (A) es utilizada cuando el contenido estomacal está constituido por componentes alimenticios muy pequeños (diatomeas, copépodos, ostrácodos, rotíferos, cladóceros) o que no es posible su cuantificación (detritus, restos vegetales, materia orgánica) (Vega-Cendejas, 1990). Para obtener el valor de A , el contenido del tracto digestivo de cada individuo se extendió lo más homogéneamente posible sobre una superficie de 10 X 10 cuadros (cada cuadro representó un área de 0.96 mm²). El número total de cuadros ocupados representaron el 100% de la dieta de cada individuo y fue posible estimar la cantidad

ingerida (en mm²) de cada uno de los artículos alimenticios (Canto-Maza y Vega-Cendejas, 2008; Rodríguez-Cázares, 2008).

El *IIR* es expresado en porcentaje (Cortés, 1997) para describir la importancia de cada artículo alimenticio. Peces de tallas pequeñas (< 100 mm *LP*) (*Poeciliopsis infans*, *Goodea atripinnis*, *Allophorus robustus*, *Chirostoma* spp.) fueron categorizados en intervalos de 5 mm y los peces de tallas grandes (> 100 mm *LP*) (*Cyprinus carpio*, *Oreochromis* spp.) fueron categorizados en intervalos de 10 mm para comparar su respectivo porcentaje de área, con el propósito de determinar probables cambios en la dieta con el incremento en la talla.

El índice estandarizado de Levin (*Bi*) fue usado para calcular la amplitud de dieta (valores de 0 a 1) con la siguiente fórmula: (3) $Bi = 1 / \sum p_j^2$. Donde *Bi* = es el índice de amplitud de dieta de Levin; *p_j* = es la proporción de los individuos encontrados en o usando el estado de recurso *j*. Los peces que presentaron valores de *Bi* < 0.60 fueron considerados especialistas y los taxa que mostraron valores de *Bi* > 0.60 fueron considerados generalistas (Krebs, 1989).

El comportamiento alimentario fue deducido con el índice de Omnivoría (*IO*); este calculado como la variación de los niveles tróficos de los artículos alimenticios consumidos (Christensen y Pauly, 1992). El nivel trófico de cada taxa de peces fue estimado usando el programa *TrophLab* (Pauly *et al.*, 2000). Este incluye el número de componentes en la dieta, la contribución a la dieta de cada componente (*IIR* %), y el nivel trófico de cada uno de los componentes.

El traslape de dieta entre los distintos taxa de peces fue estimado con el índice de traslape de nicho de Horn (Krebs, 1989) con la siguiente fórmula:

$$(4) Ro = \frac{\sum (P_{ij} + P_{ik}) \log (P_{ij} + P_{ik}) - \sum p_{ij} \log P_{ij} - \sum p_{ik} \log P_{ik}}{2 \log 2}$$

Dónde: *Ro* = es el índice de traslape de nicho de Horn entre la especie *j* y la especie *k*; *P_{ij}*, *P_{ik}* = proporción del recurso *i* con respecto al total de los recursos usados por las dos especies (*i* = 1, 2, 3..., *n*); *n* = es el número total de los recursos. El índice de Horn varía desde 0 (cuando no hay uso común de recursos alimenticios) hasta 1.0 (cuando hay un traslape completo de recursos alimenticios). Cuando *Ro* > 0.60 se considera un valor de traslape significativo (Wallace, 1981).

Algunos estudios han argumentado que el análisis del contenido del tracto digestivo está incompleto porque no considera la asimilación de los componentes de la

dieta (Bearhop *et al.*, 2004). La firma isotópica de $\delta^{15}N$ es un indicador certero de la posición trófica de los peces porque refleja la asimilación de los distintos componentes de la dieta y muestra enriquecimiento progresivo entre un nivel trófico y otro (Jardine *et al.*, 2003). Por esta razón, la posición trófica de cada taxón de peces fue corroborado con el análisis de isótopos estables de nitrógeno. Aproximadamente 1 g de tejido muscular de la región dorsal fue obtenido de los peces (> 30 mm *LP*) y congelado para el análisis isotópico posterior. Muestras de fitoplancton fueron obtenidas usando una red de 64 micras para el análisis isotópico durante las temporadas de lluvias y estiaje. Sin embargo, las muestras tuvieron cantidades importantes de fitoplancton mezcladas con zooplancton y su separación no fue precisa. Por esta razón 1 g de tejido de raíz de lirio fue usada para representar la productividad primaria del Lago.

Las muestras de músculo y de lirio fueron almacenadas a $-20^{\circ}C$ en el Laboratorio de Biología Acuática “Javier Alvarado Díaz” en Morelia, Mich. Luego, todas las muestras fueron enviadas al Laboratorio de Biotecnología de microalgas en el CIBNOR, en La Paz, B.C.S., para su posterior proceso de liofilización. Las muestras ya liofilizadas fueron pulverizadas en un mortero de Agata previamente lavado con jabón micro90, con agua destilada y secado. Se tomó una sub-muestra de 0.01 g y se colocó en capsulas de plata. Las muestras encapsuladas fueron enviadas a la Universidad de California-Davis para la determinación isotópica.

La firma isotópica de nitrógeno ($\delta^{15}N$) es expresada en notación delta (δ) y partes por mil (‰). La media del error estándar es < 0.1 ‰ para $\delta^{15}N$. La posición trófica de cada taxón de peces fue estimada usando $\delta^{15}N$ (Vander Zanden y Rasmussen, 1999): $(5) TP = (\delta^{15}N_S - \delta^{15}N_{PP} / \Delta_{TP}) + 1$, donde *TP* es la posición trófica; $\delta^{15}N_S$ es el valor del tejido del pez, y $\delta^{15}N_{PP}$ es el valor de la productividad primaria. El fraccionamiento isotópico (Δ_{TP}) usado fue 3.4 ‰ según lo reportado por Vander Zanden *et al.* (2003).

El análisis de varianza no paramétrico mediante rangos de Kruskal-Wallis fue usado para detectar diferencias entre sitios en la cantidad ingerida de cada uno de los componentes de la dieta (mm^2), los valores de $\delta^{15}N$ y la posición trófica. Los análisis fueron hechos para la temporada de lluvias y estiaje. Cuando fueron encontradas diferencias significativas, se realizaron comparaciones múltiples usando la diferencia

honestamente significativa de Tukey-Kramer (*HSD*) como prueba *post hoc* (Zar, 1999). Ambos análisis fueron ejecutados con el programa *JMP* 3.1.6.2 (SAS Institute, 1995).

7. RESULTADOS

Un total de 92,054 especímenes (160.6 kg) fueron colectados. Seis especies, ocho géneros y seis familias fueron identificados. Cuatro taxa de peces nativos: *A. lacustris* (Cyprinidae) (7 ind., 0.0025 kg), *A. robustus* (Goodeidae) (10 ind., 0.075 kg), *G. atripinnis* (Goodeidae) (252 ind., 3.4 kg), and *Chirostoma* spp. (Atherinopsidae) (83,209 ind., 41.4 kg). Cuatro taxa de peces introducidos: *Cyprinus carpio* (Cyprinidae) (1,721 ind., 96.5 kg), Lerma livebearer *Poeciliopsis infans* Woolman 1894 (Poeciliidae) (3,679 ind., 1.6 kg), *M. salmoides* (Centrarchidae) (2 ind., 0.0026 kg), y *Oreochromis* spp. (Cichlidae) (3,174 ind., 17.4 kg). Tres especies nativas de la familia Goodeidae que son conocidos para el Lago de Pátzcuaro (Berlanga-Robles *et al.*, 2002), el Tiro olivo *Skiffia lermae* Meek 1902, *A. dugessi* and *A. diazi* no fueron capturados.

7.1 CARACTERIZACIÓN DEL HÁBITAT

La turbidez del agua y otras características del hábitat fueron diferentes entre sitios durante las temporadas de lluvias y estiaje. Un gradiente de turbidez fue encontrado en ambas temporadas (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 29.82$, $GL = 5$, $P < 0.001$; $\chi^2 = 24.27$, $GL = 5$, $P < 0.002$; respectivamente) (Tabla I). Los sitios *SAJ* y *PAC* presentaron la mayor turbidez del agua, *IHU* mostró valores medios y *EMB* tuvo la turbidez más alta durante ambas temporadas. Los sitios *SAJ* y *EMB* mostraron los valores más bajos de oxígeno disuelto durante la temporada de lluvias (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 23.31$, $GL = 5$, $P < 0.003$). El oxígeno disuelto no fue diferente entre sitios durante la temporada de estiaje. La menor cantidad de sólidos totales disueltos se encontró en *EMB* durante la temporada de lluvias (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 22.66$, $GL = 5$, $P < 0.004$). Durante la temporada de estiaje no hubo diferencias en los sólidos totales disueltos entre sitios (Tabla I).

La mayor transparencia del agua se encontró en *SAJ* y *PAC* durante la temporada de lluvias (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 27.92$, $GL = 5$, $P < 0.001$). *SAJ* y *EMB* presentaron transparencia similar durante la temporada de estiaje (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 22.75$, $GL = 5$, $P < 0.004$). *PAC* fue el sitio más profundo, seguido de *UCA*,

NAP, e *IHU*; los sitios más someros fueron *SAJ* and *EMB* (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 26.09$, $GL = 5$, $P < 0.001$ durante la temporada de lluvias y $\chi^2 = 29.55$, $GL = 5$, $P < 0.001$ durante la temporada de estiaje). El porcentaje de cobertura del lirio vario entre sitios con un patrón similar a la turbidez del agua durante ambas temporadas. *SAJ* y *PAC* tuvieron la menor cobertura (< 5 %) y *EMB* presentó la mayor cobertura (> 90 %). *EMB* tuvo > 95 % de detritus vegetal (restos de plantas) sobre el fondo (Tabla I).

7.2. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE PECES

En términos de densidad, *Cyprinus carpio* fue clasificada como especie rara en *SAJ* y *PAC* y frecuente en *UCA*, *NAP*, *IHU* y *EMB*. *Chirostoma* spp. fue un grupo dominante en todos los sitios durante ambas temporadas. *Algansea lacustris*, *A. robustus*, *M. salmoides*, y *Oreochromis* spp. estuvieron ausentes o fueron raras en la mayoría de los sitios. *Oreochromis* spp. fue dominante solo en *EMB* durante la temporada de lluvias. *Poeciliopsis infans* fue consistentemente una especie frecuente y también fue dominante en *EMB* durante ambas temporadas. *Goodea atripinnis* fue frecuente solo en *EMB* durante la temporada de secas y rara en el resto de los sitios.

En términos de biomasa, *C. carpio* fue clasificada como especie dominante en *NAP*, *IHU*, *EMB* en ambas temporadas y at *UCA* durante la temporada de lluvias; esta especie fue rara en *SAJ* y *PAC* durante ambas temporadas; *C. carpio* no fue capturada en *UCA* durante la temporada de estiaje. *Chirostoma* spp. fue dominante en *SAJ*, *PAC*, *UCA* y *EMB* en la temporada de lluvias y en todos los sitios durante la temporada de estiaje. *Oreochromis* spp. fue dominante en *EMB* y rara en el restos de los sitios. *Cyprinus carpio* compartió la dominancia con *Chirostoma* spp. y *Oreochromis* spp. en *EMB* durante ambas temporadas. *Poeciliopsis infans* fue una especie frecuente en todos los sitios durante ambas temporadas. *Algansea lacustris*, *A. robustus* y *M. salmoides* fueron ausentes o raras en la mayoría de los sitios.

Cyprinus carpio fue capturada con una frecuencia > 90 % en *NAP*, *IHU* y *EMB*; en los sitios con menor turbidez del agua (*SAJ* y *PAC*) no excedió el promedio de frecuencia. *Chirostoma* spp. estuvo presente en todos los sitios en ambas temporadas. *Micropterus salmoides* fue recolectada solo en *EMB* durante la temporada de estiaje.

Allophorus robustus fue capturada en SAJ, PAC, UCA y NAP (solo en lluvias), *A. lacustris* fue capturada en NAP (solo en estiaje), IHU (solo en lluvias), y EMB (ambas temporadas).

Cyprinus carpio fue la especie con mayor densidad en EMB en ambas temporadas (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 25.82$, $GL = 5$, $P < 0.001$; $\chi^2 = 30.48$, $GL = 5$, $P < 0.001$, respectivamente). La densidad poblacional de *C. carpio* y *Oreochromis* spp. se concentró en EMB, el sitio más turbio. Además, la biomasa de *C. carpio* fue la mayor en EMB en ambas temporadas (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 19.27$, $GL = 5$, $P < 0.01$ [temporada de lluvias]; $\chi^2 = 27.02$, $GL = 5$, $P < 0.001$ [estiaje]). La densidad de *Chirostoma* spp. fue mayor en UCA durante la temporada de lluvias (Análisis de Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 12.5$, $GL = 5$, $P < 0.028$). Durante el estiaje, la densidad de *Chirostoma* spp. fue similar entre sitios y su biomasa fue similar entre sitios en ambas temporadas (Tabla II). La densidad de *Poeciliopsis infans* durante la temporada de lluvias fue similar en todos los sitios; sin embargo, su máxima densidad se presentó en EMB durante el estiaje (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 21.52$, $GL = 5$, $P < 0.006$); la biomasa de *P. infans* fue mayor en EMB (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 21.52$, $GL = 5$, $P < 0.006$ [temporada de lluvias]; $\chi^2 = 18.37$, $GL = 5$, $P < 0.002$ [estiaje]). *Goodea atripinnis*, *A. lacustris*, *A. robustus* y *M. salmoides* no mostraron diferencias en densidad entre los sitios (Tabla II).

La densidad y biomasa de *C. carpio* (Correlación de Spearman, $r_s = 0.70$, $P < 0.05$; $r_s = 0.58$, $P < 0.05$; respectivamente), de la especie nativa *A. lacustris* (Correlación de Spearman, $r_s = 0.38$, $P > 0.05$; $r_s = 0.33$, $P < 0.05$; respectivamente) y del taxón introducido *Oreochromis* spp. (Correlación de Spearman, $r_s = 0.61$, $P < 0.05$; $r_s = 0.60$, $P < 0.05$; respectivamente) se relacionaron positivamente con los valores de turbidez del agua. La densidad de *P. infans* se relacionó positivamente con la turbidez del agua (Correlación de Spearman, $r_s = 0.25$, $P < 0.05$) y la biomasa de *Chirostoma* spp. se relacionó negativamente con la turbidez del agua (Correlación de Spearman, $r_s = -0.41$, $P < 0.05$). *Allophorus robustus*, *G. atripinnis* y *M. salmoides* no estuvieron relacionados con la turbidez del agua ($N = 72$). Entre todos los taxa de peces, la densidad y biomasa de *G. atripinnis* (Correlación de Spearman, $r_s = 0.41$, $P < 0.05$; $r_s = 0.36$, $P < 0.05$; respectivamente) y *Oreochromis* spp. (Correlación de Spearman, $r_s = 0.70$, $P < 0.05$; $r_s = 0.55$, $P < 0.05$; respectivamente) tuvieron una relación positiva con

C. carpio. *Algansea lacustris* (Correlación de Spearman, $r_s = 0.23$, $P < 0.05$) y *P. infans* (Correlación de Spearman, $r_s = 0.40$, $P < 0.05$) mostraron relación positiva con *C. carpio* únicamente por su densidad ($N = 72$). La abundancia de *C. carpio* (densidad y biomasa) no mostró relación negativa con la abundancia de las especies nativas.

El procedimiento de selección en el análisis *db-RDA* reveló un efecto significativo de la materia orgánica en degradación (detritus) en el fondo y la transparencia del agua sobre la densidad de los peces ($P = 0.02$ y $P = 0.01$, respectivamente). Ambas variables contribuyeron a la asociación significativa entre la densidad de peces y las características del hábitat (Prueba de Monte Carlo; $P = 0.03$). Los primeros dos ejes del análisis *db-RDA* representaron el 92.4% de la variabilidad en las relaciones densidad-hábitat y 84.6% de la variación en los datos de la densidad de peces (Tabla III). El diagrama de ordenación del *db-RDA* reflejó en el primer eje, un gradiente de detritus entre los sitios (Fig. 2a). La distribución de los valores de los sitios en este espacio de ordenación mostró una clara separación entre *EMB* y el resto de los sitios, que se asocia con diferencias en la densidad de los taxa de peces.

Tabla I. Parámetros del hábitat para cada sitio de estudio durante las temporadas de lluvias y estiaje en el Lago de Pátzcuaro. Los datos muestran la media \pm la desviación estándar. Superíndices *a*, *b*, *c* refieren a las diferencias en la variación de los datos entre sitios (diferencia honestamente significativa de Tukey-Kramer [HSD] prueba post hoc, $P < 0.05$).

