

Selección de hábitat, ecología alimenticia y sobrevivencia de crías del complejo de especies *Amphilophus citrinellus* (mojarra) en la Laguna de Xiloá.

René Vivas y Kenneth R. McKaye*.

Resumen.- Este estudio in situ observa la utilización de hábitat y ecología alimenticia de tres taxa pertenecientes al complejo de especies *Amphilophus citrinellus* (mojarra) en la Laguna de Xiloá. Históricamente, ha habido gran confusión con respecto a la taxonomía de *A. citrinellus*. Varias formas de *A. citrinellus* han sido identificadas dentro de la cuenca de los grandes lagos de Nicaragua. Esta investigación plantea que tres formas de *A. citrinellus* existen en la Laguna de Xiloa. Estas tres formas, ahora clasificadas como Unidades Evolutivas Significantes (ESU por sus siglas en Inglés), han sido nombradas provisionalmente con los nombres de “barlowi”, “long-dark” y “amarillo”. Entre ellas se encontraron diferencias significativas en términos de utilización de micro-hábitat y dietas, así como en la sobrevivencia de crías y los distintos micro-hábitat.

Introducción

La Familia Cichlidae está entre las más exitosas y ricas en especie en cuanto a peces se refiere. Los Ciclidos se encuentran en Asia, las Américas, y principalmente en el continente Africano donde han alcanzado altos niveles de especiación (Fryer y Iles, 1972). Esta Familia representa uno de los casos más impresionantes de especiación y adaptación, más que cualquier otra familia de vertebrados. Los miembros de esta familia han desarrollado una gran variedad de adaptaciones alimenticias y eso les ha permitido explotar una diversidad de nichos de donde se ha derivado esta radiación tan exitosa (McKaye y Marsh, 1983; Yamaoka, 1991).

Debido a la alta diversidad de esta Familia en los lagos Africanos, éstos han recibido mucha más atención que sus homólogos Americanos y Asiáticos (Greenwood, 1991). Más del 70% de los Ciclidos en el mundo viven en los grandes lagos Africanos (Stiassny, 1991). Sin embargo, existen unas 450 especies descritas en las Américas, equivalente a un 10% de la ictiofauna total de agua dulce (Stiassny, 1991). A pesar de que los Ciclidos Americanos son considerablemente menos diversos que los Africanos, éstos ofrecen una gran oportunidad para investigar y estudiar los procesos evolutivos que han dado lugar a su diversidad actual.

* Universidad Centroamericana (UCA)

Existen un sin número de mecanismos que pueden explicar la diversificación evolutiva de los ciclidos: selección de hábitat (Fryer y Iles, 1972; McKaye, 1980), cuidado parental (Dobzhansky, 1951; Kosswing, 1963), selección sexual (Dominey, 1984; McKaye, 1991; Turner y Burrows, 1995), y plasticidad fenotípica y polimorfismo (Meyer, 1990a). Liem (1973) desarrolló la hipótesis que la adquisición y el buen desarrollo de las mandíbulas faringueales representan una innovación evolutiva en los cíclidos, lo cual ha incrementado de manera significativa el potencial evolutivo de estos peces. Todos los Labridos (Cichlidae, Labridae, Pomacentridae, Scaridae, y Embiotocidae) tienen mandíbulas faringueales bien desarrolladas y estas actúan como mandíbulas secundarias, las cuales están localizadas anterior al esófago. Estas mandíbulas faringueales contienen dientes especializados para procesar el alimento. Esta estructura libera a las mandíbulas orales de especializarse en mecanismo alimenticios específicos, y esto permite una especialización morfológica independiente de las estructuras involucradas en el alimento. Por lo tanto, las mandíbulas faringueales, son importantes en términos de especialización y adaptación ecológica y para lograr una utilización diversa de nichos alimenticios (Liem, 1973; Stiassny y Jensen, 1987). Segregación de hábitat y eventualmente especiación pueden ser los resultados finales de esta especialización morfológica (Liam, 1973). Las mandíbulas faringueales y las varias funciones versátiles de estos peces,

posiblemente sean los eventos responsables del éxito y la alta capacidad de adaptación a los cambios tróficos ecológicos (Stiassny and Jensen, 1987).

Amphilophus citrinellus es una especie polimórfica en sus estructuras faringueales y en su morfología externa. Las mandíbulas faringueales pueden ser clasificadas como papiliformes y molariformes (Meyer, 1990b). El tipo papiliforme contiene dientes pequeños y finos acompañados de una fila molariforme en el centro. El tipo molariforme contiene molares más grandes y robustos. Las formas de peces con mandíbulas faringueales de tipo molariforme tienen cuerpos altos y cortos, mientras que aquellos con mandíbulas de tipo papiliforme tienen cuerpos bajos y largos. Las mandíbulas de tipo molariforme han adaptado a los peces a triturar moluscos, mientras que los tipo papiliforme han adaptado a los peces a alimentarse con alimentos de textura más suave como pequeños peces y huevos. Meyer (1990b), sugirió que *A. citrinellus* es una sola especie polimórfica con la capacidad de responder morfológicamente a cambios ambientales y ecológicos.

Amphilophus citrinellus es un ciclido monógamo que deposita sus huevos en el sustrato y provee a sus crías de mucho cuidado, tanto el padre como la madre (Barlow, 1974). Los adultos forman parejas en la columna de agua y luego proceden a escoger un territorio donde anidar, que es defendido rigurosamente (McKaye y Barlow, 1976). Después de unos 5 días, los huevos son depositados

en el nido. En dependencia del tipo de hábitat, pueden ser depositados en los costados de rocas, en pequeños hoyos en la arena o en entradas o cuevas dentro de los establecimientos de algas. Los huevos eclosionan después de tres días. Mientras los huevos, y aun las larvas, se encuentran en el nido, la hembra se encuentra siempre muy cerca de las crías, mientras que el macho patrulla la periferia del territorio. Las pequeñas larvas empiezan a nadar después de unos cuatro días de eclosionadas. Durante este período las larvas se alimentan de plancton existente en el agua y son altamente protegidos por ambos padres (McKaye y Hallacher, 1973). En general ambos padres contribuyen energéticamente de igual manera al cuidado de las crías, sin embargo existe una clara división del trabajo (Rogers, 1988). El macho se especializa en defender el territorio, mientras que la hembra se especializa en el cuidado inmediato de las crías. Una vez que las crías han eclosionado y comienzan a nadar libremente, la hembra también desempeña un rol defensivo durante los últimos momentos del cuidado a las crías.

Históricamente ha habido mucha confusión en referencia a la taxonomía de los ciclidos en general, y en especial al Complejo de Especies de *A. citrinellus* (Stiassny, 1991; Kullander y Hartel, 1997; Roe et al., 1997). El Dr. Meek, uno de los principales pioneros de la investigación en peces en Nicaragua, en 1907 consideró este complejo de especies como el más variable y reconoció diversas formas dentro del mismo. Debido a la similitud en la morfología

dentro de este complejo, el Dr. Meek agrupó todas estas formas de *A. citrinellus* dentro de un mismo grupo, el cual hoy llamamos el Complejo de Especies de *A. citrinellus*. Estudios más actualizados reconocen varias formas de *A. citrinellus*. Miller (1966), y Barlow y Munsey (1976) reconocen tres especies dentro de este complejo. Villa (1982) reconoce solamente dos especies. Es importante aclarar que estos estudios fueron basados en características morfológicas únicamente.

