

UNIVERSIDAD DE MURCIA
Facultad de Biología
Departamento de Zoología y Antropología Física

**Biología de *Gambusia holbrooki* Girard en sistemas
salinos epicontinentales (SE Península Ibérica):
aspectos básicos y aplicados a su gestión**

Memoria presentada para optar al grado de Doctor en Biología por la licenciada

ANA RUIZ NAVARRO

Directores:
Dr. Francisco José Oliva Paterna
Dra. Mar Torralva Forero

Índice

Agradecimientos	iii
Preliminares y estructura de la memoria de tesis doctoral	v
Capítulo 1	1
Introducción general y objetivos	
<i>Gambusia holbrooki</i> Girard: un paradigma entre las especies invasoras de la Península Ibérica	4
Objetivos generales	7
Bibliografía	8
Capítulo 2	13
Aproximación bibliográfica a la especie objeto de estudio: <i>Gambusia holbrooki</i> Girard, 1859	
Sistemática del grupo	13
Descripción anatómica y morfológica	15
Biología poblacional	16
Usos y preferencias de hábitat	21
Ecología trófica	23
Distribución geográfica	23
Estatus de la especie	25
Interacciones con otras especies	25
Bibliografía	28
Capítulo 3	35
Biología de <i>Gambusia holbrooki</i> en sistemas lóticos de carácter salino: dinámica poblacional y estrategia de crecimiento	
Introducción y objetivos	35
Material y métodos	38
Resultados	47
Discusión	60
Conclusiones	66
Bibliografía	67

Capítulo 4	71
<i>Gambusia holbrooki</i> en un sistema hipersalino sometido a estrés ambiental por dilución: efectos sobre su biología	
Introducción y objetivos	71
Material y métodos	74
Resultados	83
Discusión	94
Conclusiones	100
Bibliografía	101
Capítulo 5	107
Interacción trófica entre <i>Gambusia holbrooki</i> y <i>Aphanius iberus</i> en un humedal con salinas costeras	
Introducción y objetivos	107
Material y métodos	110
Resultados	119
Discusión	131
Conclusiones	136
Bibliografía	137
Capítulo 6	143
Control de <i>Gambusia holbrooki</i> en un arroyo salino: experiencia a escala de tramo fluvial y efectos sobre su biología	
Introducción y objetivos	143
Material y métodos	146
Resultados	158
Discusión	170
Conclusiones	178
Bibliografía	179
Capítulo 7	185
Conclusiones generales	
Abstract	189
General conclusions	197

Agradecimientos

Muchas personas han hecho posible y han participado de la elaboración de esta tesis, tanto de lo que se ha plasmado en esta memoria como de lo que no aparece en ella. Por eso, quiero reconocer la colaboración de todos aquéllos que han intervenido en dicha elaboración, junto con otras personas que, conscientemente o no, han formado parte en sentido más amplio de mi proceso de formación predoctoral.

En primer lugar, quiero agradecer a mis directores, la Dra. Mar Torralva Forero y el Dr. Francisco José Oliva Paterna, su opción por la formación de un equipo de trabajo, capaz de acoger investigadores en formación y, en especial, su apuesta inicial por mí.

Junto a ellos, a todos los miembros del equipo que han ido formando parte de la Línea de Investigación *Biología y Conservación de Vertebrados Acuáticos*, desde mis comienzos en el año 2000 hasta la actualidad. Asunción Andreu, Amparo García, Pedro A. Miñano, Andrés Egea, David Verdiell, José Antonio de Maya, Raquel Moreno, Antonio García, Inmaculada Martínez y Diego Castejón. Algunos de ellos han participado de forma activa en la realización de los estudios de investigación que forman parte de esta tesis doctoral, como miembros del equipo investigador del proyecto LIFE-Nature “Conservación de *stocks* genéticos exclusivos de *Aphanius iberus* en la Región de Murcia” (LIFE04NAT/ES/000035). Otros, siempre dispuestos, han colaborado también tanto en los trabajos de campo y de laboratorio como en el proceso de análisis de los datos y obtención de resultados. Con todos he aprendido mucho.

Debo, y quiero, hacer extensivo este reconocimiento a todo el Departamento de Zoología y Antropología Física, que me ha acogido durante este tiempo de formación investigadora y docente y ha apoyado siempre mi trabajo.

Igualmente, quiero agradecer su colaboración a los miembros del Departamento de Ecología e Hidrología, el Departamento de Biología Celular e Histología, el Departamento de Botánica y el Departamento de Fisiología Animal de esta universidad, que han atendido amablemente todas mis solicitudes y consultas.

Ya fuera de la Universidad de Murcia, me gustaría agradecer la colaboración de otros investigadores y grupos de los que también me he nutrido durante este periodo de formación. En particular, a Javier García Alonso, Xavier D. Quintana, Robert A. Angus, Michael G. Fox, Gordon G. Copp, Robert Britton y sus respectivos equipos investigadores, especialmente a Samiksha Ashok Raut, Yakuta Bhagat, Marina Nyqvist, Josie Pegg, Sui, Michael Godard, y el gran equipo del Institut d'Ecologia Aquàtica de la Universitat de Girona, con los que he tenido la fortuna de poder trabajar. A este último doblemente, por su participación directa en el trabajo de interacción trófica entre *Gambusia holbrooki* y *Aphanius iberus* presentado en esta memoria.

Finalmente, quiero reconocer la colaboración de todas aquellas personas que, a pesar de no formar parte integrante del *mundo científico*, han hecho posible la realización de esta tesis y, en general, mi dedicación a esta tarea que tanto exige. Entre ellas, que no son pocas, quiero destacar a mis padres, primeros motores de mi amor por la naturaleza, y a Jesús, por su gran interés en mi trabajo y su apoyo incondicional.

Preliminares y estructura de la memoria de tesis doctoral

No existen unas reglas de aplicación genéricas para la realización y presentación de una memoria de tesis doctoral. En general, se suele presentar en el mismo estilo que se emplea en un artículo de revisión, aunque normalmente se incorpora una mayor cantidad de datos originales de la investigación. En consecuencia, la estructura más ortodoxa o convencional de una memoria de tesis suele contar con las siguientes partes: Introducción, Material y métodos, Resultados, Discusión y Conclusiones.

La organización de la memoria aquí presentada puede considerarse una modificación de dicha presentación convencional. Cada uno de los capítulos, con excepción de los introductorios y el referente a las Conclusiones generales, conforma una entidad homogénea, pero no independiente en relación a la finalidad de la tesis doctoral. En cualquier caso, se ha perseguido hacer de cada capítulo una unidad que permitiera extraer de ella resultados concretos y que posibilitara una discusión autónoma, si bien, en su conjunto proporcionan información que se complementa para responder en lo posible a los objetivos principales y la finalidad de la tesis. El aspecto negativo es la repetición insalvable de determinados elementos comunes, básicamente referentes a la metodología de estudio y discusión de resultados.

