



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
ESCUELA NACIONAL DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Área de distribución potencial de la especie invasora
Oreochromis mossambicus (Perciformes: Cichlidae) en las
cuencas del Lerma y Pánuco determinadas por dos
aproximaciones de modelado de nicho ecológico.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRO EN BIOCIENCIAS

PRESENTA:

BIOL. OSVALDO GÓMEZ MILLÁN

DIRECTORES:

DR. NORBERTO MARTÍNEZ MÉNDEZ

M. en C. EDUARDO SOTO GALERA

Ciudad de México, 2016





SP-14-BIS

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de México, D.F. siendo las 16:00 horas del día 30 del mes de noviembre del 2016 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas para examinar la tesis titulada:

Área de distribución potencial de la especie invasora *Oreochromis mossambicus* (Perciformes: Cichlidae) en las cuencas del Lerma y Pánuco determinadas por dos aproximaciones de modelado de nicho ecológico

Presentada por el alumno:

Gómez	Millán	Oswaldo
Apellido paterno	Apellido materno	Nombre(s)

Con registro:

B	1	4	0	6	3	4
---	---	---	---	---	---	---

aspirante de:

Maestría en Biociencias

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

LA COMISIÓN REVISORA

Directores de tesis

Dr. Norberto Martínez Méndez

M. en C. Eduardo Soto Galera

Dr. Carlos Fabián Vargas
Mendoza

Dr. Héctor Omar Mejía Guerrero

Dr. Felipe Fernando Martínez Jerónimo
PRESIDENTE DEL COLEGIO

Dr. Gerardo Aparicio Ozores





INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSTRADO E INVESTIGACION

CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de México, D.F. el día 01 del mes de diciembre del año 2016, el que suscribe **Oswaldo Gómez Millán** alumno del Programa de **Maestría en Biociencias** con número de registro **B140634**, adscrito a la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del Dr. **Norberto Martínez Méndez** y M. en C. **Eduardo Soto Galera** y cede los derechos del trabajo intitulado "**Área de distribución potencial de la especie invasora *Oreochromis mossambicus* (Perciformes: Cichlidae) en las cuencas del Lerma y Pánuco determinadas por dos aproximaciones de modelado de nicho ecológico**", al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: osgomez@gmail.com, egalera@ipn.mx y nomartinez@ipn.mx. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Oswaldo Gómez Millán

Dr. Norberto Martínez Méndez
Director de tesis

M. en C. Eduardo Soto Galera
Director de tesis

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mis directores, el Dr. Norberto Martínez y el M. en C. Eduardo Soto, por todas sus enseñanzas, por su guía y por la paciencia que mostraron a lo largo de éste proyecto.

A mi familia:

Mamá y Papá, ustedes siempre van a ser grandes maestros, guías, consejeros; el ejemplo y la motivación para hacer las cosas. Yo sé que no son perfectos o a prueba de error pero para mí son lo mejor que existe y a pesar de todo nunca hemos necesitado más de lo que nos han dado. Gracias por su infinito apoyo en cada momento y etapa de mi vida.

Valeria, tú además de ser aprendiz como yo, también has sido una gran maestra y una de las grandes motivaciones para llegar aquí. Yo sé que a veces la vida no es del color que más nos gusta, pero nosotros somos los únicos capaces de elegir la pintura y pintar el camino. Gracias por ser la mejor hermana y uno de los más grandes modelos que tengo en la vida.

Tía Rosy, el apoyo que me has brindado a lo largo de estos años es invaluable, muchas gracias por todo. A mi familia en general, gracias por siempre estar aquí.

Génesis, Mani, ¿Quién iba a pensar que llegaríamos tan lejos? A ti y a tu familia les agradezco infinitamente el inmenso cariño y apoyo que me han brindado en cada momento desde que nos conocimos, no sé qué sería de mí sin tu maravillosa amistad.

Miguel, si estoy aquí es porque tú con tu ejemplo me diste ese pequeño empujón que hacía falta; eres una muestra de éxito, una gran persona... una gran inspiración, gracias por todo el apoyo que me has dado.

A mis compañeros:

Gustavo y Berenice, les agradezco por enseñarme cuando algo no sabía, por orientarme cuando estaba confundido, por sus opiniones y por los buenos ratos de convivencia que compartimos. A Naye, Andrea, Oscar, Toño y todos los compañeros con quienes conviví en este viaje gracias por su apoyo y buenas vibras.

A mis profesores:

A la Dra. Alicia Callejas por sus clases y su asesoría.

A los sinodales, el Dr. Fabián Vargas, el Dr. Omar Mejía y el Dr. Fernando Martínez por sus valiosas observaciones, las cuales fueron de gran ayuda para la elaboración de éste trabajo.

A los proyectos:

“Estado actual, identificación de riesgos y propuestas para el manejo de las especies invasoras presentes en la Región Hidrológica Prioritaria: Cabecera del río de La Laja, SIP20161253” financiado por la Secretaría de Investigación y Posgrado del IPN y “Estado actual, identificación de riesgos y propuestas para el manejo de las especies invasoras presentes en las Regiones Hidrológicas Prioritarias: Confluencia de las Huastecas, Media Luna y Cabecera del río de La Laja, LI038” financiado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO); ambos bajo la dirección del M. en C. Eduardo Soto Galera.

Finalmente al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico que me fue proporcionado durante éste tiempo.

Contenido

Índice de cuadros

Índice de figuras

Resumen

Abstract

1. Introducción.....	1
2. Marco teórico.....	3
2.1 Nicho ecológico.....	3
2.2 modelado de nicho ecológico.....	3
2.3 Especies invasoras.....	5
2.4 Familia Cichlidae y <i>Oreochromis mossambicus</i>	6
3. Antecedentes.....	9
4. Justificación.....	11
5. Hipótesis.....	12
6. Objetivo general.....	13
6.1 Objetivos particulares.....	13
7. Metodología.....	14
7.1 Obtención de datos de presencia de la especie.....	14
7.2 Depuración de datos de presencia.....	14
7.3 Obtención y manejo de datos climáticos.....	14
7.4 Elección de las capas bioclimáticas.....	15
7.5 Modelado de nicho ecológico.....	15
7.6 Análisis de solapamiento de nicho ecológico.....	17
7.7 Determinación de modelos de sobreposición espacial entre <i>Oreochromis mossambicus</i> y la ictiofauna nativa que permiten o limitan el establecimiento en las cuencas del Lerma y Pánuco.....	18
7.8 Modelos multivariados para la determinación de los factores limnológicos que permiten o limitan el establecimiento de <i>Oreochromis mossambicus</i> en las cuencas del Lerma y Pánuco.....	19
8. Resultados.....	21
8.1 Datos de presencia.....	21
8.2 Variables climáticas.....	21
8.3 Mapas de distribución potencial.....	22
8.4 Solapamiento de nicho.....	30
8.5 Sobreposición espacial.....	33
8.5.1 Aptitud y solapamiento de la distribución d <i>Oreochromis mossambicus</i> y la ictiofauna presente en la cuenca del río Lerma.....	33

8.5.2 Amplitud y solapamiento de la distribución de <i>Oreochromis mossambicus</i> y la ictiofauna presente en la cuenca del río Pánuco.....	38
8.6 Determinación de factores limnológicos que determinan la distribución de la especie.....	43
8.6.1 Preferencia ambiental de <i>Oreochromis mossambicus</i> en la cuenca del Lerma.....	43
8.6.2 Preferencia ambiental de <i>Oreochromis mossambicus</i> en la cuenca del Pánuco.....	44
9. Discusión.....	47
10. Conclusiones.....	54
11. Literatura citada.....	55
Anexos.....	66
Anexo 1.....	66
Anexo 2.....	68
Anexo 3.....	71
Anexo 4.....	72

Índice de tablas

Tabla 1. Total de datos obtenidos, depurados y utilizados para la elaboración de los modelos de nicho ecológico para la especie *Oreochromis mossambicus* y las especies hermanas *O. andersoni* y *O. mortimerii* en África y México en función de diversas fuentes de información.

Tabla 2. Variables bioclimáticas seleccionadas en función de: G1 = Análisis de correlación de Pearson ($r > 0.8$), G2 = Disponibilidad de agua y energía para especies del género *Oreochromis* en base a datos de Zenegeya et al., (2013 y 2015) y G3 = variables propuestas por Zenegeya et al., (2013 y 2015) más la variable altitud.

Tabla 3. Extensión en número de píxeles para cada región de idoneidad a lo largo de las cuencas y la cantidad de presencias identificadas en cada región a partir del valor mínimo de entrenamiento (mínimum training presence). El valor de cada píxel (izquierda) equivale aproximadamente a 0.86km^2 (<http://www.worldclim.org/formats1>) mientras que del lado derecho se muestra la cantidad de puntos de presencia ubicados en cada región para cada grupo de variables bioclimáticas.

Tabla 4. Valores de ROC y ROCp para modelos de calibración y proyección de *O. mossambicus* en cuencas del Lerma y Pánuco.

Tabla 5. Resultados del análisis de eficacia del modelo calibrado en las cuencas del Lerma y Pánuco.

Tabla 6. Comparación del nicho ecológico para *Oreochromis mossambicus* de acuerdo a Aguirre-Gutierrez et al., (2015). Los valores de solapamiento de nicho se muestran para la comparación de la similitud y equivalencia de nicho entre África y las cuencas del Lerma y Pánuco. Todas las comparaciones resaltan la no equivalencia de nicho de acuerdo a la región.

Tabla 7. Análisis de solapamiento espacial para las especies agrupadas junto a *O. mossambicus* en la cuenca del Lerma de acuerdo al índice asimétrico de MacArthur y Levins (1967) Celdas en color rojo (1 o >1) = solapamiento total, amarillo (> 0.5) = considerable, verde = ($0.1 - 0.499$) bajo y azul ($0.01 - 0.99$) = mínimo.

Tabla 8. Análisis de solapamiento espacial para las especies agrupadas junto a *O. mossambicus* en la cuenca del Pánuco de acuerdo al índice asimétrico de MacArthur y Levins (1967). Celdas en color rojo (1 o >1) = solapamiento total, amarillo (> 0.5) = considerable, verde = ($0.1 - 0.499$) bajo y azul ($0.01 - 0.99$) = mínimo.

Tabla 9. Coordenadas principales del Análisis de Correspondencias Canónicas demostrando los gradientes ambientales en los que se basan los primeros dos componentes para explicar el análisis, siendo los nitratos, la temperatura del agua, pH y turbidez las variables que explican en mayor medida el componente 1 mientras que en el componente 2 lo hacen los fosfatos y la turbidez.

Índice de figuras

Figura 1. Área de distribución natal de *Oreochromis mossambicus* en África y área de distribución potencial en las cuencas del Lerma y Pánuco con a) grupo testigo de 19 variables bioclimáticas y la variable altitud, b) modelo G1 elaborado con 10 variables bioclimáticas incluida la altitud, c) modelo G2 elaborado con seis variables bioclimáticas y d) modelo G3 elaborado con siete variables bioclimáticas incluida la altitud. El gradiente de color y sus respectivos valores muestra las zonas de idoneidad (rojo), regiones de idoneidad media (amarillo) y zonas no idóneas (azul) para el establecimiento de *O. mossambicus*. Valor mínimo de entrenamiento (Minimum trainig precence) = 0.379.

Figura 2. Modelos a) grupo testigo, b) modelo G1, c) modelo G2 y d) modelo G3 con sitios de presencia de *Oreochromis mossambicus* en los ríos de las cuencas del Lerma y Pánuco obtenidos a partir de bases de datos, literatura, colecciones y colectas realizadas. Círculos rosa indican sitios de presencia de *O. mossambicus*, mientras que los círculos negros indican la ausencia de *O. mossambicus*. El gradiente de color muestra las zonas de idoneidad para el establecimiento de *O. mossambicus* (rojo), regiones de idoneidad media (amarillo) y zonas no idóneas (azul) para su establecimiento. Valor mínimo de entrenamiento (Minimum trainig precence) = 0.379

Figura 3. Modelo calibrado con MaxEnt en las cuencas del Lerma y Pánuco con 7 variables (izquierda) y proyección del modelo a las cuencas del Lerma y Pánuco con 7 variables (derecha) y los puntos de presencia identificados para *O. mossambicus* en las cuenca de los ríos Lerma y Pánuco. El gradiente de color indica las áreas de idoneidad (rojo) así como las áreas de idoneidad media (amarillo) y no idóneas (azul) para la especie. Valor mínimo de entrenamiento (Minimum trainig precence) = 0.379

Figura 4. Modelo calibrado mediante GLM con 7 variables (izquierda) y modelo calibrado en MaxEnt con 7 variables (derecha) así como los puntos de presencia identificados para *O. mossambicus* en las cuenca de los ríos Lerma y Pánuco. El gradiente de color indica las áreas de idoneidad (rojo) así como las áreas de idoneidad media (amarillo) y no idóneas (azul) para la especie. Valor mínimo de entrenamiento (Minimum trainig precence) = 0.379

Figura 5. Modelo promediado entre MaxEnt y GLM para la distribución de la especie en las cuencas del Lerma y Pánuco. El gradiente de color indica las áreas de idoneidad (rojo) así como las áreas de idoneidad media (amarillo) y no idóneas (azul) para la especie. Valor mínimo de entrenamiento (Minimum trainig precence) = 0.379

Figura 6. Nicho de *O. mossambicus* en el espacio climático con G3. Ejemplo de PCA-env. (a) y (b) representan el nicho de la especie a lo largo de los dos ejes principales del PCA en África y las cuencas del Lerma y Pánuco (LP) respectivamente. La densidad de la presencia de la especie se representa mediante el sombreado gris. La línea continua representa el 100% mientras que la línea punteada representa el 50% del espacio ambiental disponible. (c) La contribución de las variables climáticas en los dos ejes del PCA y el porcentaje de explicado. Los gráficos (d)- (f) se refieren al solapamiento D entre cada área de distribución (rombos rojos) y el solapamiento simulado (barras grises) en las cuales (d) representa la prueba de equivalencia de nicho (valor de significancia $P < 0.05$), (e) la similitud entre Lerma y Pánuco y África y (f) la similitud entre África y Lerma y Pánuco (valor de significancia $P > 0.05$).

Figura 7. Análisis de MESS (arriba) y MoD (abajo) para G2 (a) y G3 (b). MESS identificando en rojo los sitios donde al momento de proyectar al menos una variable difiere durante el entrenamiento de los datos (calibración) y MoD, donde se muestra la(s) variable(s) que el modelo asume como responsable de tal variación.

Figura 8. Amplitud de la distribución de las especies presentes a lo largo de la cuenca del río Lerma. La proporción se obtuvo en función del total de presencias por especie y el total de sitios muestreados entre 1940 y 2015. Barras de color rojo = amplia distribución, amarillo = moderada, verde = restringida y azul = microendémicas.

Figura 9. Análisis de agrupación por medio de distancias euclidianas y el método de los promedios no ponderados por grupo para las especies de la cuenca del río Lerma. Matriz de abundancia generada a partir de los datos obtenidos de la Colección Nacional de Peces Dulceacuícolas ENCB-IPN, bibliografía y colectas realizadas, las cuales sumaron un total de 2201 ejemplares en 137 localidades de 1940 a 2015.

Figura 10. Amplitud de la distribución de las especies presentes a lo largo de la cuenca del río Pánuco. La proporción se obtuvo en función del total de presencias por especie y el total de sitios muestreados entre 1940 y 2015. Barras de color rojo = amplia distribución, amarillo = moderada, verde = restringida y azul = microendémicas.

Figura 11. Análisis de agrupación por medio de distancias euclidianas y el método de los promedios no ponderados por grupo para las especies de la cuenca del río Pánuco. Matriz de abundancia generada a partir de los datos obtenidos de la Colección Nacional de Peces Dulceacuícolas ENCB-IPN, bibliografía y colectas realizadas, las cuales sumaron un total de 1521 ejemplares en 441 localidades de 1940 a 2015.

Figura 12. Análisis de Correspondencias Canónicas aplicado a las matrices de abundancia y variables fisicoquímicas del agua tomadas en 46 sitios de muestreo a lo largo de la cuenca del Pánuco entre los años 1940 y 2015.

Resumen

La tilapia de Mozambique (*Oreochromis mossambicus*) es considerada una de las especies acuáticas de mayor expansión a nivel mundial. En México su presencia está documentada y diversos estudios sugieren que ha contribuido con la pérdida de biodiversidad nativa. Para la cuenca del río Lerma existe una gran cantidad de registros de presencia de la especie, sin embargo, en la cuenca del Pánuco la cantidad de datos de presencia es menor. En este trabajo se estudió la distribución potencial de *Oreochromis mossambicus* en las cuencas de los ríos Lerma y Pánuco con la finalidad de obtener, a partir del cálculo mapas de distribución potencial, solapamiento de nicho y solapamiento espacial, así como la identificación de los efectos generados por la calidad del agua y la presencia de especies nativas sobre el cíclido africano, la información ecológica necesaria para futuras propuestas de manejo de la especie. Los mapas de distribución potencial se obtuvieron utilizando el programa MaxEnt, identificando que la cuenca del río Lerma es la menos idónea para el establecimiento de *O. mossambicus*. Por medio de un análisis de solapamiento de nicho ecológico (PCA-env) se demostró que entre el área nativa y de introducción de *O. mossambicus* existe un bajo solapamiento de nicho ecológico ($D = 0.343$) rechazando la hipótesis de equivalencia ($p = 0.0198$), sin embargo, la especie ha podido ocupar zonas que ecológicamente son similares a las de la zona de origen (Prueba de similitud, $p=0.0099$ en ambas direcciones). Mediante análisis de agrupación y ordenación se determinó el efecto que las especies nativas y la calidad de agua ejercen sobre la distribución de *O. mossambicus*, identificando que en la cuenca del Lerma ésta se agrupa junto a especies de amplia distribución con quienes frecuentemente comparte el espacio (desde el 50 al 100%), mientras que en la cuenca del Pánuco *O. mossambicus* se agrupa con especies de distribución restringida ocupand. De acuerdo a un análisis de Correspondencias Canónicas, estos sitios corresponden a lugares de mala calidad de agua caracterizados por elevada turbidez y alta concentración de nitratos donde el ensamblaje íctico característico de la cuenca está ausente.

Abstract

Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*) is considered one of the world's large distributed aquatic species. In Mexico, its presence is documented and several studies suggest that it has contributed to the loss of native biodiversity. For the Lerma basin there is a large number of presence records of the species, however, in the Panuco basin the amount of presence data is lower. In this work the potential distribution of *Oreochromis mossambicus* in the Lerma and Panuco basins was studied in order to obtain, from the construction of potential distribution maps, niche overlap and spatial overlap, identify the generated effects for water quality and the presence of native species on the African cichlid, the ecological information necessary for future management proposals of the species. Potential distribution maps were obtained using the MaxEnt software, identifying the Lerma basin as the least suitable for the establishment of *O. mossambicus*. According to an ecological niche overlap analysis (PCA-env) it was shown that there is a low ecological niche overlap ($D = 0.343$) between the native and introduction area of *O. mossambicus*, rejecting the equivalence hypothesis ($P = 0.0198$), However, the species has been able to occupy ecologically similar areas to those in the native region (similarity test, $P = 0.0099$ in both directions). The effect of native species and water quality over *O. mossambicus* distribution was determined through grouping and ordination analysis, identifying that in the Lerma basin it is grouped with species of wide distribution with which it frequently shares the space (from 50 to 100%), whereas in the basin of Panuco *O. mossambicus* is grouped with species of restricted distribution. According to an analysis of Canonical Correspondences, these sites correspond to poor water quality places characterized by high turbidity and high concentration of nitrates where the characteristic fish assemblage of the basin is absent.

1. INTRODUCCIÓN

Diversos países han sido blanco de la introducción de especies exóticas y de invasiones biológicas por parte de diferentes grupos taxonómicos (Castro-Díez *et al.*, 2004). Se habla de una introducción cuando un animal o planta (o incluso sus propagulos) logran atravesar barreras geográficas mediante la transportación a sitios distantes (Richardson *et al.*, 2000), mientras que las invasiones biológicas suceden cuando especies de origen remoto alcanzan un nuevo territorio y se propagan por él a gran velocidad, alterando la estructura y funcionamiento del ecosistema receptor, causando daños ecológicos y socioeconómicos (Mooney y Hobbs, 2000).

En la actualidad, las invasiones biológicas se ven favorecidas e impulsadas por diversas actividades humanas que las han facilitado a lo largo del tiempo. Al introducir una especie a un nuevo ambiente ya sea para su explotación, uso como control biológico, compañía, etc., se corre el riesgo de que ésta pueda sobrevivir en las nuevas condiciones ambientales generando efectos negativos en los ecosistemas y a las especies nativas. Se estima que se han introducido unas 480 000 especies en una gran variedad de ecosistemas alrededor del mundo (Pimentel *et al.*, 2001).

Los cíclidos tilapiinidos, nativos del continente africano, se han posicionado como uno de los grupos de peces introducidos con mayor distribución a nivel global como consecuencia de su introducción en diversos países con fines acuaculturales. En México, la Dirección General de Pesca, del entonces Instituto Nacional de Investigaciones Biológico Pesqueras (hoy Instituto Nacional de la Pesca), introdujo la tilapia el 10 de julio de 1964 (Morales-Díaz, 1991). Las tilapias introducidas en México incluyen: *Oreochromis aureus*, *Oreochromis mossambicus*, *Oreochromis niloticus*, *Oreochromis urolepsis hornorum*, *Tilapia rendalli* y *Tilapia zillii*. (Espinoza *et al.*, 1993).

Dichas especies se han propagado principalmente a partir de la acuicultura, pero también por otros medios (como peces de ornato, control biológico, etc.). Zambrano

y Macías-García (1999), mencionan que las especies no nativas (entre ellas las tilapias) se han establecido virtualmente en cada lago natural en México y en un gran número de embalses, particularmente en la Zona Central del país. Aguirre-Muñoz y Mendoza-Alfaro *et al.* (2009), con base en datos de Contreras-Balderas (1999), mencionan que las especies invasoras son la principal amenaza para 76 especies enlistadas por la NOM-059-Semarnat- 2010.

En México la presencia de especies invasoras en ecosistemas acuáticos es un tema de interés teniendo en cuenta que en 1904 tan solo se reconocían cuatro especies de peces invasores; siete en 1969; 55 en 1983; 94 en 1997; 113 en 2008 (Contreras-Balderas *et al.*, 2008) y 118 en 2009 (Aguirre-Muñoz y Mendoza-Alfaro *et al.*, 2009).

2. MARCO TEÓRICO

2.1 Nicho ecológico

La existencia de diversos factores bióticos y abióticos, tales como precipitación, temperatura, evapotranspiración, competencia, depredación, barreras geográficas (tales como océanos, cadenas montañosas, ríos, zonas climáticamente hostiles, etc.) determinan la distribución de las especies (Mack *et al.*, 2000; Naoki *et al.*, 2006). Por ello, en función de los factores antes mencionados cuyo efecto delimita la distribución de las especies surge la teoría de nicho ecológico tras la definición de “nicho” como la unidad final de distribución donde la ausencia de las especies está definida por limitantes estructurales e instintivas, así como por la correspondencia entre las distribuciones geográficas, formas de vida y sus relaciones tróficas (Vandermeer, 1972; Milesi y López de Casenave, 2005). Dentro de la literatura ecológica, el término “nicho” se ha utilizado para tratar de explicar (1) Los requerimientos ambientales necesarios para que las especies subsistan sin inmigración (Grinnell, 1917; Leibold, 1995) y (2) su relación con otras especies (Elton 1927), es decir, como un organismo afecta el ambiente al consumir los recursos y servir como tal para otros niveles tróficos (Leibold, 1995; Hirzel y Le Lay 2008).