Parámetros del hábitat	Temporada de lluvias					
	<i>SAJ</i>	<i>PAC</i>	<i>UCA</i>	<i>NAP</i>	<i>IHU</i>	<i>EMB</i>
Oxígeno disuelto ($\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)	6.4 \pm 0.5 ^a	8 \pm 0.8 ^{ab}	10.2 \pm 2.4 ^b	8.1 \pm 0.5 ^{ab}	9.9 \pm 3 ^b	5.7 \pm 1.1 ^a
Sólidos totales disueltos ($\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)	0.6 \pm 0.1 ^a	0.6 \pm 0.1 ^a	0.6 \pm 0.1 ^a	0.6 \pm 0.1 ^a	0.5 \pm 0 ^a	0.3 \pm 0 ^b
Transparencia (m)	0.3 \pm 0.08 ^a	0.3 \pm 0.06 ^a	0.2 \pm 0.03 ^b	0.2 \pm 0.03 ^b	0.1 \pm 0.02 ^b	0.1 \pm 0.02 ^b
Turbidez (NTU)	47 \pm 5 ^a	68 \pm 10 ^a	77 \pm 13 ^{ab}	86 \pm 5 ^{ab}	113 \pm 27 ^b	169 \pm 49 ^c
Profundidad (m)	1.4 \pm 0.1 ^{ab}	5.3 \pm 0.7 ^c	2.2 \pm 0.3 ^a	1.9 \pm 0.6 ^a	2.1 \pm 0.2 ^a	1 \pm 0.6 ^b
Tipo de fondo (>95%)*	Rocas	Rocas	Cieno	Cieno	Cieno	<i>DV</i>
Macrófitas flotantes						
(% de cobertura)*	<5	<5	>25 <50	0	>50 <70	>90
Parámetros del hábitat	Temporada de estiaje					
	<i>SAJ</i>	<i>PAC</i>	<i>UCA</i>	<i>NAP</i>	<i>IHU</i>	<i>EMB</i>
Oxígeno disuelto ($\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)	6.7 \pm 0.7 ^a	5.4 \pm 1.3 ^a	5.7 \pm 1.8 ^a	5.9 \pm 1.6 ^a	6.1 \pm 1.3 ^a	4.0 \pm 1 ^a
Sólidos totales disueltos ($\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)	0.6 \pm 0.1 ^a	0.6 \pm 0.1 ^a	0.6 \pm 0 ^a	0.6 \pm 0.1 ^a	0.6 \pm 0 ^a	0.5 \pm 0.0 ^a
Transparencia (m)	0.3 \pm 0.05 ^{ab}	0.3 \pm 0.06 ^{ac}	0.3 \pm 0.04 ^c	0.3 \pm 0.03 ^c	0.2 \pm 0.03 ^c	0.1 \pm 0.02 ^b
Turbidez (NTU)	62 \pm 3 ^a	58 \pm 16 ^a	61 \pm 10 ^a	63 \pm 6 ^a	99 \pm 9 ^b	129 \pm 16 ^c
Profundidad (m)	1.5 \pm 0.2 ^{ab}	5.8 \pm 0.5 ^d	2 \pm 0.3 ^{ac}	2.4 \pm 0.4 ^c	2 \pm 0.1 ^{ac}	1.2 \pm 0.6 ^b
Tipo de fondo (>95%)*	Rocas	Rocas	Cieno	Cieno	Cieno	<i>DV</i>
Macrófitas flotantes						
(% de cobertura)*	<5	<5	>25 <50	0	>50 <70	>90

DV = Detritus vegetal. *SAJ* = San Jerónimo. *PAC* = Isla Pacanda. *UCA* = Ucasanastacua. *NAP* = Napízaro. *IHU* = Ihuatzio. *EMB* = Embarcadero. *Los parámetros y las unidades son definidas en la sección de materiales y métodos.

Tabla II. Densidad (ind m^{-2}) y biomasa (g m^{-2}) de las especies de peces en cada sitio de colecta durante las temporadas de lluvias y estiaje en el Lago de Pátzcuaro. Los datos muestran la media \pm la desviación estándar. Superíndices *a, b, c* refieren a las diferencias en la variación de los datos entre sitios (diferencia honestamente significativa de Tukey-Kramer [HSD] prueba post hoc, $P < 0.05$).

Especies	SAJ	PAC	UCA	NAP	IHU	EMB
Densidad durante la temporada de lluvias						
CC	0 ^a	0 ^a	0.01 \pm 0 ^a	0.02 \pm 0.03 ^a	0.04 \pm 0.05 ^a	0.2 \pm 0.1 ^b
AL	0 ^a	0 ^a	0 ^a	0 ^a	0.1 ⁻³ \pm 0.2 ^{-3a}	0.7 ⁻³ \pm 1 ⁻³
GA	1 ⁻³ \pm 1 ^{-3a}	1 ⁻³ \pm 4 ^{-3a}	1 ⁻³ \pm 2 ^{-3a}	0.02 \pm 0.04 ^a	5 ⁻³ \pm 4 ^{-3a}	6 ⁻³ \pm 4 ^{-3a}
CH	3.1 \pm 1 ^{ab}	1.4 \pm 0.7 ^b	10.1 \pm 10 ^a	2.7 \pm 1 ^{ab}	2.9 \pm 2 ^{ab}	1.1 \pm 1 ^b
PI	0.01 \pm 0.01 ^a	1 ⁻³ \pm 1 ^{-3a}	3 ⁻³ \pm 2 ^{-3a}	0.03 \pm 0.07 ^a	0.2 \pm 0.4 ^a	0.5 \pm 0.6 ^a
OR	0.3 ⁻³ \pm 0.5 ^{-3a}	0 ^a	0.4 ⁻³ \pm 0.5 ^{-3a}	2 ⁻³ \pm 2 ^{-3a}	2 ⁻³ \pm 3 ^{-3a}	0.9 \pm 1 ^b
AR	0.4 ⁻³ \pm 0.6 ^{-3a}	0.4 ⁻³ \pm 1 ^{-3a}	0.9 ⁻³ \pm 0.2 ^{-3a}	0.7 ⁻³ \pm 1 ^{-3a}	0 ^a	0 ^a
Densidad durante la temporada de estiaje						
CC	2 ⁻³ \pm 2 ^{-3a}	0 ^a	0 ^a	4 ⁻³ \pm 3 ^{-3a}	8 ⁻³ \pm 6 ^{-3a}	0.2 \pm 0.3 ^b
AL	0 ^a	0 ^a	0 ^a	0.4 ⁻³ \pm 0.9 ^{-3a}	0 ^a	1.1 ⁻³ \pm 2 ^{-3a}
GA	2 ⁻³ \pm 3 ^{-3a}	1 ⁻³ \pm 2 ^{-3a}	1 ⁻³ \pm 1 ^{-3a}	6 ⁻³ \pm 7 ^{-3a}	2 ⁻³ \pm 5 ^{-3a}	0.03 \pm 0.05 ^a
CH	1.6 \pm 0.7 ^a	1.3 \pm 0.5 ^a	1.7 \pm 0.9 ^a	1.7 \pm 0.7 ^a	2.6 \pm 2 ^a	0.8 \pm 0.7 ^a
PI	0.02 \pm 0.02 ^a	0.01 \pm 0.01 ^a	0.02 \pm 0.02 ^a	0.13 \pm 0.14 ^a	0.01 \pm 0.01 ^a	0.5 \pm 0.4 ^b
OR	1 ⁻³ \pm 1 ^{-3a}	0 ^a	0 ^a	3 ⁻³ \pm 6 ^{-3a}	3 ⁻³ \pm 5 ^{-3a}	0.08 \pm 0.08 ^b
MS	0 ^a	1 ⁻³ \pm 2 ^{-3a}				
Biomasa durante la temporada de lluvias						
CC	0.5 \pm 1.1 ^a	0 ^a	5.6 \pm 4.3 ^a	8.3 \pm 13 ^a	5.6 \pm 8.8 ^a	14.4 \pm 21 ^b
AL	0 ^a	0 ^a	0 ^a	0 ^a	0.3 ⁻³ \pm 0.7 ^{-3a}	0.4 ⁻³ \pm 0.7 ^{-3a}
GA	0.03 \pm 0.04 ^a	0.07 \pm 0.2 ^a	0.06 \pm 0.07 ^a	0.4 \pm 0.6 ^a	0.07 \pm 0.1 ^a	0.02 \pm 0.03 ^a
CH	3 \pm 3 ^a	1 \pm 0.5 ^a	1.8 \pm 1.5 ^a	1.1 \pm 1.5 ^a	1.1 \pm 1.5 ^a	0.5 \pm 0.6 ^a
PI	0.8 ⁻³ \pm 1 ^{-3a}	0.5 ⁻³ \pm 0.7 ^{-3a}	1 ⁻³ \pm 1 ^{-3a}	0.01 \pm 0.03 ^a	0.06 \pm 0.1 ^a	0.2 \pm 0.1 ^b
OR	0.02 \pm 0.03 ^a	0 ^a	0.05 \pm 0.07 ^a	0.3 \pm 0.5 ^{ab}	0.08 \pm 0.1 ^a	5.2 \pm 6.8 ^b
AR	0.01 \pm 0.01 ^a	0.01 \pm 0.02 ^a	1 ⁻³ \pm 3 ^{-3a}	3 ⁻³ \pm 9 ^{-3a}	0 ^a	0 ^a
Biomasa durante la temporada de estiaje						
CC	0.2 \pm 0.2 ^a	0 ^a	0 ^a	0.4 \pm 0.5 ^{ab}	0.9 \pm 1.2 ^{ab}	1.7 \pm 1 ^b
AL	0 ^a	0 ^a	0 ^a	0.7 ⁻³ \pm 0.2 ⁻³	0 ^a	0.4 ⁻³ \pm 0.7 ⁻³
GA	0.04 \pm 0.05 ^a	0.02 \pm 0.06 ^a	0.01 \pm 0.02 ^a	0.1 \pm 0.1 ^a	0.05 \pm 0.09 ^a	0.3 \pm 0.6 ^a
CH	1.3 \pm 0.7 ^a	1.7 \pm 1 ^a	1.1 \pm 0.9 ^a	1.1 \pm 0.3 ^a	1 \pm 0.6 ^a	0.7 \pm 0.4 ^a
PI	6 ⁻³ \pm 8 ^{-3a}	8 ⁻³ \pm 0.01 ^a	0.02 \pm 0.02 ^a	0.06 \pm 0.07 ^a	4 ⁻³ \pm 0.01 ^a	0.3 \pm 0.2 ^b
OR	0.07 \pm 0.1 ^a	0 ^b	0 ^b	0.04 \pm 0.5 ^a	0.1 \pm 0.2 ^a	1.4 \pm 1.9 ^a
MS	0 ^a	1 ⁻³ \pm 2 ^{-3a}				

SAJ = San Jerónimo. PAC = Isla Pacanda. UCA = Ucasanastacua. NAP = Napízaro. IHU = Ihuatzio. EMB = Embarcadero. CC = *Cyprinus carpio*. AL = *Algansea lacustris*. GA = *Goodea atripinnis*. CH = *Chirostoma* spp. PI = *Poeciliopsis infans*. OR = *Oreochromis* spp. AR = *Allophorus robustus*. MS = *Micropterus salmoides*.

La selección en el *db-RDA* reveló un efecto de la transparencia y turbidez del agua sobre la biomasa de los peces ($P = 0.002$ y $P = 0.02$, respectivamente). La asociación entre los taxa de peces y las características del hábitat fue significativa (Prueba de Monte Carlo; $P = 0.006$). Los primeros dos ejes del *db-RDA* representaron el 85.7% de la variabilidad en las relaciones biomasa-hábitat y 79.2% de la variación de los datos de biomasa de peces (Tabla III). El diagrama de ordenación mostró que la transparencia y la turbidez del agua se relacionaron con el primer eje (Fig. 2b).

Tabla III. Correlaciones entre las variables del hábitat y los ejes de ordenación (densidad y biomasa de las especies de peces en todos los sitios de estudio en el Lago de Pátzcuaro). Correlaciones Especies-Hábitat (CEH); porcentaje acumulado de varianza de los datos de las especies (PAVDE); porcentaje acumulado de la variancia de la relación especies-hábitat (PAVRE).

Estadísticos	dbRDA eje 1		dbRDA eje 2	
	Densidad	Biomasa	Densidad	Biomasa
Detritus vegetal	0.93	0.64	0.3	0.47
Sólidos totales disueltos	-0.7	-0.7	-0.4	-0.11
Oxígeno disuelto	-0.65	0.14	0.42	-0.66
Transparencia	-0.47	-0.95	-0.73	0.03
Turbidez	0.66	0.85	0.5	0.31
Eigenvalores	0.63	0.68	0.22	0.11
CEH	0.99	0.99	0.93	0.96
PAVDE	62.9	68.4	84.6	79.2
PAVRE	68.7	74.1	92.4	85.7

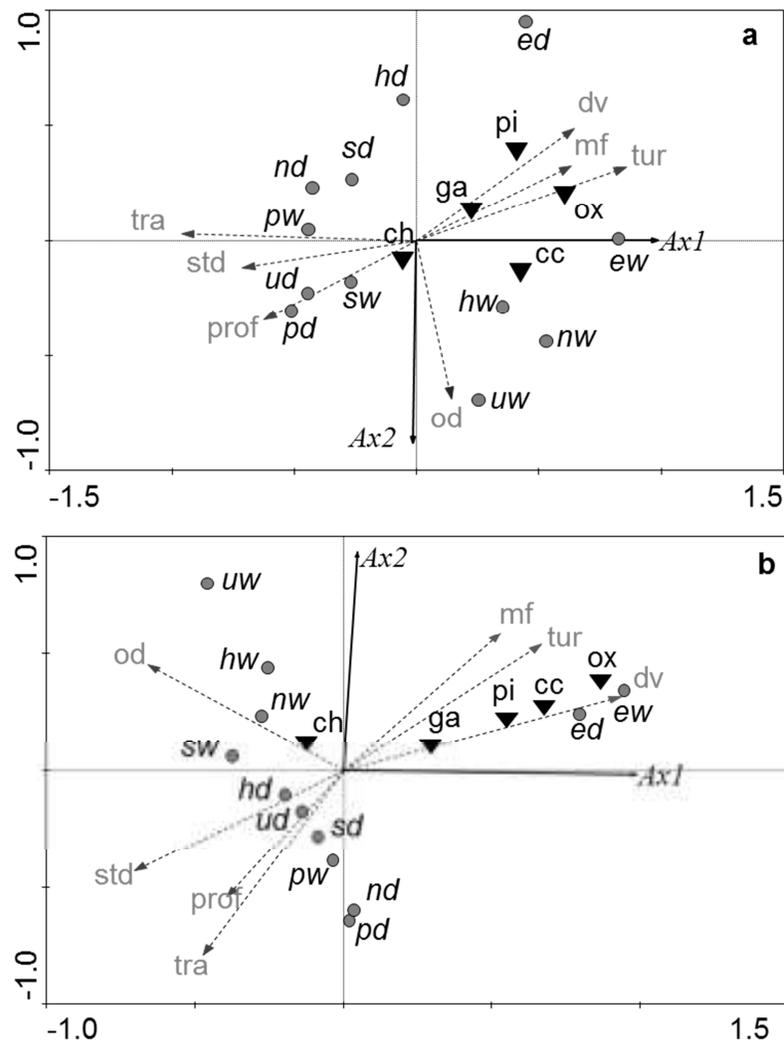


Figura 2. Diagrama de ordenación del análisis de redundancias basado en distancias (db-RDA) basado en la densidad (a) y biomasa (b) de las especies de peces y parámetros del hábitat (flechas grises) por sitio en el Lago de Pátzcuaro. Las especies de peces se indican con triángulos negros. Los sitios se indican con círculos grises. Los ejes principales se indican con flechas negras. Acrónimos: (cc) *Cyprinus carpio*; (ch) *Chirostoma* spp.; (ga) *Goodea atripinnis*; (pi) *Poeciliopsis infans*; (ox) *Oreochromis* spp.; (tra) transparencia; (std) sólidos totales disueltos; (prof) profundidad; (dv) detritus vegetal; (mf) macrófitas flotantes; (tur) turbidez; (sw) San Jerónimo durante las lluvias; (pw) Isla Pacanda durante las lluvias; (uw) Ucasanastacua durante las lluvias; (nw) Napízaro durante las lluvias; (hw) Ihuatzio durante las lluvias; (ew) Embarcadero durante las lluvias; (sd) San Jerónimo durante el estiaje; (pd) Isla Pacanda durante el estiaje; (ud) Ucasanastacua durante el estiaje; (nd) Napízaro durante el estiaje; (hd) Ihuatzio durante el estiaje; (ed) Embarcadero durante el estiaje.

El análisis de porcentajes de similitud (*SIMPER*), basado en las estimaciones de densidad de los peces, mostró que *Chirostoma* spp., *P. infans*, y *Oreochromis* spp. representaron > 90 % de la comunidad de peces durante ambas temporadas en *EMB*; en los otros cinco sitios de estudio, *Chirostoma* spp. contribuyó > 95 % en la comunidad de peces (Tabla IV). Con base en la biomasa, *Chirostoma* spp. contribuyó > 90 % de la comunidad de peces en *SAJ*, *PAC*, y *UCA* durante ambas temporadas. *Cyprinus carpio* y *Chirostoma* spp. contribuyeron > 90 % de la comunidad de peces en *NAP* y *IHU* durante ambas temporadas. En *EMB*, *C. carpio*, *Oreochromis* spp., y *Chirostoma* spp. contribuyeron > 90 % durante ambas temporadas.