El núcleo fundamental de los trabajos que se incluyen en esta memoria corresponden a estudios realizados en la Línea de Investigación *Biología y Conservación de Vertebrados Acuáticos* que desarrolla el Grupo de Investigación *Zoología Básica y Aplicada a la Gestión y a la Conservación* de la Universidad de Murcia. Muchos de los mismos, han sido realizados a través de Convenios y Proyectos con la Dirección General del Medio Natural de la Comunidad Autónoma de la Región de Murcia. De forma específica, en el contexto del proyecto LIFE-Nature “Conservación de *stocks* genéticos exclusivos de *Aphanius iberus* en la Región de Murcia” (LIFE04NAT/ES/000035). Del mismo modo, la elaboración de esta tesis ha sido desarrollada en el marco de una beca del Programa Nacional de Formación del Profesorado Universitario concedida por el Ministerio de Educación y Ciencia.

Capítulo 1

Introducción general y objetivos

Las invasiones biológicas producidas por las especies exóticas son consideradas, junto con la destrucción directa del hábitat, una de las principales amenazas para la biodiversidad global (McNeely et al. 2001, Primack & Ros 2002, Clavero & García-Berthou 2005, CBD 2006, Leprieur et al. 2008). La proliferación y dispersión de las especies exóticas invasoras pueden afectar a la biodiversidad por medio de fenómenos como la depredación, competencia, hibridación, alteración del hábitat y transmisión de nuevas enfermedades (Gozlan et al. 2010).

Los ecosistemas acuáticos epicontinentales y sus comunidades nativas son especialmente sensibles ante las especies invasoras (Maitland & Crivelli 1996, Sala et al. 2000, García-Berthou 2007, Gherardi 2007), donde éstas producen declive y desaparición de especies nativas y son, por tanto, agentes causantes de la pérdida de biodiversidad (revisado por Ribeiro et al. 2009). En este sentido, las especies de peces invasoras han sido relacionadas, entre otros aspectos, con el deterioro del estado de condición de poblaciones nativas, con disminuciones de su abundancia y rango de distribución, con fenómenos de desplazamiento y desaparición de estas poblaciones, así como con la propia extinción de dichas especies (revisado por Macdonald & Tonkin 2008).

La introducción de especies exóticas ha estado ligada a la actividad humana a lo largo de toda su historia (Capdevila-Argüelles et al. 2006), si bien, en épocas recientes la tasa de introducciones se ha visto acelerada (García-Berthou 2007) y además se estima una tendencia futura a su aumento (Gozlan et al. 2010). Los propósitos que han llevado a la introducción deliberada de peces exóticos en nuevos sistemas han sido muy diversos, destacando entre ellos el cultivo de especies

comerciales, el interés ornamental y la pesca deportiva (Copp et al. 2005, Ribeiro et al. 2009). Sin embargo, también son numerosos los casos en los que las introducciones de especies o su posterior dispersión se producen de forma accidental (Gozlan et al. 2010).

La bibliografía, tanto de carácter científico como divulgativo, referente a los efectos e impactos de las especies invasoras crece de forma exponencial (Copp et al. 2005, García-Berthou 2007, Macdonald & Tonkin 2008, Ribeiro et al. 2009, entre otros). En este contexto, existe cierto acuerdo en considerar invasora una especie exótica cuando ésta se establece en un ecosistema natural o seminatural y supone una amenaza para las especies nativas (p.ej. McNeely et al. 2001, Copp et al. 2005, Capdevila-Argüelles et al. 2006). Afortunadamente, no todas las especies exóticas que llegan a un nuevo ambiente consiguen naturalizarse y llegar a producir una invasión. El éxito de las invasiones depende en gran medida de la capacidad de las especies introducidas de utilizar los recursos y de explotar los nichos ecológicos disponibles en el sistema receptor, si bien, también resulta altamente dependiente de las características del hábitat invadido (Moyle & Light 1996, Macdonald & Tonkin 2008).

Los hábitats alterados por el hombre facilitan el establecimiento de especies exóticas al tiempo que suponen una amenaza para las poblaciones nativas (Moyle & Light 1996, Collares-Pereira et al. 2000, Olden et al. 2006). En las últimas décadas, los sistemas acuáticos epicontinentales han sufrido una intensa degradación relacionada con la actuación sinérgica de factores como la pérdida de la calidad del agua, las modificaciones hidrológicas, la alteración y fragmentación del hábitat acuático, así como la sobreexplotación hídrica e introducción de especies exóticas (Malmqvist & Rundle 2002, Dudgeon et al. 2006). En este sentido, se ha sugerido que la degradación del hábitat directamente relacionada con causas antrópicas ha favorecido el establecimiento y el éxito invasor de un gran número de especies exóticas, y la consecuente pérdida de biodiversidad acuática (Mack et al. 2000, Rahel 2000). Por la misma razón, la recuperación de condiciones más naturales en los hábitats alterados puede facilitar la recolonización de las poblaciones nativas e impedir la proliferación de las especies exóticas (Scopettone et al. 2005).

La vulnerabilidad de los sistemas acuáticos y su fauna autóctona ante las invasiones biológicas se maximiza, si cabe, en áreas geográficas caracterizadas por presentar un clima mediterráneo (Maitland & Crivelli 1996, Moyle & Randall 1998). En el caso de los peces, Europa y la región circunmediterránea, a pesar de la diversidad y exclusividad de muchas de las especies autóctonas que habitan sus sistemas epicontinentales, ejemplifican el notable riesgo de extinción de estos taxones (Maitland & Crivelli 1996, Smith & Darwall 2006, Kottelat & Freyhof 2007). Los efectos dañinos de las invasiones biológicas son particularmente importantes en los sistemas epicontinentales de la Península Ibérica, donde existe una elevada tasa de endemismos con distribuciones restringidas, muchos de los cuales presentan algún nivel de amenaza (Elvira 1998, Doadrio 2002, Ribeiro et al. 2009). Sin embargo,

aproximadamente un tercio de las especies de peces de aguas epicontinentales actualmente presentes en la península son especies exóticas (Elvira & Almodóvar 2001, Doadrio 2002, Ribeiro et al. 2009).

Uno de los aspectos clave en la conservación de la biodiversidad es la gestión de las especies invasoras con el objetivo de reducir los efectos negativos que producen (IUCN 2000, Genovesi & Shine 2003, Genovesi 2005). El método más eficaz en la lucha contra las invasiones biológicas es la *prevención* de nuevas introducciones (Gozlan et al. 2010). Sin embargo, aunque deben reconocerse esfuerzos recientes en esta línea (McNeely et al. 2001), en la actualidad se destinan más recursos económicos a la gestión de poblaciones establecidas de especies invasoras que a la prevención de nuevas invasiones (Finnoff et al. 2007). En términos generales, las opciones de gestión de poblaciones de especies invasoras son dependientes de múltiples factores y existen dos grandes tendencias de actuación sobre dichas poblaciones: *erradicación y control* (Genovesi & Shine 2003, Bertolino & Genovesi 2007, Britton et al. 2010). Cuando la presencia de la especie invasora conlleva un riesgo elevado para poblaciones de especies nativas amenazadas, la erradicación o eliminación completa debe ser la opción de gestión prioritaria (Lorvelec & Pascal 2005). No obstante, ésta es la opción más ambiciosa y a menudo, cuando la población invasora está perfectamente establecida, resulta muy difícil o imposible de conseguir (Roberts & Tilzey 1997, NSW 2003, Britton et al. 2007, Orueta 2007). El control de la población es una opción adecuada de gestión cuando la necesidad es reducir y mantener bajas densidades en la población objetivo limitada en un espacio que permita minimizar su impacto (Britton et al. 2010). De este modo, la elección de las medidas de manejo adecuadas para cada población invasora requiere de la previa identificación del riesgo que ésta supone para el sistema receptor y también de la estimación del coste (ecológico, económico, etc.) de la gestión (Britton et al. 2010, McNeely et al. 2001).