Las hipótesis más actuales sugieren que hay por lo menos tres especies, aun no descritas, de este complejo de *A. citrinellus* en la Laguna de Xiloá (Stauffer et al., 1995; Murry et al., 2001). Estas tres formas distintas, a las que de ahora en adelante nos referiremos como Unidades Evolutivas Significantes (ESU por sus siglas en Inglés), han sido nombradas provisionalmente con los nombres de "barlowi", "long-dark" y "amarillo".

Observaciones subacuáticas indican que estas ESU se encuentran segregadas en términos de reproducción. Las distintas formas se reproducen sólo con las mismas formas y éstas, a su vez, se encuentran en hábitat diferentes, y los tipos de sustratos y las formas de los nidos son diferentes y específicos para cada una de las formas (Stauffer et al., 1995; Murry et al., 2001). La similitud genética dentro del complejo (McKaye et al., 1998) más la segregación reproductiva de estas formas, sugiere que el proceso de especiación simpátrica intra-lacustre puede estar ocurriendo

dentro de la Laguna. Otros ejemplos de especiación de ciclidos de este tipo, en otros lagos cratéricos en el mundo, han sido reportados en Camerún (Lowe-McConnell, 1991), en los Lagos Kotto y Mboandorn (Corbet et al., 1972), y el Lago Bermin (Stiassney et al., 1992). En todos estos casos, especies endémicas se derivaron de poblaciones ancestrales y dieron lugar a la formación de nuevos géneros.

Métodos

La investigación se realizó durante la estación de lluvia (Julio-Diciembre, 1997). El mes de Julio fue destinado a organizar el plan de trabajo. Se escogieron los sitios de monitoreo, y los transectos subacuáticos fueron establecidos. Todos los datos subacuáticos fueron colectados utilizando tanques de buceo.

Sitio de Estudio. La laguna de Xiloá es una pequeña laguna de origen volcánico con un área de superficie de aproximadamente 380 hectáreas y una profundidad máxima de 92 metros (Riedel, 1964). La Laguna está localizada a unos 20 Km. de Managua y es parte de la gran cuenca de lagos y lagunas del Pacífico de Nicaragua [Figura 1]. Dentro de la Laguna se encuentra una gran variedad de profundidades tipos de sustratos, arrecifes de rocas y secciones de algas y plantas. La costa sur-este, la más cercana al Lago de Managua, consiste de un sustrato meramente de arcilla y arena y tiene una pendiente muy leve. La costa oeste es donde se encuentra la parte rocosa de la Laguna y presenta

formaciones rocosas y de pendientes agudas (McKaye, 1977). La visibilidad es normalmente de 3 a 4 metros. La química del agua de la laguna puede ser revisada consultando Barlow (1976).

Transectos. Transectos subacuáticos fueron establecidos en cuatro sitios diferentes de la Laguna [Figura 1]. Cada uno de estos sitios fue escogido tomando en cuenta la composición del sustrato y tipo de hábitat: (A) arrecife de rocas, (B) áreas de arena, (C) mezcla de rocas con algas, y (D) área de algas. En estos cuatro sitios fueron establecidos los transectos. Fueron delineados por líneas de nylon de 30 metros de largo, señalados con banderas, que sirvieron de guía para marcar los distintos niveles de profundidad. Los transectos fueron establecidos cada tres metros de profundidad, comenzando a una profundidad de 1.5 metros hasta alcanzar los 22.5 metros de profundidad. La abundancia de cada una de las ESU fue determinada contando parejas con crías o huevos, observadas por un buzo. Este nadaba sobre los transectos y reportaba los peces vistos a 1 metro de cada uno de los lados del transecto. Los datos fueron apuntados en una lámina plástica, utilizando grafito. Cada dos semanas se realizó este ejercicio desde Agosto hasta Diciembre de 1997.

Dieta y morfología de las mandíbulas faringueales. Para este análisis fueron colectados peces fuera de los transectos, para realizar disecciones y analizar el contenido estomacal. Adicionalmente, todo aquel contenido alimenticio encontrado entre el esófago y la entrada

pilórica, fue descrito. Las mandíbulas faringales fueron removidas de todos los peces colectados. Aquellas mandíbulas con dientes finos y filosos fueron clasificadas como papiliforme, mientras que aquellas mandíbulas más robustas y con dientes redondos y grandes fueron clasificadas como molariformes [Figura 2].

Éxito de los nidos y sobrevivencia de crías. Los nidos sobre los transectos fueron marcados utilizando banderas numeradas. Estos nidos fueron revisados cada dos días. Solo aquellos nidos con larvas o huevos fueron monitoreados. Se le dio seguimiento a los nidos hasta la quinta semana, que es aproximadamente cuando las crías se independizan del cuidado de sus padres (Barlow, 1976). Pares con crías fueron identificados en los transectos y el número de crías fue cuidadosamente estimado. Para asegurar la exactitud del conteo de crías, un sin número de crías fueron estimadas preliminarmente. Una vez estimado el número de crías, éstas fueron capturadas y llevadas al laboratorio donde fueron contadas. Esta actividad fue repetida varias veces, hasta que el conteo estimado fuera un 90% del conteo real. Un nido exitoso mide el número de parejas con crías que tienen al menos 5 semanas con sus padres. La sobrevivencia de crías es el número total de ellas en la quinta semana de parejas individuales.

Resultados

Selección de hábitat. Un total de 521 pares de peces fueron contabilizados en

los transectos tomando en cuenta todos los tipos de hábitat durante cinco meses (Agosto-Diciembre), estos son los meses del año en que se da la mayor actividad reproductiva en la Laguna. De este total general, se encontraron 113 pares de “amarillo”, 173 “barlowi”, y 235 “long-dark”. Todas las ESU variaron significativamente en la utilización de los diferentes tipos de hábitat (ANOVA, $F = 17.79$, $df = 6$, $P < 0.05$) [Figura 3].

La ESU “barlowi” difirió significativamente en términos de utilización de hábitat (ANOVA, $F = 20.28$, $df = 3$, $P < 0.05$). Se presenta utilizando el hábitat rocoso más que cualquier otro tipo de hábitat (LSD $P < 0.05$). La ESU “long-dark” (ANOVA, $F = 3.53$, $df = 3$, $P < 0.05$) utilizó el hábitat de mezcla de rocas con algas y las áreas de arena (LSD $P < 0.05$) más que cualquier otro tipo de hábitat. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas (LSD $P > 0.05$) en el uso del hábitat rocoso y el hábitat de algas para esta ESU. La ESU “amarillo” (ANOVA, $F = 22.82$, $df = 3$, $P < 0.05$) utilizó el hábitat de algas más que cualquier otro tipo (LSD $P < 0.05$).

Tiempo de reproducción. No se encontraron diferencias significativas en el tiempo de reproducción de las ESU ($X^2 = 8.70$, $df = 8$, $P > 0.05$). Todas las ESU comparten un pico en su etapa de reproducción durante el mes de Noviembre. Este pico reproductivo es constante en todos los tipos de hábitat [Figura 3].