La diversidad de peces con base en la densidad mostró variación de 0.01 decits/ind a 0.5 decits/ind y con base en la biomasa de 0.02 decits/ind a 0.5 decits/ind. La equidad también mostro variación con base en la densidad de 0.02 a 0.5 y con base en la biomasa de 0.1 a 0.6 (Fig. 3). La diversidad y la equidad calculadas usando la densidad de los peces fue mayor en los sitios ms turbios (*IHU* y *EMB*) durante la temporada de lluvias (Análisis Kruskal-Wallis, H' , $\chi^2 = 20.80$, $GL = 5$, $P < 0.009$; J' , $\chi^2 = 20.85$, $GL = 5$, $P < 0.009$) (Fig. 3a). Durante el estiaje, *EMB* mostró los valores más altos de diversidad y equidad (Análisis Kruskal-Wallis, H' , $\chi^2 = 18.60$, $GL = 5$, $P < 0.002$; J' , $\chi^2 = 18.97$, $GL = 5$, $P < 0.001$) (Fig. 3b). El patrón de variación de la diversidad basado en la biomasa se muestra en las figuras 3c y 3d. La diversidad y la equidad mostraron los valores más altos en *EMB* y los valores más bajos en *PAC* (Análisis Kruskal-Wallis, H' , $\chi^2 = 11.18$, $GL = 5$, $P = 0.047$ [temporada de lluvias]; $\chi^2 = 23.94$, $GL = 5$, $P < 0.002$ [estiaje]; J' , $\chi^2 = 11.75$, $GL = 5$, $P = 0.038$ [temporada de lluvias]; $\chi^2 = 23.45$, $GL = 5$, $P < 0.003$ [estiaje]).

Tabla IV. Especies distintivas en cada sitio reveladas por el análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) basado en la densidad y biomasa de los peces, durante las temporadas de lluvias y estiaje en el Lago de Pátzcuaro. Promedio de abundancia (Abu); Promedio de similitud (Sim); Porcentaje de contribución (Con); Porcentaje acumulado (Cum). *Atgansea lacustris*, *Allophorus robustus*, *Goodea atripinnis* y *M. salmoides* no se incluyen porque estas especies contribuyeron con <5% a la densidad y biomasa de la comunidad de peces en todos los sitios durante las temporadas de lluvias y estiaje.

Sitios	Especies	Basado en la densidad de peces						Basado en la biomasa de peces									
		Temporada de lluvias			Temporada de estiaje			Temporada de lluvias			Temporada de estiaje						
		Abu	Sim	Cum	Abu	Sim	Cum	Abu	Sim	Cum	Abu	Sim	Cum				
SAJ	<i>Chirostoma</i> spp.	1.6	73.8	99.5	99.5	3.0	70.9	99.7	99.7	1.3	58.6	92.1	92.1	3.1	47.7	97.3	97.3
PAC	<i>Chirostoma</i> spp.	1.3	75.8	99.7	99.7	1.4	72.4	99.9	99.9	1.7	55.4	99.9	99.9	1.0	69.6	99.9	99.9
UCA	<i>Chirostoma</i> spp.	1.7	67.1	98.9	98.9	10.1	43.1	99.8	99.8	1.12	53.4	98.8	98.8	1.8	52.5	99.3	99.3
NAP	<i>Chirostoma</i> spp.	1.7	69.1	95.9	95.9	2.7	68.6	99.5	99.5	1.1	55.9	84.1	84.1	1.1	19.1	68.7	68.7
IHU	<i>Cyprinus carpio</i>	2.6	39.9	98.9	98.9	2.8	60.1	98.9	98.9	0.4	5.3	8.9	92.9	8.3	7.6	27.3	95.9
EMB	<i>Chirostoma</i> spp.	0.8	28.2	56.2	56.2	1.1	11.5	34.6	34.6	0.9	18.7	37.9	97.4	5.6	22.3	54.7	98
	<i>Poeciliopsis infans</i>	0.4	15.2	30.3	86.5	0.5	9.1	27.4	62	0.7	13.2	29.8	29.8	0.5	2.7	8.4	8.4
	<i>Oreochromis</i> spp.	0.2	3.7	7.3	93.7	0.9	10.0	30.1	92.1	1.4	10.1	22.8	52.6	5.2	8.3	26.2	34.7
	<i>Cyprinus carpio</i>									1.7	17.2	38.9	91.5	14.4	20.1	63.1	97.7

SAJ = San Jerónimo. PAC = Isla Pacanda. UCA = Ucasanastacua. NAP = Napízaro. IHU = Ihuatzio. EMB = Embarcadero.

7.3. INTERACCIONES TRÓFICAS

Un total de 1983 peces de todos los taxa fueron analizados, 1038 tractos digestivos durante la temporada de lluvias y 945 durante el estiaje. Doce componentes alimenticios fueron encontrados y aproximadamente el 90% de los tractos tuvieron una repleción >50% asegurando una buena descripción de la dieta.

7.3.1. GREMIO TRÓFICO

Se analizaron 384 individuos de *C. carpio* desde 30 mm hasta 450 mm LP, 237 durante la temporada de lluvias y 147 durante el estiaje. Nueve componentes alimentarios fueron encontrados. Los individuos de *C. carpio* fueron agrupados en tres clases de talla: *Talla 1* (< 120 mm), *Talla 2* (120 - 230 mm) y *Talla 3* (> 230 mm), con diferencias en la ingesta de copépodos (Análisis Kruskall-Wallis, $\chi^2 = 41.24$, $GL = 300$, $P < 0.001$), cladóceros (Análisis Kruskall-Wallis, $\chi^2 = 30.95$, $GL = 300$, $P < 0.001$), restos vegetales (Análisis Kruskall-Wallis, $\chi^2 = 10.94$, $GL = 300$, $P < 0.001$) y detritus (Análisis Kruskall-Wallis, $\chi^2 = 26.33$, $GL = 300$, $P < 0.001$) (Tabla V). Los tres grupos de peces se distribuyeron principalmente en la zona sur del lago en el Embarcadero (*EMB*) e Ihuatzio (*IHU*) durante la temporada de lluvias y estiaje (Fig. 4).

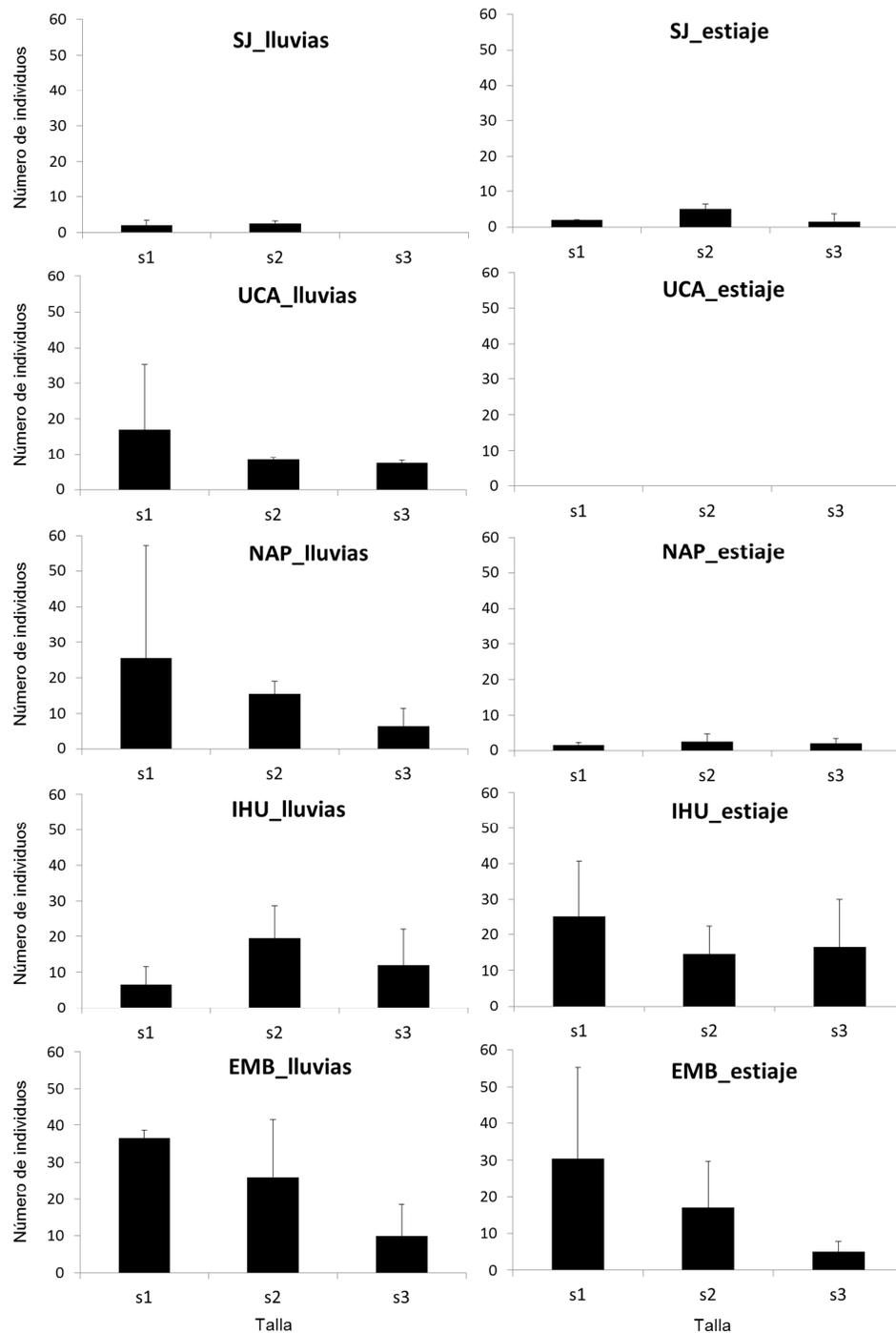


Figura 3. Número de individuos de los tres grupos de tallas de *C. carpio* en cinco sitios de estudio del Lago de Pátzcuaro, durante las temporadas de lluvias y estiaje. Las columnas muestran la media \pm la desviación estándar. Los datos en Isla Pacanda no se muestra en la figura porque *C. carpio* no fue colectada en este sitio.

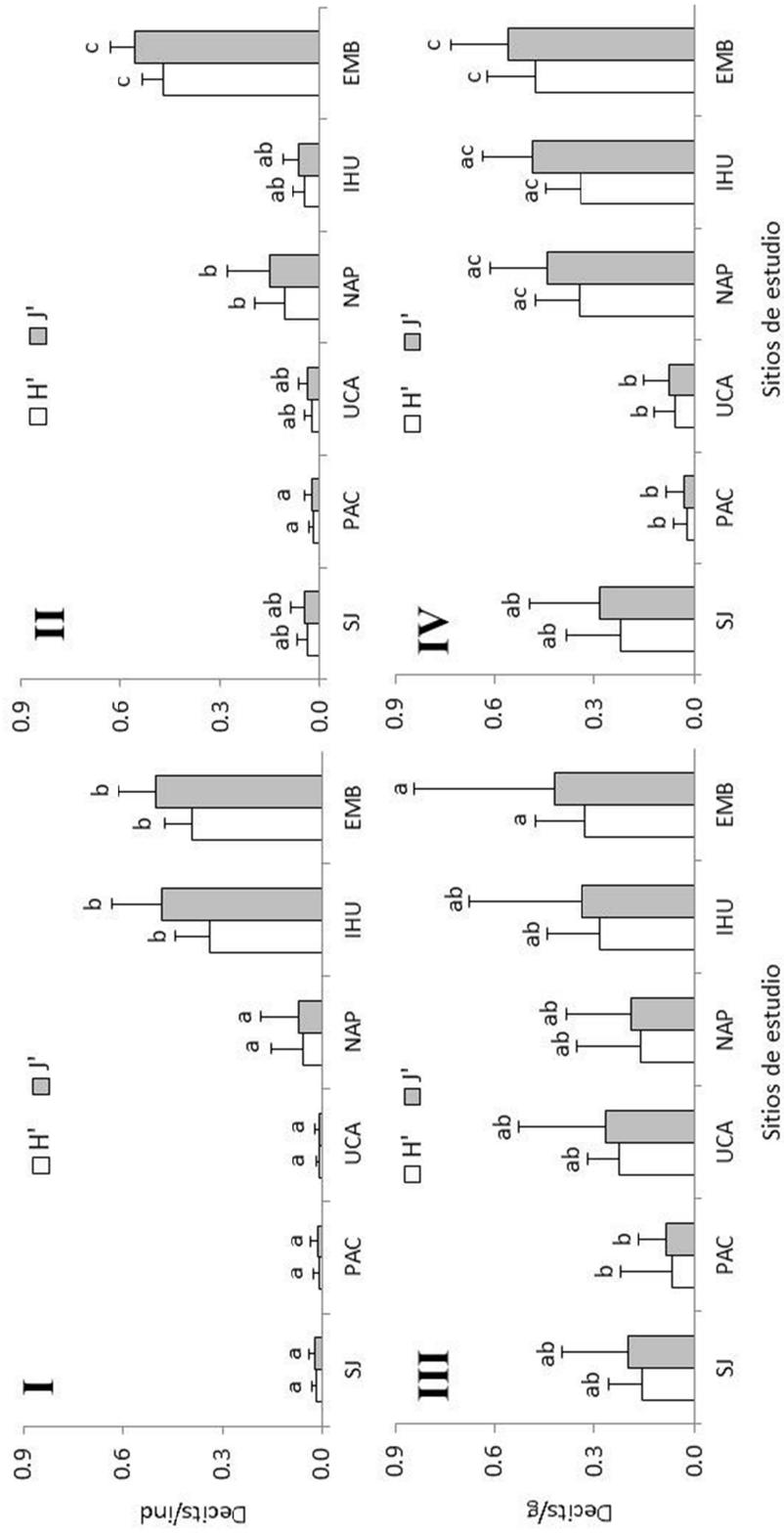


Figura 4. Diversidad (H') y equidad (J') de peces en cada sitio de estudio en el Lago de Pátzcuaro. El cálculo basado en la densidad de peces se presenta para la temporada de lluvias (I) y de estiaje (II). El cálculo basado en la biomasa de peces se presenta para la temporada de lluvias (III) y de estiaje (IV). Las columnas muestran la media \pm la desviación estándar. Superíndices *a*, *b*, *c* refieren a las diferencias en la variación de los datos entre sitios (diferencia honestamente significativa de Tukey-Kramer [HSD] prueba post hoc, $P < 0.05$). *SAJ* = San Jerónimo. *PAC* = Isla Pacanda. *UCA* = Ucasanastacua. *NAP* = Napizaro. *IHU* = Ihuatzio. *EMB* = Embarcadero.

Tabla V. Área (mm^2) de cada uno de los componentes de la dieta con valores distintos entre tallas de *C. carpio* (N=301) en el Lago de Pátzcuaro. Los datos muestran la media \pm la desviación estándar. Superíndices *a, b, c* refieren a las diferencias en la variación de los datos entre sitios (diferencia honestamente significativa de Tukey-Kramer [HSD] prueba post hoc, $P < 0.05$).

	Copépodos	Cladóceros	Restos vegetales	Detritus
Talla 1 (<120 mm LP)	34.7 \pm 28.7 ^a	32.9 \pm 29.9 ^a	15 \pm 36.9 ^a	52.6 \pm 46.7 ^a
Talla 2 (120-230 mm LP)	14.7 \pm 19.7 ^b	15.7 \pm 19.6 ^b	34.4 \pm 48.6 ^a	80.7 \pm 67.8 ^b
Talla 3 (>230 mm LP)	4.4 \pm 8.8 ^c	5.9 \pm 10.4 ^c	50.3 \pm 52.7 ^b	134.9 \pm 92.7 ^c

Cyprinus carpio (Talla 1) ingirió principalmente detritus. El zooplancton (copépodos y cladóceros) fueron componentes de la dieta secundarios durante la temporada de lluvias en todos los sitios donde fue capturada. El detritus y el zooplancton fueron componentes preferidos en *IHU* y *EMB* durante el estiaje. El valor máximo del detritus (64 %) fue registrado en *EMB* durante la temporada de lluvias y 66% para el zooplancton en *IHU* durante el estiaje. La talla más pequeña de la carpa reveló variaciones por sitio en la ingesta de componentes incidentales, ingirió más cantidad de restos vegetales en *UCA* ($31.4 \pm 26.1 \text{ mm}^2$) que en *NAP* ($0.4 \pm 1.8 \text{ mm}^2$) durante la temporada de lluvias ($\chi^2 = 13.25$, $GL = 1$, $P < 0.01$); y más quironómidos en *NAP* ($16 \pm 13.3 \text{ mm}^2$) que en *UCA* ($2.2 \pm 4.5 \text{ mm}^2$) durante la temporada de lluvias ($\chi^2 = 5.97$, $GL = 1$, $P < 0.02$). La carpa común (Talla 1) fue determinada como omnívora, con tendencia por consumir detritus, copépodos y cladóceros, de acuerdo al *IIR* y al *IO* (Tablas 6, 7 y 8).