Posteriormente, el concepto fue retomado por Hutchinson (1957) quien define el nicho fundamental como: un hipervolumen *n-dimensional* que permite a una especie existir indefinidamente. Al mismo tiempo definió el nicho efectivo como la porción del nicho fundamental de una especie que no se solapa con el nicho fundamental de otras especies que compiten por los recursos (Schoener, 2009).

2.2 Modelado de nicho ecológico

Actualmente una metodología muy importante dentro de la biología analítica se basa en los modelos predictivos de la distribución geográfica de las especies (Phillips *et al.*, 2005), los cuales estiman la relación que existe entre sitios, datos de especies y su relación con el ambiente (Franklin, 2009). En las últimas dos décadas múltiples métodos para modelar la distribución geográfica de las especies han quedado

disponibles, de entre los cuales la mayor distinción que se ha hecho es la que corresponde al tipo de datos que utilizan (Elith *et al.*, 2011), dividiéndose así en dos “familias” de modelos: correlativos y mecanicistas. Los modelos correlativos son aquellos que utilizan datos que provienen de sitios georeferenciados donde las especies están presentes así como datos de condiciones espaciales tales como clima, composición del suelo, etc., de éste modo y de manera implícita a estos parámetros existen muchos procesos ecológicos que permiten la presencia exitosa de las especies en un sitio determinado, por lo tanto, los modelos correlativos no reflejan necesariamente el nicho fundamental en el paisaje. Por otro lado, en los modelos mecanicistas las especies no ingresan al modelo como puntos en un mapa, sino como un conjunto de características morfológicas, fisiológicas y de comportamiento; con lo cual es posible representar el nicho fundamental de una especie, el cual puede ser trazado en el paisaje para inferir su distribución potencial (Kearney y Porter, 2009). Por lo tanto, éste tipo de herramientas permiten identificar sitios adecuados para el establecimiento de especies además de describir algunos de los factores que influyen en la idoneidad del ambiente donde éstas habitan (Phillips *et al.*, 2005).

MaxEnt es un software que se fundamenta en el concepto de máxima entropía y utiliza una aproximación correlativa para realizar predicciones a partir de información incompleta, estimando entonces la distribución más uniforme a lo largo del área de estudio (Illoldi y Escalante, 2008). Robertson y colaboradores (2001) subrayan la importancia de la aplicación de éstos modelos enfocada al área de conservación, destacando los resultados sobre la identificación de la distribución potencial de organismos problemáticos, la estimación del efecto del cambio climático sobre la distribución de las especies, identificación de áreas donde especies en riesgo podrían establecerse, etc. Estas metodologías pueden ser aplicadas tanto en ecosistemas terrestres como acuáticos donde han sido poco explorados (Wiley *et al.*, 2003).

2.3 Especies invasoras

De acuerdo con la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), una especie invasora es aquella especie exótica o trasladada que ha sido introducida accidental o intencionalmente fuera de su área de distribución natural, y que tiene la capacidad de colonizar, invadir y persistir, y su introducción y dispersión amenazan la diversidad biológica, causando daños al ambiente, a la economía y a la salud humana (Aguirre Muñoz; Mendoza Alfaro *et al.*, 2009).

Colautti y MacIsaac (2004) mencionan que en el contexto de especies “invasoras” y en función de la abundancia y y distribución de las especies es posible definir en cinco etapas el estado de “invasión” que éstas ocupan: potenciales invasores comienzan como propágulos residentes de una región donante (etapa 0) atravesando diversos filtros como la transportación, liberación y supervivencia, la reproducción, el beneficio ambiental y comunitario y finalmente la dispersión local les podrían imposibilitar la transición a etapas posteriores. Bajo éste concepto hasta la etapa 3 una especie no nativa podría ser localizada pero numéricamente “rara”, “ampliamente distribuida pero rara” en la etapa 4a, “localizada pero dominante” en la etapa 4b y “de amplia distribución y dominante” en la etapa 5. De acuerdo a estas definiciones, una especie se define exótica entre las etapas 1 a 5, mientras que se denomina invasora en las etapas 4a, 4b y 5.

Actualmente se considera que la presencia de especies invasoras es una importante causa de pérdida de biodiversidad en el mundo, solamente por detrás de la destrucción de hábitats y la fragmentación del paisaje (Williamson, 1996). Por ello, se ha vuelto cada vez más importante entender como las actividades humanas, que actualmente favorecen e impulsan las invasiones biológicas, alteran la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas (Tylianakis *et al.*, 2008).

Pueden existir muchas especies potencialmente invasoras, sin embargo casos donde se haya concretado y documentado el éxito de una especie tras su introducción son más limitados, por ejemplo, la rana toro (*Lithobates catesbeianus*) nativa del este de Norteamérica que ha sido exitosamente introducida en Europa, Asia y Sudamérica es un caso donde la acuicultura jugó un papel importante en la

introducción de la especie (Giovanelli *et al.*, 2007); el gorgojo de palmeras (*Rhynchophorus ferrugineus*) originario del sur y Sureste de Asia se considera como una de las mayores amenazas para diferentes especies de palmas y a partir de la década de los ochentas ha ampliado dramáticamente su distribución al Medio Oriente, el norte de África, el sur de Europa y Norteamérica (Fiaboe *et al.*, 2012).

Las especies invasoras se presentan en todos los grupos taxonómicos en una gran variedad de ecosistemas alrededor del mundo (Pimentel *et al.*, 2001) siendo estas responsables de entre 48 al 62% de las extinciones de peces a nivel mundial (Pimentel *et al.*, 2000) y del 68% en Norteamérica (Clavero y García-Berthou, 2005).

2.4 Familia Cichlidae y *Oreochromis mossambicus*

Los cíclidos tilapiinidos son un grupo de peces de agua dulce nativos de África y del suroeste del Medio Oriente, son organismos cuya distribución geográfica está limitada por temperaturas mayores a 8° C y menores a 40° C (Hickling, 1963 en Morales-Días, 2003; Canonico *et al.*, 2005; Webb y Maughan, 2007). Las tilapias están agrupadas en tres géneros de acuerdo a patrones de cuidado parental: *Oreochromis* (desove en arena y cuidado bucal maternal), *Sarotherodon* (cuidado parental o biparental bucal), y *Tilapia* (desove en el sustrato) (Canonico *et al.*, 2005).

Entre los cíclidos tilapiinidos más representativos se encuentra *Oreochromis mossambicus*, especie que se distribuye de manera natural a lo largo de la costa este de África en ambientes ribereños y lagunas costeras (Smithsonian Marine Station, 2015). Russell *et al.* (2012b), indican que *O. mossambicus* es una de las especies con mayor presencia a nivel global pues poblaciones invasivas de *O. mossambicus* actualmente se encuentran amplia y exitosamente distribuidas en más de 94 países ya que posee cierta plasticidad en muchas características de su historia de vida, lo que favorece su habilidad de ocupar una gran variedad de hábitats (Russell *et al.*, 2012a), entre las cuales destacan:

- ✚ Amplia tolerancia a la salinidad por haber evolucionado de un ancestro marino.

- ✚ Tolera bajos niveles de oxígeno disuelto y posee la capacidad de respirar oxígeno atmosférico además de tolerar la desecación.
- ✚ Amplia tolerancia a la turbidez y contaminación por sustancias tóxicas así como a elevado y bajo pH.
- ✚ Habita aguas poco profundas, cuerpos de agua abiertos y quietos evitando los flujos rápidos de agua.
- ✚ Se alimenta de vegetación terrestre, algas, fitoplancton, zooplancton, invertebrados acuáticos y terrestres, así como de renacuajos y peces.
- ✚ El intervalo de temperatura preferida se ubica entre los 15 y 37° C (Webb y Maughan, 2007).

Otros factores importantes que inciden directamente en la abundancia de las poblaciones son la natalidad y mortalidad. En cuanto a la reproducción, para *O. mossambicus* la temperatura debe permanecer constante y por arriba de 24°C en un lapso de tres a cinco meses (Webb y Maughan, 2007). Las tilapias alcanzan su madurez sexual a partir de los 2 o 3 meses de edad y a una longitud de 8 a 16 cm (Uchida y King, 1962 en Morales-Díaz 2003). La frecuencia de los desoves varía de manera considerable, dependiendo de los factores ambientales antes señalados. En México se ha observado que ésta especie se reproduce hasta 10 veces al año (Morales, 1974 en Morales-Díaz 2003). Por otro lado, se reporta que aves ribereñas, aves marinas, cocodrilos y peces, entre ellos rayas y tiburones forman parte de los depredadores de *O. mossambicus* en Sudáfrica y diversas partes del mundo (Fishbase 2015).

La primer introducción y establecimiento de tilapias no nativas se cree que ocurrió en Java (Indonesia) en 1930 como resultado de la liberación de ejemplares de acuario de *Oreochromis mossambicus* (Courtenay y Williams, 1992).

La introducción y esparcimiento de estas especies continuó durante la Segunda Guerra Mundial, ya que era una fuente de alimento de fácil transportación para los soldados japoneses (Canonico *et al.*, 2005). En décadas posteriores se observó una expansión en la introducción de ésta y otras especies de tilapias como agentes de control biológico, como carnada, para acuarios caseros, siendo de particular

preocupación el fomento que tiene en la acuicultura, la cual en muchos casos ha generado consecuencias no intencionales (Canonico *et al.*, 2005).

3. ANTECEDENTES

A nivel mundial *Oreochromis mossambicus* es una especie ampliamente estudiada de la cual existe una gran cantidad de trabajos que se desarrollan en diferentes campos de la biología, tales como genética (Moralee *et al.*, 2000; Klett y Meyer, 2002), hibridación (D'Amato *et al.*, 2006; Firmat *et al.*, 2013), cultivo (Fitzimmons, 2000), invasión (Russell *et al.*, 2012a; Russell *et al.*, 2012b), efectos de la contaminación (Barnhoorn *et al.*, 2010; Galindo *et al.*, 2014), efectos sobre la biodiversidad nativa (Alcocer *et al.*, 2000; Canonico *et al.*, 2005), etc. Dada su amplia distribución, Canonico *et al.* (2005) identificaron las cuencas de los ríos Kafue y Zambezi en África; países como Australia, Madagascar, Nicaragua, Filipinas, México y en E.U. el Río Mississippi y los estados de Nevada y Arizona como principales regiones donde ésta especie ha generado efectos negativos tras su introducción.

En la cuenca del Río Limpopo en África, D'amato *et al.* (2007), propusieron un método para identificar híbridos entre las especies nativas *O. mossambicus*, *O. mortimeri* y *O. andersonii* con la especie trasladada *Oreochromis niloticus*. Por otro lado, Zenegeya *et al.* (2013) modelaron el nicho ecológico de *Oreochromis niloticus* en Sudáfrica identificando que la especie manifiesta un potencial invasivo que se solapa con el área de distribución natural de especies congéneres entre ellas *O. mossambicus*.

En Australia, Russell *et al.* (2012b), enfatizan la plasticidad ambiental que posee *O. mossambicus* al observar que poblaciones del cíclido africano en el continente Australiano se han adaptado a una gran variedad de hábitats que constituyen altitudes elevadas (tomando en cuenta que el punto más alto de Australia continental alcanza los 2220 msm aproximadamente), embalses, ríos, estanques, cursos de agua influenciados por corrientes y canales degradados. Gaine *et al.* (2013) evaluaron las características poblacionales de la especie durante un periodo de doce meses y confirmaron, en función de índices gonadosomáticos, el establecimiento y reproducción de la especie *O. mossambicus* en el río Yamuna, Uttar Pradesh, India.

En el continente americano Pérez *et al.* (2004) reportan en Venezuela la desaparición de especies autóctonas y el establecimiento de tilapias en ambientes marinos, estuarinos y dulceacuícolas, así como el desplazamiento ascendente de la especie en el cauce central del río Manzanares y sus afluentes identificando que posiblemente las bajas temperaturas impiden el avance de *O. mossambicus* hacia la zona donde se origina el río. En la región de Centro y Norteamérica, particularmente en Belice y ciertas partes de Guatemala y México, Esselman *et al.* (2006), mediante modelos de idoneidad de hábitat generados en MaxEnt, pronosticaron que 7,510 kilómetros lineales de río eran vulnerables para la colonización de la tilapia, particularmente en elevaciones medias y bajas desde el nivel del mar hasta los 277 msnm, siendo *O. niloticus* la especie predominante en los muestreos realizados. De acuerdo a McCrary *et al.* (2007) las especies del género *Oreochromis* establecidas ampliamente en Nicaragua además de competir con las especies nativas son presumiblemente las responsables del brote de ceguera en cíclidos nativos, además de una alta gama de consecuencias negativas para la riqueza natural de la ictiofauna.

En México Alcocer *et al.* (2000) identificaron que *O. mossambicus* compite por alimento y espacio con la especie endémica *Chirostoma bartoni* en el lago La Alberca, Guanajuato. De acuerdo a Fuselier (2001) la tilapia *O. mossambicus* ha alcanzado ecosistemas naturales donde sus efectos han puesto en riesgo diferentes especies ícticas nativas como son algunos miembros del género *Cyprinodon* en la laguna de Chichancanab en el estado de Quintana Roo. Dominguez-Dominguez *et al.* (2006) realizaron modelos de nicho ecológico con la familia *Goodeidae* con objetivo de identificar el área de distribución de las especies ante la constante amenaza que presenta este grupo de peces nativos, identificando las actividades humanas, contaminación y la presencia de especies exóticas entre ellas *O. mossambicus* como los principales factores que amenazan al grupo. Asimismo, Mejía-Mojica *et al.* (2012) identificaron que la introducción de *O. mossambicus* en la década de 1970 coincide cronológicamente con la extirpación de una de las especies endémicas de la región *Poeciliopsis balsas* en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla.

4. JUSTIFICACIÓN

Dado que *Oreochromis mossambicus* se considera una especie invasora a raíz de su introducción en otras partes del mundo, resulta de importancia conocer si en nuestro país es capaz de manifiestar dicho potencial. En este sentido, determinar las áreas en las cuencas del Lerma y Pánuco donde *O. mossambicus* podría comportarse como una especie invasora permitirá identificar sitios de mayor y menor vulnerabilidad para su establecimiento, hecho que posteriormente permitirá elaborar propuestas de manejo y control, así como evaluar el riesgo potencial en caso de introducción en sitios donde no esté presente y existan las condiciones adecuadas para su establecimiento.

5. HIPÓTESIS

Si el nicho fundamental de la especie se conserva durante la invasión, las áreas de distribución predichas por los modelos coincidirán con los sitios donde se ha registrado la presencia de la especie en las cuencas de los ríos Lerma y Pánuco.

6. OBJETIVO GENERAL

Determinar el área de distribución potencial de la especie *Oreochromis mossambicus* en las cuencas del Lerma y Pánuco, así como algunos de los factores que la determinan.

6.1 Objetivos particulares

- Identificar, mediante modelado de nicho ecológico, las zonas con mayor idoneidad para el establecimiento de la tilapia *Oreochromis mossambicus* en las cuencas del Lerma y Pánuco.
- Determinar si el nicho de *Oreochromis mossambicus* se conserva en las cuencas del Lerma y Pánuco con respecto al nicho original.
- Determinar, mediante modelos multivariados y de sobreposición espacial, los factores limnológicos que permiten o limitan el establecimiento de la especie *Oreochromis mossambicus* en las cuencas del Lerma y Pánuco.

7. METODOLOGÍA

7.1 Obtención de datos de presencia de las especies.

Para identificar el área de distribución natal y generar los insumos necesarios para la calibración de los modelos de distribución potencial, se obtuvieron datos de presencia georeferenciados a partir de fuentes electrónicas tales como GBIF (Global Biodiversity Information Facility), FishBase (www.fishbase.org) Fishnet (www.fishnet2.net) y literatura (D'amato *et al.*, 2007; Firmat *et al.*, 2013; Zengeya *et al.*, 2015) para la especie *O. mossambicus* y las especies hermanas: *O. andersonii* y *O. mortimeri*. Por otro lado, para identificar el área de distribución así, como para obtener los datos de presencia de la especie en las cuencas del Lerma y del Pánuco, se recurrió a las mismas bases de datos electrónicas (www.fishbase.org y www.fishnet2.net), literatura (Santacruz, 2013) y la Colección Nacional de Peces Dulceacuícolas de México, ENCB, IPN, información que se utilizó para la proyección y elaboración de nuevos modelos en dichas cuencas.

7.2 Depuración de datos de presencia

Una vez obtenidos los datos de presencia se inició la depuración descartando los puntos ubicados fuera del área de distribución natural (*out-layer* geográficos) con base a lo descrito en la literatura, posteriormente se eliminaron los puntos duplicados y finalmente aquellos que se encontraban fuera de los límites climáticos de la especie (*out-layer* climáticos). Dichos *out-layers* climáticos se determinaron utilizando el método de 1.5x "interquartile range" (1.5 IQR) implementados en DIVA-GIS ver. 7.5, sin embargo, ningún punto, de acuerdo al análisis se ubicó fuera de dichos límites.

7.3 Obtención y manejo de datos climáticos

Se descargaron las 19 variables bioclimáticas y la capa de altura disponibles en la base de datos de WorldClim (www.worldclim.org) a una resolución de 30 arcos por segundo para el tiempo actual. Las capas se recortaron de acuerdo a un área de

accesibilidad (M) que corresponde a las cuencas de origen de la especie en África (para la calibración del modelo) y a las cuencas mexicanas del Lerma y Pánuco (para la proyección del modelo) utilizando el programa ArcGis 10.2.1 (ESRI Corp., Redlands, CA, USA).

7.4 Elección de las capas bioclimáticas

Para evaluar el efecto de las variables climáticas, se generaron cuatro grupos para la elaboración de los modelos: a) El primer grupo fue conformado por las 19 variables bioclimáticas y la variable altitud como grupo “testigo” con la finalidad de identificar las variaciones generadas en los modelos a partir de las variables ambientales incluidas en su elaboración, b) el segundo grupo se conformó por las 10 variables que presentaron mayor significado para la construcción del modelo a partir de un análisis de correlación de Pearson ($r > 0.8$), para el cual se extrajeron los valores de cada pixel para cada capa bioclimática y con los cuales se realizó la prueba con ayuda del programa ENMTools (Warren *et al.*, 2010); c) el tercer grupo fue conformado por seis variables que de acuerdo a Zengeya *et al.* (2013 y 2015) representan la disponibilidad de agua y energía para la especies del género *Oreochromis* y que en comparación con cualquier otra combinación mostraron un mejor desempeño en modelos construidos con la finalidad de identificar la idoneidad de hábitats y el solapamiento que existe entre la tilapia del Nilo (*Oreochromis niloticus*) y especies endémicas de Sudáfrica donde ésta ha sido introducida y d) el cuarto grupo se conformó por las seis variables mencionadas anteriormente más la variable de altitud.

7.5 Modelado de nicho ecológico

Para realizar el modelado de nicho ecológico, se utilizó el programa MaxEnt ver. 3.3.3k, que implementa un método correlativo basado en el principio de máxima entropía utilizando sólo datos de presencia (Phillips *et al.*, 2005). Los insumos para este análisis fueron los registros de presencia de las especies en África y México, así como los grupos de capas bioclimáticas recortadas para ambas regiones.

Con los cuatro grupos de variables bioclimáticas previamente seleccionadas se inició la calibración del modelo en las cuencas de origen de *O. mossambicus* y las especies hermanas generando doce modelos independientes en función de los datos de cada especie, esto con la finalidad de identificar si la distribución de las especies hermanas permite obtener un área de distribución más adecuada para *O. mossambicus*. De igual modo se hicieron combinaciones entre los datos de *O. mossambicus* x *O. andersonni*, *O. mossambicus* x *O. mortimeri* y las tres especies juntas generando en total veinticuatro modelos distintos. Posteriormente cada modelo se proyectó en las cuencas del Lerma y Pánuco con la finalidad de localizar zonas de idoneidad para el establecimiento de la especie. Los parámetros de elaboración fueron 80% de puntos de entrenamiento y 20% de puntos de prueba, la elaboración de diez réplicas de cada modelo y la aplicación de las herramientas MESS (Multivariate Environmental Similarity Surface) y Clamping durante la proyección; las cuales son herramientas adicionales que permiten identificar el cambio que experimentan las variables al proyectarse a un área geográfica diferente con respecto al área de entrenamiento (MESS) y restringir la respuesta de las especies a las condiciones más similares a la región de calibración (Clamping). Como resultado del análisis se obtuvieron veinticuatro mapas de distribución potencial que muestran los sitios en las cuencas del Lerma y Pánuco dónde es posible que la especie *Oreochrommis mossambicus* prospere y pueda reproducirse.

La validez estadística de los modelos se verificó por medio de un análisis de la curva ROC (Receiving Operating Characteristics) parcial (Peterson, *et al.*, 2008) implementado en el programa “Tool for Partial-ROC” (Narayani, 2008) donde valores superiores a uno en la distribución del área bajo la curva (AUC) son considerados como adecuados, mientras que valores de uno o inferiores indican que el modelo no es diferente al azar.

En función de los resultados obtenidos a partir de los mapas de distribución y la validez estadística de los modelos, se eligió el modelo que se ajustara mejor a la distribución potencial de *O. mossambicus* en las cuencas del Lerma y Pánuco.

De igual modo, utilizando datos de presencia y ausencia obtenidos a partir de bases de datos y colectas en campo, se calibraron nuevos modelos en las cuencas del Lerma y Pánuco, para evaluar si la distribución de *O. mossambicus* en dichas regiones es igual a la distribución identificada por el modelo calibrado en África, esto se realizó utilizando los programas MaxEnt y R (R Development Core Team 2014) así como la paquetería “biomod2” (Thuiller *et al.*, 2016) mediante la técnica de modelos lineales generalizados y modelos generalizados aditivos (GLM y GAM por sus siglas en inglés), los cuales son una extensión matemática de los modelos lineales y poseen gran capacidad para trabajar con datos ecológicos de presencia y ausencia y modelan de manera más efectiva el nicho efectivo más que el nicho fundamental (Guisan *et al.*, 2002). La efectividad del modelo resultante se evaluó mediante los métodos de ROC, el cual es ampliamente utilizado y permite graficar la sensibilidad contra la proporción correspondiente de falsos positivos (1 – especificidad); Kappa y TSS (por sus siglas en inglés True Skill Statistics). Kappa es un método ampliamente utilizado pero muy sensible a la prevalencia mientras que el estadístico TSS posee las bondades de Kappa pero es independiente de la prevalencia (Allouche *et al.*, 2006; Lobo *et al.*, 2007). Para los estadísticos Kappa y TSS el intervalo de valor va de -1 a +1 donde +1 indica perfecto ajuste y valores de cero o menos indican que el desempeño no es mejor que el azar (Cohen 1960; Allouche, 2006), mientras que para el estadístico ROC valores de 0.5 a 1 son considerados perfectos, mientras que aquellos inferiores al 0.5 no son considerados mejores que el azar (Peterson *et al.*, 2008, Lobo *et al.*, 2007).