Distribución de profundidad. Se encontraron diferencias significativas en términos de reproducción relacionada a la profundidad y al tipo de hábitat ($X^2 = 294.67$, $df = 14$, $P < 0.05$) [Figura 5]. En los arrecifes de rocas, la ESU “barlowi” y la ESU “amarillo” muestran un pico de profundidad de 13.5 m. [Figura 5a, c], comparada a un pico de 7.5 m. para la ESU “long-dark” en el hábitat rocoso [Figura 5b]. Sin embargo, se encontraron diferencias entre la ESU “barlowi” y la ESU “amarillo” en su distribución de profundidad en el hábitat rocoso ($X^2 = 14.40$, $df = 6$, $P < 0.05$). Se encontraron parejas de “barlowi” en reproducción a una profundidad máxima de 22.5 m., mientras que de la ESU “amarillo” a 13.5 m. solamente en este hábitat [Figura 5a,c]. En el hábitat mezclado de rocas y algas, la distribución de profundidades varía significativamente entre todas las ESU ($X^2 = 81.26$, $df = 8$, $P < 0.05$). La ESU “barlowi” mostró su pico a 13.5 m. [Figura 5a]. No se encontraron diferencias significativas entre la ESU “long-dark” y la ESU “amarillo” en el hábitat mezclado de rocas y algas ($X^2 = 2.48$, $df = 3$, $P > 0.05$). Ambas ESU mostraron un pico de profundidad a 7.5 m en este hábitat [Figura 5b, c]. La ESU “long-dark” fue la única unidad que utilizó el hábitat arenoso para su reproducción y éste se encontró a una profundidad máxima de 10.5 m. [Figura 5b]. En el hábitat dominado por algas, no se encontraron diferencias significativas entre las ESU “long-dark” y “amarillo” ($X^2 = 5.90$, $df = 2$, $P > 0.05$). Ambas unidades se encontraron a una profundidad común de 7.5 m. [Figura 5b,c]. Ningún par de la ESU “barlowi”

fue encontrado en las algas.

Dieta y morfología de las mandíbulas faringueales. Se encontraron diferencias significativas en la dieta entre las ESU ($X^2 = 49.00$, $df = 2$, $P < 0.05$). La ESU “barlowi” y “amarillo”, presentaron caracoles en su dieta, mientras que la “long-dark” presentó, como dieta principal, crías y huevos de peces. No se encontraron diferencias significativas en la dieta de las ESU “barlowi” y “amarillo” ($X^2 = 0.20$, $df = 1$, $P > 0.05$). Sin embargo, diferencias significativas fueron encontradas entre la ESU “long-dark” y “barlowi” ($X^2 = 29.85$, $df = 1$, $P < 0.05$) y “amarillo” ($X^2 = 28.85$, $df = 1$, $P < 0.05$) [Tabla 1].

Diferencias significativas fueron encontradas entre las ESU con respecto al tipo de mandíbulas faringueales ($X^2 = 89.09$, $df = 2$, $P < 0.05$). Diferencias significativas fueron encontradas entre la ESU “barlowi” y “long-dark” ($X^2 = 78.44$, $df = 1$, $P < 0.05$). La ESU “barlowi” tiene una mandíbula faringueal de tipo molariforme, mientras que la ESU “long-dark” presenta un mandíbula faringueal de tipo papiliforme. La ESU “amarillo” presentó diferencias significativas cuando se hizo la comparación con las ESU “barlowi” y “long-dark” ($X^2 = 7.28$, $df = 1$, $P < 0.05$), ($X^2 = 50.91$, $df = 1$, $P < 0.05$), respectivamente. La ESU “amarillo” presenta una mandíbula faringueal de tipo molariforme [Tabla 2].

Nidos exitosos. Un total de 1,355 nidos fueron marcados en todos los tipos de hábitat. De este total, solo 220 nidos

mantuvieron sus crías por 5 semanas; el tiempo en que las crías se independizan de los padres. Esto representa un 16.24% de nidos exitosos para este complejo, incluyendo todas las ESU y todos los tipos de hábitat.

El valor de nidos exitosos fue significativamente diferente para todas las ESU y en todos los tipos de hábitat ($X^2 = 43.19$, $df = 6$, $P < 0.05$). El éxito de nidos para la ESU “barlowi” fue significativamente diferente en los distintos tipos de hábitat ($X^2 = 912.70$, $df = 2$, $P < 0.05$). Los nidos más exitosos se encontraron en el hábitat de tipo rocosos. En las rocas un 25.4% del total de los nidos marcadas tenían crías después de la quinta semana, comparado a un 14.8% en el hábitat mezclado de rocas y algas. No se encontraron nidos de la ESU “barlowi” en los hábitat de arena ni en las algas [Figura 6]. De igual manera se encontraron diferencias significativas en el éxito de los nidos de la ESU “long-dark” en los distintos tipos de hábitat ($X^2 = 173.50$, $df = 3$, $P < 0.05$). En las rocas un 19.1% del total de nidos tenían crías a la quinta semana, comparado con un 10.7% en el hábitat mezclado de rocas y algas. Un 16.9% en la arena y un 13.9% en las algas [Figura 6]. Finalmente, diferencias significativas fueron encontradas en la ESU “amarillo” en los distintos hábitat ($X^2 = 136.28$, $df = 2$, $P < 0.05$). En las rocas un 13.9% de todos los nidos tenían crías de cinco semanas, comparado con un 13.1% en el hábitat mezclado de rocas y algas y un 11.6% en las algas. No se encontraron nidos de la ESU “amarillo” en la arena [Figura 6].

Sobrevivencia de las crías. Todas las ESU variaron significativamente en el total de sobrevivencia de crías. (ANOVA, $F = 47.88$, $df = 2$, $P < 0.05$). La ESU “barlowi” presentó las tasas más altas de sobrevivencia de crías en las rocas con un 8.56% de sobrevivencia en este tipo de hábitat, comparado a un 3.98% en las rocas y algas. No se encontraron nidos de la ESU “barlowi” en la arena ni en las algas [Figura 6]. La ESU “long-dark” presentó un total de sobrevivencia de crías de un 5.95% en las rocas y un 5.63% en la arena, comparado con un 2.86% en las rocas y algas y un 3.55% en las algas [Figuras 6 y 7]. La ESU “amarillo” presentó una tasa de sobrevivencia de crías de un 3.18% en las rocas, comparada con un 2.61% en las rocas y algas y un 2.07% en las algas. No se encontró ningún “amarillo” en la arena [Figura 6].

Discusión

El comportamiento de las especies nos puede proveer de evidencias directas de aislamiento reproductivo o de cohesión de los grupos o taxa en situaciones simpátricas. La aplicación de los estudios de comportamiento han sido instrumentos importantes en el reconocimiento de entidades novedosas entre grupos de especies similares. Adicionalmente, han jugado un papel importante en la estimación de relaciones filogenéticas entre los grupos (Trewavas, 1983; Brooks y McLennan, 1991; Wenzel, 1992). En este estudio *in situ*, las evidencias muestran que el complejo de especies de *A. citrinellus* en la Laguna de Xiloá, son realmente especies

hermanas. Estas especies hermanas se reproducen durante el mismo período [Figura 4], sin embargo se alimentan diferente [Tabla 1], utilizan hábitat distintos para anidar [Figura 3], y difieren en las tasas de sobrevivencia de sus crías [Figura 7].

Todas las ESU presentaron un pico reproductivo durante el mes de Noviembre. Este pico reproductivo fue constante en todos los tipos de hábitat [Figura 4]. La estación lluviosa comienza en el mes de Mayo. Durante este período los nutrientes hacen su ingreso a las aguas de la Laguna, y por lo tanto se mantiene la hipótesis de que el brote más importante de zooplancton y fitoplancton es al final de la estación de lluvia, es decir en Noviembre y Diciembre, lo cual facilita la disponibilidad de alimento para las crías recién eclosionadas.