Cyprinus carpio (Talla 2) se alimentó principalmente de detritus y restos vegetales, de forma secundaria ingirió zooplancton en *EMB*, *IHU*, *NAP* y *UCA* durante ambas temporadas. Pero, algas filamentosas y cladóceros fueron componentes principales en *SAJ* donde el detritus y los rotíferos tuvieron importancia secundaria. Los insectos no-identificados y quironómidos fueron componentes de dieta incidentales. El detritus registró su valor máximo (71%) en *EMB* durante la temporada de lluvias y 23 % para el zooplancton en *SAJ* durante el estiaje. La talla media de *Cyprinus carpio* (Talla 2) ingirió solo rotíferos ($14.4 \pm 14 \text{ mm}^2$) y escamas ($15.2 \pm 21.2 \text{ mm}^2$) y la menor cantidad de detritus ($18.4 \pm 26.1 \text{ mm}^2$) en *SAJ* durante la temporada de lluvias (Análisis

Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 101.37$, $GL = 7$, $P < 0.01$; $\chi^2 = 67.19$, $GL = 7$, $P < 0.01$; $\chi^2 = 25.73$, $GL = 7$, $P < 0.01$, respectivamente). Estos peces también ingirieron más algas filamentosas ($32 \pm 11.6 \text{ mm}^2$), más insectos ($19.3 \pm 4.6 \text{ mm}^2$) y menos restos vegetales ($19.3 \pm 4.6 \text{ mm}^2$) en *SAJ* (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 52.65$, $GL = 7$, $P < 0.01$; $\chi^2 = 145.42$, $GL = 7$, $P < 0.01$; $\chi^2 = 22.8$, $GL = 7$, $P < 0.01$, respectivamente) durante ambas temporadas. El consumo de quironómidos ($26.3 \pm 15.9 \text{ mm}^2$) fue mayor en *NAP* durante la temporada de lluvias (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2=41.04$, $GL=7$, $P<0.01$). La carpa común (*Talla 2*) fue determinada como omnívora, con tendencia por consumir detritus, restos vegetales y algas filamentosas, de acuerdo al *IRI* y al *OI* (Tabla VI, VII y VIII).

Cyprinus carpio (*Talla 3*) se alimentó de detritus principalmente y de restos vegetales de forma secundaria; los quironómidos fueron componentes incidentales en todos los sitios durante la temporada de lluvias y el estiaje. El detritus registró su máximo valor (81%) en *EMB* durante las lluvias. La cantidad de recursos alimenticios consumidos por los individuos de talla más grande de *Cyprinus carpio* fue similar entre sitios en ambas temporadas. La carpa común (*Talla 3*) fue determinada como omnívora con tendencia por consumir detritus y restos vegetales, de acuerdo con el *IRI* y el *OI* (Tablas 6, 7 y 8).

Allophorus robustus ingirió insectos principalmente (84%) y quironómidos de forma secundaria. Esta especie fue incluida en el análisis trófico únicamente en *SAJ* durante la temporada de lluvias y se ubicó en el gremio trófico de los carnívoros, de acuerdo al *IRI* (Tabla VI).

Se analizaron 133 individuos de *Oreochromis* spp. desde 20 mm hasta 160 mm *LP*, 62 durante la temporada de lluvias y 71 durante el estiaje. *Oreochromis* spp. se alimentó de detritus principalmente, algas filamentosas de forma secundaria y de zooplancton de manera incidental durante ambas temporadas. El máximo valor del detritus (96%) fue registrado en *NAP* durante el estiaje. *Oreochromis* spp. ingirió más cantidad de escamas en *EMB* ($1.6 \pm 3.6 \text{ mm}^2$) durante el estiaje (Análisis Krukall-Wallis, $\chi^2 = 14.78$, $GL = 5$, $P = 0.01$). Esta especie se determine como omnívora, con tendencia por consumir detritus con la capacidad de alimentarse de productores primarios como algas filamentosas y consumidores primarios como zooplancton, de acuerdo al *IRI* y *OI* (Tabla VI, VII y VIII).

En relación al taxón *Chirostoma* spp. se analizaron 516 tractos digestivos en individuos con tallas desde 35 mm hasta 70 mm LP, 258 durante la temporada de lluvias y 258 durante el estiaje. Este grupo de peces se alimentaron generalmente de copépodos, cladóceros, escamas, arácnidos e insectos. La importancia del zooplancton registró su valor máximo (89 %) en *EMB* durante el estiaje, las escamas (37 %) en *SAJ* en el estiaje, los arácnidos (30 %) en *PAC* también en el estiaje y los insectos (73 %) en *PAC* durante las lluvias. *Chirostoma* spp. consumió más cladóceros ($44.8 \pm 54.5 \text{ mm}^2$) en *EMB* (Análisis Krukall-Wallis, $\chi^2 = 177.64$, $GL = 11$, $P < 0.01$) y más escamas en *NAP* ($145.1 \pm 157.2 \text{ mm}^2$) durante el estiaje (Análisis Krukall-Wallis, $\chi^2 = 115.4$, $GL = 11$, $P < 0.01$). Asimismo, estos peces ingirieron más insectos ($16.2 \pm 12.3 \text{ mm}^2$) y arácnidos ($109.6 \pm 78.6 \text{ mm}^2$) en *PAC* durante la temporada de lluvias y más quironómidos en *SAJ* ($7 \pm 14.8 \text{ mm}^2$), *UCA* ($5.7 \pm 12.5 \text{ mm}^2$), *NAP* ($7.5 \pm 36.5 \text{ mm}^2$) en la misma temporada (Análisis Krukall-Wallis, $\chi^2 = 95.26$, $GL = 11$, $P < 0.01$). *Chirostoma* spp. se ubicó en el gremio de los carnívoros, con tendencias por consumir zooplancton e invertebrados terrestres (insectos y arácnidos) de acuerdo al *IIR* (Tabla VI y VII).

Con respecto a *G. atripinnis*, se revisaron 85 individuos desde 30 mm hasta 120 mm LP, 35 durante la temporada de lluvias y 50 durante el estiaje. *Goodea atripinnis* consumió generalmente algas filamentosas, detritus, zooplancton e insectos. El valor máximo de las algas filamentosas (77 %) fue registrado en *IHU* durante las lluvias, el valor máximo del detritus (67 %) en *SAJ* también durante las lluvias, el zooplancton (36 %) y los insectos (12 %) en *SAJ* durante el estiaje. *Goodea atripinnis* se ingirió más detritus ($37.3 \pm 18.4 \text{ mm}^2$) en *EMB* (Análisis Krukall-Wallis, $\chi^2 = 31.3$, $GL = 7$, $P < 0.01$) y más insectos en *SAJ* ($7.3 \pm 4.6 \text{ mm}^2$) e *IHU* ($2.6 \pm 4.8 \text{ mm}^2$) durante el estiaje (Análisis Krukall-Wallis, $\chi^2 = 21.92$, $GL = 7$, $P < 0.01$). Esta especie consumió más cantidad de algas filamentosas ($52 \pm 18.5 \text{ mm}^2$) en *UCA* y menos ($5.2 \pm 8.4 \text{ mm}^2$) en *EMB* (Análisis Krukall-Wallis, $\chi^2 = 19.53$, $GL = 7$, $P < 0.006$). *Goodea atripinnis* fue determinada como omnívora con tendencia por consumir algas filamentosas y detritus y con la capacidad de ingerir zooplancton e insectos, de acuerdo con *IRI* y *IO* (Tabla VI, VII y VIII).

En relación a *Poeciliopsis infans*, 239 tractos digestivos fueron analizados en individuos de tallas desde 20 mm hasta 45 mm LP, 100 en la temporada de lluvias y 139

durante el estiaje. Los componentes de la dieta más importantes fueron el detritus y las diatomeas durante ambas temporadas (Tablas 6 y 7). El valor máximo de detritus consumido (59 %) fue registrado en *EMB* durante la temporada de lluvias y en *NAP*, *UCA* (> 62 %) durante el estiaje. Mientras, las diatomeas fueron ingeridas con valores máximos de (47 %) en *UCA* durante la temporada de lluvias y en *SAJ* (71 %) durante el estiaje. Esta especie no mostró cambios en la dieta entre tallas ni entre sitios. *Poeciliopsis infans* fue considerada omnívora, con tendencia por consumir detritus y diatomeas bénticas y epifíticas, de acuerdo al *IIR* y *IO*; Tabla VI, VII y VIII).

7.3.2. AMPLITUD DE DIETA

El índice de Levin mostró que *C. carpio* de forma general en el Lago de Pátzcuaro (incluyendo todos los sitios y ambas temporadas) tuvo una amplitud de dieta de 0.35 ± 0.1 (*Talla 1* = 0.46 ± 0.1 ; *Talla 2* = 0.33 ± 0.1 ; *Talla 3* = 0.26 ± 0.1) lo que categoriza a esta especie como especialista. *Oreochromis* spp. y *Allophorus robustus* fueron determinados como especialistas. De la misma forma, *Chirostoma* spp. se comportó generalmente como especialista, aunque en *SAJ*, *PAC* e *IHU* fue generalista durante el estiaje. *Goodea atripinnis* también se comportó como especialista, excepto en *UCA* durante la temporada de lluvias y en *SAJ* y *NAP* durante el estiaje (Tabla IX). *Poeciliopsis infans* se comportó como especialista durante el estiaje y como generalista únicamente en *UCA* durante las lluvias.

Tabla VI. Índice de importancia relativa (IIR%) para cada componente de la dieta de las especies de peces incluidas en el estudio en cuatro sitios SAJ, PAC, UCA, NAP durante las temporadas de lluvias y estiaje* en el Lago de Pátzcuaro.

	SAJ			PAC			UCA						NAP					
	Cc2	Cx	Ga	Ar	Cx		Ce1	Cc2	Cc3	Cx	Ga	Ce1	Cc2	Cc3	Ox	Cx	Ga	
Co	1, 11*	59, 30*	1, 23*		8, 27*		16	8	60, 37*	11	21	8	3, 1*	89, 29*	1, 16*			
Ca	21, 9*	29, 27*	19, 13*		4*		14	8	36, 37*	11	13	9	4, 2*	10, 25*	2, 11*			
Ro	12																	
Os		6*							2*						2*			
Sc	8	10, 37*	1						3, 18*						41*			
Ins	3, 2*		12*	84	73, 39*				6*						3*			
Ara					19, 30*													
Chi		2		12			3		1		12	11	6		1			
Dia	5*		2, 5*				2			21	3			9			10, 3*	
Al	45		11, 26*					3		46		8		19, 1*			60, 42*	
Ve	9*						14	18	20			7	15					
Om	10, 64*		67, 21*	3			54	63	75	11	51	57	79	65, 96*			27, 28*	

SAJ=San Jerónimo, PAC= Isla Pacanda, UCA=Ucasanastacua, NAP=Napizaro, Cc1=Cyprinus carpio (<12 cm SL), Cc2=Cyprinus carpio (12-23 cm SL), Cc3=Cyprinus carpio (>23 cm SL), Ox= Oreochromis spp., Cx=Chirostoma spp., Ga=Goodea atripinnis, Ar=Allophorobius robustus, Co=Copépodos, Ca=Cladóceros, Ro=Rotíferos, Os=Ostrácodos, Sc=Escamas, Ins=Insectos, Ara=Arácnidos, Chi=Quironómidos, Dia=Diatomeas, Al=Algas filamentosas, Ve=Restos vegetales, Om=Materia orgánica no identificada (detritus).

Tabla VII. Índice de importancia relativa (IIR%) para cada componente de la dieta de las especies de peces incluidas en el estudio en dos sitios *IHU* y *EMB* durante las temporadas de lluvias y estiaje* en el Lago de Pátzcuaro.

	<i>IHU</i>						<i>EMB</i>					
	<i>Cc1</i>	<i>Cc2</i>	<i>Cc3</i>	<i>Ox</i>	<i>Cx</i>	<i>Ga</i>	<i>Cc1</i>	<i>Cc2</i>	<i>Cc3</i>	<i>Ox</i>	<i>Cx</i>	<i>Ga</i>
<i>Co</i>	22, 32*	8, 8*	4*	6, 14*	14, 9*	8, 9*	9, 27*	4, 6*	1*	2, 4*	49, 28*	12*
<i>Ca</i>	23, 34*	8, 10*	1, 4*	8, 3*	15, 32*	3, 9*	12, 24*	3, 8*		3, 3*	47, 61*	3, 13*
<i>Ro</i>				13*		3*				1		2, 1*
<i>Sc</i>					3, 12*	2*					4, 8*	3*
<i>Ins</i>				2*	67, 47*	3*						
<i>Chi</i>		2, 5*	2, 6*				3, 2*	2, 4*	1		3*	
<i>Dia</i>	2			7, 7*		4, 4*	2*			9, 9*		8, 2*
<i>Al</i>	2, 5*		1	24, 23*		77, 59*	4, 7*	1, 2*		17, 23*		22, 57*
<i>Ve</i>	4, 6*	23, 19*	20, 20*				8, 8*	19, 26*	18, 34*			
<i>Om</i>	47, 23*	59, 58*	76, 66*	55, 38*		8, 11*	64, 30*	71, 54*	81, 65*	68, 61*		65, 12*

IHU=Ihuatzio, *EMB*=Embarcadero, *Cc1*=*Cyprinus carpio* (<12 cm), *Cc2*=*Cyprinus carpio* (12-23 cm), *Cc3*=*Cyprinus carpio* (>23 cm), *Ox*= *Oreochromis* spp., *Pi*=*Poeciliopsis infans*, *Cx*=*Chirostoma* spp., *Ga*=*Goodea atripinnis*, *Co*=Copépodos, *Ca*=Cladóceros, *Ro*=Rotíferos, *Sc*=Escamas, *Ins*=Insectos, *Chi*=Quironómidos, *Dia*=Diatomeas, *Al*=Algas filamentosas, *Ve*=Restos vegetales, *Om*=Materia orgánica no identificada (detritus).

Tabla VIII. Índice de omnivoría para las especies de peces en todos los sitios de estudio durante las temporadas de lluvias y estiaje en el Lago de Pátzcuaro.

	Temporada de lluvias					Temporada de estiaje						
	SAJ	PAC	UCA	NAP	IHU	EMB	SAJ	PAC	UCA	NAP	IHU	EMB
<i>Cyprinus carpio</i> (Talla 1)			0.36	0.30	0.31	0.37					0.25	0.29
<i>Cyprinus carpio</i> (Talla 2)	0.31		0.39	0.36	0.39	0.42	0.38				0.38	0.39
<i>Cyprinus carpio</i> (Talla 3)			0.44	0.42	0.44	0.44					0.40	0.44
<i>Oreochromis</i> spp.				0.42	0.40	0.43				0.44	0.34	0.42
<i>Goodea atripinnis</i>	0.39		0.38	0.44	0.41	0.43	0.32			0.36	0.37	0.36

SAJ=San Jerónimo, PAC=Isla Pacanda, UCA=Ucasanastacia, NAP=Napizaro, IHU=Ihuatzio, EMB=Embarcadero

Tabla IX. Amplitud de dieta de cada una de las especies de peces durante las temporadas de lluvias y estiaje en el Lago de Pátzcuaro.

	Temporada de lluvias						Temporada de estiaje					
	SAJ	PAC	UCA	NAP	IHU	EMB	SAJ	PAC	UCA	NAP	IHU	EMB
<i>Cyprinus carpio</i> (Talla 1)			0.44	0.47	0.41	0.24					0.65	0.54
<i>Cyprinus carpio</i> (Talla 2)	0.44		0.32	0.37	0.35	0.16	0.25				0.38	0.35
<i>Cyprinus carpio</i> (Talla 3)			0.21	0.27	0.15	0.22					0.26	0.43
<i>Oreochromis</i> spp.				0.28	0.41	0.19				0.03	0.52	0.33
<i>Chirostoma</i> spp.	0.41	0.36	0.35	0.12	0.3	0.58	0.75	0.7	0.55	0.54	0.61	0.39
<i>Goodea atripinnis</i>	0.24		0.6	0.32	0.15	0.27	0.8			0.6	0.23	0.29
<i>Allophorus robustus</i>	0.12					0.24						0.54

SAJ=San Jerónimo, PAC=Isla Pacanda, UCA=Ucasanastacua, NAP=Napízaro, IHU=Ihuatzio, EMB=Embarcadero

7.3.3. POSICIÓN TRÓFICA

Cyprinus carpio (incluyendo las tres tallas) fue ubicada dentro de los consumidores primarios durante ambas temporadas en todos los sitios, de acuerdo al programa TROPH. Sin embargo, con base en $\delta^{15}N$, *C. carpio* (Talla 1) fue considerado como consumidor secundario en IHU y EMB durante lluvias y estiaje; *C. carpio* (Talla 2) fue consumidor primario solo en SAJ en ambas temporadas y *C. carpio* (Talla 3) fue consumidor primario en UCA durante la temporada de lluvias y en el resto de los sitios fue consumidor secundario. *Chirostoma* spp. fue determinada como consumidor secundario durante ambas temporadas con base en el programa TROPH y el análisis de $\delta^{15}N$. *Goodea atripinnis* fue ubicado en la posición trófica de los consumidores primarios de acuerdo al programa TROPH durante ambas temporadas. Y, con base en $\delta^{15}N$, *G. atripinnis* fue determinada como consumidor secundario en IHU y EMB durante ambas temporadas. La posición trófica de *Allophorus robustus* (consumidor secundario) y *Oreochromis* spp. (consumidor primario) fue similar usando ambos métodos (TROPH y $\delta^{15}N$). *Poeciliopsis infans* se ubicó dentro de los consumidores primarios en todos los sitios durante ambas temporadas de acuerdo al programa TROPH y al análisis de $\delta^{15}N$ (Tablas X y XI).