7.6 Análisis de solapamiento de nicho ecológico

Para identificar si existe o no solapamiento de nicho ecológico entre África y México así como conocer si éste se ha conservado o expandido en las cuencas del Lerma y Pánuco, se utilizaron los grupos de 19 variables bioclimáticas y la variable altitud así como el mejor grupo de variables bioclimáticas (G3) para realizar el análisis de solapamiento de nicho ecológico utilizando el programa R (R Development Core Team 2014) y las librerías “ecospat” (Broenniman *et al.*, 2016), “biomod2” (Thuiller

et al., 2016), “ade4” (Dray *et al.*, 2016), “adehabitatHS” (Calenge 2015) y “MASS” (Ripley *et al.*, 2016).

El análisis se efectuó siguiendo los índices de solapamiento descritos por Warren *et al.* (2008) y las técnicas de ordenación para cuantificar el solapamiento de nicho (PCA-env) descritas por Broennimann *et al.* (2012). El análisis hace referencia a un PCA fundamentado en la disponibilidad del espacio ambiental combinado de dos taxones. El procedimiento involucra tres pasos: (1) el cálculo de la densidad de presencia y factores ambientales a lo largo del eje del análisis multivariado utilizando una función de densidad Kernel (R=100), la cual genera una densidad “suavizada” de presencias en cada celda del espacio ambiental y al mismo tiempo realiza el mismo análisis de densidad basándose en las condiciones ambientales de fondo, con la finalidad de tener en cuenta la disponibilidad y frecuencia de combinaciones ambientales, (2) la medición de solapamiento (D), el cual varía de 0 (sin solapamiento) a 1 (solapamiento total) y (3) la prueba estadística de equivalencia y similitud, las cuales se calcularon a partir de los estimados de densidad en el espacio ambiental (Broenniman *et al.*, 2012; Ahmadzadeh *et al.*, 2013).

7.7 Determinación de modelos de sobreposición espacial entre *Oreochromis mossambicus* y la ictiofauna nativa que permiten o limitan el establecimiento en las cuencas del Lerma y Pánuco

Para evaluar el impacto que genera la presencia de especies nativas sobre *Oreochromis mossambicus*, así como verificar si éste es un factor que afecta su distribución, se recurrió al catálogo de especies presente en la Colección Nacional de Peces Dulceacuícolas Mexicanos de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN (ENCB-IPN-P), así como a la información obtenida durante colectas recientes, las cuales para el caso de los cíclidos fueron identificadas de acuerdo a los criterios descritos por Miller *et al.*, (2009). Se utilizaron los datos de presencia y abundancia de la especie exótica y del resto de las especies presentes correspondientes a 137 localidades para la cuenca del Lerma y 441 localidades para la cuenca del Pánuco, con ello se realizó un análisis de sobreposición espacial entre *O. mossambicus* y la ictiofauna nativa de acuerdo al índice asimétrico descrito por

McArthur y Levins (1967), el cual para un par de especies dado estima de forma separada la extensión del espacio que la primera solapa de la segunda y de la segunda sobre la primera, además toma en cuenta que si el espacio que ocupa la primer especie es un subconjunto del espacio utilizado por la segunda, desde el punto de vista de la primera, el solapamiento es total, pero parcial para la segunda (Mishra *et al.*, 2004). En cuanto a la captura de peces, para el Lerma se estandarizó mediante el arrastre con chinchorro en 40 metros de la ribera en cada sección del río considerada como localidad, mientras que para el Pánuco se estandarizó mediante pesca por vadeo en un tramo de 40 metros de ribera de río. Por cuenca los datos se sometieron a un análisis de similitud en función de la abundancia de especies para determinar si existe relación entre la presencia de *O. mossambicus* y el resto de las especies. Para llevara a cabo dicho análisis se construyeron matrices de abundancia que fueron estandarizadas mediante la aplicación del LOG+1 y una vez listas, mediante el programa XLSTAT 2015, se realizó el análisis de Cluster Aglomerativo Jerárquico con el método de los promedios ponderados por grupos y distancias euclidianas para la generación de grupos.

7.8 Modelos multivariados para la determinación de los factores limnológicos que permiten o limitan el establecimiento de *Oreochromis mossambicus* en las cuencas del Lerma y Pánuco

Con la finalidad de establecer si la calidad del agua limita la distribución de *Oreochromis mossambicus* en las cuencas del Lerma y Pánuco frente a la distribución potencial propuesta en los mapas obtenidos por el modelo de nicho ecológico, se realizó una revisión bibliográfica de aquellos trabajos realizados en la cuenca del río Lerma sobre la calidad del agua y las variables fisicoquímicas para el establecimiento de los peces con la finalidad de identificar si la presencia de *O. mossambicus* se relaciona con la calidad del agua a lo largo de la cuenca. Por otro lado, para la cuenca del Pánuco se realizó una búsqueda en el catálogo de especies empleado en la base de datos de la Colección Nacional de Peces Dulceacuícolas Mexicanos de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN (ENCB-IPN-P) de los registros de esta especie y se seleccionaron las regiones con las que se cuenta

con información de las variables fisicoquímicas del agua en el sitio de su captura (temperatura, pH, turbidez, concentración de nitratos, fosfatos y sulfatos), además de la información obtenida a partir de muestreos y colectas recientes generando un total de 46 sitios asociados a datos de temperatura del agua, oxígeno disuelto, pH, turbidez, nitratos y fósforo. Dichas regiones se compararon con aquellas descritas por el modelo de nicho para establecer si alguno de estos factores se encuentra asociado con la distribución y abundancia de la especie. La asociación de las variables fisicoquímicas del agua y la presencia de la especie se determinó en la cuenca del Pánuco mediante un Análisis de Correspondencias Canónicas tal y como lo sugiere Díaz-Pardo *et al.* (1993); Soto-Galera *et al.* (1998); Soto-Galera *et al.* (1999), Soria-Barreto y Rodiles-Hernández (2008) y Guzmán-Vázquez (2013), el cual se elaboró a partir de dos matrices construidas con los registros recabados de la Colección Nacional de Peces Dulceacuícolas Mexicanos de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN (ENCB-IPN-P) así como las colectas y muestreos realizados.

8. RESULTADOS

8.1 Datos de presencia

A partir de diferentes bases de datos electrónicas, fuentes bibliográficas y colecciones zoológicas se obtuvieron 243 datos de presencia para *Oreochromis mossambicus*; para las especies hermanas en el continente africano así como para las cuencas de los ríos Lerma y Pánuco en México se muestran en la tabla 1.

Tabla 1. Total de datos obtenidos, depurados y utilizados para la elaboración de los modelos de nicho ecológico para la especie *Oreochromis mossambicus* y las especies hermanas *O. andersoni* y *O. mortimerii* en África y México en función de diversas fuentes de información.

Fuentes de información	<i>O. mossambicus</i> África	<i>O. mossambicus</i> México	<i>O. andersoni</i> África	<i>O. mortimerii</i> África
GBIF	830	-	70	38
Fishbase	-	4	-	-
Fishnet	-	5	-	-
Literatura	34	8	-	-
Campo	-	4	-	-
Colecciones	-	172	-	-
Datos depurados	621	131	-	-
Total de datos	243	62	70	38

8.2 Variables climáticas

En la tabla 2 se muestran las 19 variables bioclimáticas que se descargaron de la base de datos WorldClim (www.worldclim.com) y posteriormente mediante un análisis de correlación de Pearson ($r > 0.8$) se descartaron aquellas que estuvieran altamente correlacionadas entre sí. De dicho análisis se obtuvo el primer grupo de variables bioclimáticas (denominado G1 para una identificación más sencilla) el cual arrojó un total de diez variables, el segundo grupo de variables bioclimáticas seleccionadas (G2) fue constituido por seis variables bioclimáticas las cuales corresponden a la disponibilidad de agua y energía según a Zengeya *et al.* (2013 y 2015), el tercer grupo de variables elegidas (G3) consistió en el grupo dos más la

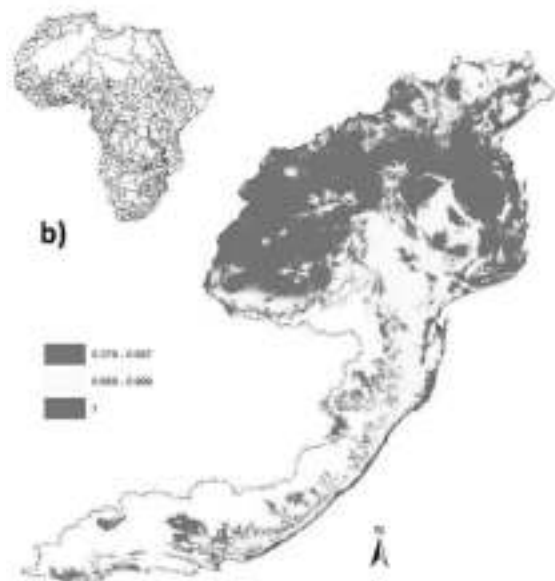
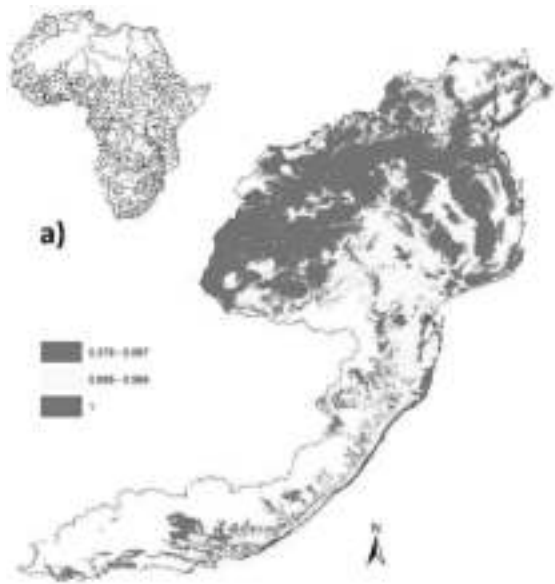
variable altitud, además del grupo testigo conformado por las 19 variables bioclimáticas y la variable altitud. Todas las variables bioclimáticas utilizadas fueron recortadas de acuerdo al área de distribución de las especies en África, así como al área de introducción en México.

Tabla 2. Variables bioclimáticas seleccionadas en función de: G1 = Análisis de correlación de Pearson ($r > 0.8$), G2 = Disponibilidad de agua y energía para especies del género *Oreochromis* en base a datos de Zenegeya *et al.*, (2013 y 2015) y G3 = variables propuestas por Zenegeya *et al.*, (2013 y 2015) más la variable altitud.

VARIABLES BIOCLIMÁTICAS		
G1	G2	G3
Bio1 Temperatura media anual	Bio1 Temperatura media anual	Bio1 Temperatura media anual
Bio 2 Rango de temperatura diurno medio	Bio 5 Temperatura máxima del mes más caliente	Bio 5 Temperatura máxima del mes más caliente
Bio 3 Isotermalidad	Bio6 Temperatura mínima del mes más frío	Bio6 Temperatura mínima del mes más frío
Bio 5 Temperatura máxima del mes más caliente	Bio12 Precipitación anual	Bio12 Precipitación anual
Bio 8 Temperatura media del trimestre más húmedo	Bio13 Precipitación anual del mes más húmedo	Bio13 Precipitación anual del mes más húmedo
Bio12 Precipitación anual	Bio14 Precipitación anual del mes más seco	Bio14 Precipitación anual del mes más seco
Bio15 Estacionalidad de la precipitación (bio 15)		Bio20 Altitud
Bio18 Precipitación del trimestre más caliente		
Bio19 Precipitación del trimestre más frío		
Bio20 Altitud		

8.3 Mapas de distribución potencial

Se realizaron los mapas de distribución potencial para la especie *O. mossambicus* con base a los tres conjuntos de variables bioclimáticas seleccionados, así como el grupo testigo, primero en el área de distribución natal y posteriormente se realizó la proyección a las cuencas del Lerma y Pánuco (Fig. 1). Los modelos se verificaron al colocar los puntos de presencia de *O. mossambicus* sobre la proyección en las cuencas del Lerma y Pánuco (Fig. 2).



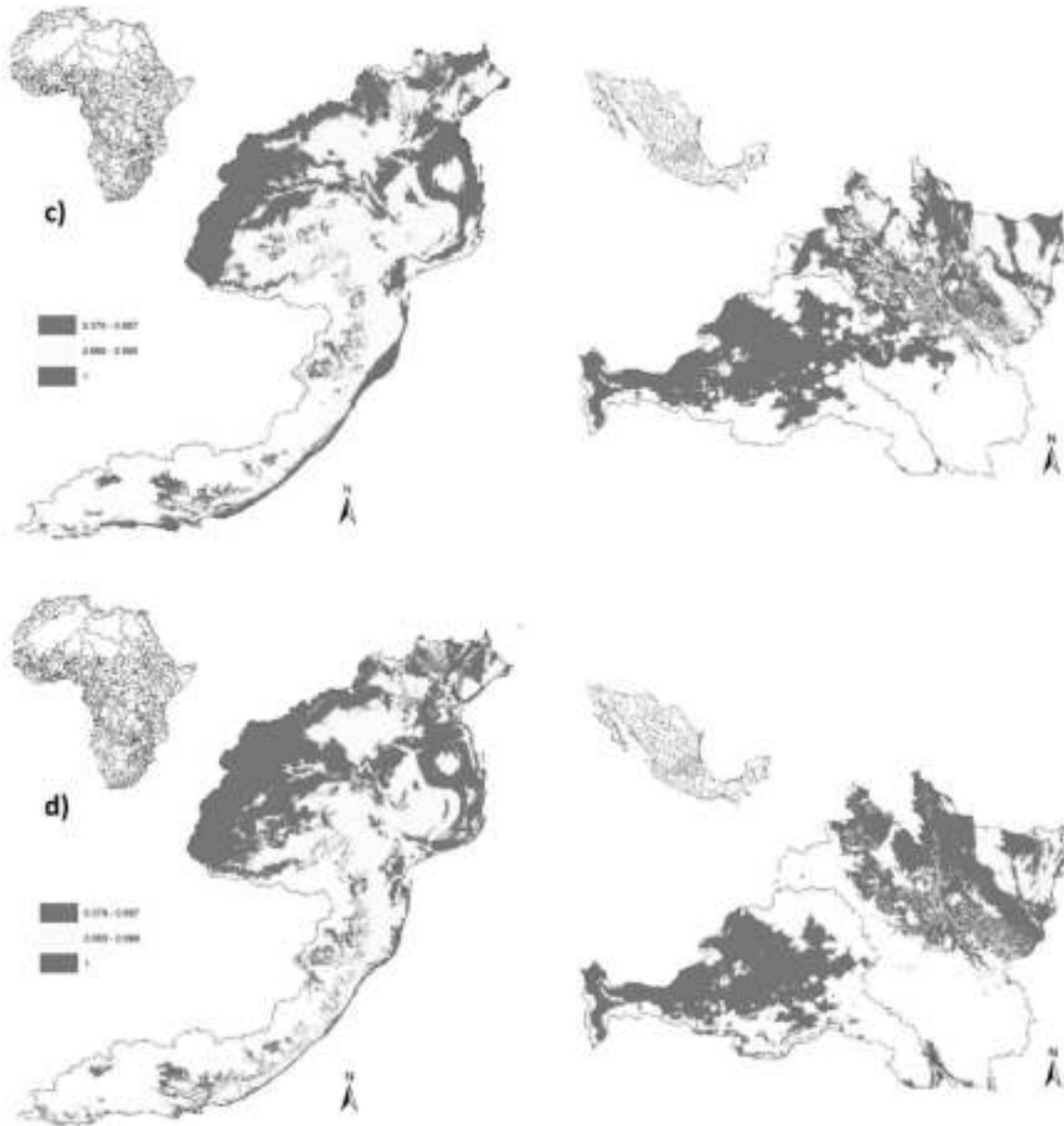


Figura 1. Área de distribución natal de *Oreochromis mossambicus* en África y área de distribución potencial en las cuencas del Lerma y Pánuco con a) grupo testigo de 19 variables bioclimáticas y la variable altitud, b) modelo G1 elaborado con 10 variables bioclimáticas incluida la altitud, c) modelo G2 elaborado con seis variables bioclimáticas y d) modelo G3 elaborado con siete variables bioclimáticas incluida la altitud. El gradiente de color y sus respectivos valores muestra las zonas de idoneidad (rojo), regiones de idoneidad media (amarillo) y zonas no idóneas (azul) para el establecimiento de *O. mossambicus*. Valor mínimo de entrenamiento (*Minimum training presence*) = 0.379.

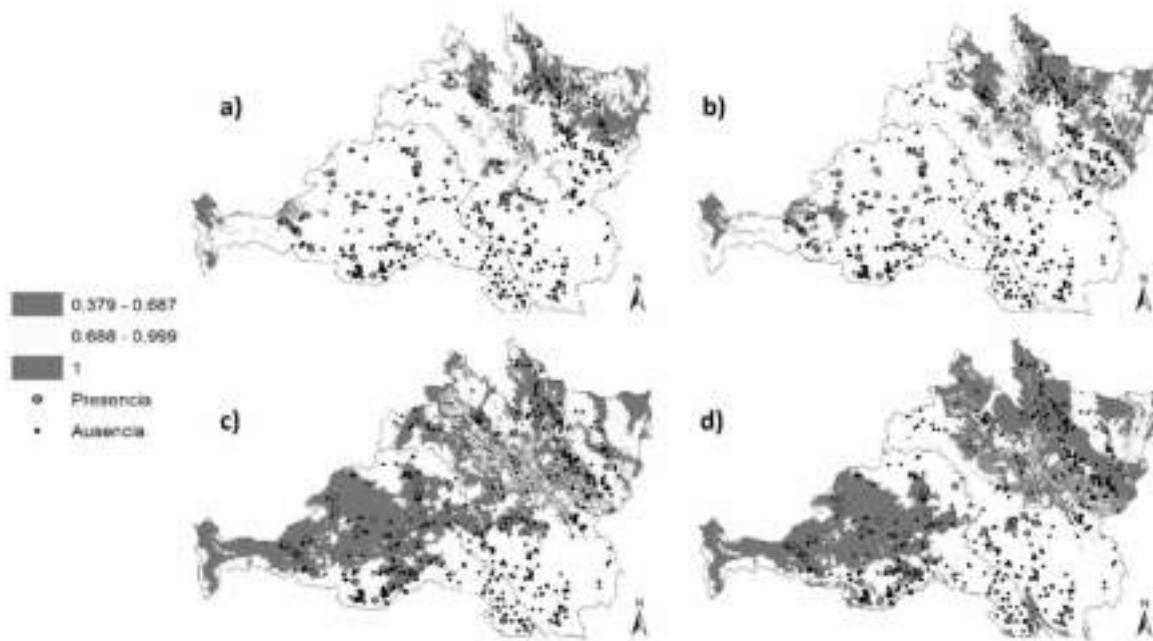


Figura 2 Modelos a) grupo testigo, b) modelo G1, c) modelo G2 y d) modelo G3 con sitios de presencia de *Oreochromis mossambicus* en los ríos de las cuencas del Lerma y Pánuco obtenidos a partir de bases de datos, literatura, colecciones y colectas realizadas. Círculos rosa indican sitios de presencia de *O. mossambicus*, mientras que los círculos negros indican la ausencia de *O. mossambicus*. El gradiente de color muestra las zonas de idoneidad para el establecimiento de *O. mossambicus* (rojo), regiones de idoneidad media (amarillo) y zonas no idóneas (azul) para su establecimiento. Valor mínimo de entrenamiento (*Minimum training presence*) = 0.379.

Resultan muy evidentes las diferencias entre los modelos en función de las variables bioclimáticas relacionadas en su elaboración. Los modelos testigo y G1 (figs. 1a y 1b respectivamente) describen un área de idoneidad muy limitada a ciertas regiones de la cuenca del Pánuco, mientras que el resto del territorio figura principalmente como regiones no idóneas para el establecimiento de la especie. De forma similar, el modelo G2 (fig. 1c) muestra para la cuenca del Pánuco regiones idóneas más amplias que en el modelo anterior, sin embargo, identifica una mayor cantidad de sitios de idoneidad media localizados en la cuenca del Pánuco y parte de la cuenca del Lerma; finalmente el modelo G3 (fig. 1d) muestra un patrón de idoneidad muy similar al G2 con la diferencia de que la extensión de las regiones descritas como idóneas o de idoneidad media es menor, hecho generado en respuesta a la presencia de la variable “Altitud”. La relación entre las regiones descritas como idóneas, de idoneidad media y no idóneas y los sitios de presencia de *O. mossambicus* se muestran en la tabla 3.

Tabla 3. Extensión en número de pixeles para cada región de idoneidad a lo largo de las cuencas y la cantidad de presencias identificadas en cada región a partir del valor mínimo de entrenamiento (*minimum training presence*). El valor de cada pixel (izquierda) equivale aproximadamente a 0.86km² (<http://www.worldclim.org/formats1>) mientras que del lado derecho se muestra la cantidad de puntos de presencia ubicados en cada región para cada grupo de variables bioclimáticas.

Numero de pixeles	Regiones						Puntos de presencia
	Idóneo		Idoneidad media		No idóneo		
Testigo	1,130	0	6,319	2	19,977	20	
G1	2,301	0	6,276	2	25,983	14	
G2	5,853	5	27,644	6	68,497	48	
G3	2,689	13	15,469	11	69,721	34	

Los resultados de las curvas ROC y ROCp para la calibración así como la proyección del modelo en función de los tres conjuntos de capas bioclimáticas se muestran en la tabla 4.

Tabla 4. Valores de ROC y ROCp para modelos de calibración y proyección de *O. mossambicus* en cuencas del Lerma y Pánuco.

	CALIBRACIÓN			PROYECCIÓN		
	Especie	AUC de ROC	Intervalo de ROCp	Especie	AUC de ROC	Intervalo de ROCp
Testigo	<i>O. mossambicus</i>	0.783	0.9 – 1.9	<i>O. mossambicus</i>	0.783	1.4 – 1.8
G1	<i>O. mossambicus</i>	0.780	1.9	<i>O. mossambicus</i>	0.780	1.3 – 1.8
G2	<i>O. mossambicus</i>	0.752	1.9 - 2	<i>O. mossambicus</i>	0.752	1.69 – 2
G3	<i>O. mossambicus</i>	0.767	1.9 - 2	<i>O. mossambicus</i>	0.767	1.4 – 1.9

Tanto los valores de ROC y ROCp fueron exactos en la elaboración de los modelos al mostrar valores mayores al 0.5 y 1, respectivamente (Dodd *et al.*, 2003; Park *et al.*, 2004; Walter, 2005), sin embargo en los modelos realizados con el grupo testigo y G1 resulta evidente la divergencia entre la distribución de *O. mossambicus* y las zonas de idoneidad, dado que la especie se distribuye principalmente en zonas no idóneas mientras que en los sitios idóneos la especie está casi ausente (Figura 1a y 1b respectivamente).

Al comparar los mapas resultado de las proyecciones testigo, G1, G2 y G3 en las cuencas del Lerma y Pánuco, se observa que los sitios de presencia de *O. mossambicus* son más congruentes con las zonas de idoneidad en función de G2 y G3 los cuales de acuerdo a la ROCp muestran el mejor desempeño, sin embargo, el modelo realizado con G2 donde la variable “altitud” está ausente excluye factores

ligados a la pendiente, temperatura, velocidad, oxigenación, etc. de suma importancia en la distribución los peces (Figura 2c y 2d).