A pesar de que las tres ESU se reproducen durante el mismo período, anidan en diferentes tipos de substratos. La ESU “barlowi” se encuentra primordialmente en los arrecifes rocosos, la ESU “long-dark” es más abundante en el hábitat mezclado de algas y rocas y en las áreas de arena, y finalmente la ESU “amarillo” está dispersa fundamentalmente entre las áreas de algas [Figura 3]. Adicionalmente, se encontraron diferencias en la distribución de profundidades entre las ESU. En las rocas, la ESU “barlowi” se reproduce a una profundidad de 16.5 m. como promedio, siendo esta unidad la que se reproduce a mayor profundidad, seguida por la ESU “amarillo” y la “long-dark” a 13.5 m. y 7.5 m. respectivamente

[Figura 5].

La sobrevivencia de las crías varía en dependencia del tipo de hábitat [Figura 7]. Todas las ESU obtuvieron la máxima sobrevivencia de crías en las rocas. La tasa de sobrevivencia de crías para la ESU “barlowi” fue de 8.56% en las rocas, y 5.95% y 3.18% para las unidades “long-dark” y “amarillo” respectivamente en este tipo de hábitat. Se espera encontrar las tasas máximas sobrevivencia de crías en el hábitat donde las ESU son más abundantes, y vemos que no es así en este caso. Vemos que el número de nidos y el número de crías sobrevivientes, para todas las ESU, son encontradas en el hábitat rocoso [Figura 7]. Diferencias importantes en agresividad entre las ESU, es lo que puede estar contribuyendo a la segregación de hábitat y profundidades en este grupo, al igual que la capacidad de defender el territorio y la crías [Murry et al., 2001].

La Ecología alimenticia de este complejo de *A. citrinellus*, también varía. Las ESU “barlowi” y “amarillo” se alimentan de caracoles, mientras que la ESU “long-dark” se alimenta de crías y huevos de peces [Tabla 1]. En un estudio morfométrico realizado en este mismo complejo de especies (Murry et al., 2001), se encontró polimorfismo en el tamaño entre las ESU. La ESU “barlowi” y la ESU “amarillo” tiene hocicos cortos y cabezas gruesas y profundas y de cuerpos mas cortos que las de la ESU “long-dark”. Esta estructura corporal es bien común en peces con los músculos de las mandíbulas bien desarrollados

(Liem y Kaufman, 1984), por lo tanto predispone a las ESU “barlowi” y “amarillo” a desarrollar una adaptación para alimentarse de caracoles, los cuales requieren de este tipo de arreglo estructural para poder procesarlos. Por el contrario, la ESU “long-dark”, presenta una morfología corporal externa diferente a las otras dos unidades. Estas constan de cuerpos y cabezas largas y bajas y contiene músculos mandibulares formados por pequeñas fibras musculares paralelas (Liem y Kaufman, 1984). Este arreglo es más apropiado para peces piscívoros, como es el caso de la ESU “long-dark”.

La morfología de las mandíbulas faringueales de las ESU “barlowi” y “amarillo” es del tipo molariforme, 95.6% y 75.6% respectivamente [Tabla 2]. Estas dos ESU se alimentan de caracoles solamente, mientras que la ESU “long-dark” tiene mandíbulas faringueales de tipo papiliforme, lo cual facilita y hace a esta unidad más eficiente en su consumo de crías y huevos de peces. La variación y adaptación de esta estructura anatómica (mandíbulas faringueales) a los distintos nichos tróficos entre las ESU, puede haber sido importante en la exploración de varios tipos de hábitat para la reproducción.

Dentro de los factores más importantes que han contribuido al aislamiento ecológico del complejo de *A. citrinellus* en la Laguna de Xiloá encontramos los siguientes: utilización variada del alimento, competencia por el territorio de apareamiento, la alta predación que existe entre las especies en los distintos

tipos de hábitat y, finalmente, las diferencias en los niveles de agresividad entre las ESU (McKaye, 1977; Murry et. al., 2001). Kosswig (1963) sugiere que las poblaciones pueden aislarse ecológicamente sin existir barrera geográfica, debido a las diferencias en la preferencia de hábitat en un ambiente complejo. Adicionalmente, las variaciones en una población, de un genotipo dado, que resultan como consecuencias de la complejidad de las condiciones ambientales, condiciona a esa población a la utilización de varios tipos de hábitat (Liam y Kaufman, 1984).

Barlow y Munsey en 1976 reconocen tres formas distintas de *A. citrinellus* en la Laguna de Apoyo [Figura 8]. Incluyendo *A. zaliosum*, el ciclido flecha. Esta forma *A. zaliosum* es piscívora y tiene características muy similares a la ESU “long-dark” de Xiloá. Sin embargo, aparentemente esta más relacionada genéticamente con sus homólogos de la Laguna de Apoyo que a la forma “gemela” de la Laguna de Xiloá (McKaye et.al., 1998 en prep.). Solo en la Laguna de Apoyo se pueden reconocer, por lo menos, cuatro formas más de este complejo (observaciones personales y comunicación con el Dr. Eric van der Berghe). Las ESU de cada laguna tienen más relación genética entre sí, que con sus formas homólogas similares en otras lagunas (McKaye et. al., 1998 en prep.).

Más investigación es necesaria en el complejo de especies de *A. citrinellus* en la gran cuenca de los Grandes Lagos de Nicaragua. En 1991 (Waid et. al.) reportó la presencia de *A. citrinellus* en ocho

lagunas cratéricas del Pacífico de Nicaragua. Fue entonces cuando nos dimos cuenta que nos encontrábamos con un complejo de múltiples especies dentro y entre cada uno de estos lagos.

En 1990 el Dr. Owen y su grupo estudiaron poblaciones de peces en los arrecifes rocosos de las costas del Lago Malawi. Estos encontraron que cada una de las unidades de arrecifes contenía una ictiofauna única, con formas endémicas de colores y formas variadas de donde se originaron nuevas especies. Nicaragua es un país de geología reciente. La región fue formada a finales del Cretáceo (Villa, 1982). Esto implica que la gran cuenca de los Grandes Lago de Nicaragua es de origen reciente y por lo tanto su ictiofauna carga con esta característica. Basado en esto, se puede sugerir que una especiación allopátrica e intra-lacustre puede estar originando nuevos grupos derivados de poblaciones ya establecidas, como en el caso de *A. citrinellus* en la Laguna de Xiloá. En Nicaragua necesitamos más investigación para determinar la filogenia y la verdadera composición de especies de este especiación en las diferentes lagunas cratéricas del país. complejo que aparentemente esta experimentando mecanismos de especiación en las diferentes lagunas cratéricas del país.

este agradecimiento al CIDEA (Centro de Investigación de Ecosistemas Acuáticos). A la Universidad de Maryland por su apoyo técnico y académico. Adicionalmente al MARENA por otorgarnos los permisos de colección de los especímenes. Queremos mencionar algunas personas claves que participaron en esta investigación: Dr. Eric van der Berghe, Brent Murry, Dr. Durlam Shumway, Dr. Jay Stauffer. Mención especial queremos extender al Dr. Ronald Colman, Dr. George Barlow y Lorenzo López por todo su apoyo. Esta investigación fue financiada por el programa Fullbrighth y por fondos otorgados al profesor Kenneth McKaye de la Universidad de Maryland de parte de la Fundación Nacional de Ciencias del gobierno de los Estados Unidos.