A pesar de la necesidad de gestión de las especies exóticas invasoras, la información disponible y publicada sobre actuaciones concretas de manejo relativas a dicha gestión, o de forma explícita a su control y erradicación, resulta escasa en comparación con la literatura relacionada con la ecología de las invasiones o el reconocimiento de la problemática que conllevan (Leprieur et al. 2009, Britton et al. 2010). Sin embargo, esta escasez de información publicada y disponible puede perjudicar de forma significativa a los gestores y técnicos que precisan de la difusión de los aciertos y errores producidos en actuaciones concretas de control de especies invasoras (Madritch & Lindroth 2009) y, en consecuencia, reducir la eficacia en la gestión futura de estas especies.

***Gambusia holbrooki* Girard: un paradigma entre las especies invasoras de la Península Ibérica**

Gambusia holbrooki Girard, 1859 (gambusia) es una especie perteneciente a la familia Poeciliidae nativa de Norteamérica, si bien ha sido mundialmente introducida en sistemas acuáticos epicontinentales, principalmente como agente biológico de control de poblaciones de mosquitos (Pyke 2005). Debido a su gran capacidad de establecimiento en nuevos sistemas naturales y al extenso repertorio de impactos negativos con los que ha sido relacionada, está actualmente considerada una especie altamente invasora. De hecho, en el contexto del *Global Invasive Species Programme* desarrollado por el *Invasive Species Specialist Group* (www.issg.org), *G. holbrooki* está incluida, junto con *Gambusia affinis* (Baird & Girard, 1853), en el listado de las 100 especies exóticas invasoras con mayor impacto a nivel mundial (Lowe et al. 2000). A su vez, en conjunto son consideradas como el pez dulceacuícola de mayor abundancia y con el rango de distribución más amplio del planeta, entre otros aspectos, debido a su amplia tolerancia a distintas condiciones ambientales y a su alto potencial reproductor (Pyke 2005, 2008). Además de su elevada tolerancia ambiental, especialmente a la temperatura y la concentración de oxígeno disuelto, estas especies poseen una serie de características biológicas que les aportan ventajas competitivas frente a muchos peces nativos. Entre ellas se pueden destacar su especializada reproducción, que es vivípara y presenta partos múltiples durante un largo periodo reproductor, y su gran capacidad alimentaria, caracterizada por la plasticidad de su dieta y su eficiencia alimentaria (Courtenay & Meffe 1989, Fernández-Delgado 1989, Fernández-Delgado & Rossomanno 1997, Rehage et al. 2005, Gido & Franssen 2007). De forma adicional, presentan una alta capacidad de dispersión en ausencia de barreras (Rehage & Sih 2004, Alemadi & Jenkins 2008) y son capaces de adaptarse a muy diversos ambientes mediante variaciones en su estrategia de vida (Haynes & Cashner 1995), lo que aumenta la capacidad invasora de nuevos sistemas.

Los impactos ecológicos que estas dos especies generan sobre la fauna nativa en los lugares donde se establecen han sido ampliamente documentados, y su presencia se ha relacionado con numerosas reducciones y extinciones de especies de peces (revisado por Pyke 2005, Rowe et al. 2007). Destacan por representar una seria amenaza para gran cantidad de peces nativos de todo el mundo, aunque también produce graves impactos sobre anfibios e invertebrados, así como sobre comunidades acuáticas en su conjunto (Pyke 2008). Entre los mecanismos principales por los que producen el declive de poblaciones de fauna nativa pueden destacarse la depredación directa de sus huevos o individuos (Gamradt & Kats 1996, Leyse et al. 2004, Mills et al. 2004), la competencia por el alimento (Arthington & Marshall 1999) y las interferencias sobre el comportamiento de las nativas (Rowe et al. 2007, Keller & Brown 2008). Además, también han contribuido al declive de la fauna nativa por el efecto indirecto de la alteración del ecosistema (Hurlbert et al. 1972, Miei-ro et al. 2001).

En Europa, la única especie con citas reconocidas del género es *G. holbrooki* (Kottelat & Freyhof 2007) y está presente mayoritariamente en la región mediterránea (Specziár 2004). En la Península Ibérica fue introducida por primera vez en 1921, donde ha logrado una completa integración con un amplio rango de distribución, producto de una alta dispersión favorecida por su estrategia de vida altamente tolerante a la variabilidad de los sistemas acuáticos ibéricos (Doadrio 2002, Magalhães et al. 2003, Ribeiro et al. 2008).

En la Península Ibérica, constituye un serio peligro para las especies autóctonas de peces y ha contribuido a la reducción paulatina de su distribución y abundancia (Elvira 1998, GEIB 2006). Este efecto negativo resulta especialmente destacado sobre las tres especies de Ciprinodóntidos nativos: *Aphanius iberus* (Valenciennes, 1846), *Aphanius baeticus* (Doadrio, Carmona & Fernández Delgado, 2002) y *Valencia hispanica* (Valenciennes, 1846) (Doadrio 2002, Rincón et al. 2002, Caiola & de Sostoa 2005, Oliva-Paterna et al. 2006a, 2006b). La competencia trófica y por el espacio entre la especie exótica y las nativas ha sido constatada, e incluso la depredación directa sobre individuos jóvenes ha sido observada en estudios de laboratorio (Rincón et al. 2002, Caiola & de Sostoa 2005). En su conjunto, el nivel de impacto es tan elevado que *G. holbrooki* es considerada como una especie cuya erradicación es urgente en España (Capdevila-Argüelles et al. 2006).

Particularizando sobre los sistemas acuáticos objeto de la presente tesis doctoral, recientemente se empieza a constatar que *G. holbrooki* representa también una amenaza particular para los sistemas salinos peninsulares, principalmente en sistemas áridos cuya importancia a nivel europeo ha sido destacada (Millán et al. 2011). Aunque ha sido sugerido que la salinidad del agua limita la capacidad de invasión y el impacto de *G. holbrooki* y que, en consecuencia, dichos sistemas salinos pueden estar actuando de refugio para especies nativas tolerantes (Nordlie & Mirandi 1996, Alcaraz & García-Berthou 2007, Alcaraz et al. 2008), existen poblaciones de la especie viables en dichos sistemas (Oliva-Paterna & Torralva 2008). Sin embargo, la información sobre la biología poblacional de la especie en ellos o sobre la influencia de la salinidad del sistema en el éxito invasor de la especie, resulta muy escasa. En conjunto, las poblaciones de la especie localizadas en sistemas salinos apenas han sido estudiadas.

La elaboración de planes de gestión eficientes debe estar basada en el conocimiento científico de las comunidades y del conjunto de los ecosistemas implicados (McNeely et al. 2001, Dudgeon et al. 2006). El conocimiento de los caracteres biológicos, la tolerancia ambiental y el impacto de las especies invasoras en hábitats donde ya se han establecido puede ayudar a una mejor predicción del éxito invasor y de los impactos en nuevos sistemas (Moyle & Marchetti 2006, Macdonald & Tonkin 2008, Cucherousset et al. 2009, Ribeiro & Collares-Pereira 2010). Del mismo modo, los planes de gestión serán más eficientes en la medida en que su diseño se vea enriquecido por los resultados de experiencias previas. Sin embargo, a pesar de los efectos que *G. holbrooki* provoca, tanto a nivel global como peninsular, su gestión y

control no escapa a la escasez de información antes aludida (Macdonald & Tonkin 2008). Así por ejemplo, aunque han sido descritos diversos métodos de control de poblaciones invasoras de *G. holbrooki*, Wilson (2006) resalta la escasez de datos disponibles para los gestores en lo relativo a la selección y eficacia en experiencias de campo con dichos métodos.