Para explicar el desajuste entre el modelo de idoneidad testigo y los sitios de presencia de *O. mossambicus* en las cuencas del Lerma y Pánuco, además de recurrir a la distribución potencial definida por G1, G2 y G3, se modeló con las especies hermanas más cercanas a *O. mossambicus*: *O. andersonii* y *O. mortimeri* (Klett & Meyer 2002) obteniendo modelos con buen desempeño de acuerdo a ROC y ROCp pero similares a los construidos únicamente con la distribución de *O. mossambicus* e influenciados de igual forma por la variable “altitud” (Anexo 1), por lo que el modelo seleccionado como el más adecuado fue el construido con G3 y la distribución de *O. mossambicus* (figura 2d) al presentar un buen ajuste entre la distribución de puntos de presencia y el valor de idoneidad del mapa, además la baja correlación que existe entre la variable altitud y el resto de las variables utilizadas para construir el modelo.

Posteriormente con el grupo de variables G3 y los puntos de presencia de la especie para las cuencas del Lerma y Pánuco se calibró para dichas cuencas en MaxEnt un nuevo modelo con el cual se identificaron las áreas de idoneidad para la especie invasora y se comparó con el resultado de la proyección de África a las cuencas del Lerma y Pánuco descrita en función de G3 con la finalidad de comparar las regiones de idoneidad descritas para la especie entre un modelo y otro (figura 3).



Figura 3. Modelo calibrado con MaxEnt en las cuencas del Lerma y Pánuco con 7 variables (izquierda) y proyección del modelo a las cuencas del Lerma y Pánuco con 7 variables (derecha) y los puntos de presencia identificados para *O. mossambicus* en las cuenca de los ríos Lerma y Pánuco. El gradiente de color indica las áreas de idoneidad (rojo) así como las áreas de idoneidad media (amarillo) y no idóneas (azul) para la especie. Valor mínimo de entrenamiento (*Minimum training presence*) = 0.379.

Una vez realizada la calibración en las cuencas del Lerma y pánuco en MaxEnt, un nuevo modelo fue elaborado en la misma región siguiendo la técnica de GLM (Modelos lineales generalizados por sus siglas en inglés) utilizando el grupo G3 de variables bioclimáticas, los datos de presencia para la especie en las cuencas del Lerma y Pánuco y los datos de ausencias verdaderas identificados durante la salida a campo (figura 4).



Figura 4. Modelo calibrado mediante GLM con 7 variables (izquierda) y modelo calibrado en MaxEnt con 7 variables (derecha) así como los puntos de presencia identificados para *O. mossambicus* en las cuenca de los ríos Lerma y Pánuco. El gradiente de color indica las áreas de idoneidad (rojo así como las áreas de idoneidad media (amarillo) y no idóneas (azul) para la especie. Valor mínimo de entrenamiento (*Minimum training precence*) = 0.379.

Con los modelos de MaxEnt y GLM que fueron calibrados con el mejor conjunto de variables bioclimáticas (G3) y la información de presencia de la especie en las cuencas del Lerma y Pánuco se promedió un nuevo modelo, el cual permitió identificar el área de distribución potencial de *O. mossambicus* en las cuencas mencionadas (Figura 5).

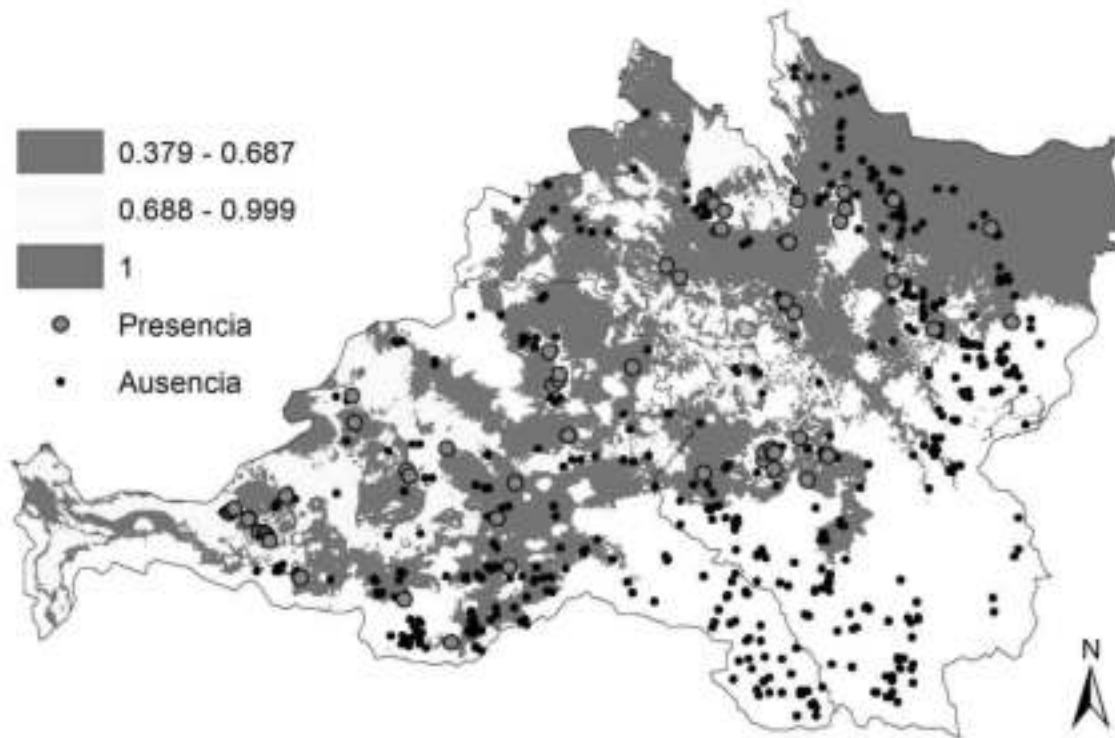


Figura 5. Modelo promediado entre MaxEnt y GLM para la distribución de la especie en las cuencas del Lerma y Pánuco. El gradiente de color indica las áreas de idoneidad (rojo) así como las áreas de idoneidad media (amarillo) y no idóneas (azul) para la especie. Valor mínimo de entrenamiento (*Minimum trainig precence*) = 0.379

Para la calibración de los modelos en las cuencas del Lerma y Pánuco, la eficacia de los mismos se evaluó mediante los estadísticos ROC (Reciever Operating Characteristics), Kappa y TSS (True Skill Statistic), siendo los mejores resultados los correspondientes a los estadísticos ROC y TSS (tabla 5).

Tabla 5. Resultados del análisis de eficacia del modelo calibrado en las cuencas del Lerma y Pánuco.

	Datos de prueba	Corte	Sensibilidad	Especificidad
KAPPA	0.617	257	75.0	93.333
TSS	0.758	205	87.5	88.333
ROC	0.928	208	87.5	89.167

8.4 Solapamiento de nicho

El resultado del análisis de solapamiento de nicho ecológico (PCA-env) indica en todos los casos que *O. mossambicus* ejerce un bajo solapamiento entre el nicho que ocupa en África y las cuencas del Lerma y Pánuco (Tabla 6).

Tabla 6. Comparación del nicho ecológico para *Oreochromis mossambicus* de acuerdo a Aguirre-Gutierrez *et al.*, (2015). Los valores de solapamiento de nicho se muestran para la comparación de la similitud y equivalencia de nicho entre África y las cuencas del Lerma y Pánuco. Todas las comparaciones resaltan la no equivalencia de nicho de acuerdo a la región.

<i>Oreochromis mossambicus</i>			Similitud de nicho		Equivalencia de nicho
África	Lerma y Pánuco	Solapamiento de nicho (<i>D</i>)	África → Lerma y Pánuco	Lerma y Pánuco → África	
Grupo testigo	20 variables	0.294	0.06931 diferente*	0.0198 similar	0.0198 diferente**
Grupo G1	10 variables	0.261	0.08911 diferente*	0.0099 similar	0.0198 diferente**
Grupo G2	6 variables	0.343	0.0198 similar	0.0099 similar	0.0198 diferente**
Grupo G3	7 variables	0.343	0.0099 similar	0.0099 similar	0.0198 diferente**

*Los nichos ecológicos ($P > 0.05$) no son más similar que el azar.

** La equivalencia de nichos ($P < 0.05$) es significativamente diferente.

De acuerdo a la comparación entre África y las cuencas del Lerma y Pánuco, la hipótesis de equivalencia de nicho para *O. mossambicus* fue rechazada. Sin embargo, en el análisis de similitud reveló que de acuerdo al grupo de variables utilizadas (grupo testigo y G1) el nicho ocupado no fue más similar que el azar entre África y las cuencas del Lerma y Pánuco, aunque en otros casos (G2 y G3) el nicho ocupado fue similar en ambas direcciones (tabla 5).

De acuerdo al G3 no se identificó equivalencia, sin embargo, de acuerdo con la prueba de similitud se demostró que el nicho que la especie ocupa en África es similar al que ocupa en México y viceversa, siendo, en función de lo observado a partir de los mapas de distribución, la cuenca del Pánuco donde las condiciones para la especie son más similares a las condiciones donde la especie se distribuye en África y viceversa, mientras que en la cuenca del Lerma la especie se distribuye en condiciones distintas a las que ocupa de manera natural. No obstante, es probable que la especie tenga la capacidad de ampliar su distribución en las cuencas mencionadas al encontrar condiciones que corresponden al nicho

fundamental que ocupa en África (figura 6) donde naturalmente la especie podría estar restringida a acceder.

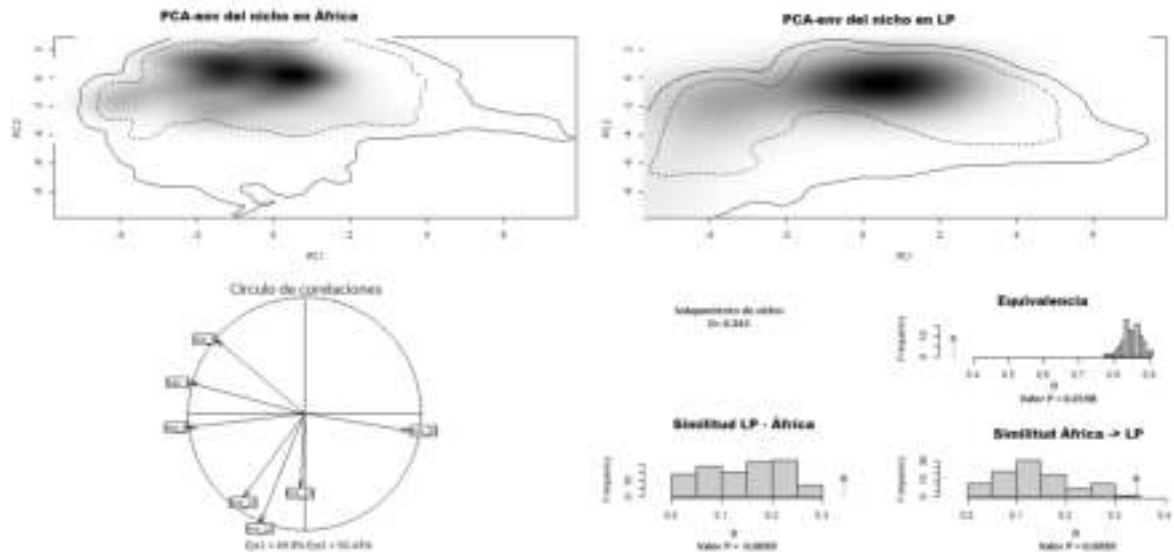


Figura 6. Nicho de *O. mossambicus* en el espacio climático con G3. Ejemplo de PCA-env. (a) y (b) representan el nicho de la especie a lo largo de los dos ejes principales del PCA en África y las cuencas del Lerma y Pánuco (LP) respectivamente. La densidad de la presencia de la especie se representa mediante el sombreado gris. La línea continua representa el 100% mientras que la línea punteada representa el 50% del espacio ambiental disponible. (c) La contribución de las variables climáticas en los dos ejes del PCA y el porcentaje de explicado. Los gráficos (d)- (f) se refieren al solapamiento D entre cada área de distribución (rombos rojos) y el solapamiento simulado (barras grises) en las cuales (d) representa la prueba de equivalencia de nicho (valor de significancia $P < 0.05$), (e) la similitud entre Lerma y Pánuco y África y (f) la similitud entre África y Lerma y Pánuco (valor de significancia $P > 0.05$).

El análisis alternativo MESS (Multivariate Environmental Similarity Surface) generado en MaxEnt permite sustentar que el nicho que ocupa *O. mossambicus* en las cuencas del Lerma y Pánuco, corresponde a una parte del nicho fundamental de la especie, el cual, de manera natural no experimenta en África por diversos factores. MESS identifica los sitios en donde las variables difieren del grupo de referencia (es decir los valores de las variables ambientales en el área de distribución natal), reconociendo así ambientes comunes, inusuales y nuevos para la especie en el área de proyección, mientras que el resultado de Clamping fue mínimo para todos los modelos, es decir, la especie se “sujeta” durante la proyección a las condiciones más similares del área de calibración. En las proyecciones hechas durante el presente estudio se obtuvieron resultados similares para el G2 y G3, identificando

una amplia zona considerada por el modelo como ambientes nuevos (figura 7) mientras que con el G1 y el grupo testigo las zonas identificadas como ambientes nuevos se ubicaron dispersas entre las dos cuencas (Anexo 3).

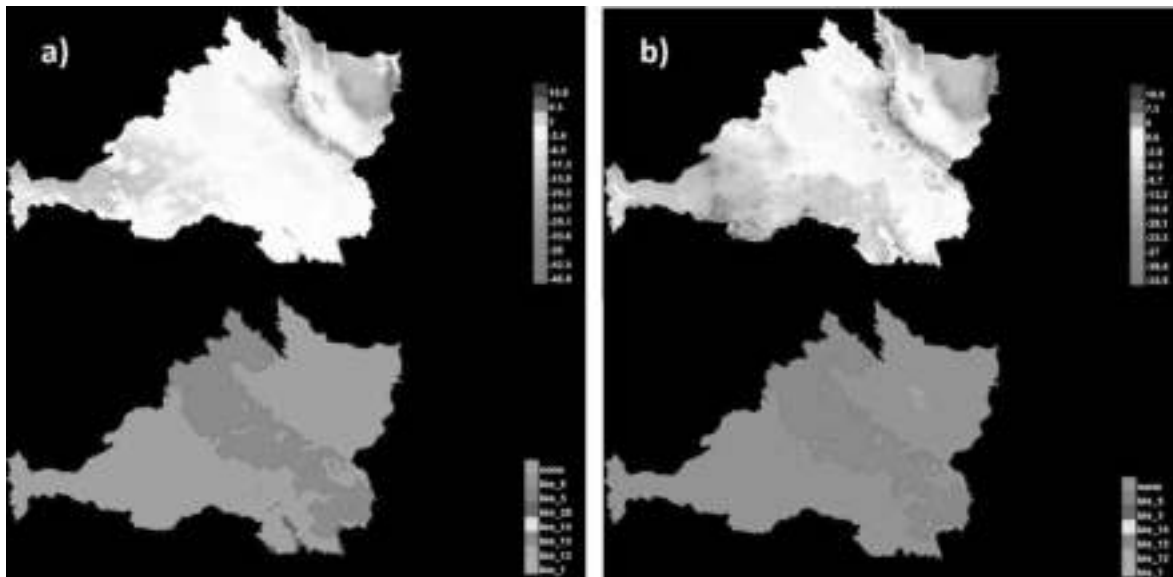


Figura 7. Análisis de MESS (arriba) y MoD (abajo) para G2 (a) y G3 (b). MESS identificando en rojo los sitios donde al momento de proyectar al menos una variable difiere durante el entrenamiento de los datos (calibración) y MoD, donde se muestra la(s) variable(s) que el modelo asume como responsable de tal variación.

8.5 Sobreposición espacial

8.5.1 Amplitud y solapamiento de la distribución de *Oreochromis mossambicus* y la ictiofauna presente en la cuenca del río Lerma.

El análisis de la amplitud de la distribución de la ictiofauna para un total de 147 localidades muestreadas solo en sistemas lóticos entre 1940 y 2015 (fig. 8), señala la presencia de 33 especies nativas, ocho exóticas y cinco translocadas. *Goodea atripinnis*, *Poeciliopsis infans* y *Xenotoca variata*, son las especies de más amplia distribución ya que se presentan en más del 20% del total de localidades, 40.85%, 30.03% y 26.27% respectivamente, en tanto *Yuriria alta*, *Girardinichthys multiradiatus*, *Chirostoma jordani*, *Aztecula sallaei* y *Algansea tincella* presentan una amplitud moderada entre 15 y 20%. En el caso de *Oreochromis mossambicus*, *Carassius auratus* y *Alloophorus robustus* su amplitud es más restringida entre 10 y 15%. Finalmente el resto de las especies representan microendemismos o son especies exóticas que aún no se encuentran muy dispersas en la cuenca por lo que su amplitud es muy restringida, menor al 10%, más frecuentemente menor al 5%.

El análisis de agrupamiento aplicado a la matriz que contiene la misma información que el análisis anterior (fig. 9), señala la presencia de tres grupos y una entidad independiente de acuerdo a la altura del corte (2.7). Es de llamar la atención el grupo que se ubica en la porción superior del dendograma, el cual se conforma con tres especies nativas de amplia distribución (*Yuriria alta*, *Xenotoca variata* y *Goodea atripinnis*) y las dos especies exóticas de más amplia distribución (*Oreochromis mossambicus* y *Cyprinus carpio*), adicionalmente a este grupo se le agrega la otra especie nativa de amplia distribución *Poeciliopsis infans*. Éste resultado indudablemente permite inferir un alto solapamiento espacial entre *Oreochromis mossambicus* y las especies nativas de más amplia distribución en la cuenca, además no se descarta fuerte solapamiento espacial con algunas especies microendémicas, ya que la amplitud del 13.86% del cíclido africano puede coincidir, incluso totalmente, con la distribución restringida de algunas de estas especies.

El análisis de solapamiento de MacArthur y Levins (1967) permitió identificar que de las 46 especies presentes solo se registró solapamiento superior a cero en 23 casos y de cero con las 34 especies restantes (tabla 7); sin embargo, el solapamiento

identificado de *O. mossambicus* sobre doce especies con valor menor a 0.9 se puede considerar como mínimo, solapamiento bajo en 8 casos (entre 0.1 y 0.49) y total (con valor de 1), sobre *Chirostoma attenuatum*, *C. estor* y *Oreochromis aureus*. En el caso del solapamiento de las especies nativas sobre *O. mossambicus* se registran 8 casos con valores mínimos, diez casos con bajos niveles de solapamiento y en los casos de *Carassius auratus*, *Goodea atripinis*, *Poeciliopsis infans*, *Xenotoca variata* y *Yuriria alta*, los niveles de solapamiento pueden ser considerados altos (con valores que oscilan entre 0.5 y 0.9).

Éstos últimos resultados permiten inferir, que si bien, *O. mossambicus* presenta una distribución hasta cierto punto restringida en ésta cuenca (menor al 15%), su presencia como componente de las comunidades ícticas en ésta región es bastante frecuente, ya que su presencia normalmente se asocia con la presencia de las especies de más amplia distribución, mismas que normalmente conforman parte de éstas comunidades. Es importante señalar que los valores de solapamiento total de *O. mossambicus* con *Chirostoma attenuatum*, *C. estor* y *Oreochromis aureus*, es resultado de la persistencia de estas tres últimas en una sola localidad, donde además presentan la misma abundancia relativa que el cíclido.

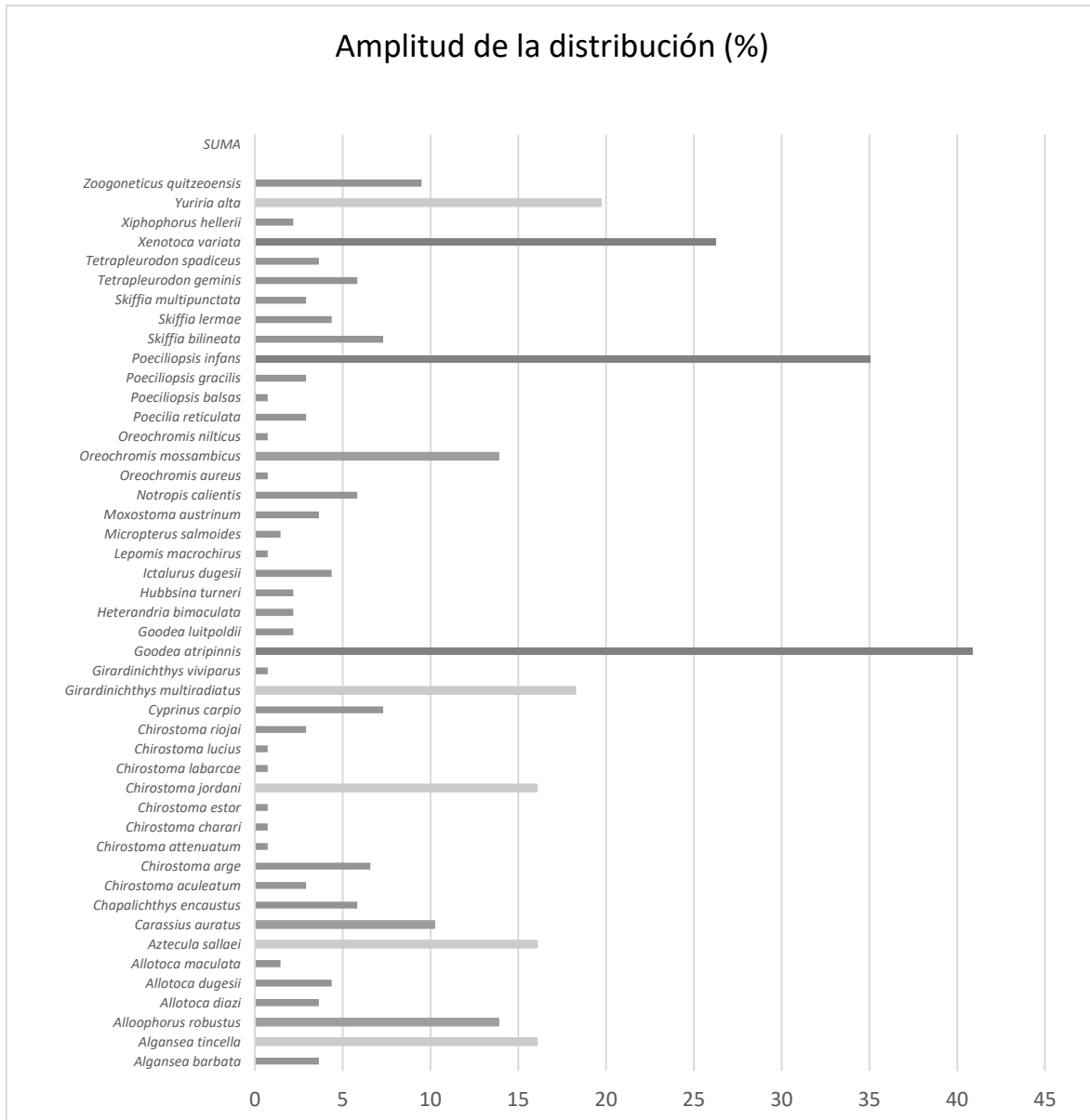


Figura 8. Amplitud de la distribución de las especies presentes a lo largo de la cuenca del río Lerma. La proporción se obtuvo en función del total de presencias por especie y el total de sitios muestreados entre 1940 y 2015. Barras de color rojo = amplia distribución, amarillo = moderada, verde = restringida y azul = microendémicas.