Agradecimientos

Agradecemos a la Universidad Centroamericana por todo su apoyo logístico y por permitirnos el uso de sus laboratorios e instalaciones; extendemos

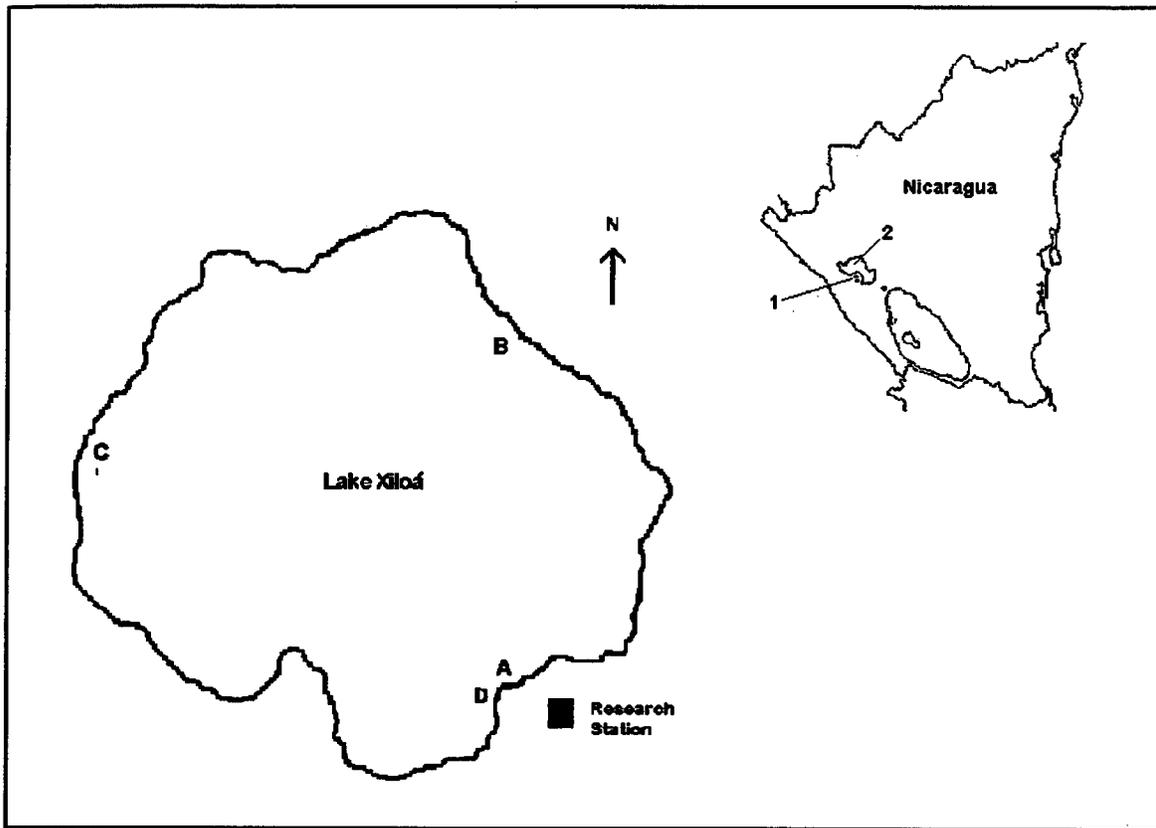


Figura 1.

El sitio de estudio (Laguna de Xiloá) y las cuatro estaciones donde se establecieron los transectos de distintos sustratos. A) arrecife rocoso, B) algas, C) mezcla

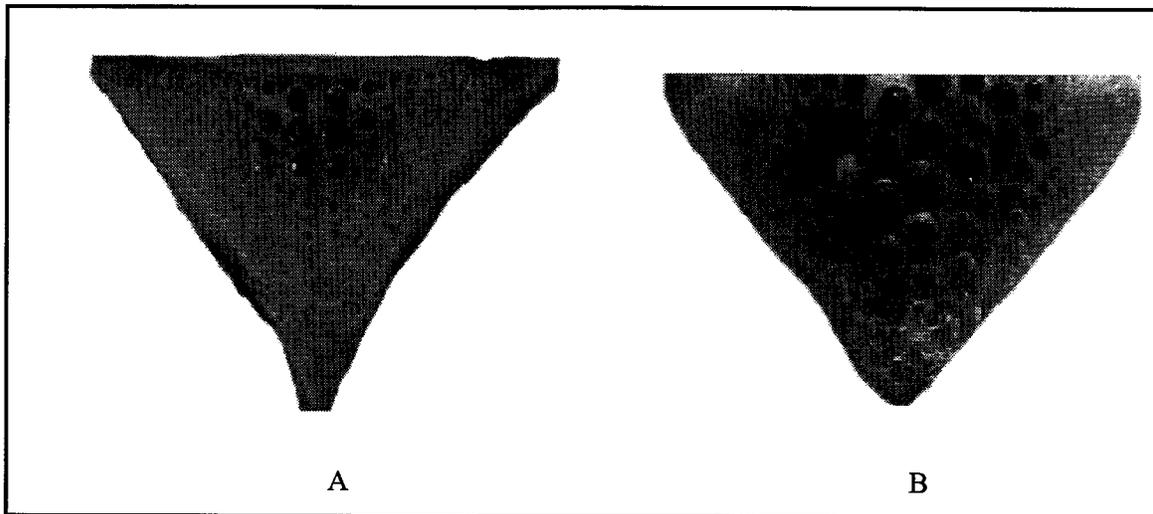


Figura 2.

Dos tipos de mandíbulas faringueales encontradas en el complejo de especies *A. citrinellus* en la Laguna de Xiloa. A) papiliforme, B) molariforme.

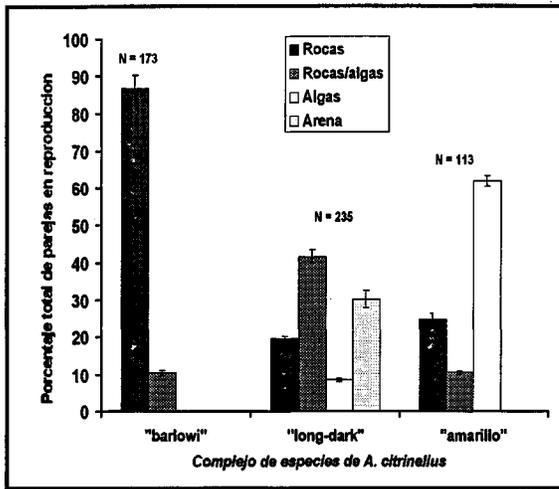


Figura 3.
Porcentaje total de parejas en reproducción de *A. citrinellus* en los diferentes tipos de hábitat en la Laguna de Xiloá.