7.3.4. VALORES DE $\delta^{15}N$ Y POSICIÓN TRÓFICA ENTRE SITIOS

El valor promedio de $\delta^{15}N$ en el tejido de raíz de lirio fue 8.2 ± 0.3 ‰. El valor promedio de $\delta^{15}N$ para cada taxa de peces en todos los sitios y en ambas temporadas se muestra en la tabla XII. La firma isotópica $\delta^{15}N$ del músculo y la posición trófica de *Oreochromis* spp. fue mayor en EMB durante el estiaje (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 11.29$, $GL = 2$, $P = 0.03$, en ambos análisis) y menor en NAP durante la temporada de lluvias (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 8.26$, $GL = 3$, $P = 0.04$). Para *Chirostoma* spp., el valor más bajo de $\delta^{15}N$ del músculo (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 19.95$, $GL = 5$, $P < 0.01$) y de la posición trófica (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 19.87$, $GL = 5$, $P < 0.01$) se registró en EMB y el mayor más alto en PAC durante el estiaje (Tabla XI y XII). *Goodea atripinnis* presentó el valor más alto de $\delta^{15}N$ (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 11.88$, $GL =$

5, $P = 0.03$) y de la posición trófica (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 11.90$, $GL = 5$, $P = 0.03$) en *EMB* y los valores más bajos en *NAP*. En *SAJ*, los valores más bajos de $\delta^{15}N$ y de la posición trófica fueron registrados durante la temporada de lluvias para *C. carpio* (Talla 2) (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 12.82$, $GL = 3$, $P < 0.01$ ambos análisis). Con respecto a *P. infans*, se encontraron diferencias en los valores de $\delta^{15}N$ y de la posición trófica entre sitios durante la temporada de lluvias (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 13.09$, $GL = 3$, $P < 0.01$) y el estiaje (Análisis Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 14.14$, $GL = 4$, $P < 0.01$).

Tabla X. Posición trófica de cada una de las especies de peces con base en el *IIR* durante las temporadas de lluvias y estiaje en el Lago de Pátzcuaro. Los datos muestran la media \pm la desviación estándar.

	Temporada de lluvias					
	<i>SAJ</i>	<i>PAC</i>	<i>UCA</i>	<i>NAP</i>	<i>IHU</i>	<i>EMB</i>
<i>C. carpio</i> (Talla 1)			2.32 \pm 0	2.47 \pm 0.13	2.43 \pm 0.08	2.25 \pm 0.07
<i>C. carpio</i> (Talla 2)	2.45 \pm 0.21		2.21 \pm 0.08	2.30 \pm 0.13	2.23 \pm 0.09	2.08 \pm 0.06
<i>C. carpio</i> (Talla 3)			2.02 \pm 0	2.07 \pm 0.10	2.04 \pm 0.06	2.01 \pm 0.04
<i>Chirostoma</i> spp.	2.95 \pm 0.17	2.98 \pm 0.23	2.99 \pm 0.10	3 \pm 0.04	3.02 \pm 0.6	2.88 \pm 0.04
<i>G. atripinnis</i>	2.06 \pm 0.02		2.22 \pm 0	2.03 \pm 0	2.06 \pm 0.01	2.05 \pm 0.06
<i>A. robustus</i>	3.16 \pm 0.4					
<i>Oreochromis</i> spp.				2.07 \pm 0	2.09 \pm 0	

	Temporada de estiaje					
	<i>SAJ</i>	<i>PAC</i>	<i>UCA</i>	<i>NAP</i>	<i>IHU</i>	<i>EMB</i>
<i>C. carpio</i> (Talla 1)					2.66 \pm 0	2.53 \pm 0.06
<i>C. carpio</i> (Talla 2)	2.21 \pm 0.08				2.24 \pm 0.09	2.19 \pm 0.08
<i>C. carpio</i> (Talla 3)					2.15 \pm 0.1	2.01 \pm 0
<i>Chirostoma</i> spp.	2.85 \pm 0.31	2.93 \pm 0.37	2.93 \pm 0.24	2.80 \pm 0.34	3.03 \pm 0.32	2.97 \pm 0.16
<i>G. atripinnis</i>	2.50 \pm 0.14			2.27 \pm 0	2.26 \pm 0.12	2.29 \pm 0.1
<i>Oreochromis</i> spp.				2.04 \pm 0	2.35 \pm 0.16	2.06 \pm 0.04

SAJ=San Jerónimo, *PAC*=Isla Pacanda, *UCA*=Ucasanastacua, *NAP*=Napízaro, *IHU*=Ihuatzio, *EMB*=Embarcadero

Tabla XI. Posición trófica de cada una de las especies de peces con base en $\delta^{15}N$ durante las temporadas de lluvias y estiaje en el Lago de Pátzcuaro. Los datos muestran la media \pm la desviación estándar. Superíndices *a*, *b* refieren a las diferencias en la variación de los datos entre sitios (diferencia honestamente significativa de Tukey-Kramer [HSD] prueba post hoc, $P < 0.05$).

	Temporada de lluvias					
	<i>SAJ</i>	<i>PAC</i>	<i>UCA</i>	<i>NAP</i>	<i>IHU</i>	<i>EMB</i>
<i>C. carpio</i> (Talla 1)			2.2 \pm 0 ^a	2.7 \pm 0.5 ^a	3.2 \pm 0.6 ^a	3.1 \pm 0.1 ^a
<i>C. carpio</i> (Talla 2)	1.6 \pm 0.8 ^a		3.0 \pm 0.3 ^b	3.1 \pm 0.4 ^b	3.4 \pm 0.1 ^b	3.1 \pm 0.4 ^b
<i>C. carpio</i> (Talla 3)			2.0 \pm 0.4 ^a	2.8 \pm 0.0 ^a	3.5 \pm 0.3	3.3 \pm 0
<i>Chirostoma</i> spp.	3.8 \pm 0.4 ^a	3.8 \pm 0.1 ^a	3.8 \pm 0.2 ^a	3.7 \pm 0.2 ^a	3.8 \pm 0.2 ^a	3.6 \pm 0.3 ^a
<i>G. atripinnis</i>	2.5 \pm 0.5 ^{ab}		2.4 \pm 0.2 ^{ab}	2.5 \pm 0.5 ^b	2.8 \pm 0.2 ^{ab}	3.2 \pm 0.3 ^a
<i>A. robustus</i>	2.9 \pm 0.4					
<i>Oreochromis</i> spp.				1.5 \pm 0.5 ^a	2.6 \pm 0.3 ^a	2.7 \pm 0.2 ^a

	Temporada de estiaje					
	<i>SAJ</i>	<i>PAC</i>	<i>UCA</i>	<i>NAP</i>	<i>IHU</i>	<i>EMB</i>
<i>C. carpio</i> (Talla 1)					3.1 \pm 0.2 ^a	3.2 \pm 0.1 ^a
<i>C. carpio</i> (Talla 2)	2.2 \pm 0.6 ^a				3.1 \pm 0.3 ^b	3.1 \pm 0.2 ^b
<i>C. carpio</i> (Talla 3)					3.5 \pm 0.3 ^a	3.2 \pm 0 ^a
<i>Chirostoma</i> spp.	4.3 \pm 0.4 ^{ab}	4.4 \pm 0.3 ^a	4.1 \pm 0.4 ^{ab}	4.1 \pm 0.3 ^{ab}	3.8 \pm 0.4 ^{bc}	3.7 \pm 0.5 ^c
<i>G. atripinnis</i>	2.7 \pm 0 ^a			2.7 \pm 0.2 ^a	3 \pm 0.4 ^a	2.6 \pm 0.7 ^a
<i>Oreochromis</i> spp.				1.7 \pm 0.1 ^a	2.3 \pm 0.2 ^a	2.7 \pm 0.1 ^b

SAJ=San Jerónimo, *PAC*=Isla Pacanda, *UCA*=Ucasanastacua, *NAP*=Napízaro, *IHU*=Ihuatzio, *EMB*=Embarcadero

Tabla XII. Firma isotópica de $\delta^{15}N$ para cada una de las especies de peces durante las temporadas de lluvias y estiaje en el Lago de Pátzcuaro. Los datos muestran la media \pm la desviación estándar. Superíndices *a*, *b* refieren a las diferencias en la variación de los datos entre sitios (diferencia honestamente significativa de Tukey-Kramer [HSD] prueba post hoc, $P < 0.05$).

	Temporada de lluvias					
	<i>SAJ</i>	<i>PAC</i>	<i>UCA</i>	<i>NAP</i>	<i>IHU</i>	<i>EMB</i>
<i>C. carpio</i> (Talla 1)			12.4 \pm 0 ^a	13.8 \pm 1.8 ^a	15.7 \pm 2.1 ^a	15.4 \pm 0.1 ^a
<i>C. carpio</i> (Talla 2)	10.1 \pm 2.8 ^a		15.1 \pm 1 ^b	20 \pm 1.4 ^b	16.4 \pm 0.3 ^b	15.3 \pm 0.4 ^b
<i>C. carpio</i> (Talla 3)			15.1 \pm 1.4	14.3 \pm 0	16.7 \pm 1	15.9 \pm 0
<i>Chirostoma</i> spp.	16.9 \pm 1.2 ^a	16.9 \pm 0.4 ^a	16.8 \pm 0.7 ^a	16.5 \pm 0.6 ^a	16.9 \pm 0.8 ^a	16.4 \pm 1.1 ^a
<i>G. atripinnis</i>	12.4 \pm 1.6 ^{ab}		12.2 \pm 0.8 ^{ab}	12.2 \pm 1.6 ^b	13.3 \pm 0.6 ^{ab}	14.8 \pm 1 ^a
<i>A. robustus</i>	13.9 \pm 1.4					
<i>Oreochromis</i> spp.	12.3 \pm 2.2 ^{ab}			10 \pm 1.5 ^b	13.8 \pm 0.9 ^a	14.2 \pm 0.2 ^a

	Temporada de estiaje					
	<i>SAJ</i>	<i>PAC</i>	<i>UCA</i>	<i>NAP</i>	<i>IHU</i>	<i>EMB</i>
<i>C. carpio</i> (Talla 1)					15.5 \pm 0.7 ^a	15.6 \pm 0.5 ^a
<i>C. carpio</i> (Talla 2)	12.4 \pm 1.9 ^a				15.3 \pm 1 ^a	15.5 \pm 0.7 ^a
<i>C. carpio</i> (Talla 3)					16.5 \pm 1.1 ^a	15.5 \pm 0 ^a
<i>Chirostoma</i> spp.	18.4 \pm 1.1 ^{ab}	18.8 \pm 1.1 ^a	18 \pm 1.5 ^{ab}	18 \pm 1 ^{ab}	16.9 \pm 1.5 ^{bc}	16.6 \pm 1.6 ^c
<i>G. atripinnis</i>	13 \pm 0 ^a			13 \pm 0.8 ^a	14 \pm 1.4 ^a	13.6 \pm 0.6 ^a
<i>Oreochromis</i> spp.				10.5 \pm 0.5 ^a	12.5 \pm 0.5 ^a	14.1 \pm 0.6 ^b

SAJ=San Jerónimo, *PAC*=Isla Pacanda *UCA*=Ucasanastacua, *NAP*=Napízaro, *IHU*=Ihuatzio, *EMB*=Embarcadero

7.3.5. TRASLAPE DE DIETA

Cyprinus carpio (Talla 2) trasladó su dieta de manera significativa (> 60 %) con *Goodea atripinnis* en *SAJ* durante ambas temporadas. Las tres tallas de *C. carpio* trasladaron su dieta entre ellas y con *Poeciliopsis infans* en *UCA* durante la temporada de lluvias. En *NAP* y *IHU*, las tres tallas de *C. carpio* trasladaron su dieta entre ellas, con *Oreochromis* spp. y *Poeciliopsis infans* (Talla 13). *Cyprinus carpio* (Talla 2) trasladó su dieta con *Goodea atripinnis* en *NAP* durante la temporada de lluvias y con *C. carpio* (Talla 1) en *IHU* durante el estiaje. En *EMB*, *C. carpio* (Talla 1) trasladó su dieta (> 60 %) con todos los taxa de peces durante el estiaje. *Cyprinus carpio* (Talla 2 y Talla 3) trasladó su dieta de forma significativa con *Oreochromis* spp., *Poeciliopsis infans* y *Goodea atripinnis* durante la temporada de lluvias (Tabla XIII).

Tabla XIII. Traslapo de dieta entre las especies de peces durante las temporadas de lluvias y estiaje* en el Lago de Pátzcuaro. No se presentan datos de la Isla Pacanda (PAC) porque en ese sitio el análisis trófico se realizó únicamente para *Chirostoma* spp.

UCA																		
SAJ					NAP													
	Cc2	Pi	Cx	Ga	Ar	Cc1	Cc2	Cc3	Cx	Pi	Ga	Cc1	Cc2	Cc3	Ox	Pi	Cx	Ga
Cc2	0.6	0.4	0.6	0.2		Cc1	1	0.8	0.5	0.7	0.5	Cc1	0.9	0.7	0.8	0.6	0.5	0.5
Pi	0.5*	0.2	0.8	0.3		Cc2		0.9	0.3	0.6	0.4	Cc2		0.8	0.8	0.6	0.3	0.6
Cx	0.3*	0*	0.3	0.1		Cc3			0.1	0.6	0.4	Cc3			0.7	0.7	0.0	0.4
Ga	0.7*	0.4*	0.4*	0.1		Cx				0.2	0.4	Ox				0.7	0.2	0.9
Ar						Pi			0*		0.55	Pi			0.8*		0.1	0.5
						Ga						Cx			0.1*	0.2*		0.1
												Ga			0.6*	0.6*	0.4*	

IHU										EMB									
	Cc1	Cc2	Cc3	Ox	Pi	Cx	Ga	Cc1	Cc2	Cc3	Ox	Pi	Cx	Ga					
Cc1	0.9	0.7	0.8	0.8	0.4	0.5		Cc1	0.9	0.8	0.8	0.7	0.4	0.8					
Cc2	0.8*	0.9	0.7	0.7	0.2	0.3		Cc2	0.8*	1	0.8	0.7	0.2	0.7					
Cc3	0.7*	1*	0.7	0.7	0	0.2		Cc3	0.6*	0.9*	0.7	0.7	0	0.7					
Ox	0.7*	0.6*	0.6*		0.2	0.7		Ox	0.7*	0.7*	0.6*	0.9	0.1	1					
Pi	0.7*	0.7*	0.8*	0.8*		0.2		Pi	0.6*	0.5*	0.5*	0.8*	0.1	0.8					
Cx	0.5*	0.3*	0.1*	0.2*	0.3*	0		Cx	0.7*	0.3*	0*	0.2*	0.1*	0.1					
Ga	0.6*	0.4*	0.3*	0.8*	0.6*	0.4*		Ga	0.7*	0.5*	0.3*	0.7*	0.5*	0.5*					

SAJ=San Jerónimo, UCA=Ucasantacua, NAP=Napízaro, IHU=Ihuatzio, EMB=Embarcadero, Cc1=Cyprinus carpio (<120 mm SL), Cc2=Cyprinus carpio (120-230 mm SL), Cc3=Cyprinus carpio (>230 mm SL), Ox= Oreochromis spp., Pi=Poeciliopsis infans, Cx=Chirostoma spp., Ga=Goodea atripinnis, Ar=Allophorus robustus.