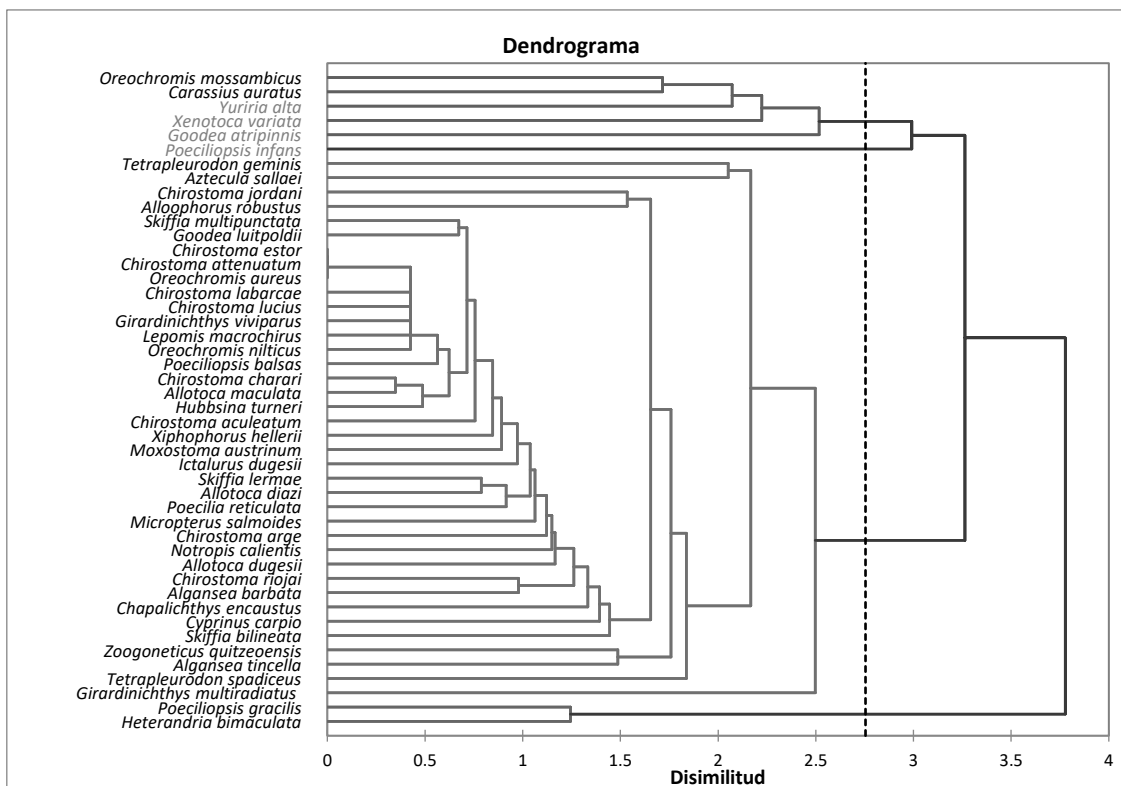


Figura 9. Análisis de agrupación por medio de distancias euclidianas y el método de los promedios no ponderados por grupo para las especies de la cuenca del río Lerma. Matriz de abundancia generada a partir de los datos obtenidos de la Colección Nacional de Peces Dulceacuícolas ENCB-IPN, bibliografía y colectas realizadas, las cuales sumaron un total de 2201 ejemplares en 137 localidades de 1940 a 2015.

Tabla 7. Análisis de solapamiento espacial para las especies agrupadas junto a *O. mossambicus* en la cuenca del Lerma de acuerdo al índice asimétrico de MacArthur y Levins (1967) Celdas en color rojo ($1 > 1$) = solapamiento total, amarillo (> 0.5) = considerable, verde ($0.1 - 0.499$) bajo y azul ($0.01 - 0.99$) = mínimo.

	vs <i>O.mossambicus</i>	<i>O. mossambicus</i> vs	
<i>Alganssea tincella</i>	0.19264422	0.02310568	<i>Alganssea tincella</i>
<i>Allophorus robustus</i>	0.13897868	0.03115627	<i>Allophorus robustus</i>
<i>Allotoca dugesii</i>	0.13529051	0.21241476	<i>Allotoca dugesii</i>
<i>Carassius auratus</i>	0.59086751	0.12888382	<i>Carassius auratus</i>
<i>Chapalichthys encaustus</i>	0.24383313	0.1641966	<i>Chapalichthys encaustus</i>
<i>Chirostoma arge</i>	0.2463085	0.33708557	<i>Chirostoma arge</i>
<i>Chirostoma attenuatum</i>	0.01378757	1	<i>Chirostoma attenuatum</i>
<i>Chirostoma estor</i>	0.01378757	1	<i>Chirostoma estor</i>
<i>Chirostoma jordani</i>	0.31292026	0.04568069	<i>Chirostoma jordani</i>
<i>Cyprinus carpio</i>	0.19934223	0.02996969	<i>Cyprinus carpio</i>
<i>Goodea atripinnis</i>	0.9199999	0.04304418	<i>Goodea atripinnis</i>

<i>Heterandria bimaculata</i>	0.13842941	0.10805407	<i>Heterandria bimaculata</i>
<i>Ictalurus dugesii</i>	0.03102203	0.0726376	<i>Ictalurus dugesii</i>
<i>Micropterus salmoides</i>	0.00094004	0.01111311	<i>Micropterus salmoides</i>
<i>Moxostoma austrinum</i>	0.06204405	0.13734168	<i>Moxostoma austrinum</i>
<i>Notropis calientis</i>	0.05025056	0.03350277	<i>Notropis calientis</i>
<i>Oreochromis aureus</i>	0.01378757	1	<i>Oreochromis aureus</i>
<i>Poeciliopsis gracilis</i>	0.22684103	0.07359115	<i>Poeciliopsis gracilis</i>
<i>Poeciliopsis infans</i>	0.64649522	0.02445683	<i>Poeciliopsis infans</i>
<i>Skiffia bilineata</i>	0.27714734	0.05438631	<i>Skiffia bilineata</i>
<i>Xenotoca variata</i>	0.66289694	0.10334732	<i>Xenotoca variata</i>
<i>Xiphophorus hellerii</i>	0.07631419	0.34443062	<i>Xiphophorus hellerii</i>
<i>Yuriria alta</i>	0.56611623	0.09249431	<i>Yuriria alta</i>

8.5.2 Amplitud y solapamiento de la distribución de *Oreochromis mossambicus* y la ictiofauna presente en la cuenca del río Pánuco.

El análisis de la amplitud de la distribución de la ictiofauna para un total de 441 localidades muestreadas solo en sistemas lóticos de la cuenca del río Pánuco entre 1940 y 2015 (fig. 10), señala la presencia de 85 especies nativas, siete exóticas (*Amatitlania nigrofasciata*, *Carassius auratus*, *Cyprinus carpio*, *Micropterus salmoides*, *Oreochromis niloticus*, *Oreochromis aureus* y *Oreochromis mossambicus*) y tres translocadas. Especies como *Poecilia mexicana*, *Herichthys cyanoguttatus*, *Cichlasoma labridens* y *Astyanax mexicanus*, son las especies de distribución más amplia ya que se presentan en más del 20% del total de localidades, 37.4%, 21.7%, 30.8% y 33.56% respectivamente, en tanto *Heterandria jonesii*, *Poeciliopsis gracilis*, *Gambusia vittata*, y *Gambusia panuco* presentan una amplitud moderada entre 10 y 15%. Para el caso de *Xiphophorus variatus*, *Xiphophorus montezumae* y ocho especies más, su amplitud se restringe entre el 5 y 10%, grupo dentro del cual se ubica la especie exótica *Oreochromis mossambicus* (5.44%). Finalmente, las setenta y seis especies restantes representan microendemismos o son especies que no se encuentran muy dispersas en la cuenca por lo que su amplitud es muy restringida entre el 0% y 5%.

Se aplicó un análisis de agrupamiento a la matriz utilizada para elaborar el análisis anterior (fig. 11) el cual identifica la presencia de 2 grupos y 10 entidades independientes tomando en cuenta la altura del corte (2.6). Es notorio que los grupos y entidades ubicadas a los extremos del dendograma concentran a las cuatro especies nativas de distribución más amplia mientras que las especies cuya distribución va restringiéndose hasta los microendemismos se ubican en un grupo al centro del dendograma. Este resultado permite inferir que la especie exótica *Oreochromis mossambicus* coincide de manera esporádica o muy limitada con especies nativas de distribución restringida mientras que con las especies de amplia distribución la coincidencia es nula.

El análisis de MacArthur y Levins (1967) (tabla 8) confirma que la especie *Oreochromis mossambicus* cuya distribución es sumamente limitada no coincide con frecuencia con otras especies presentes en la cuenca al registrar veinticinco

casos con solapamiento mayor a cero mientras que los 70 casos restantes generaron valores de cero. A pesar de ello, diecisiete especies nativas solapan a *O. mossambicus* con valores mínimos menores al 0.1, mientras que siete manifiestan bajo solapamiento el cual oscila entre el 0.1 y el 0.4, siendo *Poecilia mexicana* la única especie en solapar de manera considerable a *O. mossambicus*. Por otro lado, *O. mossambicus* ejerce un mínimo solapamiento sobre veintidós de las veinticinco especies al obtener valores por abajo del 0.1 y ejerce un solapamiento bajo (menor al 0.5), únicamente sobre tres especies.

Por tanto, *O. mossambicus* se restringe a habitar regiones donde la coincidencia con especies nativas es baja, generando entonces los valores de solapamiento antes vistos de las especies nativas sobre *O. mossambicus* y viceversa, sin embargo destaca el caso de *Poecilia mexicana* que al ser una especie de amplia distribución en la cuenca, coincide en los sitios donde está confinado el cíclido africano, hecho que deja ver la posible existencia de factores que limitan la presencia de *O. mossambicus* a sitios que por alguna razón se encuentran desprovistos de los ensamblajes ícticos típicos de la cuenca del Pánuco.

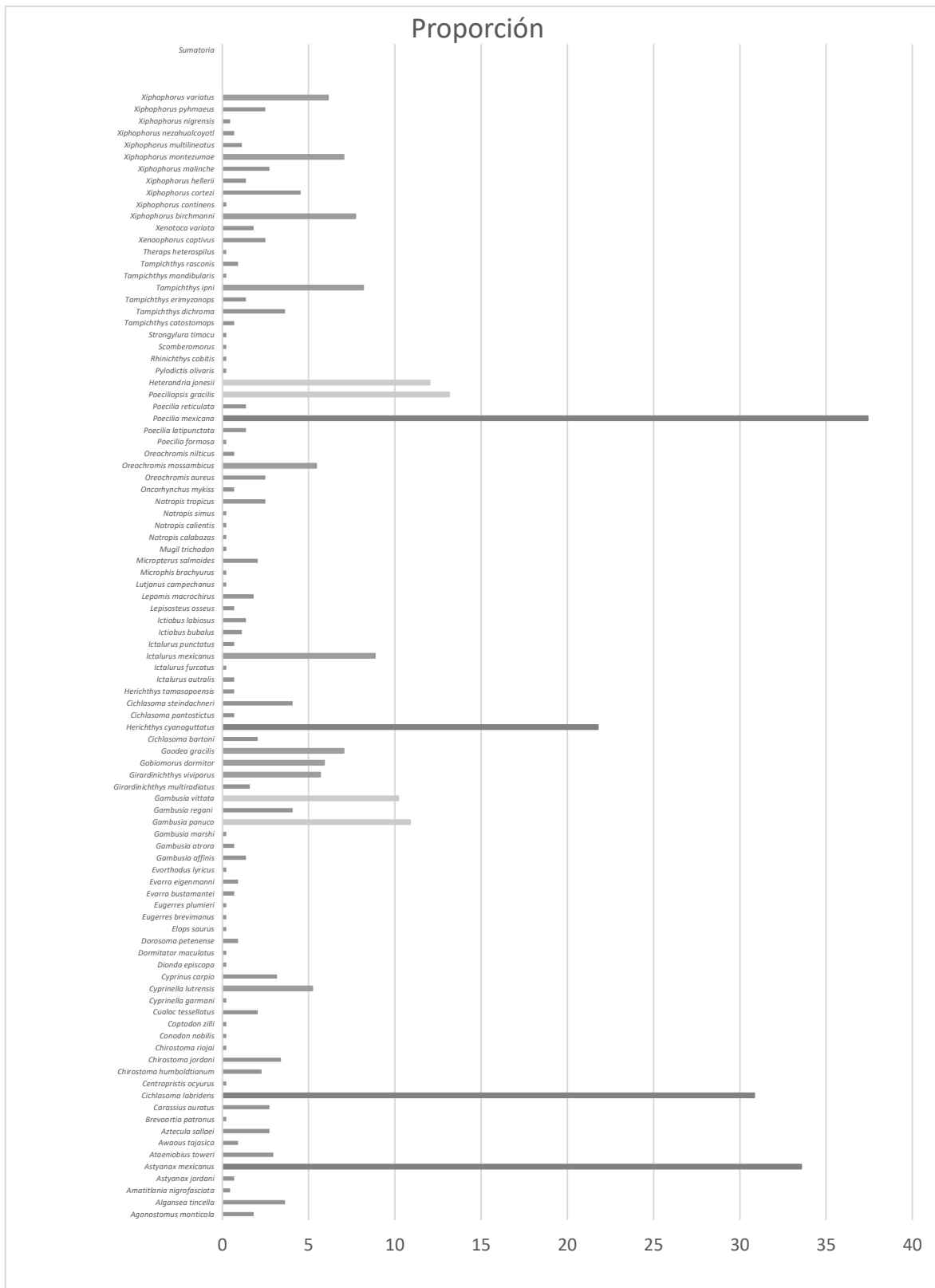


Figura 10. Amplitud de la distribución de las especies presentes a lo largo de la cuenca del río Pánuco. La proporción se obtuvo en función del total de presencias por especie y el total de sitios muestreados entre 1940 y 2015. Barras de color rojo = amplia distribución, amarillo = moderada, verde = restringida y azul = microendémicas.

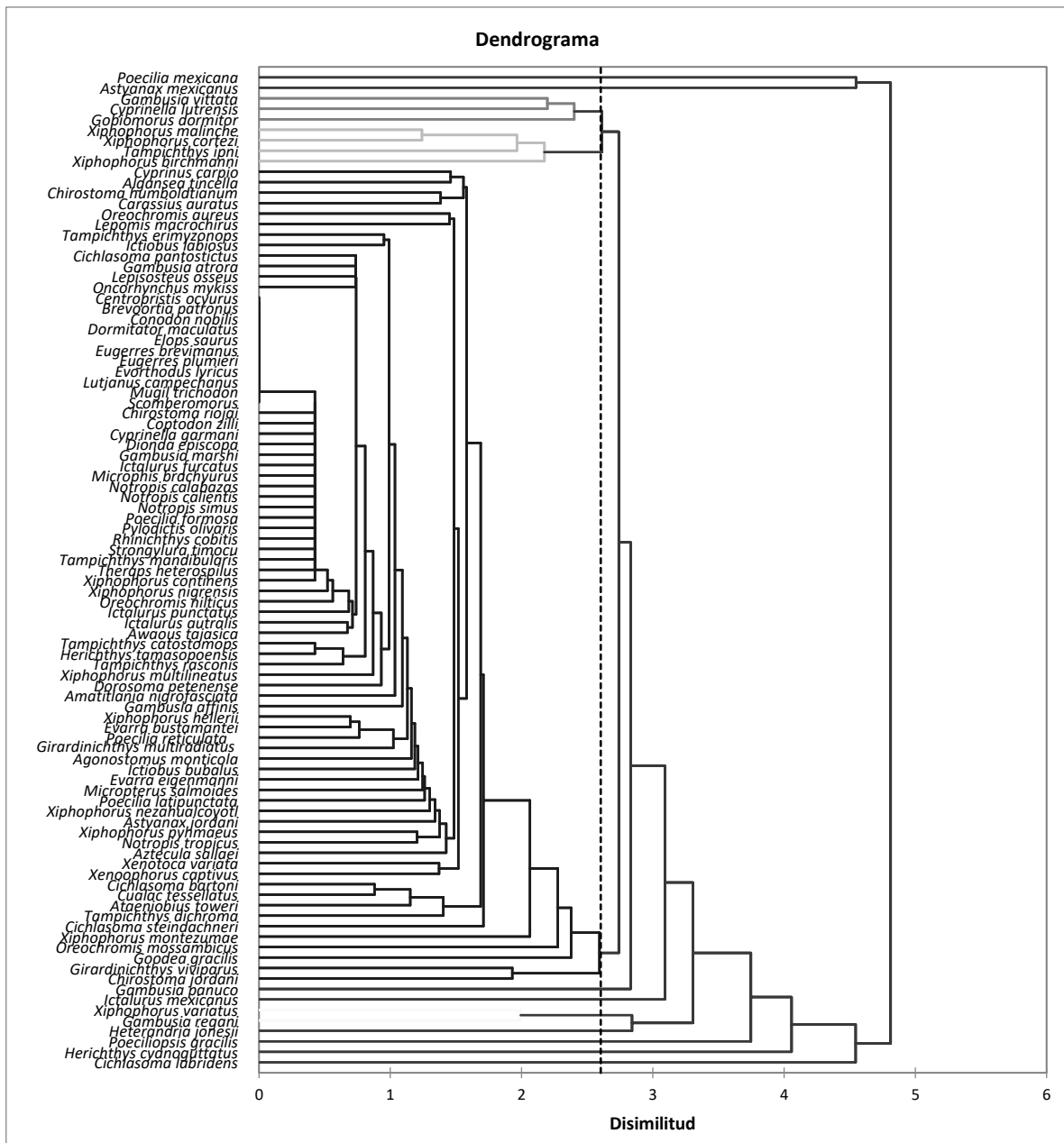


Figura 11. Análisis de agrupación por medio de distancias euclidianas y el método de los promedios no ponderados por grupo para las especies de la cuenca del río Pánuco. Matriz de abundancia generada a partir de los datos obtenidos de la Colección Nacional de Peces Dulceacuícolas ENCB-IPN, bibliografía y colectas realizadas, las cuales sumaron un total de 1521 ejemplares en 441 localidades de 1940 a 2015.

Tabla 8. Análisis de solapamiento espacial para las especies agrupadas junto a *O. mossambicus* en la cuenca del Pánuco de acuerdo al índice asimétrico de MacArthur y Levins (1967). Celdas en color rojo (1 o >1) = solapamiento total, amarillo (> 0.5) = considerable, verde = (0.1 – 0.499) bajo y azul (0.01 – 0.99) = mínimo.

	vs <i>O. mossambicus</i>	<i>O. mossambicus</i> vs	
<i>Astyanax mexicanus</i>	0.21491484	0.01072321	<i>Astyanax mexicanus</i>
<i>Cyprinella lutrensis</i>	0.00989536	0.00322228	<i>Cyprinella lutrensis</i>
<i>Cyprinus carpio</i>	0.05009526	0.02608696	<i>Cyprinus carpio</i>
<i>Gambusia panuco</i>	0.14575338	0.02880246	<i>Gambusia panuco</i>
<i>Gambusia regani</i>	0.03206096	0.03966434	<i>Gambusia regani</i>
<i>Gambusia vittata</i>	0.03215992	0.03695268	<i>Gambusia vittata</i>
<i>Gobiomorus dormitor</i>	0.02241917	0.01463157	<i>Gobiomorus dormitor</i>
<i>Goodea gracilis</i>	0.12868688	0.01556363	<i>Goodea gracilis</i>
<i>Herichthys cyanoguttatus</i>	0.38443564	0.04803067	<i>Herichthys cyanoguttatus</i>
<i>Cichlasoma labridens</i>	0.15310023	0.00550383	<i>Cichlasoma labridens</i>
<i>Cichlasoma steindachneri</i>	0.00278307	0.00152041	<i>Cichlasoma steindachneri</i>
<i>Ictalurus mexicanus</i>	0.27016805	0.04084286	<i>Ictalurus mexicanus</i>
<i>Ictiobus bubalus</i>	0.01113228	0.04716858	<i>Ictiobus bubalus</i>
<i>Lepomis macrochirus</i>	0.08591646	0.03723438	<i>Lepomis macrochirus</i>
<i>Micropterus salmoides</i>	0.06094969	0.29623019	<i>Micropterus salmoides</i>
<i>Oreochromis aureus</i>	0.05110183	0.28009688	<i>Oreochromis aureus</i>
<i>Oreochromis niloticus</i>	0.01252381	0.35272771	<i>Oreochromis niloticus</i>
<i>Poecilia mexicana</i>	0.77322688	0.04502133	<i>Poecilia mexicana</i>
<i>Poecilia reticulata</i>	0.05009526	0.04301075	<i>Poecilia reticulata</i>
<i>Poeciliopsis gracilis</i>	0.12956736	0.03633056	<i>Poeciliopsis gracilis</i>
<i>Heterandria jonesii</i>	0.08057852	0.01074503	<i>Heterandria jonesii</i>
<i>Tampichthys ipni</i>	0.00989536	0.00379492	<i>Tampichthys ipni</i>
<i>Xenotoca variata</i>	0.01113228	0.01027275	<i>Xenotoca variata</i>
<i>Xiphophorus hellerii</i>	0.02226456	0.04123711	<i>Xiphophorus hellerii</i>
<i>Xiphophorus montezumae</i>	0.04205528	0.00957461	<i>Xiphophorus montezumae</i>

8.6 DETERMINACIÓN DE FACTORES LIMNOLÓGICOS QUE DETERMINAN LA DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE

8.6.1 Preferencia ambiental de *Oreochromis mossambicus* en la cuenca del Lerma

Dada la existencia de diversos trabajos previamente realizados en la cuenca del Lerma, el análisis de preferencia ambiental permitió identificar las condiciones ambientales predilectas para *Oreochromis mossambicus* a lo largo de la región, revelando que la distribución de la especie exótica incluye tanto ríos como presas colocándose de acuerdo a Soto-Galera (1989) como la especie exótica de mayor distribución en la región; López-López y Díaz-Pardo (1991) destacan que en el río de la Laja *O. mossambicus*, *Xenotoca variata*, *Goodea atripinis*, *Chirostoma jordani*, *Yuriria alta* y *Poeciliopsis infans* estuvieron presentes en toda la región, sin embargo *O. mossambicus*, *Lepomis cyanellus* y *Yuriria alta* durante el periodo de lluvias ocuparon sitios donde la calidad del agua fue buena, presentando las siguientes características: pH de 7.4 a 7.7, turbiedad de 18 UFT y concentración de fosfatos de 2 mg/l; de manera general en la cuenca del Lerma, Díaz-Pardo *et al.* (1993) identifican que *O. mossambicus* forma parte de las comunidades de peces características de los ambientes degradados, las que también incluyen a especies como *Goodea atripinis*, *Xenotoca variata*, *Chirostoma jordani*, *Poeciliopsis infans*, *Yuriria alta*, *Carassius auratus* y *Cyprinus carpio* en sitios con temperatura de 11 a 30°C, concentración de oxígeno disuelto de 0.8 – 15 ppm, turbiedad hasta 706 UFT, hasta 850 mg/l de sólidos suspendidos, 170 mg/l de nitratos, 4.9 mg/l de fosfatos, 280 mg/l de dureza y pH que oscila entre 6.1 – 9.1. Finalmente, Mercado Silva *et al.* (2006) identifican que en el río de la Laja *O. mossambicus* es una especie tolerante que habita ríos y embalses reportando un porcentaje de presencia de hasta 64%. Dichos antecedentes dejan clara la plasticidad que posee *O. mossambicus* al ocupar sitios tanto con buena como mala calidad de agua a lo largo de la cuenca del río Lerma.