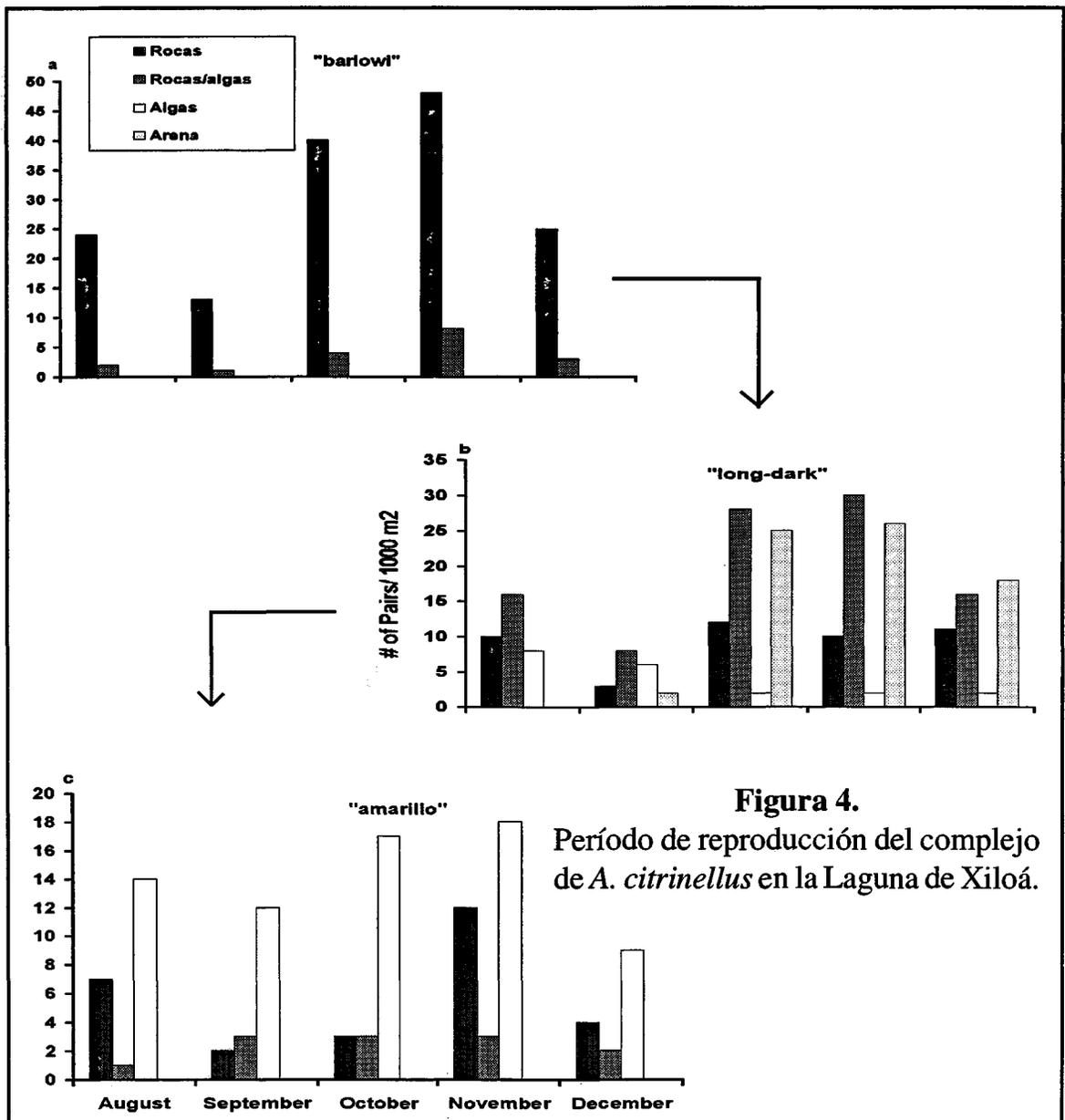


Figura 4.
Período de reproducción del complejo de *A. citrinellus* en la Laguna de Xiloá.

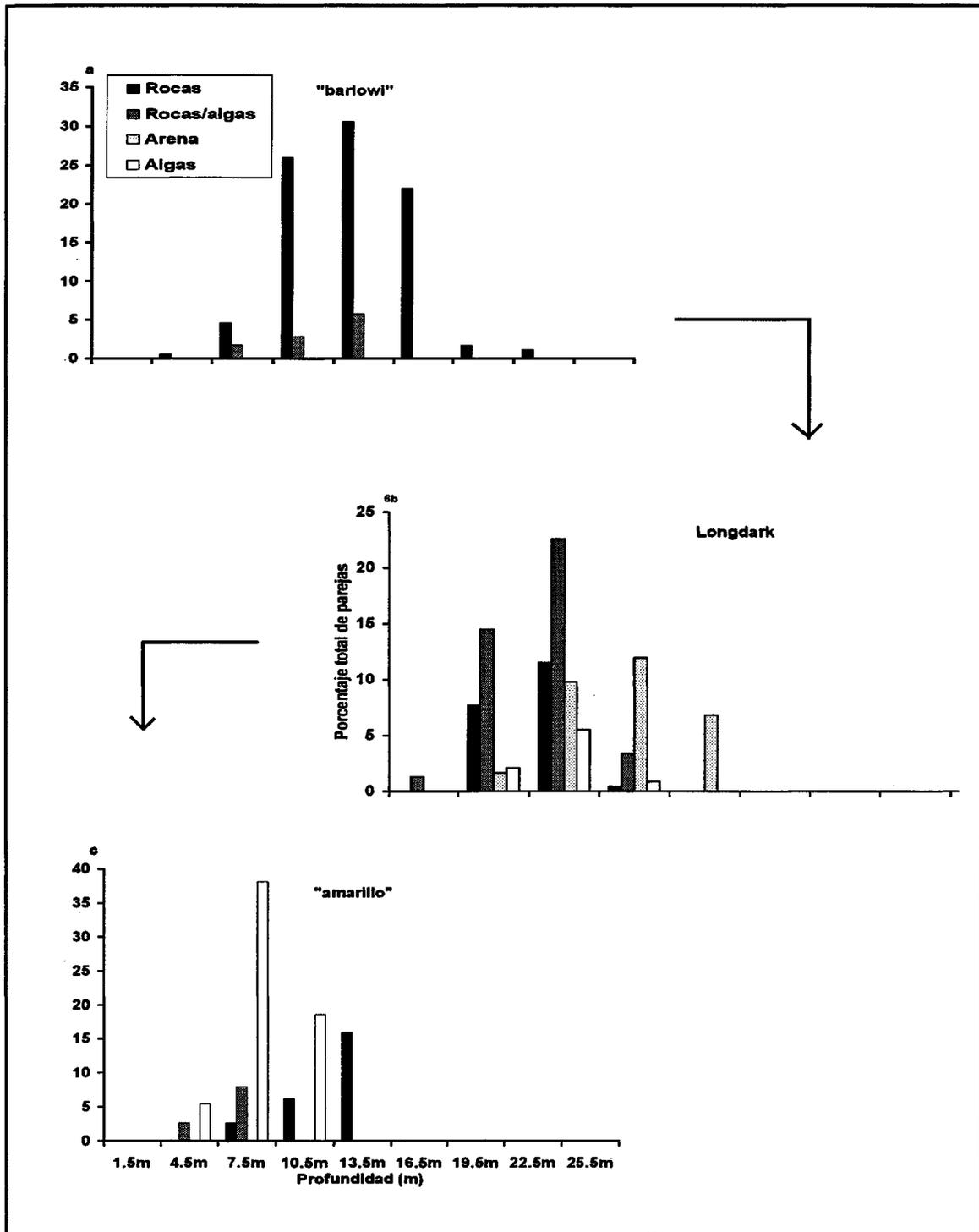


Figura 5.
Distribución de profundidad del complejo de especies *A. citrinellus* en la Laguna de Xiloa.