8. DISCUSIÓN

8.1. ANALISIS COMUNITARIO

Cyprinus carpio es una especie invasora que ha causado importantes alteraciones ecológicas en los ecosistemas dulceacuícolas (Koehn, 2004; Lowe *et al.*, 2004; Miller y Crowl, 2006). Esta especie es reconocida como una de las amenazas más importantes para la biodiversidad en lagos someros (Zambrano *et al.*, 2001). En estanques experimentales, la alimentación bentónica de carpas confinadas re-suspenden el sedimento e incrementan la turbidez del agua (Breukelaar *et al.*, 1994; Roberts *et al.*, 1995; Loughheed *et al.*, 1998). Estudios en sistemas artificiales concluyeron que las poblaciones no confinadas de carpa causan los mismos efectos en lagos someros (Zambrano *et al.*, 1999; Zambrano *et al.*, 2001; Scheffer *et al.*, 2003; Miller y Crowl, 2006; Parkos *et al.*, 2006; Wolfe *et al.*, 2009). Otros estudios sugieren que *C. carpio* afecta a los ecosistemas acuáticos al reestructurar las comunidades biológicas indirectamente (Weber y Brown, 2009) y reducir la abundancia de los peces nativos (Weber y Brown, 2011). Por estas razones, en el presente trabajo se hipotetizó que *C. carpio* es la especie dominante de la comunidad de peces en todos los sitios de estudio en el Lago de Pátzcuaro independientemente de las características del hábitat y que su abundancia se relaciona negativamente con la abundancia de las especies nativas. Los resultados indican que *C. carpio* es dominante en la comunidad de peces del Lago de Patzcuaro solo en términos de biomasa. Esto fue evidente en los sitios más turbios con detritus vegetal en el fondo, variedad de formas de vegetación acuática y la superficie cubierta principalmente por lirio. La carpa fue rara en sitios profundos y someros con rocas en el fondo y vegetación acuática escasa. La contribución de la carpa a la comunidad de peces fue relevante solo en términos de biomasa durante la temporada de secas. La densidad y biomasa de la carpa fue mayor en el sitio con mayor diversidad y equidad de peces. Aunque la densidad y biomasa de la carpa se relacionó positivamente con la turbidez del agua, ni la densidad ni la biomasa de peces nativos mostraron relaciones negativas con la turbidez del agua o la densidad y biomasa de *C. carpio*.

Los niveles de turbidez del agua y las características del hábitat (e.g., profundidad, tipo de fondo, cobertura de la vegetación acuática) en el Lago de Pátzcuaro son afectadas por varios factores: deforestación de la zona de captación de agua y el incremento de la erosión durante más de 30 años (Chacón-Torres, 1993); aumento de la carga de nutrientes desde la década de 1940s propiciando el crecimiento exponencial de fitoplancton (Berry *et al.*, 2011); descargas directas de aguas residuales sin tratar durante más de 30 años (Rosas *et al.*, 1985); acumulación de materia orgánica originada por la remoción del lirio durante más de 20 años (Orbe-Mendoza *et al.*, 2002); y el dragado de los canales de navegación durante más de 10 años (Rodríguez-Arteaga y Zarazúa-Sánchez, 2009). De forma adicional, Gomez-Tagle *et al.* (2002) encontraron que el aporte de nutrientes y sedimentación en el Lago de Pátzcuaro son consecuencias de la degradación de la Cuenca, Alcocer y Bernal-Brooks (2002), mostraron que la principal causa de re-suspensión de sedimentos es la acción del viento, y Sánchez-Chávez *et al.* (2011), argumentan que los factores climáticos han influido en la pérdida del volumen de agua, el incremento en la concentración de nutrientes y la re-suspensión de sedimentos. Estos últimos autores también encontraron que la cantidad de clorofila *a* generalmente excede los límites hipertroficados (25 µg/L) y que el gradiente de turbidez del agua puede explicarse por la productividad primaria y la sedimentación de las partículas. Finalmente, Alcocer y Bernal-Brooks (2002), argumentan que el incremento de las actividades humanas sobre la Cuenca y en las zonas cercanas al Lago de Pátzcuaro están asociadas positivamente con la turbidez del agua, el aporte de nutrientes y sedimentación. Todas estas líneas de evidencia, de forma adicional a los resultados obtenidos permiten proponer que la turbidez del agua y el cambio del hábitat en el Lago de Pátzcuaro no puede ser directamente y únicamente causado por *C. carpio*.

Se ha argumentado que *C. carpio* impacta la zona litoral de los lagos porque remueve la vegetación cuando busca su alimento (Scheffer *et al.*, 2003; Ozbay, 2008). Zambrano *et al.* (2001) y Miller y Crowl (2006) sugieren que la magnitud del daño depende de la densidad de la carpa y del tipo de vegetación acuática en el sistema. En el Lago de Pátzcuaro, el sitio *EMB* tiene la mayor densidad y biomasa de carpa y varias formas de vegetación acuática: enraizada sumergida, enraizada con hojas flotantes, enraizada emergente y flotante (Huerto-Delgadillo y Amador-García, 2011). La zona sur del Lago de Pátzcuaro (donde se ubica el *EMB*) presenta mayor diversidad y biomasa de

macrófitas que el resto del Lago (Huerto-Delgadillo y Amador-García, 2011). Altas biomásas de macrófitas pueden incrementar el detritus vegetal en el fondo e incrementar la productividad primaria en los lagos (Carpenter y Lodge, 1986). Así, es posible soportar que la densidad y biomasa de la carpa en el Lago de Pátzcuaro se relacione positivamente con el detritus vegetal en el fondo del Lago, localizado en los hábitats más turbios. Esto es similar a lo que encontraron Britton *et al.* (2007), quienes describieron una relación positiva entre la presencia de macrófitas y la mayor abundancia de carpa en el Lago Naivasha en Kenya.

Los hábitats generados a través de alteraciones ambientales severas pueden favorecer a las especies resistentes (Byers *et al.*, 2002). *Cyprinus carpio* es considerada una especie tolerante, capaz de resistir cambios antrópicos (Maceda-Veiga y De Sostoa, 2011). La carpa habita en una amplia variación de condiciones abióticas y bióticas (Weber y Brown, 2009; Weber y Brown, 2011). Su capacidad de sobrevivir se relaciona con su adaptabilidad a las variaciones en la turbidez del agua, lo que representa una ventaja sobre otros peces para hábitat sistemas degradados (Zambrano *et al.*, 1999; Zambrano y Macías-García, 2000; Zambrano *et al.*, 2001; Koehn, 2004). Los resultados muestran que la mayor abundancia y dominancia de *Cyprinus carpio* ocurre en EMB, un hábitat somero con detritus en el fondo y la superficie cubierta por macrófitas flotantes. Esta zona del lago se caracteriza por altos niveles de contaminación asociada a las descargas de aguas residuales (Sánchez-Chávez *et al.*, 2011). Es posible argumentar que la carpa toma ventaja del hábitat impactado en el Lago de Pátzcuaro, y hace comparativamente menor uso de áreas no impactadas. Es posible que este lago somero con aportes importantes de detritus vegetal, prevea nichos disponibles para especies bénticas como *C. carpio*. Los resultados muestran que la densidad de la carpa fue comparativamente menor en sitios con limo o rocas en el fondo. Esto coincide con Britton *et al.* (2007), quienes encontraron que en el Lago Naivasha, numerosos recursos alimenticios en el bentos son subutilizados por las especies nativas y la carpa puede hacer uso de esos recursos.

Los resultados del presente estudio revelan que la densidad y biomasa de *Cyprinus carpio* fue frecuentemente igualada o superada por la de otros taxa (*Chirostoma* spp., *P. infans*, and *Oreochromis* spp.), y que la densidad y biomasa de especies nativas fueron independientes de la densidad y biomasa de la carpa. Estos

resultados son similares a los encontrados por Berlanga-Robles *et al.* (1997) y Berlanga-Robles *et al.* (2002), quienes estimaron la abundancia de peces en el Lago de Pátzcuaro. Estos autores, basando su análisis en capturas comerciales con redes agalleras (12mm - 16mm abertura de malla) encontraron que *Chirostoma* spp. fue el taxón más abundante (92% del total de su captura) y *C. carpio* fue rara (0.1% del total de su captura). No fue encontrada ninguna evidencia del impacto negativo de la carpa sobre los peces nativos, como ha sido mencionado por Zambrano *et al.* (2000), Miller y Crowl (2006), y Weber y Brown (2011), en sistemas acuáticos no naturales.

La biomasa actual (<20 kg ha⁻¹) de la carpa en el Lago de Pátzcuaro es pobre comparado con otros ecosistemas como el Lago Naivasha en Africa (>370 kg ha⁻¹) (Britton *et al.*, 2007), el Lago South Lancashire en el Reino Unido (380 kg ha⁻¹) (Linfield, 1980) y en los Lagos Hennepin y Hopper en los Estados Unidos (250 kg ha⁻¹) (Bajer *et al.*, 2009). En el Lago de Pátzcuaro todas las pesquerías han declinado, de ~2500 t en 1988 a <50 t en 2007 y las capturas de *C. carpio* declinaron de >600 t en 1988 (Gaspar-Dillanes *et al.* 2000) a <20 t en 2007 (Diario Oficial de la Federación 2010) y <10 t en 2009 (Zambrano *et al.*, 2011). Estos datos sugieren que la pesquería de *C. carpio* en el Lago de Pátzcuaro continúa disminuyendo de forma alarmante.

La resistencia de *C. carpio* a alteraciones ambientales antrópicas puede estar relacionada con su dominancia sobre la estructura de la comunidad de peces. La dominancia de *C. carpio* en el Lago de Pátzcuaro puede ser disimulada por una diversos factores bióticos y abióticos e impactos antrópicos ocurriendo simultáneamente en el sistema. Esto concuerda con lo encontrado por Light y Marchetti (2006), quienes mencionaron que el tamaño del ecosistema, la complejidad del hábitat, la composición y estructura biológica y la ubicación son factores que afectan el éxito de la invasión de especies no nativas. Mitchell y Knouft (2008) argumentan que en sistemas dulceacuícolas, las características abióticas pueden restringir los impactos ecológicos de las especies invasoras sobre la estructura de la comunidad.

8.2. ANALISIS TRÓFICO

Cyprinus carpio en el Lago de Pátzcuaro es un pez omnívoro que puede encontrar sus recursos alimenticios en más de un nivel trófico, detritus, productores primarios y consumidores primarios. Pero, este pez se comporta como una especie especialista. Tal especialización, aparentemente contradictoria, puede ser explicada por el comportamiento béntico cuando la carpa se alimenta, porque el fondo del lago esta principalmente compuesto por detritus y restos vegetales, que son los recursos alimenticios más disponibles en este ecosistema eutrófico. La similitud en el contenido del tracto digestivo y la composición isotópica de nitrógeno entre la carpa y el resto de las especies de peces no reveló patrones claros de repartición de recursos alimentarios. Esto puede deberse a la selección sobre una escasa variedad de recursos alimentarios y alta disponibilidad de otros recursos específicos (detritus, algas filamentosas y zooplancton). La carpa traslapa su dieta de una forma importante (>60%) con todos los peces introducidos y con la especie nativa *Goodea atripinnis* en la mayoría de los sitios. Los individuos juveniles de carpa traslapan su dieta con *Chirostoma* spp. Este traslape de dieta fue más evidente en sitios con turbidez del agua alta (> 200 NTU), con aportes de detritus importantes (~ 100,000 m³ cada año) y restos vegetales sobre el fondo y densidades importantes de macrófitas flotantes sobre la superficie (~ 44 plantas individuos/m²).

Los resultados de análisis del contenido del tracto digestivo reveló que las tallas más pequeñas de *C. carpio* se alimentaron de zooplancton (~ 50%) y, a medida que crecen, prefieren alimentarse de raíces de lirio y restos vegetales (>60%) y usan los sitios cubiertos por macrófitas flotantes como hábitat trófico. El análisis de isótopos estables de nitrógeno mostró que la carpa también puede ingerir invertebrados asociados al detritus vegetal y a las raíces del lirio. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Zambrano *et al.* (2011), quienes estimaron que la presencia de detritus y restos vegetales fueron >80% en individuos de *C. carpio* capturados en el Lago de Pátzcuaro. De la misma forma en Xochimilco, un sistema dulceacuícola localizado en la Ciudad de México, Zambrano *et al.* (2010) mostraron resultados similares: *C. carpio* ingirió principalmente detritus y macrófitas (>70%). También, en otros ecosistemas como la Laguna de Los Lobos en Argentina, Colautti y Remes (2001) encontraron que *C. carpio*

se alimenta principalmente de restos vegetales y larvas de insectos que se encuentran en el fondo de la laguna. De la misma forma, en algunos embalses del Estado de México (Elías-Fernández y Navarrete-Salgado, 1998), y de Oklahoma en los Estados Unidos de América (Summerfelt *et al.*, 1970), los ríos St. Vrain y mesocosmos de Goosequill en Colorado (Eder y Carlson, 1977), la región del mediterráneo (Crivelli, 1981), la bahía de Quinte en Ontario (Powles *et al.*, 1983) y al noreste de Tailandia (Chapman y Fernando, 1994) la dieta de la carpa es similar.

Otra evidencia de la preferencia de la carpa por macrófitas acuáticas (arraigadas y flotantes) como hábitat de alimentación es la variación en frecuencia de tallas encontrada en los seis sitios de estudio. Los tres grupos de tallas de *C. carpio* fueron capturados durante las lluvias y el estiaje en los sitios con la mayor cobertura vegetal (*IHU*, *EMB*) localizados en la zona sur del lago. Pocos individuos de carpa fueron capturados en sitios con rocas en el fondo y <5% de cobertura vegetal localizados en la zona norte del lago (*SAJ*, *PAC*). Además, en *SAJ*, los restos vegetales fueron escasos en el interior del tracto digestivo de la carpa. Estos resultados concuerdan con el estudio hecho por Britton *et al.* (2007) en el Lago Naivasha en Kenya, un lago somero, tropical y eutrófico (condiciones ideales para el éxito de la invasión de la carpa) tal como el Lago de Pátzcuaro. Estos autores argumentaron que después del establecimiento de la carpa, el efecto de su comportamiento bentónico no ha alterado la regeneración de macrófitas, porque la abundancia de macrófitas se relaciona positivamente con el incremento de la abundancia de *C. carpio*.

Cyprinus carpio, *Oreochromis* spp., *Poeciliopsis infans* y *Goodea atripinnis* en el Lago de Pátzcuaro son peces especialistas que se ubican en el grupo de los consumidores primarios consumen los recursos alimenticios de mayor disponibilidad más abundantes. La carpa se alimenta principalmente sobre el bentos (excepto por los individuos juveniles <100 mm LP); *G. atripinnis* y *Oreochromis* spp. se alimentan en la columna de agua y el fondo; *P. infans* sobre el fondo y el perifiton. Sin embargo, el análisis de isotopos estables de nitrógeno reveló que tanto *C. carpio* (Sizes 1, 2, 3) como *G. atripinnis*, pueden comportarse como consumidores primarios y secundarios. Esto puede ser explicado porque el análisis de $\delta^{15}\text{N}$ puede mostrar la señal isotópica de componentes de la dieta asimilados (Jardine *et al.*, 2003) y es posible que dichos componentes no fueron encontrados en el contenido el tracto digestivo. Estos resultados

son similares a lo encontrado por Mercado-Silva *et al.* (2009), ya que estos autores midieron la posición trófica de *Cyprinus carpio* en ecosistemas dulceacuícolas diferentes (embalses y ríos) en la cuenca del Río Laja en el estado de Guanajuato. En dicho estudio, la carpa se ubicó en la posición trófica más cercana al detritus en los embalses y cerca de los consumidores secundarios en los ríos.

Los peces del género *Chirostoma* en el Lago de Pátzcuaro son conocidos como especialistas que generalmente se alimentan de invertebrados (Solórzano, 1961; Solórzano, 1963; Rosas, 1976; García de León, 1985; Rauda-Ortega y García de León, 1987; Ross *et al.*, 2006), pero en el presente estudio *Chirostoma* spp. se comportó como depredador generalista con capacidad de encontrar sus recursos alimentarios en diferentes tipos de hábitat (bentos, perifiton, superficie y necton) y además en distintas redes tróficas (la del necton, la del perifiton y la terrestre). Esta conclusión concuerda con el estudio de García-Ortega (1990), quien encontró que cuatro especies de *Chirostoma* son depredadores que se alimentan en diversos hábitats del Lago de Pátzcuaro. *Chirostoma* spp. ingirió principalmente zooplancton e insectos y *Alloophorus robustus* se alimentó básicamente de insectos, y ambos se ubicaron en la posición trófica de los consumidores secundarios. Además, el análisis de $\delta^{15}\text{N}$ ubicó a *Chirostoma* spp. también como consumidor terciario (ictiófago). Esto coincide con los resultados de Moncayo-Estrada *et al.* 2007, quienes determinaron la dieta de *Chirostoma lucius* en un ecosistema natural (Lago de Chapala) y uno artificial (Embalse Guaracha). Estos autores encontraron que *C. lucius* es un pez depredador que se alimenta de individuos juveniles de *Chirostoma* y zooplancton en ambos ecosistemas.

El traslape de dieta significativo puede ser evidencia de competencia entre la carpa y el resto de las especies de peces (Lampert y Sommer, 2007), pero los elementos del ecosistema compartidos representan los recursos alimenticios más disponibles en el Lago de Pátzcuaro. Dada la condición eutrófica del lago, la reducción de la columna de agua y el incremento de macrófitas donde el lirio (*Eichornia crassipes*) es la especie predominante (Huerto-Delgadillo y Amador-García, 2011) y ofrece disponibilidad de recursos alimenticios relacionados con detritus vegetal en la zona sur del lago. Otros estudios muestran el incremento de la cobertura del lirio a través del tiempo en el Lago de Pátzcuaro, desde el 9.8% en 1970, 22% en 1990 hasta 35% in 2000 (Calderón-García y Ángeles-López, 1971; Chacón-Torres, 1993; Esteva y Reyes, 2002). Esta amplia

abundancia de lirio puede reflejar la escasa variedad de recursos alimentarios que son usados por la comunidad de peces.