Objetivos generales

En el contexto aludido, los objetivos principales de la presente tesis doctoral fueron encuadrados en una serie de estudios cuya finalidad ha sido aportar información básica sobre la estructura y parámetros de la biología de poblaciones de *G. holbrooki* en sistemas salinos del sureste peninsular. Esta información puede resultar fundamental en el establecimiento de criterios científicos para su manejo y control bajo los axiomas que la *Biología de la Conservación* establece en la gestión de especies exóticas invasoras (Meffe & Carroll 1997, Primack & Ros 2002, entre otros). Para tal fin, se plantearon tres objetivos generales.

1. Ampliar el conocimiento sobre la biología y ecología de *G. holbrooki* en sistemas lóticos de carácter salino.

Bajo la suposición del estrés ambiental que supone la salinidad, los objetivos específicos fueron:

- A. El establecimiento de la dinámica poblacional y el análisis de la estrategia de vida de la especie en dos arroyos semiáridos de carácter salino del sureste de la Península Ibérica.
- B. El estudio comparado de los parámetros descriptores de la biología de la especie en dichos sistemas que, básicamente, presentan diferencias significativas en su salinidad.
- C. El análisis específico de la dinámica poblacional, estrategia de vida y uso de microhábitat de la especie en un sistema hipersalino sometido a estrés por dilución.

2. Estudiar la interacción trófica entre *G. holbrooki* y la especie nativa *A. iberus* en un sistema salino.

Bajo la suposición del efecto derivado de un gradiente longitudinal de salinidad junto con cambios derivados en las abundancias relativas de ambas especies, los objetivos específicos fueron:

- A. El estudio de la dieta de ambas especies y principalmente su interacción trófica en un sistema salino.
- B. El análisis de la variación espacial en la dieta y en parámetros descriptores de la interacción trófica a lo largo del gradiente longitudinal del sistema.

3. Realizar y analizar una experiencia de control sostenido sobre una población de *G. holbrooki* aislada en la cabecera de un arroyo salino.

Bajo la suposición de un efecto provocado por el estrés poblacional que debe suponer la extracción sostenida de individuos, los objetivos específicos fueron:

- A. El análisis del efecto de la experiencia de control sobre la dinámica de abundancia poblacional de la especie.
- B. El estudio comparado de los parámetros descriptores de la estrategia de vida de la especie entre los ciclos anuales incluidos en la experiencia de control.

Bibliografía

- Alcaraz C, García-Berthou E. 2007. Food of an endangered cyprinodont (*Aphanius iberus*): ontogenetic diet shift and prey electivity. *Environmental Biology of Fishes* 78: 193-207
- Alcaraz C, Pou-Rovira Q, García-Berthou E. 2008. Use of a flooded salt marsh habitat by an endangered cyprinodontid fish (*Aphanius iberus*). *Hydrobiologia* 600: 177-185
- Alemadi SD, Jenkins DG. 2008. Behavioral constraints for the spread of the eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki* (Poeciliidae). *Biological Invasions* 10: 59-66
- Arthington AH, Marshall CJ. 1999. Diet of the exotic mosquitofish, *Gambusia holbrooki*, in an Australian lake and potential for competition with indigenous fish species. *Asian Fisheries Science* 12: 1-16
- Bertolino S, Genovesi P. 2007. Semiaquatic mammals introduced into Italy: case studies in biological invasion. In: Gherardi F (ed) *Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution and threats*. Springer, Dordrecht. Pp. 175-191
- Britton JR, Boar RR, Grey J, Foster J, Lugonzo J, Harper DM. 2007. From introduction to fishery dominance: the initial impacts of the invasive carp *Cyprinus carpio* in Lake Naivasha, Kenya, 1999 to 2006. *Journal of Fish Biology* 71: 239-257
- Britton JR, Davies GD, Brazier M. 2010. Towards the successful control of the invasive *Pseudorasbora parva* in the UK. *Biological Invasions* 12: 125-131
- Caiola N, de Sostoa A. 2005. Possible reasons for the decline of two native toothcarps in the Iberian Peninsula: evidence of competition with the introduced Eastern mosquitofish. *Journal of Applied Ichthyology* 21: 358-363
- Capdevila-Argüelles L, Iglesias-García A, Orueta JF, Zilletti B. 2006. *Especies exóticas invasoras: Diagnóstico y bases para la prevención y el manejo*. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid
- CBD (Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Netherlands Commission for Environmental Assessment). 2006. *Biodiversity in Impact Assessment, Background Document to CBD Decision VIII/28: Voluntary Guidelines on Biodiversity-Inclusive Impact Assessment*, Montreal
- Clavero M, García-Berthou E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 110
- Collares-Pereira MJ, Cowx IG, Ribeiro F, Rodrigues JA, Rogado L. 2000. Threats imposed by water resource development schemes on the conservation of endangered fish species in the Guadiana River Basin in Portugal. *Fisheries Management and Ecology* 7: 167-178
- Copp GH, Bianco PG, Bogutskaya NG, Eros T, Falka I, Ferreira MT, Fox MG, Freyhof J, Gozlan RE, Grabowska J, Kovac V, Moreno-Amich R, Naseka AM, Penaz M, Povz M, Przybylski M, Robillard M, Russell IC, Stakenas S, Sumer S, Vila-Gispert A, Wiesner C. 2005. To be, or not to be, a non-native freshwater fish? *Journal of Applied Ichthyology* 21: 242-262
- Courtenay WR, Meffe Jr. GK. 1989. Small fishes in strange places: a review of introduced poeciliids. En: Meffe GK, Snelson FF (eds) *Ecology & Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, New Jersey. Pp. 319-331
- Cucherousset J, Copp GH, Fox MG, Sterud E, van Kleef HH, Verreycken H, Záhorská E. 2009. Life-history traits and potential invasiveness of introduced pumpkinseed *Lepomis gibbosus* populations in northwestern Europe. *Biological Invasions* 11: 2171-2180
- Doadrio I (ed). 2002. *Atlas y libro rojo de los peces continentales de España*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata ZI, Knowler DJ, Lévêque C, Naiman RJ, Prieur-Richard AH, Soto D, Stiassny MLJ, Sullivan CA. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163-182