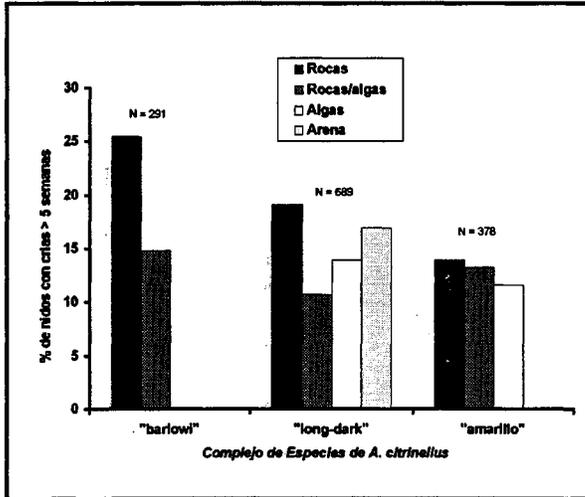


Figura 6. Nidos exitosos del complejo de especies de *A. citrinellus* en la Laguna de Xiloa.

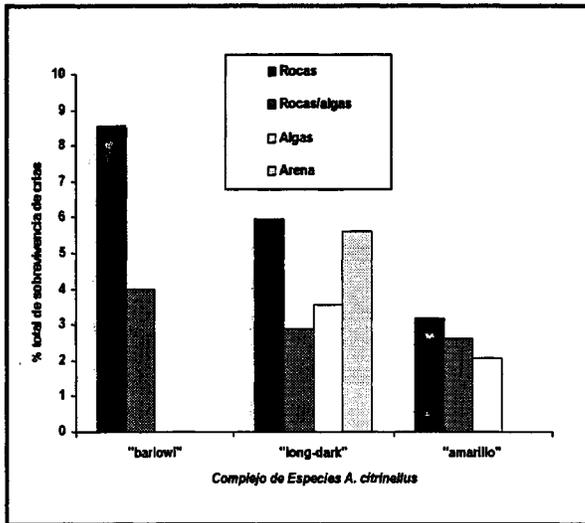


Figura 7. Porcentaje total de sobrevivencia de crías en el complejo de especies de *A. citrinellus* en la Laguna de Xiloa.

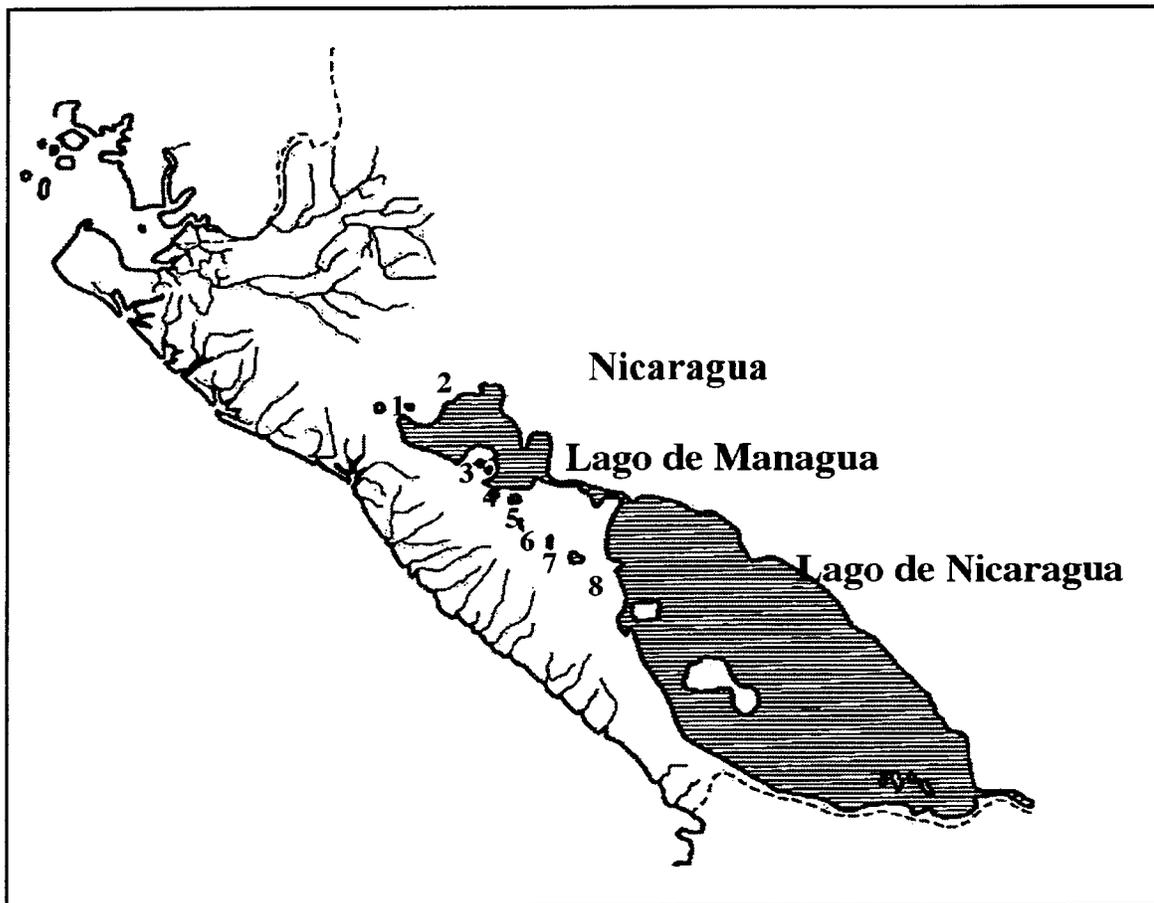
Tabla 1. Porcentaje total de los tipos de alimentos encontrados en el análisis de contenido estomacal.

ESU	N	% Caracoles	% Crías de Peces%	Huevos de Peces	% Vacío
"barlowi"	45	44.4%	0%	0%	55.6%
"long-dark"	45	0%	46.6%	2.2%	51.2%
"amarillo"	45	77.8%	0%	0%	22.2%

Tabla 2.

Porcentaje total de mandíbulas faringuales de tipo papiliforme y molariforme.

ESU	N	% Papiliforme	% Molariforme
“barlowi”	45	4.4%	95.6%
“long-dark”	45	97.8%	2.2%
“amarillo”	45	24.4%	75.6%

**Figura 8.**

Lagunas cratéricas del pacífico de Nicaragua. 1- Asosca León, 2- Monte Galán, 3- Apoyeque, 4- Xiloá, 5- Asosca Managua, 6- Tiscapa, 7- Masaya, 8- Apoyo.