8.3. CONSIDERACIONES DE MANEJO

Si fuera posible inferir competencia por alimento entre la carpa y la comunidad de peces usando los resultados de las interacciones tróficas, entonces en el Lago de Pátzcuaro, *C. carpio* durante su etapa juvenil puede competir con *Chirostoma* spp. y *Goodea atripinnis*. Mientras los individuos adultos de *C. carpio* pueden competir solo con los peces introducidos como *Oreochromis* spp., a pesar de que las carpas adultas necesitan mucha mayor energía para vivir que cualquiera de las especies nativas, debido a que el tamaño corporal puede ser al menos diez veces mayor.

Las poblaciones remanentes de peces nativos en el Lago de Pátzcuaro no solo enfrentan efectos de las especies introducidas, también son amenazadas por las actividades humanas que han causado la destrucción de los hábitat de alimentación y reproducción, disminución en la calidad del agua, acumulación sin precedente de detritus vegetal y sedimentos, pérdida de profundidad y sobrepesca. De esta forma, todos estos hechos pueden amenazar también a las especies de peces introducidos y el decline exponencial de las pesquerías es un indicador certero. En el Lago de Pátzcuaro el volumen de captura de peces ha decaído de ~2500 t en 1988 hasta <30 t en 2007 (Diario Oficial de la Federación 2010). Las capturas de *Cyprinus carpio* han variado de >600 t en la década de 1980s (Gaspar-Dillanes *et al.*, 2000) a <10 t en 2009 (Zambrano *et al.*, 2011).

Los resultados de este estudio permiten argumentar que el Lago de Pátzcuaro enfrenta un problema alarmante sobre sus procesos ecológicos evidenciado por el acortamiento de las redes tróficas, por encima de la competencia alimentaria que se pudiera presentar entre la carpa y el resto de la especies. Esta alteración en la red trófica se comprueba porque (1) los recursos alimentarios usados por todos los peces son escasos, y por (2) las cantidades importantes de detritus contenidas en los tractos digestivos de la mayoría de los peces. Además, (3) por el decline de las poblaciones de los dos depredadores tope característicos de este ecosistema, *Chirostoma* spp. (tallas >15 cm LP, que no fueron capturados) y *Micropterus salmoides* (solo se capturaron dos

individuos <5 cm LP). Lo anterior parece indicar que tanto los peces nativos como los introducidos están tratando de resistir los efectos acumulados en las redes tróficas. Sin embargo, el efecto de *C. carpio* no puede ser descartado, porque se puede ocultar en el efecto conjunto de factores bióticos, abióticos y antrópicos que tienen lugar al mismo tiempo en el lago.

La teoría de las cascadas tróficas sugieren que cuando los peces planctívoros son abundantes, tal como *Chirostoma* spp. en el Lago de Pátzcuaro, pueden ejercer fuerte control sobre las comunidades de zooplancton. Lo que puede reducir o eliminar de los lagos a taxa de talla grande tal como *Daphnia* spp. (Harig y Bain, 1998). Además, los lagos no perturbados generalmente tienen menor biomasa de fitoplancton que los lagos perturbados, debido a las altas tasas de forrajeo y un menor reciclaje de nutrientes por especies de zooplancton más grandes (Lampert y Sommer, 2007). En el Lago de Pátzcuaro la acumulación y la re-suspensión del sedimento ha causado la disminución en la transparencia del agua, en la productividad fitoplancton-zooplancton, y en la disponibilidad de recursos alimenticios para los peces. Estudios en estanques construidos con propósitos de riego (Zambrano y Macías-García, 2000; Zambrano *et al.*, 2001) y jaulas colocadas en la zona litoral de grandes lagos (Miller y Crowl, 2006) han relacionado el forrajeo béntico de la carpa con efectos cascada sobre las redes tróficas. Donde, la carpa afecta indirectamente a los peces zooplanctívoros e insectívoros y también sobre la composición y abundancia de macro-invertebrados (Fletcher *et al.*, 1985; Roberts *et al.*, 1995). Algunos autores sugieren que este comportamiento de la carpa, en el Lago de Pátzcuaro ha amenazado a las especies de peces nativos durante más de cuatro décadas. Porque al reducir la cobertura de la vegetación acuática, reduce también la disponibilidad de alimento, la zonas de refugio para larvas y juveniles y las zonas de reproducción (Rosas, 1976; Bernal-Brooks, 2008). Con todo lo anterior, se esperaba que las interacciones tróficas entre *C. carpio* y la comunidad de peces cambiara entre los distintos sitios de estudio en el lago. Pero, la principal diferencia entre sitios no fueron los recursos alimenticios usados, sino la densidad y biomasa de carpa y su frecuencia de tallas agrupadas en un sitio (*EMB*). Por otro lado, dada la densidad de la carpa en el in Lago de Pátzcuaro (~ 55 individuos ha^{-1}), su efecto indirecto sobre la comunidad de peces puede no ser tan importante como en estanques o en jaulas. Lo anterior se hipotetizó porque la extensión del daño que la

carpa pueda causar sobre los ecosistemas acuáticos es denso-dependiente (Miller et al. 2006). Así, en otros sistemas dulceacuícolas donde se ha evaluado el efecto de la carpa, su densidad supera los 1000 individuos ha^{-1} (Harris y Gehrke, 1997).

Los resultados del presente estudio no soportan la idea de que la mejor estrategia de manejo para *C. carpio* en el Lago de Pátzcuaro es su erradicación a corto plazo. Se argumenta que este lago se encuentra altamente degradado por la pérdida de columna de agua y de hábitat reproductivo (zonas de litoral), lo que dificulta la rehabilitación de las pesquerías en un corto o mediano plazo. Además, actualmente no hay comunidades de pescadores activas de tiempo completo y la carpa es la principal pesquería de subsistencia en el lago (R. Quirino, pescador del Lago de Pátzcuaro, comunicación personal). Este estudio también plantea que es urgente implementar protocolos de pesca que ofrezcan a las comunidades aledañas al lago una pesquería sustentable de autoconsumo en el corto plazo, tal como lo habían propuesto hace más de 10 años Orbe-Mendoza *et al.* (2002). Asimismo, los esfuerzos futuros de manejo y conservación en el Lago de Pátzcuaro deberían enfocarse en la restauración y protección del hábitat y procesos eco-sistémicos naturales y de preservar los servicios eco-sistémicos.

9. CONCLUSIONES

La abundancia de *Cyprinus carpio* (densidad y biomasa) no mostró relación negativa con la abundancia de las especies nativas y si se relacionó positivamente con los niveles de turbidez del agua en el Lago de Pátzcuaro.

Cyprinus carpio es la especie dominante de la comunidad de peces del Lago de Pátzcuaro solo en términos de biomasa y en sitios con características del hábitat específicas, tales como, profundidad media cercana a 1 m, el fondo cubierto principalmente con detritus vegetal y la superficie del agua cubierta principalmente por lirio. En sitios que presentaron fondo rocoso y sin cobertura vegetal la carpa se comportó como una especie rara.

Cyprinus carpio en el Lago de Pátzcuaro es una especie omnívora pero no generalista, donde los individuos juveniles se alimentan principalmente de zooplancton y algas filamentosas y los adultos se alimentan principalmente de detritus, restos vegetales e invertebrados asociados a este tipo de sustrato. La carpa mostró capacidad para encontrar su alimento en más de un nivel trófico, realiza funciones como consumidor primario y consumidor secundario.

Cyprinus carpio en el Lago de Pátzcuaro traslapa su dieta con los peces nativos e introducidos y sus interacciones fueron mayores en los sitios con las mismas características del hábitat en los que fue dominante, ubicados en la zona sur del Lago.

10. LITERATURA CITADA

- Alcocer-Durand, J., F.W. Bernal-Brooks. 2002. Spatial and temporal heterogeneity of physical and chemical variables for an endorheic, shallow water body: Lake Patzcuaro, México. *Arch Hydrobiol.* 155:239–253.
- Alvarez del Villar, J. 1972. Ictiología Michoacana V. Origen y distribución de la ictiofauna dulceacuícola de Michoacán. *An Esc Nac Cienc Biol.* 19:155–161.
- Bajer, P.G., G. Sullivan, P.W. Sorensen. 2009. Effects of a rapidly increasing population of common carp on vegetative cover and waterfowl in a recently restored Midwestern shallow lake. *Hydrobiologia.* 632: 235–245.
- Barbour, C.D. 1973a. A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): A species flock from the Mexican Plateau. *Copeia* 3:533–566.
- Barbour, C.D. 1973b. The systematics and evolution of the genus *Chirostoma* Swainson (Pisces, Atherinidae). *Tulane Stud Zool Bot.* 18:97–143.
- Barbour, M.T, Gerritsen, J., Zinder, B.D., Stribling, J.B. 1999. Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: periphyton, benthic macroinvertebrates and fish. U.S. Environmental Protection Agency, Office of Water. Washington, DC. 339p.
- Barriga-Sosa, I., A.L. Ibañez-Aguirre, J.L. Arredondo-Figueroa. 2002. Morphological and genetic variation in seven species of the endangered *Chirostoma* “humboldtianum species group” (Atheriniformes: Atherinopsidae). *Rev Biol Trop.* 50(1):199–216.
- Bearhop, S., C.E. Adams, S. Waldron, R.A. Fuller, H. Macleod. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *J Anim Ecol.* 73:1007–1012.
- Berlanga-Robles, C., V.J. Madrid, A. Ruiz. 2002. Fish abundance and trophic structure from the commercial catch in Lake Patzcuaro, Mexico. *Hydrobiologia.* 467(1-3):117–122.
- Bernal-Brooks, F.W. (ed). 2008. La estación limnológica de Pátzcuaro 1938-2008. Fundación Gonzalo Río-Arronte/IMTA/UMSNH/INAPESCA. México. 103p.

- Bernal-Brooks, F.W., T.R. Gómez, J. Alcocer. 2002. Lake Patzcuaro (Mexico): a controversy about the ecosystem water regimen approached by field references, climatic variables, and GIS. *Hydrobiologia*. 467(1-3):187–197.
- Berry, J.P., E. Lee, K. Walton, A. Wilson, F. Bernal-Brooks. 2011. Bioaccumulation of microcystins by fish associated with a persistent cyanobacterial bloom in Lago de Patzcuaro (Michoacan, Mexico). *Environ Toxicol Chem*. 30(7):1621–1628.
- Billard, R. 1999 *Carp: Biology and Culture*. Springer-Praxis Publishing, UK. 342p.
- Bloom, D.D., K.R. Piller, J. Lyons, N. Mercado-Silva, M. Medina-Nava. 2009. Systematics and biogeography of the silverside tribe Menidiini (Teleostomi: Atherinopsidae) based on the mitochondrial ND2 gene. *Copeia*. 2:408–417.
- Bouyoucos, G.J. 1936. Directions for making mechanical analyses of soils by the hydrometer method. *Soil Sci*. 42(3):225–30.
- Bravo-Espinosa, M., L.E. Fregoso-Tirado, L.E. Medina-Orozco. 2006. Parámetros de erosionabilidad del modelo WEPP para andosoles con uso pecuario en la cuenca del Lago de Pátzcuaro, Michoacán. *Técnica pecuaria en México*. 44:129–141.
- Breukelaar, A.W., E.H.R.R. Lammens, J.G.P.K. Breteler, I. Tatrai. 1994. Effects of benthivorous bream (*Abramis brama*) and carp (*Cyprinus carpio*) on sediment resuspension and concentrations of nutrients and chlorophyll a. *Freshwater Biol*. 32(1):113–121.
- Britton, J.R., R.R. Boar, J. Grey, J. Foster, J. Logonzo, D.M. Harper. 2007. From introduction to fishery dominance: the initial impacts of the invasive carp *Cyprinus carpio* in Lake Naivasha, Kenya, 1999 to 2006. *J Fish Biol*. 71:239–257.
- Britton, J.R., J. Cucherousset, G.D. Davies, M.J. Godard, G.H. Copp. 2010. Non-native fishes and climate change: predicting species responses to warming temperatures in a temperate region. *Freshwater Biol*. 55(5):1130–1141.
- Byers, J.E. 2002. Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos*. 97(3):449–458.
- Caillet, G.M., Love, M.S., Ebeling, A.W. 1986. *Fishes: A field and laboratory manual on their structure, identification, and natural history*. Wadworth Publishing, USA. 202p.

- Calderón-García, A., J. Ángeles-López. 1971. Estudio del lirio acuático *Eichornia crassipes* (Mart) Solms en el Lago de Pátzcuaro. Comisión Forestal del Estado de Michoacán. Tech. Report No. 2.
- Canto-Maza, W.G., M.E. Vega-Cendejas. 2008. Hábitos alimenticios del pez *Lagodon rhomboides* (Perciformes: Sparidae) en la laguna costera de Chelem, Yucatán, México. *Rev Biol Trop*. 56:1837–1846.
- Carey, M.P., K.O. Maloney, S.R. Chipps, D.H. Wahl. 2010. Effects of littoral habitat complexity and sunfish composition on fish production. *Ecol Freshw Fish*. 19(3):466–476.
- Carpenter, S.R., D.M. Lodge. 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquat Bot*. 26:341–370.
- Chacón, T.A. 1993. Pátzcuaro un lago amenazado. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México. 144p.
- Chacón-Torres, A. 1993. Lake Patzcuaro, Mexico: watershed and water quality deterioration in a tropical high-altitude Latin American lake. *Lake Reserv Manage*. 8(1):37–47.
- Chapman, G., C.H. Fernando. 1994. The diets and related aspects of feeding of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.) and common carp (*Cyprinus carpio* L.) in lowland rice fields in northeast Thailand. *Aquaculture* 123(3-4):281–307.
- Christensen, V., D. Pauly. 1992. ECOPATH II – a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol Model*. 61:169–185.
- Clarke, K.R., R.M. Warwick. 2001. Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. Primer-E, Ivybridge, UK.
- Colautti, D.C., M.L. Remes. 2001. Alimentación de la carpa (*Cyprinus carpio* Linnaeus 1758) en la Laguna de Lobos, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ecol Austral*. 11:69–78.
- Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can J Fish Aquat Sci*. 54:726–738.

- Coto, M., Salazar, O., Arboleya, Z., Ros, R.M. 2002. Contribución al estudio de la carpa común (*Cyprinus carpio*), en condiciones naturales. I Congreso Iberoamericano Virtual de Acuicultura. 529–533. (<http://www.civa2002.org>).
- Crivelli, A.J. 1981. The biology of the carp, *Cyprinus carpio* L., in the Camargue, southern France. *J. Fish Biol.* 18:271–290.
- De Buen, F. 1941. El Lago de Pátzcuaro. Recientes estudios limnológicos. *Revista Geográfica* 1:21–44.
- Diario Oficial de la Federación. 2010. Carta nacional pesquera. 3:17–18. México, D. F.
- Didham, R.K., J.M. Tylianakis, N.J. Gemmell, T.A. Rand, R.M. Ewers. 2007. Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends Ecol Evol.* 22(9):489–496.
- Eder, S., C.A. Carlson. 1977. Food habits of carp and white suckers in the south platte and St. Vrain Rivers and Goosequill pond, Weld County, Colorado. *Trans. Am. Fish. Soc.* 106(4):339–346.
- Edmondson, W.T. 1959. *Fresh-Water Biology*. John Wiley & Sons, Inc, New York. 1248p.
- Elías-Fernández, G., N.A. Navarrete-Salgado. 1998. Crecimiento y producción de carpa común (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758) durante la época de sequía y lluvias en un bordo del Estado de México, México. *Hidrobiológica.* 8:117–123.
- Espinosa-Huerta, E., L. García-Prieto, G. Pérez-Ponce De León. 1996. Helminth community structure of *Chirostoma attenuatum* (Osteichthyes: Atherinidae) in two Mexican Lakes. *The Southwest Nat.* 41(3):288-292.
- Esteva, J., Reyes, J. 2002. El desarrollo social y ambiental en la región de Pátzcuaro, Centro de Estudios Sociales y Ecológicos (CESE), Michoacán.
- Fletcher, A.R., A.K. Morison, D.J. Hume. 1985. Effects of carp (*Cyprinus carpio* L.) on aquatic vegetation and turbidity of waterbodies in the lower Goulburn River Basin. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 36:311-327.
- Galindo-Villegas, J., E. Sosa-Lima. 2002. Gonopodial system review and a new fish record of *Poeciliopsis infans* Cyprinodontiformes: Poeciliidae) for Lake Pátzcuaro, Michoacán, Central Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 50:1151–1157.