- Elvira B. 1998. Impact of introduced fish on the native freshwater fish fauna of Spain. En: Cowx IG (ed) Stocking and introduction of fish. Fishing News Books, Oxford. Pp. 186-190
- Elvira B, Almodóvar A. 2001. Freshwater fish introductions in Spain: facts and figures at the beginning of the 21st century. *Journal of Fish Biology* 59: 323-331
- Fernández-Delgado C. 1989. Life-history patterns of the mosquito-fish, *Gambusia affinis*, in the estuary of the Guadalquivir river of south-west Spain. *Freshwater Biology* 22: 395-404
- Fernández-Delgado C, Rossomanno S. 1997. Reproductive biology of the mosquitofish in a permanent natural lagoon in south-west Spain: two tactics for one species. *Journal of Fish Biology* 51: 80-92
- Finnoff D, Shogren JF, Leung B, Lodge D. 2007. Take a risk: Preferring prevention over control of biological invaders. *Ecological Economics* 62: 216-222
- Gamradt SC, Kats LB. 1996. Effect of introduced crayfish and mosquitofish on California newts. *Conservation Biology* 10: 1155-1162
- García-Berthou E. 2007. The characteristics of invasive fishes: what has been learned so far? *Journal of Fish Biology* 71 (Supplement D): 33-55
- GEIB. 2006. TOP 20: Las 20 especies exóticas invasoras más dañinas presentes en España. GEIB, Serie Técnica N.2
- Genovesi P. 2005. Eradications of invasive alien species in Europe: a review. *Biological Invasions* 7: 127-133
- Genovesi P, Shine C. 2003. European strategy on invasive alien species. Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (Bern Convention), Council of Europe, Strasbourg
- Gherardi F (ed). 2007. Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution and threats. Springer, Dordrecht
- Gido KB, Franssen NR. 2007. Invasion of stream fishes into low trophic positions. *Ecology of Freshwater Fish* 16: 457-464
- Gozlan RE, Britton JR, Cowx I, Copp GH. 2010. Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology* 76: 751-786
- Haynes JL, Cashner RC. 1995. Life history and population dynamics of the western mosquitofish: a comparison of natural and introduced populations. *Journal of Fish Biology* 46: 1026-1041
- Hurlbert SH, Zedler J, Fairbanks D. 1972. Ecosystem alteration by mosquitofish (*Gambusia affinis*) predation. *Science* 175: 639-641
- IUCN. 2000. IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. Approved by the 51st Meeting of the IUCN Council, Gland, Switzerland, February 2000. [<http://www.iucn.org/themes/ssc/publications/policy/invasivesEng.htm>]
- Keller K, Brown C. 2008. Behavioural interactions between the introduced plague minnow *Gambusia holbrooki* and the vulnerable native Australian ornate rainbowfish *Rhadinocentrus ornatus*, under experimental conditions. *Journal of Fish Biology* 73: 1714-1729
- Kottelat M, Freyhof J. 2007. Handbook of European Freshwater Fishes. Kottelat, Cornol and Freyhof, Berlin
- Leprieur F, Beauchard O, Hugueny B, Grenouillet G, Brosse S. 2008. Null model of biotic homogenization: a test with the European freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions* 14: 291-300
- Leprieur F, Brosse S, García-Berthou E, Oberdorff T, Olden JD, Townsend CR. 2009. Scientific uncertainty and the assessment of risks posed by non-native freshwater fishes. *Fish and Fisheries* 10: 88-97

- Leyse KE, Lawler SP, Strange T. 2004. Effects of an alien fish, *Gambusia affinis*, on an endemic California fairy shrimp, *Lindleriella occidentalis*: implications for conservation of diversity in fishless waters. *Biological Conservation* 118: 57-65
- Lorvelec O, Pascal M. 2005. French attempts to eradicate non-indigenous mammals and their consequences for native biota. En: Capdevila-Argüelles L, Zillett B (eds) *Issues in Bioinvasion Science EEI 2003: a Contribution to the Knowledge on Invasive Alien Species*. Springer, Netherlands. Pp. 135-140
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. A selection from the Global Invasive Species Database. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN). Suiza
- Macdonald J, Tonkin Z. 2008. A review of the impact of eastern gambusia on native fishes of the Murray-Darling Basin. Arthur Rylah Institute for Environmental Research, Department of Sustainability and Environment, Heidelberg, Victoria
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10: 689-710
- Madritch MD, Lindroth RL. 2009. Removal of invasive shrubs reduces exotic earthworm populations. *Biological Invasions* 11: 663-671
- Magalhães MF, Schlosser IJ, Collares-Pereira MJ. 2003. The role of life history in the relationship between population dynamics and environmental variability in two Mediterranean stream fishes. *Journal of Fish Biology* 63: 300-317
- Maitland PS, Crivelli AJ (eds). 1996. Conservation of freshwater fish. Conservation of Mediterranean wetlands n.7, Station Biologique de la Tour du Valat, Arles
- Malmqvist B, Rundle R. 2002. Threats to the running water ecosystems of the world. *Environmental Conservation* 29: 134-153
- McNeely JA, Mooney HA, Neville LE, Schei P, Waage JK (eds). 2001. A global strategy on invasive alien species. IUCN Gland, Switzerland, and Cambridge, UK
- Meffe GK, Carroll CR. 1997. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Sunderland
- Mieiro CL, Cabral JA, Marques JC. 2001. Predation pressure of introduced mosquitofish (*Gambusia holbrooki* Girard), on the native zooplankton community. A case-study from representative habitats in the lower Mondego river Valley (Portugal). *Limnetica* 20: 279-292
- Millán A, Velasco J, Gutiérrez-Cánovas C, Arribas P, Picazo F, Sánchez-Fernández D, Abellán P. 2011. In press. Mediterranean saline streams in southeast Spain: What do we know? *Journal of Arid Environments*, doi:10.1016/j.jaridenv.2010.12.010
- Mills MD, Rader RB, Belk MC. 2004. Complex interactions between native and invasive fish: the simultaneous effects of multiple negative interactions. *Oecologia* 141: 713-721
- Moyle PB, Light T. 1996. Fish Invasions in California: Do Abiotic Factors Determine Success? *Ecology* 77: 1666-1670
- Moyle PB, Randall PJ. 1998. Evaluating the biotic integrity of watershed in the Sierra Nevada, California. *Conservation Biology* 12: 1318-1326
- Moyle PB, Marchetti MP. 2006. Predicting invasion success: Freshwater fishes in California as a model. *Bioscience* 56: 515-524
- Nordlie FG, Mirandi A. 1996. Salinity relationships in a freshwater population of eastern mosquitofish. *Journal of Fish Biology* 49: 1226-1232
- NSW, National Parks and Wildlife Service. 2003. Predation by *Gambusia holbrooki*- The Plague Minnow. NPWS. Hurstville. Australia
- Olden JD, Poff NLR, Bestgen KR. 2006. Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River Basin. *Ecological Monographs* 76: 25-40