8.6.2 Preferencia ambiental de *Oreochromis mossambicus* en la cuenca del Pánuco

El análisis de correspondencias canónicas realizado en función de los 46 sitios de muestreo asociados a datos de calidad de agua explica el 66.27% de la varianza en los dos primeros componentes (fig. 12 y tab. 9). El componente 1 que explica el 46.5% de la varianza se relaciona de manera directa con la concentración de nitratos, la temperatura del agua y turbidez mientras que de forma inversa con la concentración de oxígeno disuelto y pH. El 20.1% lo explica el componente 2 cuya relación directa la ejerce con la concentración de fosfatos y de manera inversa con turbidez. De acuerdo al análisis, se observa la presencia de cuatro grupos; el primero comprende a las especies *O. mossambicus*, *M. salmoides* y *G. dormitor*, las cuales se asocian a aguas cálidas (normalmente entre los 20 y 30.8°C), con elevadas concentraciones de nitratos (hasta 131.82 mg/L), turbias (hasta 142 UFT), pH alcalino (7 – 8.3) y altas concentraciones de fosfatos (hasta 20.01 mg/L), siendo la especie más abundante la exótica *O. mossambicus*. El segundo grupo se caracteriza por presentar aguas con concentraciones medias de nitratos (rara vez superior a los 28.18 mg/L), medianamente turbias (rara vez superior a los 87.3 UFT), ligeramente más templadas (frecuentemente entre 18 – 29°C), y con alta concentración de fosfatos (hasta 20.01 mg/L), agrupando a las especies *H. cyanoguttatus*, *O. niloticus*, *O. aureus*, *G. gracilis*, *P. gracilis* y *G. panuco*. En el tercer grupo se localizan *C. labridens*, *A. mexicanus*, *X. montezumae*, *C. steindachneri* e *I. mexicanus* las cuales manifiestan una preferencia a las aguas con concentraciones medias de nitratos (entre 1 y 100 mg/L, más frecuentemente entre 1 y 30 mg/L), ligeramente más frescas (18 – 27°C), con baja turbidez (con frecuencia por debajo de los 49.5 UFT) y concentraciones de fosfatos de moderadas a bajas (rara vez superior a 9 mg/L). Finalmente el grupo 4 el cual se caracteriza por presentar aguas con bajas concentraciones de nitratos (1.8 mg/L, rara vez superior a los 13mg/L), aguas frías (18 – 26°C) y concentraciones moderadas de fosfatos (rara vez hasta 6.4 mg/L), agrupa a las especies *G. vittata*, *X. birchmanni*, *T. ipni*, *X. malinche*, *X. cortezi* y *H. jonesii*.

Queda claro que las especies de amplia distribución *Poecilia mexicana*, *Herichthys cyanoguttatus*, *Cichlasoma labridens* y *Astyanax mexicanus* ocupan sitios con calidad de agua distinta a la que ocupa *O. mossambicus*, siendo *Cichlasoma labridens* y *Herichthys cyanoguttatus* los cíclidos nativos que más cerca se sitúan de la exótica.

Por lo antes señalado, *O. mossambicus* se encuentra limitada a presentarse en sitios de la cuenca del Pánuco donde la elevada turbidez y concentración de nitratos evidencian su degradación ambiental y donde regularmente la ictiofauna nativa ha sido excluida. Es decir, la presencia de esta especie invasora en ríos de la cuenca del Pánuco pareciera depender de la ausencia de los ensamblajes ícticos característicos de la misma.

Tabla 9. Coordenadas principales del Análisis de Correspondencias Canónicas demostrando los gradientes ambientales en los que se basan los primeros dos componentes para explicar el análisis, siendo los nitratos, la temperatura del agua, pH y turbidez las variables que explican en mayor medida el componente 1 mientras que en el componente 2 lo hacen los fosfatos y la turbidez.

	Eje 1	Eje 2
Temperatura del agua	-0.310196	-0.527607
Oxígeno disuelto	0.157349	0.174712
pH	0.308624	0.390598
Turbidez	-0.255165	0.117788
Fosfatos	-0.0591242	-0.221362
Nitratos	-0.464283	0.376662

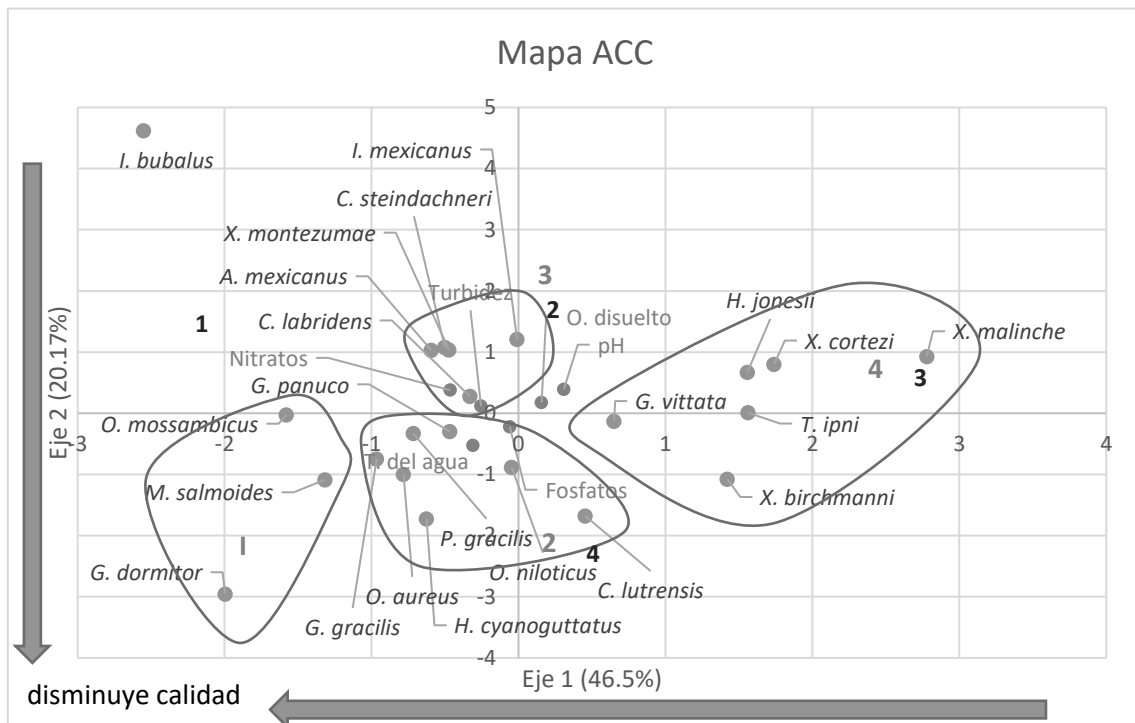


Figura 12. Análisis de Correspondencias Canónicas aplicado a las matrices de abundancia y variables fisicoquímicas del agua tomadas en 46 sitios de muestreo a lo largo de la cuenca del Pánuco entre los años 1940 y 2015.

De acuerdo a los modelos de nicho ecológico realizados, se demuestra que la cuenca del Pánuco es la región idónea para el establecimiento de la especie *Oreochromis mossambicus*, la cual, además de estar presente en la región de idoneidad también se presenta en la cuenca del Lerma donde de acuerdo al modelo las condiciones no son idóneas para su establecimiento. Este patrón de distribución obedece a que la especie en la cuenca del Lerma se manifiesta tolerante a la calidad del agua distribuyéndose ampliamente a lo largo de la cuenca tanto en sitios degradados como sitios con buena calidad de agua, formando parte de la comunidad íctica de la región. Por otro lado, en la cuenca del Pánuco, la especie manifiesta una distribución muy limitada la cual obedece a sitios degradados donde las especies nativas han quedado excluidas, hecho que manifiesta que la presencia de *Oreochromis mossambicus* en la cuenca del Pánuco obedece a la degradación de los sitios de presencia y a la ausencia de especies nativas características de la cuenca.

9. DISCUSIÓN

De acuerdo a los resultados obtenidos, la presencia de *Oreochromis mossambicus* en las cuencas de los ríos Lerma y Pánuco difiere con el espacio ecológico de las proyecciones de los modelos de distribución potencial, pues la especie se distribuye no solo en sitios con condiciones climáticamente similares a las regiones de origen en el continente africano, sino que además está presente en regiones que se ubican fuera de dichos parámetros ambientales. En éste sentido muchos estudios elaborados sobre especies introducidas pertenecientes a diferentes grupos taxonómicos como ranas (Giovanelli *et al.*, 2007), escarabajos (Fiaboe *et al.*, 2012; Sobek-Swant *et al.*, 2012), ardillas (Di Febbraro *et al.* 2013), plantas (Gonclaves *et al.*, 2014) y mejillones (Souza *et al.*, 2014) identifican de manera exitosa la distribución observada de las especies en el área de introducción. Sin embargo, existen otros estudios que arrojan resultados similares a los obtenidos en el presente estudio, donde la distribución potencial no coincide, al menos en parte, con la distribución conocida de las especies en las áreas de introducción, tal es el caso de los estudios realizados por Medley (2010), Sobek-Swant *et al.* (2012) y Gonclaves *et al.* (2014) con mosquitos, escarabajos y plantas respectivamente. Asimismo, es de particular relevancia el estudio realizado por Gonclaves *et al.* (2014) quienes identifican en India que la distribución de la especie exótica *Lantana camara*, nativa del continente americano, podría ampliarse significativamente a sitios con características inexistentes en su área de distribución natal.

En México *O. mossambicus* se reporta presente dentro de la región comprendida por las cuencas de los ríos Lerma y Pánuco, con la particularidad de que en el Pánuco, donde de acuerdo al modelo las condiciones son favorables para el establecimiento de la especie, ésta se ve seriamente limitada a causa de la presencia de especies nativas. Por otra parte, en la cuenca del Lerma, donde las condiciones no son favorables para su establecimiento, *O. mossambicus* ha logrado sobrevivir y dispersarse en regiones que de acuerdo al análisis de MESS podrían considerarse como ambientes nuevos. En referencia a este hecho, Fiaboe *et al.* (2012) indican que éstas regiones poseen información sobre la probable respuesta de las especies a tales condiciones, las cuales para la especie resultan accesibles

gracias a la ausencia de depredadores naturales y a la plasticidad que caracteriza la historia de vida de la especie, factores que en conjunto le han permitido ocupar parte del nicho fundamental que en su área de distribución natal pudiera ser inaccesible, colocándose como una de las especies características de la cuenca del Lerma, efecto similar al observado por Gonclaves *et al.* (2014) con *L. camara*.

En función de las discrepancias que existen entre el espacio geográfico y la distribución conocida de las especies, en estudios realizados con plantas, roedores, peces y mosquitos se resaltan las posibles causas que conducen a este tipo de divergencias, tal es el caso de Gonclaves *et al.* (2014) quienes sugieren que un área clasificada como idónea corresponde a un área de elevado riesgo de establecimiento pero no con un elevado riesgo de invasión dado que los modelos no distinguen si una ocurrencia se asocia a una elevada o baja abundancia de población, es decir, una región marcada como idónea puede ser accesible para las especies en función de los predictores utilizados, lo cual no significa que puedan invadir en función de otras variables como interacciones no tomadas en cuenta directamente en la construcción de los modelos, las cuales restringen la abundancia de las especies. Otros autores identifican correctamente las áreas de introducción de las especies, pero fallan al identificar patrones de dispersión seguidos de la introducción (Di Febbraro *et al.*, 2010; Zenegeya *et al.*, 2013). Por otro lado Medley (2010) quien trabajó con el mosquito *Aedes albopictus* sugiere que en ciertos casos la evolución adaptativa durante la invasión juega un papel importante en el cambio de nicho de las especies. Esto último es posible en el caso de especies de ciclo de vida corto cuya constante reproducción bajo las nuevas condiciones ambientales propicie, a lo largo de las generaciones, la selección de aquellos caracteres aptos para la supervivencia de las especies. Sin embargo, en *Oreochromis mossambicus* el proceso evolutivo pudiese ser más lento y no por ello descartado dado que la introducción de la especie ocurrió a inicios de la década de 1960, sin embargo, para la presente investigación no se realizó ningún análisis que aclarara este aspecto. Por otro lado, como mencionan Di Febbraro *et al.* (2010) y Zenegeya *et al.* (2013) los modelos identifican exitosamente las regiones de introducción de las especies pero fallan al identificar los patrones de dispersión en el área de introducción ya

que se desconocen las limitantes o facilidades que las especies puedan experimentar con base en las características climáticas, geográficas, de estructura poblacional, etc. presentes en la región de introducción además del cambio de nicho que pudiese experimentar la especie invasora o las variables utilizadas para realizar los modelos. En el caso de *O. mossambicus* está bien documentado que posee una gran plasticidad ambiental, capacidad que favorece su habilidad para ocupar una gran variedad de ambientes, lo cual ha facilitado considerablemente su dispersión en las regiones donde ésta ha sido introducida (Arthington y Milton, 1986; Madanire-Moyo *et al.*, 2012; Russel *et al.*, 2012b). Esto aunado a la ausencia directa de variables bióticas durante la construcción de los modelos permite que la distribución conocida de las especies en el área de introducción no coincida con las regiones descritas por los modelos y, como lo indica Zenegeya *et al.* (2013), es posible que durante la introducción bajo un nuevo esquema climático para la especie se facilite una mejor explotación de su nicho fundamental a diferencia de su área de distribución natal, donde el nicho fundamental pudiese estar restringido por diversos factores, por ello Broennimann *et al.* (2007) al trabajar con plantas, concluyen que el ajuste climático entre los modelos y la presencia de las especies son una buena herramienta para identificar áreas en riesgo de introducción y de establecimiento de las especies pero pueden no identificar toda la extensión de la invasión.

Para ello, los análisis realizados en función del nicho ecológico que *O. mossambicus* ocupa en su área de distribución natural y el área de introducción permitieron identificar que no hay equivalencia pero sí un bajo nivel de solapamiento, así como cierta similitud entre el nicho ecológico que la especie ocupa entre ambas regiones por lo cual, es posible reforzar lo mencionado con anterioridad; es decir, la especie ha sido capaz de alcanzar el equilibrio con el ambiente en la cuenca del Lerma donde a pesar de que las condiciones descritas por el modelo no son idóneas para la especie, ésta se distribuye con mayor amplitud. Al respecto Broennimann *et al.* (2007) indican que existen condiciones en el área de introducción que pueden facilitar el cambio de nicho, condiciones de las cuales naturalmente la especie estaba excluida, lo cual le permite dispersarse en hábitats climáticamente distintos en la región de invasión a los utilizados en el área de distribución natal

(Broennimann & Guisan, 2008). Es así que la discrepancia entre la distribución conocida de la especie en las cuencas del Lerma y Pánuco y la proyección del modelo permite suponer que en África *O. mossambicus* no está en equilibrio con su ambiente probablemente a causa de interacciones bióticas, dinámicas poblacionales, etc. (Václavík & Meentemeyer, 2012) y por ende el nicho fundamental no ha sido explotado en su totalidad. Sin embargo, en México la especie se enfrenta a condiciones que derivadas de la ausencia de éstas limitantes naturales le permiten ocupar regiones distintas a las descritas en África logrando ocupar una mayor extensión de su nicho fundamental del que ocupa en África.

Es por ello que, además de los factores ambientales, otro factor de importancia a considerar es la presencia de especies nativas en la región de introducción, factor que juega un papel importante sobre el establecimiento y distribución de *O. mossambicus*. En África las principales variables que limitan la distribución de *O. mossambicus* corresponden a la altitud y la presencia de depredadores (Gaigher, 1973). Skelton (2001) menciona que en regiones de Mozambique donde los ríos son largos y de flujo lento la comunidad de peces incluye además de *Oreochromis mossambicus* a la especie *Hydrocynus vittatus* la cual de acuerdo a Gaigher (1970) y Dalu (2012) al alcanzar los 9 cm de longitud se alimenta exclusivamente de peces entre ellos *Oreochromis mossambicus*, por lo que *Hydrocynus vitattus* se considera como un depredador natural para el cíclido en el continente africano. Sin embargo, en el presente estudio no se realizaron análisis correspondientes a interacciones tróficas, por lo que la explicación de los factores limitantes para el cíclido africano en la región de introducción recaen en función de las interacciones espaciales, por lo cual es importante considerar en las cuencas del Lerma y Pánuco la presencia especies nativas particularmente aquellas que pertenecen a la familia *Cichlidae*. Cabe destacar que en la cuenca del Lerma, donde la especie se muestra bien establecida, ampliamente distribuida y formando parte de la comunidad de peces característica de la cuenca, no se reporta la presencia de cíclidos nativos. Mientras que, en la cuenca del Pánuco, donde la especie a pesar de encontrar condiciones idóneas de acuerdo al modelo, no forma parte de los ensamblajes ícticos característicos de la cuenca, posiblemente porque en esta región existe la presencia

de cíclidos nativos como: *Cichlasoma pantostictus*, *C. bartoni*, *C. steindachneri*, *C. labridens*, *Herychthys cyanoguttatus* y *H. tamasopoensis*.

Dada la presencia y/o ausencia de especies nativas en la región de introducción, en diversos estudios se ha analizado el efecto que éste tipo de interacciones tiene sobre la fauna nativa y sobre las especies exóticas. Destacando el caso particular de la familia Cichlidae, de la cual se desprenden numerosas especies que han sido introducidas a nivel mundial, como es el caso de *Herichthys cyanoguttatus*, especie introducida en Norteamérica y que de acuerdo a Lorenz *et al.*, 2011, *H. cyanoguttatus* se manifiesta como una especie agresiva no solo bajo el rol de residente, sino también como invasor, hecho que podría jugar un papel importante al afectar a las especies nativas. Por otro lado, en India se ha demostrado que *O. mossambicus* es capaz de competir por el espacio con las especies nativas del genero *Etilapia* (Cichlidae), ocupando la exótica mayor espacio sobre las nativas (Riyas & Dharmaretnam, 2014). Tomando en cuenta lo antes mencionado, es importante considerar que el comportamiento agresivo característico de la familia Cichlidae tanto en interacciones interespecíficas como intraespecíficas (Matsumoto y Kohda, 2004), es un factor que resulta de suma importancia si se toma en cuenta la presencia de cíclidos nativos en la cuenca del Pánuco donde *O. mossambicus* también está presente. De acuerdo a Oliviera & Egydio (2010) cuando las especies residentes y las invasores pelean, comúnmente quienes defienden más el espacio son las residentes dado que estas valoran más la residencia que las especies intrusas además de que en caso de existir un decremento en la visibilidad generado a partir de un aumento (artificial) de la complejidad del hábitat las interacciones se reducen y como consecuencia esto permite explicar la disminución de la agresión observada.

Bajo el supuesto de la defensa del territorio, Mercado Silva *et al.*, (2012) analizaron diferentes asociaciones entre especies y gradientes ecológicos como tipo de reproducción, tamaño, dieta, posición en la columna de agua y movilidad en el río La Antigua, Veracruz, identificando que en el caso de los cíclidos las únicas especies que estuvieron presentes fueron las nativas *Vieja fenestrata* y *Thorichthys*

ellioti que manifestaron hábitos complejos de reproducción (construcción de nidos), presentaron tamaño medio, fueron carnívoros, pelágicos así como de hábitos sedentarios, resultado que se contrastó con la ausencia de otras especies de cíclidos como las exóticas del género *Oreochromis* dado que dichas especies utilizan recursos distintos como hábitats de flujo lento y aguas turbias, hecho que deja en claro que a pesar de que las especies exóticas del género *Oreochromis* manifiestan una gran plasticidad ambiental se ven limitadas por la defensa territorial que las especies nativas ejercen sobre aquellos sitios que donde las características ambientales son distintas a las requeridas por las especies del género *Oreochromis*.

Si se toman en cuenta todos estos factores sumados podrían ser la clave de la actual distribución de la especie en ambas regiones. Por un lado, en la cuenca del Pánuco se observa una mayor defensa territorial por parte de los cíclidos nativos sobre el cíclido exótico donde, como lo expone Mercado Silva *et al.* (2012) los hábitos reproductivos de los cíclidos nativos consiste en la construcción de nidos, hábito que coincide con los hábitos reproductivos de *O. mossambicus* hecho que desarrolla en los cíclidos nativos un comportamiento más defensivo sobre el espacio utilizado para la reproducción limitando a *O. mossambicus*; mientras que en la cuenca del Lerma debido a la ausencia de cíclidos competidores le ha permitido a *O. mossambicus* ampliar su distribución y establecerse dentro de la misma, ocupando incluso regiones con constante flujo de agua (opuesto a lo observado en el Pánuco).

Por otro lado, además de las interacciones, la calidad del agua es otro factor de importancia para la supervivencia de las especies acuáticas, por ello los análisis de calidad de agua realizados confirmaron que *O. mossambicus* es una especie ampliamente tolerante. En la cuenca del Lerma la especie es capaz de tolerar desde ambientes degradados hasta ambientes no degradados, factor que no representa una limitante sobre la distribución de la especie en la cuenca. Por otro lado, en el Pánuco la especie se caracterizó por estar presente en sitios degradados, caracterizados por elevada turbidez, concentración de nitratos y bajas temperaturas. Hecho que coincide con lo observado por Madanire-Moyo *et al.*

(2012) en Mozambique, donde compararon la capacidad de tolerancia de *Oreochromis mossambicus* en tres cuerpos de agua con distintas características, uno conservado, otro medianamente degradado y el último degradado, destacando la capacidad de supervivencia del cíclido en los tres tipos de ambientes. De igual modo en Egipto, Khallaf *et al.* (2003) analizaron diferentes aspectos de la biología de la especie hermana *O. niloticus* dentro de un canal contaminado por diferentes concentraciones de pesticidas y metales pesados, identificando que bajo estas características ambientales la especie tiende a madurar antes (8-9 cm), se reportó mayor fecundidad (18126 huevos por año) y presentó mayor mortalidad (principalmente en hembras). Asimismo Sánchez-Ramírez *et al.* 2007 demostraron que la relación entre el parásito de branquias *Cichlidogyrus sclerosus* y *O. niloticus* en cuatro lagos de Chiapas en México, funciona como una relación bioindicadora de contaminación química en el agua, sin embargo en el presente estudio la presencia de parásitos no fue evaluada.

Con esto queda claro que la calidad del agua no juega un papel limitante en cuanto a la distribución de *O. mossambicus*, dado que puede sobrevivir en una gran variedad de ambientes tal y como lo menciona Russell *et al.* (2012b.) Sin embargo, *O. mossambicus* no ha sido capaz de ampliar su distribución en la cuenca del Pánuco a raíz del comportamiento defensivo que los cíclidos nativos ejercen por el territorio con mejor calidad de agua como lo menciona Palacio-Núñez *et al.* 2007 en un estudio realizado en el sistema de la Media Luna en Rioverde, San Luis Potosí, México al evaluar la presencia de peces y aves como bioindicadores de la región, identificando que las especies *Oreochromis sp.* y *Cichlasoma bartoni* se asocian a los sectores más degradados por el impacto antropogénico mientras que las especies *Cichlasoma labridens* y *C. cyanoguttatum* de hábitos más generalistas no mostraron requerimientos especiales. Esto permite observar que *O. mossambicus* se desplaza hacia sitios con mala calidad de agua donde es poca o no existe la presencia de especies nativas, las cuales probablemente la desplazan de los sitios con buena calidad de agua al defenderlos por ser adecuados para la anidación.