Bibliografía

- BARLOW, G.W. (1974). *Contrast in social behaviour between Central American cichlid fishes and coral reef surgeon fishes*. American Zoologist 14: 9-34.
- BARLOW, G.W. (1976). *The Midas cichlids in Nicaragua*. P. 333-358 in *Investigation of the ichthyofauna of Nicaraguan lakes*. (Thorson, T.D. ed). University of Nebraska Press, Lincoln.
- BARLOW, G.W. and J.W. Munsey. (1976). *The red devil-Midas cichlid species complex in Nicaragua*. p. 359-370 in *Investigation of the ichthyofauna of Nicaraguan lakes*. (Thorson, T.D. ed). University of Nebraska Press, Lincoln.
- BROOKS, D.R. and D.A. McLennan. (1991). p. 434. *Phylogeny, ecology, and behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- CORBET, S.A., J. Green, J. Griffith, and E. Betney. (1973). *Ecological studies on crater lakes in West Cameroon. Lakes Kotto and Mboandong*. Journal of Zoology, 170: 309-324
- DOBZHANSKY, T. (1951). *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- DOMINEY, W.J. (1984). *Effects of sexual selection and life history on speciation*. p. 231-251 in *Evolution of fish species flocks*. (Echelle, A.A and I. Kornfield eds). University of Maine Press, Orono.
- FRYER, G. and T.D. Iles. (1972). p.641. *The Cichlid fishes of the Great Lakes of Africa*. T.F.H. Publications, Neptune, New Jersey.
- GREENWOOD, P.H. (1991). *Speciation*. p. 86-102 in *Cichlid fishes: behaviour, ecology and evolution*. (Keenleyside, M.H.A. ed). Chapman and Hall, London.
- KOSSWIG, C. (1963). *Ways of speciation in fishes*. Copeia, 1963. 238-244
- KULLANDER, S.O., and K.E. Hartel. 1997. *The systematic status of cichlid genera described by Louis Agassiz in (1859): Amphilophus, Baiodon, Hypsophrys, and Parachromis* (Teleostei: Cichlidae). Ichthyological Explorations of Freshwaters 7: 193-202.
- LIEM, K.F. (1973). *Evolutionary strategies and morphological innovations in cichlid pharyngeal jaws*. Systematic Zoology 22: 425-441.
- LIEM, K.F. and L.S. Kaufman. (1984). *Intraspecific macroevolution: Functional biology of the polymorphic cichlid species Cichlasoma minckleyi*. p.203-215 in A.A. Echelle and I.L. Kornfield, eds. *Evolution of Fish Species Flocks*. University of Maine Press, Orono.
- LOWE-MCCONNELL, R.H. (1991). *Ecology of cichlids in South America and African water, excluding the African Great Lakes*. p. 60-83 102 in *Cichlid fishes: behaviour, ecology and evolution*. (Keenleyside, M.H.A. ed). Chapman and Hall, London.
- MCKAYE, K.R. (1977). *Competition for breeding sites between the cichlids fishes of Lake Xilola, Nicaragua*. Ecology, 58: 291-302.

- MCKAYE, K.R. (1980). *Seasonality in the habitat selection by the gold color morph of Cichlasoma citrinellum and its relevance to sympatric speciation in the family Cichlidae*. Environmental Biology of Fishes, 5:75-78.
- MCKAYE, K.R. (1991). *Sexual selection and the evolution of cichlid fishes of Lake Malawi, Africa*. p. 241-257 in Cichlid fishes: behaviour, ecology and evolution. (Keenleyside, M.H.A. ed). Chapman and Hall, London.
- MCKAYE, K.R., and L. Hallacher. (1973). *The Midas cichlid of Nicaragua*. Pacific Discovery 25: 1-8.
- MCKAYE, K.R., and G.W. Barlow. (1976). *Competition between color morphs of the Midas cichlid, Cichlasoma citrinellum in Lake Xiloa, Nicaragua*. p. 465-475 370 in Investigation of the ichthyofauna of Nicaraguan lakes. (Thorson, T.D. ed). University of Nebraska Press, Lincoln.
- MCKAYE, K.R., and R. Marsh. (1983). *Food switching by two specialized algae-scraping cichlid fishes in Lake Malawi, Africa*. Oecology, 6:245-248.
- MCKAYE, K.R., E. van den Berghe, T.H. Kocher, and J.R. Stauffer Jr. 1998. *Abstract: Assortative mating by taxa of the Midas cichlid, 'Cichlasoma' citrinellum: Sibling species or taxa speciating? Tropical Fish Biology*. Symposium. University of Southampton, U.K.
- MEEK, S.E. (1907). *Synopsis of the fishes of the Great Lakes of Nicaragua*. Columbus Field Museum Publications 121, Zoological Series 7: 97-132.
- MEYER, A. (1990)a. *Morphometrics and allometry in the trophically polymorphic cichlid fish, Cichlasoma citrinellum*. Alternative adaptation and autogenetic changes in shape. Journal of Zoology 221: 237-260.
- MEYER, A. (1990)b. *Ecological and evolutionary consequences of the trophic polymorphisms in Cichlasoma citrinellum*. Biological Journal of the Linnean Society 39: 279-299.
- MILLER, R.R. (1966). *Geographical distribution of Central American freshwater fishes*. Copeia, 773-802.
- MURRY, B.A., and K.R. McKaye. (2001). *Brood defense behavior of three sibling species in the Amphilophus citrinellum Species Complex in Lake Xiloá Nicaragua*. Journal of Aquaculture & Aquatic Sciences, 9:134-149.
- OWEN, R.B., R. Crossley, and T.C. Johnson. (1990). *Major low levels of Lake Malawi and implications of speciation rates in cichlids species*. Proceedings of the royal society of London 240B:519-553.
- RIEDEL, D.R. (1964). *Informe al gobierno de Nicaragua sobre mejoramiento de las técnicas de pesca en Lago de Managua y otras aguas continentales, 1961-62*. Informe FAO, 1885:1-46
- ROE, K.J., D. Conkel, and C. Lydeard. (1997). *Molecular systematics of the middle Central American cichlid fishes and the evolution of trophic-types in 'Cichlasoma (Amphilophus)' and 'C. (Thorichthys)'*. Molecular Phylogenetics and Evolution 7: 366-376.
- ROGERS, W. (1988). *Parental investment and division of labor in the Midas cichlid*

(*Cichlasoma citrinellum*). *Ethology* 79: 126-142.

STAUFFER, J.R., Jr., N.J. Bowers, K.R. McKaye, and T.D. Kocher. (1995). *Evolutionary significant units among cichlid fishes*. American Fisheries Society Symposium 17: 227-244.

STIASSNY, M.L.J. (1991). *Phylogenetic intrarelationships of the family Cichlidae*. p. 1-31 in *Cichlid fishes: behaviour, ecology and evolution*. (Keenleyside, M.H.A. ed). Chapman and Hall, London.

STIASSNY, M.L.J., and J.S. Jensen. (1987). *Labroid intrarelationships revisited: morphology complexity, 'key innovations', and the study of comparative diversity*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. 151: 1-161.

STIASSNY, M.L.J., U.K. Schliewn, and W.J. Dominey. (1992). *A new species flock of cichlid fishes from Lake Bermin, Cameroon with a description of eight new species of Tilapia*. *Ichthyological exploration of freshwaters*, 3: 311-346.

TREWAVAS, E. (1983). *Tilapiine fishes of the genera Sarotherodon, Oreochromis, and Danakila*. British Museum of Natural History. Publication No. 878, London.

TREWAVAS, E., J. Green, and S.A. Corbet. (1972). *Ecological studies on crater lakes in West Cameroon. Fishes of Barombi*. *Journal of Zoology*, 167:41-95.

TURNER, G.F., and M.T. Burrows. (1995). *A model of sympatric speciation by sexual selection*. *Proceedings of the Royal Society of London*. 253B: 287-292.

VILLA, J. (1982). *Peces Nicaragienses de agua dulce*. p. 253. Colección Cultural, Banco de America, Managua.

WAID, R.M. (1991). *The distribution of the fishes of the crater lakes of Nicaragua*. Master Thesis, Frostburg State University.

WENZEL, J.W. (1992). *Behavioral homology and phylogeny*. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23:361-381.

YAMAOKA, K. (1991). *Feeding relationships*. p. 151-172. in *Cichlid fishes: behaviour, ecology, and evolution*. (Keenleyside, M.H.A. ed). Chapman and Hall, London.

Fundación de Mujeres Comunicadoras

"Señal de la Dignidad de la Mujer Nicaragense"
De todas para todas

Radio Mujer 94.7 fm



De donde fue el Cine Dorado, 120 vrs. al lago
Apartado 4043 - Managua, Nic. - Teléfono: 2223635 • 2226900 • 2226896 - Telefax: 222397