- Oliva-Paterna FJ, Torralva M, Fernández-Delgado C. 2006a. Threatened fishes of the world: *Aphanius iberus* (Cuvier & Valenciennes, 1846) (Cyprinodontidae). *Environmental Biology of Fishes* 75: 307-309
- Oliva-Paterna FJ, Doadrio I, Fernández-Delgado C. 2006b. Threatened fishes of the world: *Aphanius baeticus* (Doadrio, Carmona & Fernández Delgado, 2002) (Cyprinodontidae). *Environmental Biology of Fishes* 75: 415-417
- Oliva-Paterna FJ, Torralva M. 2008. El fartet en la Región de Murcia: biología y conservación. Dirección General del Medio Natural, Consejería de Desarrollo Sostenible y Ordenación del Territorio, Murcia
- Orueta JF. 2007. Vertebrados invasores: problemática ambiental y gestión de sus poblaciones. Organismo autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid
- Primack RB, Ros J. 2002. Introducción a la biología de la Conservación. Editorial Ariel, Barcelona
- Pyke G. 2005. A review of the biology of *Gambusia affinis* and *G. holbrooki*. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 15: 339-365
- Pyke G. 2008. Plague minnow or mosquito fish? A review of the biology and impacts of introduced *Gambusia* species. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 39: 171-191
- Rahel FJ. 2000. Homogenization of fish faunas across the United States. *Science* 288: 854-856
- Rehage JS, Sih A. 2004. Dispersal behavior, boldness, and the link to invasiveness: a comparison of four *Gambusia* species. *Biological Invasions* 6: 379-391
- Rehage JS, Barnett BK, Sih A. 2005. Behavioral responses to a novel predator and competitor of invasive mosquitofish and their non-invasive relatives (*Gambusia* sp.). *Behaviour Ecology and Sociobiology* 57: 256-266
- Ribeiro F, Elvira B, Collares-Pereira MJ, Moyle PB. 2008. Life-history traits of non-native fishes in Iberian watersheds across several invasion stages: a first approach. *Biological Invasions* 10: 89-102
- Ribeiro F, Collares-Pereira MJ, Moyle PB. 2009. Non-native fish in the fresh waters of Portugal, Azores and Madeira Islands: a growing threat to aquatic biodiversity. *Fisheries Management and Ecology* 16: 255-264
- Ribeiro F, Collares-Pereira MJ. 2010. Life-history variability of non-native centrarchids in regulated river systems of the lower River Guadiana drainage (south-west Iberian Peninsula). *Journal of Fish Biology* 76: 522-537
- Rincón PA, Correas AM, Morcillo F, Risueño P, Lobón-Cerviá J. 2002. Interaction between the introduced eastern mosquitofish and two autochthonous Spanish toothcarps. *Journal of Fish Biology* 34: 687-705
- Roberts J, Tilzey R. 1997. Controlling Carps: exploring the options for Australia. SCIRO Land and Water, Canberra
- Rowe DK, Smith JP, Baker C. 2007. Agonistic interactions between *Gambusia affinis* and *Galaxias maculatus*: implications for whitebait fisheries in New Zealand rivers. *Journal of Applied Ichthyology* 23: 668-674
- Sala OE, Chapin III FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NLR, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774
- Scopettone GG, Rissler PH, Gourley C, Martinez C. 2005. Habitat restoration as a means of controlling non-native fish in a Mojave desert oasis. *Restoration Ecology* 13: 247-256
- Smith KG, Darwall WRT. 2006. The status and distribution of freshwater fish endemic to the Mediterranean basin. IUCN – The World Conservation Union, Gland

Specziár A. 2004. Life history pattern and feeding ecology of the introduced eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki*, in a thermal spa under temperate climate, of Lake Hévíz, Hungary. *Hydrobiologia* 522: 249-260

Wilson G. 2006. Impact of invasive exotic fishes on wetland ecosystems in the Murray-Darling Basin. En: Phillip B (ed) Native fish and wetlands in the Murray-Darling Basin: Action Plan, knowledge gaps and supporting papers. Murray-Darling Basin Commission, Canberra

Capítulo 2

Aproximación bibliográfica a la especie objeto de estudio: *Gambusia holbrooki* Girard, 1859

Sistemática del grupo

Orden Cyprinodontiformes
Familia Poeciliidae Garman, 1895
Subfamilia Poeciliinae Bonaparte, 1831
Género *Gambusia* Poey, 1854
Especie *Gambusia holbrooki* Girard, 1859

La familia Poeciliidae se distribuye de forma nativa en aguas dulces, salobres y salinas de bajas altitudes de América (desde el este de Estados Unidos hasta el noreste de Argentina) y África (continental y Madagascar). Dentro de ella, la subfamilia Poeciliinae está formada por peces vivíparos (*livebearers*) que presentan fecundación interna. El viviparismo es el “proceso por el cual los huevos son fecundados internamente y retenidos dentro del sistema reproductor de la madre durante un periodo de tiempo significativo, en el cual se desarrollan hasta un estado avanzado antes de ser liberados” (Wourms 1981). En concreto, la evolución del viviparismo dentro del orden Cyprinodontiformes ha sido estudiada en profundidad por Meyer & Lydeard 1993. Para que la fecundación interna sea posible, en los machos, la aleta anal, las estructuras sustentantes internas de la aleta anal y algunos elementos del esqueleto axial se ven considerablemente modificados durante la maduración sexual. Como consecuencia, se forma el llamado *sistema gonopodial*, en el que participan elementos esqueléticos, musculares y de tejido conectivo para transferir el espermatozoides hasta el interior del sistema reproductor femenino a través de su gonoporo (Rosen & Gordon 1953). El elemento externo del sistema gonopodial, formado a partir de la aleta anal, es el *gonopodio*.

El género *Gambusia* fue adecuadamente identificado por Regan (1913) sobre la base de caracteres morfológicos del gonopodio. Rosen & Bailey (1963) realizaron un profundo análisis de la sistemática dentro de la familia Poeciliidae, en el que se describen con detalle los caracteres diferenciadores del género. Además de la estructura del gonopodio, estos caracteres diferenciadores hacen referencia a la estructura del suspensorio del gonopodio y la forma de la aleta pectoral en el caso de los machos, y también en las hembras a la forma y disposición de los huesos del cráneo y la forma de los dientes mandibulares y las costillas. Estos autores describieron 34 especies del género *Gambusia*, número que ha sido modificado con frecuencia debido a reestructuraciones del grupo. Desde 1988, tras muchos años de reestructuración, la especie *G. holbrooki* Girard, 1859 ha sido considerada independiente de *G. affinis* (Baird & Girard, 1853) (Wooten et al. 1988, Scribner & Avise 1993). Los caracteres morfológicos que distinguen ambas especies son la morfología del gonopodio (Fig. 2.1) (Rosen & Bailey 1963, Rauchenberger 1989) y el número de radios de las aletas dorsal y anal: *G. affinis* presenta 7 radios dorsales y 10 anales, mientras que *G. holbrooki* presenta 8 dorsales y 11 anales, si se contabiliza independientemente cada radio sustentado por un pterigióforo (Walters & Freeman 2000). Genéticamente, ambas especies tienen 24 pares de cromosomas, pero poseen diferente constitución genética, morfología cromosómica y mecanismo de diferenciación sexual (Pyke 2005). Aunque pueden hibridar, la descendencia híbrida presenta deformidades y sufre una muerte prematura (Wooten et al. 1988, Angus & Howell 1996). Sin embargo, ambas especies están muy estrechamente relacionadas y son muy similares en morfología y biología (Pyke 2005).

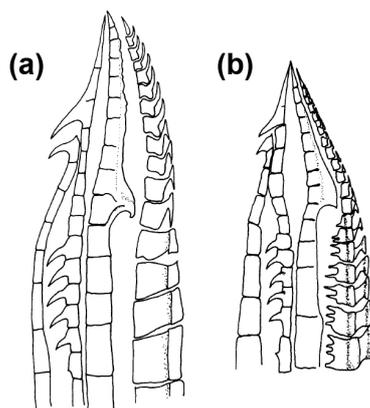


Figura 2.1. Estructura de los gonopodios de *G. affinis* (a) y *G. holbrooki* (b). Fuente: Rauchenberger 1989.