10. CONCLUSIONES

- a) En las cuencas del Lerma y Pánuco se identificó que la especie *Oreochromis mossambicus* encuentra regiones idóneas en la cuenca del Pánuco mientras que en el Lerma las condiciones no son favorables para su establecimiento, sin embargo en ésta última es donde *O. mossambicus* se distribuye con mayor amplitud a pesar de las condiciones ambientales.
- b) Mediante el análisis de solapamiento de nicho ecológico (PCA-env) se identificó que el nicho ecológico de la especie en las cuencas del Lerma y Pánuco es similar al que ocupa en el continente africano solapándose en un 30% en ambas direcciones.
- c) Se identificó que en las cuencas del Lerma y Pánuco *O. mossambicus* es capaz de ocupar una mayor extensión de su nicho fundamental a diferencia del continente africano donde esta se ve limitada por diversos factores.
- d) En la cuenca del Lerma *O. mossambicus* muestra mayor equilibrio al distribuirse ampliamente a lo largo de la región sin importar la presencia de especies nativas y la calidad del agua, formando parte de los ensamblajes íctios característicos de la región.
- e) En la cuenca del Pánuco donde se presentan las condiciones de idoneidad necesarias para la especie, ésta se ve limitada a causa de la presencia de especies nativas que limitan a *O. mossambicus* a utilizar los sitios más degradados de la región.

11. LITERATURA CITADA

- Aguirre Muñoz, A., R. Mendoza Alfaro *et al.*, (2009) Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía, en *Capital natural de México*, vol. II: *Estado de conservación y tendencias de cambio*. Conabio, México. 277-318.
- Ahmadzadeh, F., Flecks, M., Carretero, M.A., Böhme, W., Ilgaz, C., Engler, J.O., Harris, D.J., Üzüm, N. & Rödder, D. (2013) Rapid lizard radiation lacking niche conservatism: ecological diversification within a complex landscape. *Journal of Biogeography*. DOI:10.1111/jbi.12121
- Alcocer, J., Escobar, E. & Lugo, A. (2000) Water use (and abuse) and its effects on the crater-lakes of Valle de Santiago, Mexico. *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 5, 145-149.
- Allouche, O., Tsoar, A. & Kadmon, R. (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* 43, 1223-1232.
- Arthington, A.H. & Milton, D.A. (1986) Reproductive biology, growth and age composition of the introduced *Oreochromis mossambicus* (Cichlidae) in two reservoirs, Brisbane, Australia. *Environmental Biology of Fishes*. 4, 257-266.
- Barnhoorn, I.E.J., Dyk, J.C., Pieterse, G.M. & Bornman, M.S. (2010) Intersex in feral indigenous freshwater *Oreochromis mossambicus*, from various parts in the Luvuvhu River, Limpopo Province, South Africa. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. DOI:10.1016/j.ecoenv.2010.07.026
- Broenniman, O., Treier, H., Müller-Schärer, H., Thuiller, W., Peterson, A.T. & Guisan, A. (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters* 10, 701-709.
- Broennimann, O. & Guisan, A. (2008) Predicting current and future biological invasions: both native and invasive ranges matter. *Biology Letters* 4, 585-589.
- Broennimann, O., Di Cola, V., Petipierre, B., Breiner, F., D'Amen, M., Randin, C., Engler, R., Hordik, W., Pottier, J., Di Febbraro, M., Pellister, L., Pio, D., Garcia Mateo, R., Dubis, A., Scherrer, D., Maiorano, L., Psomas, A., Nidiribe, C., Salamin, N., Zimmermann, N. & Guisan, A. (2016) ecospat: Spatial ecology miscellaneous methods. R package versión 2.1.0 <https://cran.r-project.org/web/packages/ecospat/index.html>
- Broennimann, O., Fitzpatrick, C.M., Pearman, P.B., Petipierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N.G., Thuiller, W., Fortin, M.J., Radin, C., Zimmermann, N.E., Graham, C.H. & Guisan, A. (2012) Measuring ecological niche overlap from

- occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography* 21, 481-497.
- Calenge, C. & Basille, M. (2015) adehabitatHS: Analysis of Habitat Selection by Animals. R package 0.3.12. <https://cran.rproject.org/web/packages/adehabitatHS/index.html>
- Canonico, C.G., Arthington, A., McRary, J.K. & Thieme, M.L. (2005). The effects of introduced tilapias on native biodiversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15, 463–483.
- Castro-Díez, P., Valladares, F. & Alonso, A. La creciente amenaza de las invasiones biológicas. *Ecosistemas* 13, 61-68.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003) *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. The University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- Clavero, M.A. & García-Berthou, E. (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution* 20, 3.
- Cohen, J. (1960). A coefficient of agreement for nominal scales. 41, 687-699.
- Colautti, R.I. & MacIsaac, H.J. (2004) A neutral terminology to define “invasive” species. *Dispersal and Distributions* 10, 135-141.
- Contreras-Balderas, S. (1999) Annotated checklist of introduced invasive fishes in Mexico, with examples of some recent introductions.
- Contreras-Balderas, S., Ruíz-Campos, G., Schmitter-Soto, J.J., Contreras-McBeath, T., Medina-Soto, N., Zambrano-González, L., Varela-Romer, A., Mendoza-Alfar, R., Ramírez-Martínez, C., Lejía-Tristán, M.A., Almada-Villela, P., Hendrickson, D.A. & Lyons, J. (2008) Freshwater fishes and water status in Mexico: A country-wide appraisal. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 11, 246-256.
- Contreras-MacBeath, T., Gaspar-Dillanes, M.T., Huidobro-Campos, L. & Mejía-Mojica, H. (2014) Peces invasores en el centro de México, en R. Mendoza y P. Koleff (coords.), *Especies acuáticas invasoras en México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 413-424.
- Courtenay W.R., Williams J.D. (1992) Dispersal of exotic species from aquaculture sources, with emphasis on freshwater fishes en *Dispersal of Living Organisms into Aquatic Ecosystems.*, Rosenfield, A., Mann, R. (eds). University of Maryland Sea Grant Program: College Park, MD; 49–81.
- D’Amato, M.E., Esterhuysen, M.M., Van der Waal, B.C.W., Brink, D. & Volckaert, F.A.M. (2007) Hybridization and phylogeography of the Mozambique tilapia

- Oreochromis mossambicus* in southern Africa evidenced by mitochondrial and microsatellite DNA genotyping. *Conservation Genetics* 8, 475-488.
- Dalu, T., Clegg, B., Marufu, L. & Nhwatiwa, T. (2012) The feeding habits of an introduced piscivore, *Hydrocynus vitattus* (Castelnau 1861) in a small tropical African reservoir. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 7, 85-92.
- Di Febbraro, M., Lurz, P.W.W., Genovesi, P., Maiorano, L., Giradello, M. & Bertolino, S. (2013) The use of climatic niches in screening procedures for introduced species to evaluate risk of spread: A case with the american eastern grey squirrel. *PLoS ONE* 8: e66559. DOI:10.1371/journal.pone.0066559
- Díaz-Prado., M. A. Godínez-Rodríguez, E. López-López y E. Soto-Galera. (1993) *Ecología de los Peces de la Cuenca del Río Lerma, México*. An Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. México. 39,103-127.
- DOF. (2010) Ley General de Vida Silvestre. Decreto por el que se reforman y adicionan diversas disposiciones de la LGEEPA y de LGVS. *Diario Oficial de la Federación*, 6 de abril de 2010.
- Domínguez-Domínguez, O., Martínez-Meyer, E., Zambrano, L. & Pérez-Ponce de León, G. (2006) Using Ecological-Niche Modeling as a conservation tool for freshwater species: Live-Bearing fishes in Central Mexico. *Conservatory Biology* 20, 1730-1739.
- Dray, S., Dufour, A.B. & Thuoulouse, J. (2016) aede4: Analysis of Ecological Data: Exploratory and Euclidean Methods in Environmental Sciences. R package 1.7-4. <https://cran.r-project.org/web/packages/ade4/index.html>
- Elith, J., Phillips, J., Hastie, T., Dudik, M., En Chee, Y. & Yates, C.J. (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and distributions* 17, 43-57.
- Espinoza, P.H., Gaspar, M.T. & Fuentes, P. (1993) *Listados faunísticos de México*. México: Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México.
- Esselman, P.C., Schmitter-Soto, J.J. & Allan J.D. (2012) Spatiotemporal dynamics of the spread of African tilapias (Pisces: *Oreochromis* spp.) into rivers of northeastern Mesoamerica. *Biological Invasions*, DOI 10.1007/s10530-012-0384-9
- Ferrier, S. (2002) Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: where to from here? *Systematic Biology* 51, 331–363.
- Fiaboe, K.K.M., Peterson, A.T., Kairo, M.T.K. & Roda, A.L. (2012) Predicting the potential worldwide distribution of the red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus* (Oliver) (Coleoptera: Curculionidae) using ecological niche modeling. *Florida Entomologist* 95, 659-673.

Firmat, C., Alibert, P., Losseau, M., Baroiller, J.F. & Schlieven (2013) Successive invasión-mediated interspecific hybridizations and population structure in the endangered cichlid *Oreochromis mossambicus*. PLoS ONE 8: e63880. DOI:10.1371/pone.0063880.

Fishbase (2015)
<http://www.fishbase.org/TrophicEco/PredatorList.php?ID=3&GenusName=Oreochromis&SpeciesName=mossambicus>

Fitzimmons, K. (2000) Tilapia aquaculture in Mexico. Tilapia Aquaculture in the Americas 2, 171-183.

Franco, C., Galicia, L., Durand, L. & Cram, S. (2011) Análisis de impacto de las políticas ambientales en el Lago de Cuitzeo (1940-2010). Revistas UNAM 75.

Franklin, J. (2009) Mapping species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge University Press.

Fuselier, L. (2001) Impacts of *Oreochromis mossambicus* (Perciformes: Cichlidae) upon hábitat segregatin among cyprinodontids (Cyprinodontiformes) of a species flock in Mexico. Revista de Biología Tropical 49(2), 647-656.

Gaigher, I.G. (1970) Ecology of the Tiger-Fish (*Hydrocynus vittatus*) in the Incomati River System South Africa. Zoologica Africana, 5, 211-227.

Gaigher, I.G. (1973) The hábitat preferences of fishes from the Limpopo River System, Transvaal and Mocambique. Department of Zoology, University of Fort Hare, Alice. 16, 103-116.

Gaine, M.A., Bhat, M.D., Khan, M.I., Parveen, M., Balkhi, M.H. & Malla, M.A. (2013) Invasion of the ozambique tilapia, *Oreochromis mossambicus* (Pisces: Cichlidae; Peters 1852) in the Yamuna river, Uttar Pradesh, India. Journal of Ecology and the Natural Environment, 5, 310-317.

Galindo Reyes, J.G., Galindo Rodríguez, G.R., Cabrera Osuna, M.C. & Jaward, F.M. (2014) Bioaccumulation and evidence of hormonal disruptions in tilapia fish (*Oreochromis* spp.) exposed to sub-lethal concentrations of pesticides in Sinaloa, Mexico. International Journal of Biochemistry Research & Review 4, 333-343.

Giovanelli, J.G.R., Haddad, C.F.B. & Alexandrino, J. (2007) Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brazil. Biological Invasions. DOI10.1007/s10530-007-9154-5

Gonclaves, E., Herrera, I., Duarte, M., Bustamante, R.M., Lampo, M., Velázquez, G., Sharma, G.P. & García-Rangel, S. (2014) Global invasión of *Lantana camara*: Has de climatic niche conserved across continents? PLoS ONE 9(10) e111468. DOI:10.1371/journal.pone.0111468

- Guisan, A., Edwards, T.C. & Hastie, T. (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modeling*, 157, 89 – 100.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993-1009. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Guzmán-Vázquez, C.H. (2013) Descripción de la estructura de la comunidad íctica en el río Santa María (Cuenca del río Pánuco) (Tesis de Maestría). Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N. México, D.F.
- Hirtzel, A.H. & Le Lay, G. (2008) Habitat suitability modeling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1372-1381.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-427.
- Ibarra-Montoya, J.L., Rangel-Pedraza, G., Gonzales-Farias, F.A., De Anda, J., Zamudio-Reséndiz, M.A., Martínez-Meyer, E. & Macías-Cuellar, H. (2010) Modelo de nicho ecológico para predecir la distribución potencial de fitoplancton en la Presa Hidroeléctrica Aguamilpa, Nayarit. México. *Revista Ambiente y Agua*. 5, 60-75.
- Illoldi-Rangel, P. & Escalante, T. (2008) De los modelos de nicho ecológico a las áreas de distribución geográfica. *Biogeografía* 3, 7-12.
- Kearney, M. & Porter, W. (2009) Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species ranges. *Ecology letters* 12, 334-350.
- Khallaf, E.A., Galal, M. & Authman, M. (2003) The biology of *Oreochromis niloticus* in a polluted canal. *Ecotoxicology*. DOI: 10.1023/A:1026156222685
- Klett, V. & Meyer, A. (2002) What, if anything is a Tilapia? – Mitochondrial ND2 phylogeny of Tilapiines and the evolution of parental care Systems in the African Cichlid fishes. *Molecular Biology Evolution* 19, 865-882.
- Krebs, C. J. (2001) *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*, 5th ed. Benjamin/Cummings, San Francisco.
- Leibold, M.A. (1995) The niche concept revisited: Mechanistic models and community context. *Ecology* 76, 1371-1382.
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A. & Real, R. (2007) AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*. DOI:10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x

- López-López, E. & Díaz-Pardo, E. (1991) Cambios distribucionales en los peces del río de La Laja (Cuenca Río Lerma), por efecto de disturbios ecológicos. *Anal. Esc. Nac. Biol. México* 35, 91-116.
- Lorenz, O.H., O'Connell, M.T. & Schofield P.J. (2011) Aggressive interactions between the invasive Rio Grande cichlid (*Herichthys cyanoguttatus*) and native bluegil (*Lepomis macrochirus*), with notes on redspotted sunfish (*Lepomis miniatus*). *Japan Ethological* 28, 39-46.
- Mack, R.N., Chair, Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. y Bazzaz, F. (2000). Invasiones biológicas: Causas, epidemiología, consecuencias globales y control 5, 2-19.
- Madanire-Moyo, G.N., Luus-Powell, W.J. & Olivier, P.A. (2012) Diversity of metazoan parasites of the Mozambique tilapia, *Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852), as indicators of pollution in the Limpopo and Olifant River systems. *Onderstepoort Journal of Veterinarian Research* 79(1), Art. #36, 9 pages. <http://dx.doi.org/10.4102/ojvr.v79i1.362>
- Matsumoto, K. & Kohda, M. (2004) Territorial defense against various food competitors in the Tanganycan benthophagous cichlid *Neolamprologus tetracanthus*. *Ichthyological Research* 51, 354-359.
- McCrary, J.K., Murphy, B.R., Stauffer, J.R. & Hendrix, S.S. (2007) Tilapia Teleostei: Cichlidae) status in Nicaraguan natural waters. *Environmental Biology of Fishes* 78:107–114. DOI 10.1007/s10641-006-9080-x
- Medley, K.A. (2010) Niche shift during the global invasión of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae), revealed by reciprocal distributional models. *Global Ecology and Biogeography* 19, 122-133.
- Mejía-Mojica, H., Rodríguez-Romero, F.J. & Díaz-Pardo, E. (2012) Recurrencia histórica de especies invasoras en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, México. *Revista de Biología Tropical* 60, 669-681.
- Mendoza, R., y P. Koleff. (2014) Introducción de especies exóticas acuáticas en México y en el mundo, en R. Mendoza y P. Koleff (coords.). *Especies acuáticas invasoras en México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, pp. 17-41.
- Mercado-Silva, N., Lyons, J., Díaz-Pardo, E., Gutierrez-Hernández, A., Orleans-García, C.P., Pedraza-Lara, C. & Vander, M.J. (2006) Long-term changes in the fish assemblage of the Laja River, Guanajuato, central Mexico. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16, 533-546.
- Mercado-Silva, N., Lyons, J., Díaz-Pardo, E., Navarrete, S. & Gutiérrez-Hernández, A. (2012) Factores ambientales asociados a los patrones en las comunidades

- de peces en un río de alta pendiente en la vertiente del golfo de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81, 117-128.
- Milesi, F. A. & López de Casenave, J. (2005) El concepto de nicho en ecología aplicada: Del nicho al hecho hay mucho trecho. *Ecología Austral* 15, 131-148.
- Mishra, C., Wieren, S.E.V., Ketner, P., Heitkönig, I.M.A. & Prins, H.H.T. (2004) Competition between domestic livestock and wild bharal *Pseudois nayaur* in the Indian Trans-Himalaya. *Journal of Applied Ecology* 41, 344-354.
- Molles, M. C., Jr. (2002) *Ecology: concepts and applications*, 2nd ed. McGraw-Hill Companies, Inc., Boston.
- Mooney, H.A. y Hobbs, R.J. (2000) *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington, D.C., U.S.A.
- Moralee, R.D., van der Bank, F.H. & van der Waal, B.C.W. (2000) Biochemical genetic markers to identify hybrids between the endemic *Oreochromis mossambicus* and the alien species, *O. niloticus* (Pisces: Cichlidae). *Water SA* 26, 263.
- Morales-Díaz, A. (2003) *Biología, cultivo y comercialización de la tilapia*. Editioal AGT Editor S.A., México D.F., 205 pp.
- Morales-Díaz, A. (1991) *La Tilapia en México: Biología, cultivo y pesquerías*. AGT Editor, SA, México, D.F., 190 pp.
- Naoki, K., Gómez, M. I., López, R. P., Meneses, R. I. & Vargas, J. (2006) Comparación de modelos de distribución de especies para predecir la distribución potencial de vida silvestre en Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 41, 65-78.
- Narayani B. (2008) Tool for Partial-ROC (Biodiversity Institute, Lawrence, KS), ver 1.0
- Oliviera, V. & Egidio, R. (2010) Environmental enrichment reduces aggression of Pearl cichlid, *Geophagus brasiliensis*, during resident-introducer interactions. *Neotropical Ichthyology* 8, 329-332.
- Palacio-Núñez, J., Verdú, J.R., Galante, E., Jiménez-García, D. & Olmos-Oropreza, G. (2007) Birds and fish as bioindicators of tourist disturbance in springs in semi-arid regions in Mexico: a basis for management. *Animal Biodiversity and Conservation*. 30, 1.
- Pearce, J., & D. Lindenmayer. (1998) Bioclimatic analysis to enhance reintroduction biology of the endangered helmeted honeyeater (*Lichenostomus melanops cassidix*) in southeastern Australia. *Restoration Ecology* 6, 238-243.

- Pérez, J.E., Salazar, S.K., Algonsini, C. & Ruíz, L. (2004) Ictiofauna del Río Manzanares: A cuatro décadas de la introducción de la tilapia negra *Oreochromis mossambicus* (Pisces: Cichlidae). Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela, 42, 29-35.
- Peterson, A.T., Papeş, M. & Soberón, J. (2008) Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modelling. *Ecological Modelling* 213, 63-72.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. (2005) Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190 (2006) 231-259.
- Pimentel, D., Lach, L., Zúñiga, R. & Morrison, D. (2000) Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience* 50, 53-65.
- Pimentel, D., McNair, S., Janecka, J., Wightman, J., Simmonds, C., O'Connell, C., Wong, E., Russell, L., Zern, J., Aquino, T. & Tsomondo, T. (2001) Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 84, 1-20.
- R Development Core Team (2010) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Ramírez-Herrejón, J.P., Zambrano, L., Mercado-Silva, N., Torres-Téllez, A., Pineda-García, F., Caraveo-Patiño, J. & Balart, E.F. (2014) Long term changes in the fish fauna of Lago Pátzcuaro in Central México. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 42, 137-149
- Ramírez-Herrejón, J.P.; Moncayo-Estrada, R., Balart, E.F., Garamacho, L.A., Vital Rodríguez, B., Alvarado, R., Villanueva, Ortega Murillo, R. & Caraveo-Patiño, J. (2014) Trophic interactions between introduced common carp, *Cyprinus carpio* (Actinopterygii: Cypriniformes: Cyprinidae), and fish community in a eutrophic shallow lake. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 44, 45-58.
- Ripley, B., Bates, D.G., Horkin, K., Gebhardt, A. & Firth, D. (2016) MASS: Support Functions and Datasets for Variables and Ripley's MASS. R package 7.3-45. <https://cran.r-project.org/web/packages/MASS/index.html>
- Riyas, A.M. & Dharmaretnam, M. (2014) Does interspecific competition with introduced *Oreochromis mossambicus* affect home range of *Etilapia* sp.? *Trends in Biociences* 7, 846-850.
- Robertson, M. P., Caithness, N. & Villet, M. H. (2001) A PCA-based modelling technique for predicting environmental suitability for organisms from presence records. *Diversity and Distributions* 7, 15-27.

- Rush Miller, R. 2009. Peces Dulceacuícolas de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Sociedad Ictiológica Mexicana A. C., El colegio de la Frontera Sur y Consejo de los Peces del Desierto México-Estados Unidos. México, D.F.
- Russell, D.J., Thuesen, P.A. & Thomson, F.E. (2012b) A review of the biology, distribution and control of Mozambique Tilapia, *Oreochromis mossambicus* (Peters 1852) (Pisces: Cichlidae) with particular emphasis on invasive Australian populations. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22,533-554.
- Russell, D.J., Thuesen, P.A., & Thomson, F.E. (2012a) Reproductive strategies of two invasive tilapia species *Oreochromis mossambicus* and *Tilapia mariae* in northern Australia. *Journal of Fish Biology* 80, 2176- 2197.
- Sánchez-Ramírez, C., Vidal-Martínez, V.M. & Aguirre-Macedo, M.L. (2007) *Ciclidogyrus sclerosus* (Monogenea: Ancryrocephalinae) and its host, the Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*), as bioindicators of chemical pollution. *Journal of Parasitology* 93, 1097-1106.
- Santacruz, O. (2013). Análisis de las comunidades de peces y parásitos en la Cuenca del Pánuco (Tesis de Licenciatura). Universidad Autónoma de Querétaro, Facultad de Ciencias Naturales. Santiago de Querétaro, Querétaro.
- Schoener, T.W. (2009) Ecological niche. En *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton University Press. ISBN 9781400833023
- Skelton, P. (2001) *A complete guide to the fresh water fishes of south africa*, new edition. ISBN 1 86872 643 6.
- Smithsonian Marine Starion at Fort Pierce (2015) http://www.sms.si.edu/irlspec/Oreochromis_mossambicus.htm
- Sobek-Swant, S., Kluza, D., Cuddington, K. & Barry, D. (2012) Potential distribution of emerald ash borer: What can we learn from ecological niche models using Maxent and GARP? *Forest Ecology and Management* 281, 23-31.
- Soria-Barreto, M. & Rodiles-Hernández, R. (2008) Spatial distribution of cichlids in Tzendales River, Biosphere Reserve Montes Azules, Chiapas, Mexico. *Environmental Biology of Fishes* 83, 459–469.
- Soto-Galera, E. (1989) Estudio ictiofaunístico de la subcuenca del Río Turbio, Silao, Guanajuato (Tesis de Licenciatura). Escuela Nacional de Ciencias Biológicas I.P.N. México, D.F.
- Soto-Galera, E., Díaz-Prado, E., López-López, E. & Lyons, J. (1998) Fish as indicators of environmental quality in the Rio Lerma Basin, Mexico. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 1, 267-276.