- García de León, F.J. 1985. Relaciones alimenticias y reproductivas entre *Chirostoma estor* y *Micropterus salmoides* en el Lago de Pátzcuaro, Michoacán. Memorias de VIII Congreso Nacional de Zoología. 1:41–59.
- García, O.R. 1990. Relaciones alimenticias entre cuatro especies simpátricas de peces de la familia Atherinidae en el Lago de Pátzcuaro, Michoacán. México. Tesis. Escuela de Biología. UMSNH. 82 p.
- Gaspar-Dillanes, M.T., Rojas, P., Fernández, J.I., Díaz-Rubin, M.P. 2000. Lago de Pátzcuaro, Michoacán. En: Sustentabilidad y pesca responsable en México. Instituto Nacional de la Pesca (INP). Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA), Mexico, 797–820pp.
- Gomez-Tagle, A.F., F.W. Bernal-Brooks, J. Alcocer. 2002. Sensitivity of Mexican water bodies to regional climatic change: three study alternatives applied to remote sensed data of Lake Patzcuaro. *Hydrobiologia*. 467(1-3):169–176.
- Harris, J.H., Gehrke, P.C. 1997. Fish and Rivers in Stress - The NSW Rivers Survey. NSW Fisheries Office of Conservation & the Cooperative Research Centre for Freshwater Ecology, Cronulla & Canberra.
- Haynes, G.D., D.M. Gilligan, Grewe, P., F.W. Nicholas. 2009. Population genetics and management units of invasive common carp *Cyprinus carpio* in the Murray-Darling Basin, Australia. *J Fish Biol*. 75(2):295–320.
- Hinojosa-Garro, D., L. Zambrano. 2004. Interactions of common carp (*Cyprinus carpio*) with benthic crayfish decapods in shallow ponds. *Hydrobiologia*. 515:115–122.
- Huerto-Delgadillo, R., Amador-García, A. 2011. Evaluación y análisis de la vegetación acuática y bases para su control. En: Huerto-Delgadillo, R., Vargas-Velázquez, R., Ortiz-Paniagua, C.F. (eds.). Estudio ecosistémico del Lago de Pátzcuaro. Aportes en gestión ambiental para el fomento del desarrollo sustentable. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México, 49–86pp.
- Huipé-Ramos, A., F.W. Bernal-Brooks. 2009. Manejo de microembalses para el cultivo de carpa común (*Cyprinus carpio* Linnaeus 1758) en la región de Zacapu, Michoacán, México. *Hidrobiológica*. 19:129–139.

- Hynes, H.B.N. 1950. The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J Anim Ecol.* 19:36–58.
- Jardine, T.D., S.A. McGeachy, C.M. Paton, M. Savoie, R.A. Cunjak. 2003. Stable isotopes in aquatic systems: Sample preparation, analysis, and interpretation. *Can Manuscr Rep Fish Aquat Sci. Canada*, 39p.
- Khan, T.A. 2003. Dietary studies on exotic carp (*Cyprinus carpio* L.) from two lakes of western Victoria, Australia. *Aquat Sci.* 65:272–286.
- Koehn, J.D. 2004. Carp (*Cyprinus carpio*) as a powerful invader in Australia waterways. *Freshwater Biol.* 49(7):882–894.
- Kolar, C.S., D. M. Lodge. 2002. Ecological predictions and risk assessment for alien fishes in North America. *Science.* 298(5596):1233–1236.
- Krebs, J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper and Row. New York, USA. 195p.
- Kulhanek, S.A., A. Ricciardi, B. Leung. 2011. Is invasion history a useful tool for predicting the impacts of the world's worst aquatic invasive species? *Ecol Appl.* 21(1):189–202.
- Lampert, W., Sommer, U. 2007. *Limnoecology*. Oxford University Press, Oxford, UK. 324p.
- Lepš, J., Šmilauer, P. 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 269p.
- Leung, B., D.M. Lodge, D. Finnoff, J.F. Shogren, M.A. Lewis, G. Lamberti. 2002. An ounce of prevention or a pound of cure: Bioeconomic risk analysis of invasive species. *Proc R Soc Lond B.* 269(1508):2407–2413.
- Light, T., M.P. Marchetti. 2006. Distinguishing between invasions and habitat changes as drivers of diversity loss among California's freshwater fishes. *Conserv Biol.* 21(2):434–46.
- Linfield, R.S.J. 1980. Catchability and stock density of common carp, *Cyprinus carpio* L. in a Lake fishery. *Aquac Res.* 11(1):11–22.
- Lougheed, V., B. Crosbie, P. Chow-Fraser. 1998. Predictions on the effect of common carp (*Cyprinus carpio*) exclusion on water quality, zooplankton, and submergent macrophytes in a Great Lakes wetland. *Can J Fish Aquat Sci.* 55(5):1189–1197.

- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., De Poorter, M. 2004. 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the Global Invasive Species Database. The Invasive Species Specialist Group, World Conservation Union. Auckland, New Zealand. 11p.
- Lyons, J., H.A. Gutiérrez, E. Díaz-Pardo, E. Soto-Galera, M. Medina-Nava, L.R. Pineda. 2000. Development of preliminary index of biotic integrity (IBI) based on fish assemblages to assess ecosystem condition in the lakes of central México. *Hydrobiologia*. 418(1):57–72.
- Maceda-Veiga, A., A. De Sostoa. 2011. Observational evidence of the sensitivity of some fish species to environmental stressors in Mediterranean rivers. *Ecol Indic*. 11(2): 311–317.
- Magalhães, M.F., P. Beja, C. Canas, M.J. Collares-Pereira. 2002. Functional heterogeneity of dry-season fish refugia across a Mediterranean catchment: The role of habitat and predation. *Freshwater Biol*. 47(10):1919–1934.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, London. 256p.
- Mar-Silva, V. 2011. Variación espacio-temporal de la comunidad de peces en el lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. Tesis. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Mexico.
- McArdle, B.H., M.J. Anderson. 2001. Fitting multivariate models to community data: A comment on distance-based redundancy. *Ecology*. 82(1):290–297.
- Mendoza-Garfias, B., L. García-Prieto, G. Pérez-Ponce de León. 1996. Helmintos de la "acúmara" *Algansea lacustris* en el Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. *Anales Inst Biol Univ Nac Autón México Ser Zool*. 67:77–88.
- Mercado-Silva, N., M.R. Helmus, M.J. Vander Zanden. 2009. The effects of impoundment and non-native species on a river food web in Mexico's central plateau. *River Res Applic*. 25:1090–1108.
- Miller, R. 2005. *Freshwater fishes of Mexico*. The University of Chicago Press. Chicago, USA. 490p.
- Miller, S.A., T.A. Crowl. 2006. Effects of common carp (*Cyprinus carpio*) on macrophytes and invertebrate communities in a shallow lake. *Freshwater Biol*. 51(1):85–94.

- Mitchell, A.L., J.H. Knouft. 2008. Non-native fishes and native species diversity in freshwater fish assemblages across the United States. *Biol Invasions*. 11(6):1441–1450.
- Moncayo-Estrada, R., C. Escalera-Gallardo, C. López, O.T. Lind. 2007. Diet of *Chirostoma lucius* (Pisces: Atherinomorpha): seasonal trophic spectrum and ontogeny of piscivory. *Southwest Nat*. 52: 229–233.
- Moncayo-Estrada, R., C. Escalera-Gallardo, L. Owen. 2011. Spatial patterns of zooplanktivore *Chirostoma* species (Atherinopsidae) during water-level fluctuation in the shallow tropical Lake Chapala, Mexico: seasonal and interannual analysis. *Neotrop Ichthyol*. 9(4):815–824.
- Navarrete-Salgado, N.A., G. Elías-Fernández, G. Contreras-Rivero, M. Rojas-Bustamante. 2000. Policultivos de carpas y tilapia en bordos rurales del Estado de México. *Hidrobiológica*. 10:35–40.
- Orbe-Mendoza, A., J. Acevedo-Mendoza, J. Lyons. 2002. Lake Pátzcuaro fishery management plan. *Rev Fish Biol Fisher*. 12:207–217.
- Ortíz-Paniagua, C.F., Hernández-Ramírez, C.V., Bravo-Villalobos, N. 2011. Alternativas económicas de valor agregado para el aprovechamiento de la extracción de la carpa en el Lago de Pátzcuaro. En: Huerto-Delgadillo R, Vargas-Velázquez R, Ortíz-Paniagua CF (eds.). Estudio ecosistémico del Lago de Pátzcuaro. Aportes en gestión ambiental para el fomento del desarrollo sustentable. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México, 261–294pp.
- Ozbay, H. 2008. An enclosure experiment to test the effects of common carp on the water quality in a shallow Turkish soda lake. *Fresen Environ Bull*. 17:2078–2082.
- Palacios, E., I.S. Racotta, B. Aparicio, O. Arjona, C.A. Martínez-Palacios. 2007. Lipid classes and fatty acids during embryogenesis of captive and wild silverside (*Chirostoma estor estor*) from Pátzcuaro Lake. *Fish Physiol Biochem*. 33:81–91.
- Parkos, J.J., V.J. Santucci, D.H. Wahl. 2006. Effectiveness of a plastic mesh substrate cover for reducing the effects of common carp on aquatic ecosystems. *N Am J Fish. Manage*. 26(4):861–866.

- Pauly, D., V. Christensen, R. Froese, M. Palomares. 2000. Fishing down aquatic food webs. *Am Sci.* 88:46–51.
- Pennak, W. 1978. *Fresh Water Invertebrates of the United States*. John Willey and Sons, USA.
- Peresbarbosa-Rojas, E., G. Pérez-Ponce de León, L. García-Prieto. 1994. Helmintos parásitos de tres especies de peces (Goodeidae) del Lago de Pátzcuaro, Michoacán. *Anales Inst Biol Univ Nac Autón México Ser Zool.* 65:201–204.
- Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto, V. León-Règagnon, A. Choudhury. 2000. Helminth communities of native and introduced fishes in Lake Pátzcuaro, Michoacán, México. *J Fish Biol.* 57(2):303-325.
- Powles, P.M., H.R. McCrimmon, D.D. Macrae. 1983. Seasonal feeding of Carp, *Cyprinus carpio*, in the Bay of Quinte watershed, Ontario. *Can. Field-Nat.* 97(3):293–298.
- Rauda-Ortega, J., García de León, F.J. 1987. Análisis trófico de *Chirostoma patzcuaro* Meek 1902 (Pisces: Atherinidae) del Lago de Pátzcuaro, Mich., México. *Memorias del IX Congreso Nacional de Zoología*, 1: 85–94. Sociedad Mexicana de Zoología.
- Ricciardi, A., J. Cohen. 2006. The invasiveness of an introduced species does not predict its impact. *Biol Invasions.* 9(3):309–315.
- Roberts, J., A. Chick, L. Oswald, P. Thompson. 1995. Effect of carp, *Cyprinus carpio* L., an exotic benthivorous fish, on aquatic plants and water quality in experimental ponds. *Mar Freshwater Res.* 46(8):1171–1180.
- Rodríguez-Arteaga, J.M., Zarazúa-Sánchez, R. 2009. Rehabilitación y mantenimiento del Lago de Pátzcuaro. Comisión de Pesca del Estado de Michoacán. Reporte Técnico. 60p.
- Rosas, I., M. Mazari, J. Saavedra, P. Báez. 1985. Benthic organisms as indicators of water quality in Lake Pátzcuaro, México. *Water Air Soil Poll.* 25(4):401–414.
- Rosas, M. 1976. Datos biológicos de la ictiofauna del lago de Pátzcuaro, con énfasis en la alimentación de sus especies. *Memorias del Simposio sobre Pesquerías en Aguas Continentales*, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. 299–236pp.
- Ross, L.G., C. Martínez-Palacios, M. Aguilar-Valdez, M. Beveridge, M. Chavez-Sánchez. 2006. Determination of feeding mode in fishes: the importance of

- using structural and functional feeding studies in conjunction with gut analysis in a selective zooplanktivore *Chirostoma estor estor* Jordan 1880. *J Fish Biol.* 68: 1782–1794.
- Sánchez-Chávez, J., Bravo-Inclán, L., Tomasini-Ortíz, C., Bernal-Brooks, F. 2011. Calidad del agua del Lago de Pátzcuaro. En: Huerto-Delgadillo, R., Vargas-Velázquez, R., Ortiz-Paniagua, C.F. (eds.). Estudio ecosistémico del Lago de Pátzcuaro. Aportes en gestión ambiental para el fomento del desarrollo sustentable. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México. 29–48pp.
- SAS Institute. 1995. JMP, Statistic Mode Visual Version, 3.1.6.2. SAS Institute, USA.
- SAS Institute. 2008. SAS/STAT 9.2 User's Guide. SAS Institute, USA.
- Scheffer, M., R. Portielje, L. Zambrano. 2003. Fish facilitate wave resuspension of sediment. *Limnol Oceanogr.* 48(5):1920–1926.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J. 1969. *Biometría*. Ed. Blume, Barcelona, Spain. 859p.
- Solórzano, P.A. 1961. Contribución al conocimiento de la biología del charal prieto del Lago de Patzcuaro, *Chirostoma bartoni* Jordan y Everman, 1986. Secretaría de Industria y Comercio. Dirección General de Pesca, Mexico D.F.
- Solórzano, P.A. 1963. Algunos aspectos biológicos del pescado blanco del Lago de Pátzcuaro, Mich. Secretaría de Industria y Comercio. Dirección General de Pesca, Mexico D.F.
- StatSoft. 2001. *Statistica*. StatSoft, USA.
- Summerfelt, R.C., P.E. Mauck, G. Mensinger. 1970. Food habits of the carp *Cyprinus carpio* L. in five Oklahoma reservoirs. *Proc. Annual Conference, Southeast Association of the Fish and Game Commission* 24:352–377.
- ter Braak, C.J., Smilauer, P. 2002. *Canoco reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination*. Version 4.5. Microcomputer Power, N.Y., USA.
- Vander Zanden, M.J., J.B. Rasmussen. 1999. Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology.* 80:1395–1404.

- Vander Zanden, M.J., S. Chandra, B.C. Allen, J.E. Reuter, C.R. Goldman. 2003. Historical food web structure and restoration of native aquatic communities in the Lake Tahoe (California-Nevada) basin. *Ecosystems*. 6:274–288.
- Vega-Cendejas, M.E. 1990. Interacción trófica entre dos bagres *Arius melanopus* (Agassiz, 1829) y *Arius felis* (Linnaeus, 1776) en las costas de Celestún Yucatán, México. *An. Inst. Cienc. Del Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. México*. 15:185–194.
- Vitousek, P.M., C.M. D'Antonio, L.L. Loope, R. Westbrooks. 1996. Biological invasions as global environmental change. *Am J Sci*. 84:468–478.
- Wallace, R.K. 1981. An assessment of diet-overlap indexes. *T Am Fish Soc*. 110:72–76.
- Weber, M.J., M.L. Brown. 2009. Effects of common carp on aquatic ecosystems 80 years after “carp as a dominant”: Ecological Insights for Fisheries Management. *Rev Fish Sci*. 17(4):524–537.
- Weber, M.J., M.L. Brown, D.W. Willis. 2010. Spatial variability of common carp populations in relation to lake morphology and physicochemical parameters in the upper Midwest United States. *Ecol Fresh Fish*. 19(4):555–565.
- Weber, M.J., M.L. Brown. 2011. Relationships among invasive common carp, native fishes and physicochemical characteristics in upper Midwest (USA) lakes. *Ecol Fresh Fish*. 20(2):270–278.
- Wolfe, M.D., V.J. Santucci, L.M. Einfalt, D.H. Wahl. 2009. Effects of common carp on reproduction, growth, and survival of largemouth bass and bluegills. *Trans Am Fish Soc*. 138 (5): 975–983.
- Yañez-Arancibia, A., J. Curiel-Gómez, V.L. de Yañez. 1976. Prospección biológica y ecológica del bagre marino *Galeichthys caeruleus* (Gunther) en el sistema lagunar costero de Guerrero, México (Pisces: Ariidae). *An. Centro Cienc. Del Mar y Limnol. Univ. Auton. México*. 3:125–180.
- Zambrano, L., M.R. Perrow, C. Macías-García, V. Aguirre-Hidalgo. 1999. Impact of introduced carp (*Cyprinus carpio*) in subtropical shallow ponds in Central Mexico. *J Aquat Ecosyst Stress Recovery*. 6(4):281–288.
- Zambrano, L., Macías-García, C. 2000. Impact of introduced fish to aquaculture in Mexican freshwater systems. En: Claudi, R., Leach, J.H. (eds.). *Nonindigenous*

- freshwater organisms: vectors, biology and impacts. Lewis Publishers, Florida, 113–124pp.
- Zambrano, L., M. Scheffer, M. Martínez-Ramos. 2001. Catastrophic response of lakes to benthivorous fish introduction. *Oikos*. 94(2):334-350.
- Zambrano, L., E. Martinez-Meyer, N. Menezes, P. Townsend. 2006. Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American fresh water systems. *Can J Fish Aquat Sci*. 63(9):1903–1910.
- Zambrano, L., E. Valiente, M.J. Vander Zanden. 2010. Stable isotope variation of a highly heterogeneous shallow freshwater system. *Hydrobiologia*. 646:327–336.
- Zambrano, L., Cordova-Tapia, F., Ramírez-Herrejón, J.P., Mar-Silva, V., Bustamante, L., Camargo, T., Bustamante, E. 2011. Las especies exóticas en el lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. En: Huerto-Delgadillo, R., Vargas-Velázquez, R., Ortiz-Paniagua, C.F. (eds.). Estudio ecosistémico del Lago de Pátzcuaro. Aportes en gestión ambiental para el fomento del desarrollo sustentable. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México, 133–156pp.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, USA. 620p.

11. ANEXOS