Descripción anatómica y morfológica

G. holbrooki presenta pequeño tamaño, alcanzando raramente más de 40 mm en el caso de los machos y 60 mm en el caso de las hembras (Da Franca & Da Franca 1953, Fernández-Delgado 1989, Fernández-Delgado & Rossomanno 1997, Vargas & de Sostoa 1996, Pérez-Bote & López 2005). Su cabeza es ancha y aplanada dorsalmente, con una boca súpera, ligeramente oblicua y protráctil, dotada de dientes agudos (Fig. 2.2). El cuerpo es fusiforme y se encuentra recubierto por escamas cicloideas grandes (26-30 en la línea lateral). Posee una única aleta dorsal, ligeramente retrasada respecto a la aleta anal. La aleta caudal es unilobulada, con el margen convexo y redondeado; el pedúnculo caudal es delgado. No aparecen canales cefálicos (Rosen & Mendelson 1960) por lo que la especie debe presentar relativa poca capacidad de detección de vibraciones en el agua (Helfman et al. 1997).

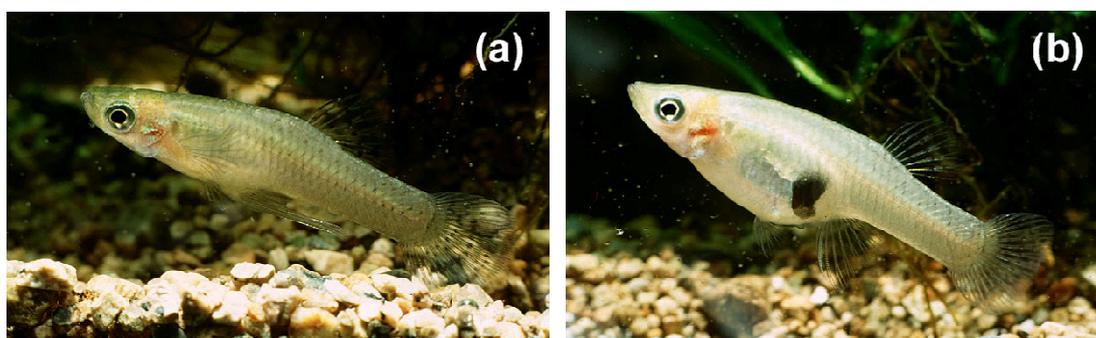


Figura 2.2. *G. holbrooki* macho (a) y hembra (b). Fotografía: C Appleby – Fishbase (Froese & Pauly 2009).

La coloración básica de los individuos de *G. holbrooki* es debida a micromelanóforos presentes en la dermis y melanóforos presentes en la epidermis que cubre las escamas (Regan 1961). El dorso y los flancos son de color variado, entre verdoso y parduzco o grisáceo, con escamas bordeadas de oscuro. La parte inferior del opérculo y la parte del cuerpo situada entre el opérculo y la base de la aleta pectoral muestran tonos rosados. El vientre es blanquecino y las aletas son blanquecinas o blanco-amarillentas, con puntos negros en forma de bandas transversales en la dorsal y la caudal. Bajo el ojo aparecen una serie de puntos oscuros alineados llamados en conjunto *línea suborbital*. Las hembras maduras sexualmente exhiben una vistosa mancha negra ventrolateral y una pequeña mancha periproctal, ambas debidas a la melanina presente en el peritoneo que se hace patente externamente (Peden 1973).

Existen ejemplares melánicos, que presentan una coloración oscura o el cuerpo recubierto de manchas negras, aunque son poco frecuentes (Regan 1961, Snelson et al. 1986). Este rasgo es debido a la presencia de macromelanóforos en la dermis

(Regan 1961) y su aparición y su intensidad están influidas por parámetros del ambiente, como la temperatura (Horth 2003) o el color del entorno (Sumner 1934). El melanismo ha sido relacionado con una mayor agresividad frente a las hembras y una ventaja adaptativa en ciertas condiciones (Horth 2003).

Esta especie presenta un acusado dimorfismo sexual que se manifiesta principalmente en el tamaño corporal y la morfología de la aleta anal. Como ya se ha comentado, los machos presentan tamaños menores que las hembras, debido a que éstos ralentizan mucho e incluso cesan su crecimiento cuando alcanzan la madurez sexual, mientras que las hembras presentan un crecimiento indeterminado (Krumholz 1948). Por su parte, la aleta anal de los machos se modifica para formar un órgano copulador o gonopodio mediante elongación y transformación de los radios 3, 4 y 5 (Fig. 2.3) y el desarrollo de ganchos en su extremo que facilitan la fijación a la hembra durante la cópula (Fig. 2.1). En el sistema gonopodial aparecen también una serie de músculos, cuya contracción permite la rotación de los radios gonopodiales independientemente de los radios posteriores para permitir la cópula (Rosen & Gordon 1953).

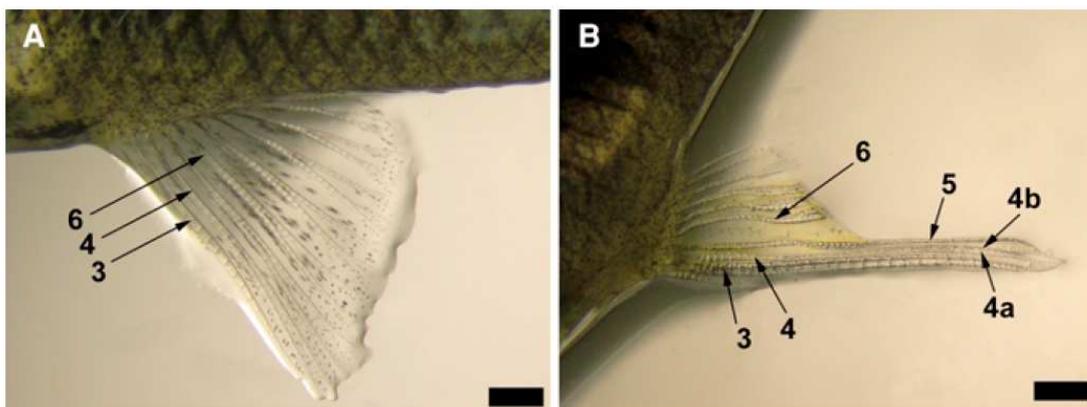


Figura 2.3. Estructura de las aletas anales de hembra (A) y macho (gonopodio) (B) de *G. holbrooki*. Los números indican los radios de la aleta. La barra representa 1 mm. Modificado de Leusch et al. 2006.

Biología poblacional

En los hábitats que ocupa, *G. holbrooki* suele ser la especie mayoritaria constituyendo hasta un 80% de los peces capturados en determinadas localidades (Pyke 2008). Sus densidades varían estacionalmente, encontrándose el mayor número de individuos durante el otoño, al final de la época reproductora, y el mínimo en primavera (Pyke 2008). La densidad poblacional también varía en función de la

latitud en la Península Ibérica, observándose mayores valores en poblaciones meridionales (Benejam et al. 2009).