- Soto-Galera, E., Paulo, M.J., López-López, E., Serna-Hernández, J.A. & Lyons, J. (1999) Change in fish fauna as indication of aquatic ecosystem condition in Río Grande de Morelia-Lago de Cuitzeo basin, Mexico. *Environmental Management*, 24, 133-140.
- Souza, M.C., Alves, A.F., Kunzmann, B., Diniz, D., Alcísio, F., Valadão, A., David, M. & Mota, H.R. (2014) Modelling the potential distribution of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) on global scale. *Aquatic Invasions* 9, 253-265.
- Thuiller, W., Georges, D., Engler, R. & Breiner, F. (2016) biomod2: Ensemble Platform for Species Distribution Modelin. R package 3.3-7. <https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html>
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J. & Wardle, D.A. (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11, 1351-1363.
- Václavík, T. & Meentemeyer, R. (2012) Equilibrium oor not? Modelling potential distributions of invasive species in diferent stages of invasión. *Diversity and Distributions* 18, 73-83.
- Valuille Faleiro, F., Paiva Silva, D., Assis de Carvalho, R., Särkinen, T. & De Marco, P.Jr. (2015). Ring out the bells, we are being invaded! Niche conservatism in exotic populationof the Yellow Bells, *Tecoma stans* (Bignoniaceae). *Natureza & Conservação*, 13, 24-29.
- Vandermeer, J.H. (1972) Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3, 107–132.
- Warren D.L., Glor, R.E. & Turelli, M. (2010) ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33, 607-611.
- Warren, DL., Glor, R.E. & Turelli, M. (2008) Environmental nihe equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* (2008). DOI:10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x
- Webb, A. & Maughan, M. (2007) Pest fish profiles: *Oreochromos mossambicus* – Mozambique Tilapia. ACTFR, James Cook University, 2007.
- Wiley, E.O., McNyset, K.M., Peterson, A.T., Robins, C.R. & Stewart, A.M. (2003) Niche modeling and geographic range predictions in the marine environment using a machine-learning algorithm. *Oceanography* 16, 120–127.
- Williamson, M. (1996) *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London.
- Zambrano L, Marcias-Garcia C. (1999) Impact of introduced fish for aquaculture in Mexican freshwater systems; Contreras S, Escalante MA. 1984. Distribution and known impacts of exotic fishes in Mexico; Espinoza PH, Gaspar MT, Fuentes P. 1993. Listados Faunísticos de México en Canonico, C.G.,

- Arthington, A., McRary, J.K. & Thieme, M.L. (2005). The effects of introduced tilapias on native biodiversity. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 15, 463–483.
- Zengeya, T.A., Booth, A.J. & Chimimba, C.T. (2015) Broad Niche Overlap between Invasive Nile Tilapia *Oreochromis niloticus* and Indigenous Congenerics in Southern Africa: Should We be Concerned? *Entropy* 17, 4959-4973; doi:10.3390/e17074959
- Zengeya, T.A., Robertson, M.P., Booth, A.J. & Chimimba, C.T. (2013) Ecological niche modeling of the invasive potential of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* in African river systems: concerns and implications for the conservation of indigenous congenerics. *Biological Invasions* 15, 1507–1521.

ANEXOS

Anexo 1. Resultados de ROC y ROCp para modelos realizados con especies hermanas a *O. mossambicus*. a) Diez variables bioclimáticas, b) siete variables bioclimáticas y c) seis variables bioclimáticas.

	CALIBRACIÓN			PROYECCIÓN		
	Especie	AUC de ROC	Intervalo de ROCp	Especie	AUC de ROC	Intervalo de ROCp
a)	<i>O. mortimeri</i>	0.904	1.9 - 2	<i>O. mortimeri</i>	0.904	1 – 1.5
	<i>O. andersonii</i>	0.860	1.4 – 1.9	<i>O. andersonii</i>	0.860	1.4 – 1.8
	<i>O. mossambicus</i> y <i>O. andersoni</i>	0.860	1.8 - 2	<i>O. mossambicus</i> y <i>O. andersoni</i>	0.860	1.2 – 1.8
	<i>O. mossambicus</i> y <i>mortimeri</i>	0.837	1.9 - 2	<i>O. mossambicus</i> y <i>mortimeri</i>	0.837	1.1 – 1.6
	<i>O. mossambicus</i> , <i>O. mortimeri</i> , <i>O. andersonii</i>	0.840	1 – 1.6	<i>O. mossambicus</i> , <i>O. mortimeri</i> , <i>O. andersonii</i>	0.840	1.2 – 1.8

	CALIBRACIÓN			PROYECCIÓN		
	Especie	AUC de ROC	Intervalo de ROCp	Especie	AUC de ROC	Intervalo de ROCp
b)	<i>O. mortimeri</i>	0.902	2	<i>O. mortimeri</i>	0.902	1 – 1.6
	<i>O. andersonii</i>	0.858	1.3 - 2	<i>O. andersonii</i>	0.858	1.04 – 1.7
	<i>O. mossambicus</i> y <i>O. andersoni</i>	0.853	1.7 - 2	<i>O. mossambicus</i> y <i>O. andersoni</i>	0.853	1.5 - 1.9
	<i>O. mossambicus</i> y <i>mortimeri</i>	0.827	1.9 - 2	<i>O. mossambicus</i> y <i>mortimeri</i>	0.827	1.9 – 2
	<i>O. mossambicus</i> , <i>O. mortimeri</i> , <i>O. andersonii</i>	0.831	1.9 - 2	<i>O. mossambicus</i> , <i>O. mortimeri</i> , <i>O. andersonii</i>	0.831	1.5 – 1.9

c)	CALIBRACIÓN			PROYECCIÓN		
	Especie	AUC de ROC	Intervalo de ROCp	Especie	AUC de ROC	Intervalo de ROCp
	<i>O. mortimeri</i>	0,901	2	<i>O. mortimeri</i>	0.901	1.01 – 1-71
	<i>O. andersonii</i>	0.939	1.6 - 2	<i>O. andersonii</i>	0.839	1.08 – 1.89
	<i>O. mossambicus</i> y <i>O. andersoni</i>	0.841	1.9 - 2	<i>O. mossambicus</i> y <i>O. andersoni</i>	0.841	1.5 – 2
	<i>O. mossambicus</i> y <i>mortimeri</i>	0.823	1.9 - 2	<i>O. mossambicus</i> y <i>mortimeri</i>	0.823	1.3 – 1.9
	<i>O. mossambicus</i> , <i>O. mortimeri</i> , <i>O. andersonii</i>	0.813	0.9 – 0.9	<i>O. mossambicus</i> , <i>O. mortimeri</i> , <i>O. andersonii</i>	0.813	1.5 – 2

- **Anexo 2.** Valores de solapamiento, equivalencia y similitud de nicho entre las cuencas del Lerma y Pánuco y África para *O. andersonii* y *O. mortimeri*.

	Especie	Solapamiento <i>D</i>	Equivalencia <i>P</i>	Similitud introducción vs natal <i>P</i>	Similitud natal vs introducción <i>P</i>
G1	<i>O. mossambicus</i>	0.261	0.0198	0.0099	0.08911
	<i>O. mortimeri</i>	0.092	0.0198	0.0099	0.40594
	<i>O. andersonii</i>	0.117	0.0198	0.0099	0.14851
	<i>O. mossambicus</i> y <i>O. mortimeri</i>	0.256	0.0198	0.0099	0.09901
	<i>O. mossambicus</i> y <i>O. andersonii</i>	0.226	0.0198	0.0099	0.035644
	<i>O. mossambicus</i> , <i>O. mortimeri</i> , <i>O. andersonii</i>	0.205	0.0198	0.0099	0.35644
G2	<i>O. mossambicus</i>	0.343	0.0198	0.0099	0.0099
	<i>O. mortimeri</i>	0.104	0.0198	0.07921	0.54455
	<i>O. andersonii</i>	0.163	0.0198	0.0099	0.0198
	<i>O. mossambicus</i> y <i>O. mortimeri</i>	0.165	0.0198	0.0099	0.38614
	<i>O. mossambicus</i> y <i>O. andersonii</i>	0	0.0198	0.45545	0.16832
	<i>O. mossambicus</i> , <i>O. mortimeri</i> , <i>O. andersonii</i>	0.227	0.0198	0.0099	0.400594
G3	<i>O. mossambicus</i>	0.343	0.0198	0.0099	0.0198
	<i>O. mortimeri</i>	0.083	0.0198	0.16832	0.44554
	<i>O. andersonii</i>	0.135	0.0198	0.0099	0.0099
	<i>O. mossambicus</i> y <i>O. mortimeri</i>	0.207	0.0198	0.15842	0.29703
	<i>O. mossambicus</i> y <i>O. andersonii</i>	0.175	0.0198	0.66337	0.58416
	<i>O. mossambicus</i> , <i>O. mortimeri</i> , <i>O. andersonii</i>	0.162	0.0198	0.40594	0.32673

Análisis de solapamiento de nicho ecológico PCA-env para la especie *Oreochromis mossambicus* entre las cuencas del Lerma y Pánuco y África en base al G1 y G2.

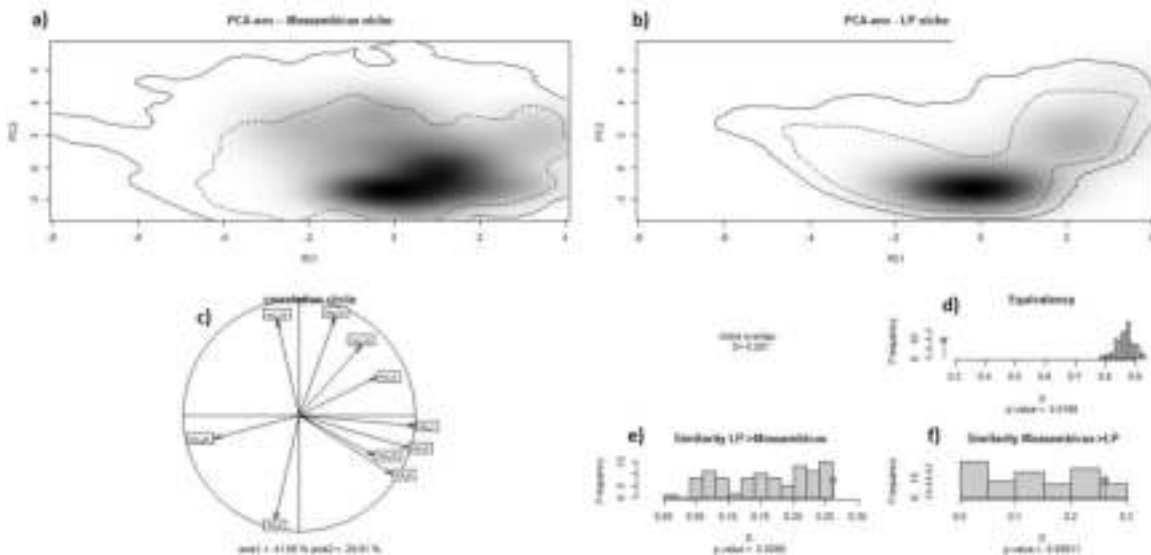


Figura 1. Nicho de *O. mossambicus* en el espacio climático con G1. Ejemplo de PCA-env. (a) y (b) representan el nicho de la especie a lo largo de los dos ejes principales del PCA en África (Mossambicus) y México (LP) respectivamente. El sombreado gris representa la densidad de la presencia de la especie. Las líneas representan el 100% (continua) y el 50% (punteada) del espacio ambiental disponible. (c) La contribución de las variables climáticas en los dos ejes del PCA y el porcentaje explicado. Los gráficos (d)- (f) se refieren al solapamiento D entre cada área de distribución (diamantes) y el solapamiento simulado (barras grises) en las cuales (d) representa la prueba de equivalencia de nicho (valor de significancia $P < 0.05$), (e) la similitud entre Lerma y Pánuco y África y (f) la similitud entre África y Lerma y Pánuco (valor de significancia $P > 0.05$).

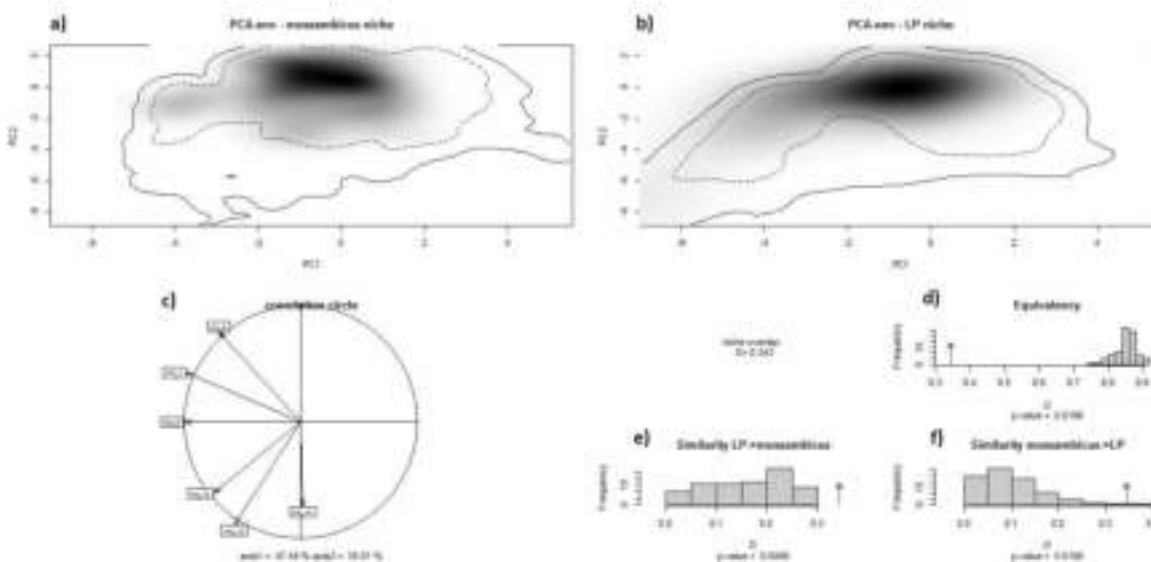


Figura 2. Nicho de *O. mossambicus* en el espacio climático con G2. Ejemplo de PCA-env. (a) y (b) representan el nicho de la especie a lo largo de los dos ejes principales del PCA en África (Mossambicus) y México (LP) respectivamente. El sombreado gris representa la densidad de la presencia de la especie. Las líneas representan el 100% (continua) y el 50% (punteada) del espacio ambiental disponible. (c) La contribución de las variables climáticas en los dos ejes del PCA y el porcentaje de explicado. Los gráficos (d)- (f) se refieren al solapamiento D entre cada área de distribución (diamantes) y

el solapamiento simulado (barras grises) en las cuales (d) representa la prueba de equivalencia de nicho (valor de significancia $P < 0.05$), (e) la similitud entre Lerma y Pánuco y África y (f) la similitud entre África y Lerma y Pánuco (valor de significancia $P > 0.05$).

Anexo 3. Análisis MESS para la proyeccion con G1 a las cuencas del Lerma y Pánuco.

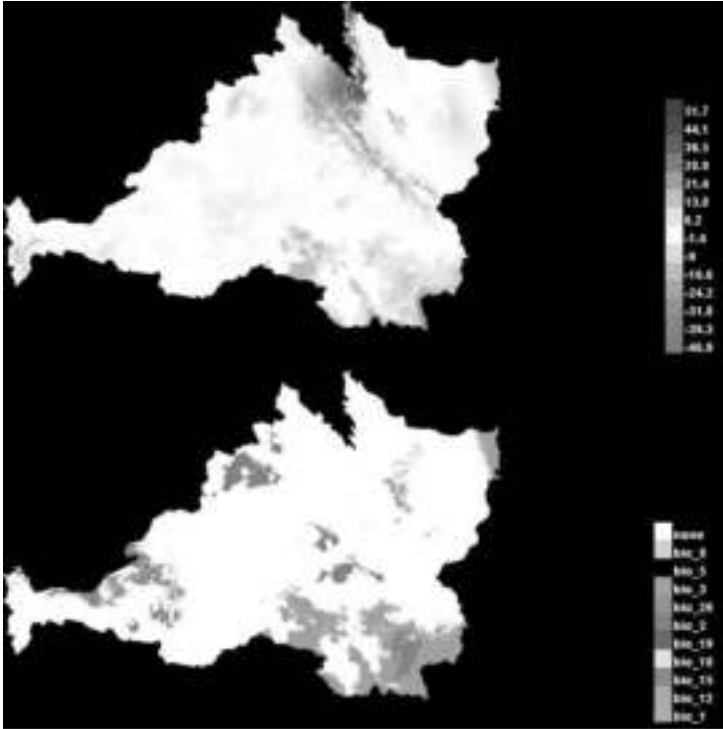


Figura 3. MESS (arriba) y MoD (abajo) para G1 identificando en rojo los sitios donde al menos una variable difiere del rango encontrado durante el entrenamiento de los datos y la variable que el modelo asume como responsable de tal variación.

Anexo 4. Datos fisicoquímicos referentes a la calidad del agua de cada sitio de colecta determinados en el laboratorio y procedentes de colecciones biológicas.

	Sitios	Temperatura agua	Oxígeno disuelto	pH	Turbidez	Fósforo	Nitratos
La Planta/La Hacienda 1	1	23.5	3.4	7.5	21	9.05	35.48
Oasis, 10 Km al NO de Peñamiller 1	2	24.8	7.9	8	28.2	0.78	173.78
Puente La Plazuela, a 6 Km al SE de Plazuela 1	3	23.5	13.5	7.8	22.5	6.29	26.16
Río Venados, a 8.25 Km al SE de Metztlán	4	25	4.8	8	52	3.1	0.1
Río Venados en el Carrizal, a 10.12 Km al NO de Metztlán	5	23	7	8.2	24	1.81	0.4
Río Verde, Pirihuan, a 13.6 Km al N de Lagunillas 1	6	24.8	8.4	8.03	23.3	20.01	28.18
Carpintero, a 20 Km al NE de Tamasopo 1	7	22.5	6.5	7.7	7	0.14	131.82
Río Estorax, 2 Km al Sur de Higueras 1	8	24.5	8.2	7.7	0	0.92	2.1
Río Santa María, a 2 Km al SO de Ayutla 1	9	23.5	9.75	8.1	42	1.9	125.84
Balneario Las Cascadas en Tamasopo 1	10	23	8.6	8.1	2	3.69	158.49
Canoas, a 10 Km al O de Tamasopo 1	11	22.2	8	7.9	58	9.55	37.58
Rascón, a 10 Km al NE de Tamasopo 1	12	21.2	8	7.9	0.5	0.14	131.82
Río El Carrizal, río Concá en Concá 1	13	27	8.15	8.2	53.3	0.11	125.89
Río Verde, El Rodeo a 10 Km al N de Pedro Montoya 2	14	27.1	13.7	8	49.5	0.02	1.1
Afluente del río Jalpan, en Ahuacatlán 1	15	16.2	8.3	7.9	7.6	0.27	0.66
Río Jalpan a 1.25 Km al SE de El Lindero 1	16	21	6.1	7.8	10	0.38	138.03
Río Manzanares, 10 Km al SSO de Rancho Viejo	17	30.8	6.7	8.4	4.2	0.63	0
Río Valles, a 4.5 Km al SE de Cd. Valles 1	18	20.5	0.5	7.9	9	4.7	1.3
Río Ayutla, a 2 Km al SO de Ayutla 1	19	21	8.93	8.1	47.3	0.803	138
Río Concá a 3 Km al SO de Ayutla 1	20	24.8	8.8	8.4	1	0.81	1.2
Río Amajac, a 4.5 Km al SE de Tamazunchale 1	21	28	7.7	8	142	1.15	1
Río El Salto, 10 Km al NO de Cd. Valles, Cascadas de Micos	22	22.6	8.6	8.3	0	0.06	20
Brazo del río Coy, a 1.8 Km al E de Aquismón 1	23	18.1	6.9	8	0	0.5	13.1
Puente Ejido, río Agua Buena, 1 Km al O de Agua Buena 1	24	24.6	9	8.2	13	0.56	1.2
Río Choy a 16.36 Km al SE de Ciudad Valles	25	21.6	8.6	7.5	0	1.6	1.3
Río El Brinco a 0.5 Km al N de Canoas	26	18.3	10	7.9	0	0.41	1.7
Río Los Llanitos, a 7.2 Km al SO de Damián Carmona 1	27	23.7	7.5	8	4	0.62	1.8
Río Atlapexco debajo del puente a 1 Km al NE de Atlapexco 1	28	25	10.6	8.1	4	6.4	0
Río San Pedro, a 1.12 Km al E de Orizatlán 1	29	33.3	9.8	8.4	0	1.95	0.3
Afluente del río Atlapexco en Tecolotitla a 3.7 KM al SO de Atlapexco	30	27.3	8.8	8	2.6	0.26	0.1
Afluente del río Atlapexco, en el poblado	31	26.2	9.6	7.8	87.3	0.276	1.7

de Papatlatla a 4.14 KM al E de Calnalí 1							
Arroyo en el espacio escultórico de Edward James, en el poblado de Xilitla 1	32	15.4	6.4	8.5	1	1.31	1.8
Arroyo en Tenango, a 3.75 Km al NO de Tianguistengo 1	33	20.6	11.6	8.4	8.5	0.61	0
Arroyo en Vinasco	34	30.1	8.2	7.	0	2.6	0
Río Calnalí en Calnalí	35	19.2	8.7	8.3	0	1.08	0.05
Río Candelaria debajo del puente del mismo nombre, a 6.76 Km al S de Huejutla de Reyes	36	25.7	11	7.8	6	1.23	0
Río Talol, afluente del Río San Pedro, a 1.87 KM al SO de Orizatlán 1	37	27	13.6	8.3	8	0.76	0.2
Vado, 2 Km al SO de Coacuilco 1	38	26.7	8.3	8	0	2.75	0
Afluente del río Calnalí, debajo del puente, a 0.88 Km al SO de Calnalí 1	39	20.5	9	8.3	0	1.08	0.05
Río Huichiuayan, a 10 Km al NE de Xilitla 1	40	18.2	8.2	7.8	2	0.4	1.5
Arroyo en Ahuatempa, 2 Km al SE de Orizatlán	41	29.7	6.2	7.7	7	0.62	0
9 Arroyo en Tanchanchin SLP	42	26.1	6.2	6.2	3	0.63	1.2
7 Arroyo puente a sado Tamuin rumbo a ciudad Valles SLP	43	27.2	4.4	6.3	1	0.6	1.8
4 Río al tro lado del Higo, ejido Tantojon SLP	44	29.5	5.8	7.1	1	2.04	3.4
2 Río Tamozaos cerca de Guayalito (paso de piedra)	45	30	5.6	6.52	4	0.33	1.04
1 Arroyo al O de San Sebastián, 19 km al sur de Tantoyuca, Ver	46	20.6	3.3	6.6	6	1.61	1.1