El *sex ratio* de las poblaciones del género *Gambusia* es 1:1 en el nacimiento (Specziár 2004), aunque éste puede aparecer distinto en las poblaciones naturales debido a mortalidad selectiva (p. ej. por depredación o tolerancia ambiental) o diferente uso del hábitat entre machos y hembras (Britton & Moser 1982, Fernández-Delgado & Rossomanno 1997, Specziár 2004). Las hembras suelen predominar en las poblaciones porque los machos presentan una menor esperanza de vida (Fernández-Delgado 1989, Pérez-Bote & López 2005), llegando a ser la proporción de hasta 1:5 en Aguas de Moura (Da Franca & Da Franca 1953) o 1:4 en el Delta del Ebro (Vargas & de Sostoa 1996). No obstante, algunas poblaciones muestran una proporción de sexos mayoritaria para los machos, como ocurre en la población de la Laguna de Zóñar (Fernández-Delgado & Rossomanno 1997).

En los estudios recientes que existen sobre la especie en la Península Ibérica no se ha datado en más de 3+ la edad de las hembras, ni más de 2+ la de los machos (p.ej. Fernández-Delgado 1989, Vargas & de Sostoa 1996, Cabral & Marques 1999, Pérez-Bote & López 2005, Carmona-Catot et al. 2011), aunque existen trabajos fuera del ámbito peninsular en los que se han encontrado machos 3+ (Scalici et al. 2007). En términos teóricos, estos mismos autores han estimado mediante modelos matemáticos la edad máxima que puede alcanzar *G. holbrooki*, estableciendo que los individuos de esta especie no pueden superar los cinco años de vida (4+), edad que nunca se ha constatado mediante la observación directa en los anillos de las escamas. En las poblaciones de *G. holbrooki* estudiadas en la península se han encontrado estructuras de edad similares: 0+, 1+ y 2+ en hembras y 0+ y 1+ en machos, en las que la clase 0+ constituye más del 60% de la población. No obstante, la clase de edad 3+ ha sido constatada para hembras en las poblaciones de Aguas de Moura (Portugal) y Delta del Ebro, con una notable escasez de individuos (Da Franca & Da Franca 1953, Vargas & de Sostoa 1996). Las dos cohortes principales son las cohortes 0+ y 1+, produciéndose una sustitución generacional a mitad del periodo reproductor. El esfuerzo realizado en la reproducción lleva a la desaparición de la mayoría de los individuos 1+ (Fernández-Delgado & Rossomanno 1997), de manera que al final de la época reproductora la población está compuesta principalmente por los individuos 0+ nacidos en la misma.

Existe una correlación negativa entre la talla de los individuos y la tasa de crecimiento en las hembras de la especie (Vargas & de Sostoa 1996), lo que indica que la tasa de crecimiento es máxima durante los primeros meses de vida. En función de la época del año, las máximas tasas de crecimiento se dan a finales de primavera y principios de verano, con el aumento de la temperatura y de la disponibilidad de alimento (Fernández-Delgado 1989, Vargas 1993, Cabral & Marques 1999, Pérez-Bote & López 2005).

Al igual que el resto de miembros de la subfamilia Poeciliinae, *G. holbrooki* es una especie vivípara de fecundación interna. La mancha negra periproctal que muestran las hembras durante la época reproductora indica su madurez sexual. Esta mancha atrae a los machos y facilita la orientación del gonopodio hacia el gonoporo femenino (Peden 1973). Normalmente las hembras no colaboran y se resisten vigorosamente a los intentos de cópula por parte de los machos (Condon & Wilson 2006). Por tanto, las cópulas suelen ser breves encuentros logrados por comportamiento coercitivo de los machos, aunque existen patrones que indican cierta selección por parte de las hembras (Bisazza et al. 2001). Como consecuencia del mayor acoso que los machos ejercen sobre hembras aisladas, las hembras tienden a presentar un comportamiento gregario ante la presencia de éstos. Por su parte, las hembras muestran preferencia por los machos de mayor talla, que son los que a su vez monopolizan los intentos de cópula (Dadda et al. 2005). Durante la cópula, las hembras inclinan el cuerpo de manera que el abdomen queda orientado lateralmente, facilitando el contacto con el gonopodio (Martin 1975). Un elemento a destacar del comportamiento sexual es que los machos inmaduros son sexualmente activos antes incluso de completar el desarrollo del gonopodio (Krumholz 1948, Bisazza et al. 1996).

La cópula puede ocurrir en cualquier momento del ciclo reproductor de las hembras (Bisazza et al. 1989) y éstas son capaces de retener en sus oviductos el esperma del macho durante meses (Haynes 1993). Esta capacidad aumenta las posibilidades de supervivencia de la población en su conjunto (Meyer & Lydeard 1993) y permite la producción de múltiples camadas a partir de un solo apareamiento (Krumholz 1948). Del mismo modo, los ovocitos de una misma camada pueden ser fecundados por los espermatozoides de diferentes machos acumulados en el aparato reproductor femenino (Zane et al. 1999). Normalmente, una camada de embriones no empieza a desarrollarse hasta que la anterior ha sido liberada (Turner 1937, Reznick & Miles 1989, Vargas & de Sostoa 1996), aunque ocasionalmente se ha descrito la presencia de más de un grupo de embriones (generalmente dos) en distinto estadio de desarrollo en la misma hembra (Scrimshaw 1944, Stearns 1975, Wourms 1981, Nelson 1983). A este fenómeno se le conoce como *superfetación*, aunque la coexistencia de embriones en distinto estadio de desarrollo también podría ser debido a una variación en la tasa de desarrollo de los embriones de una misma camada (Pyke 2005).

No está claro si la madre aporta nutrientes a los embriones durante su desarrollo (matrotrofia y, por tanto, viviparismo propiamente dicho) o no (lecitotrofia y, por tanto, ovoviviparismo), dado que existen observaciones que apuntan hacia ese aporte de nutrientes (Wourms 1981, Constantz 1989, Reznick & Miles 1989, Marsh-Matthews et al. 2005, Edwards et al. 2006, entre otros) y estudios que concluyen lo contrario (Reznick 1981, Meffe 1986, Wourms et al. 1988, Fernández-Delgado & Rossomanno 1997). Incluso se ha apuntado la posibilidad de que distintas poblaciones de la misma especie del género *Gambusia* puedan diferir en el grado de provisionamiento maternal a los embriones en desarrollo (Reznick 1981).

Los estadios de desarrollo de los ovocitos y embriones de *G. holbrooki* pueden ser clasificados del mismo modo que los descritos para la especie *G. affinis* (Fig. 2.4) (Vargas 1993, Haynes 1995, Koya et al. 2000):

1. *Ovocito inmaduro*: Ovocito previo a la vitelogénesis. Pequeño, blanquecino y opaco.
2. *Ovocito en proceso de maduración*. Al comenzar la vitelogénesis, el color ha tornado a amarillento pero permanece opaco y el ovocito ha aumentado de tamaño. Si hay gotas lipídicas presentes, no se encuentran distribuidas uniformemente.
3. *Ovocito maduro*: Ovocito que ha completado la vitelogénesis. Se ha alcanzado el tamaño final y el color es amarillento translúcido. Las gotas lipídicas están uniformemente distribuidas por la superficie.
4. *Pre-embrión*: Óvulo maduro fecundado en el que se ha formado el blastodisco, que se observa como un pequeño disco blanco en la superficie del vitelo.
5. *Embrión primitivo*: El embrión se distingue como una línea blanquecina en la superficie del óvulo.
6. *Embrión con vesículas ópticas*: Aparición de las vesículas ópticas. Escaso o ningún pigmento retinal.
7. *Embrión con ojos en desarrollo*: Presencia de pigmentos retinales y primordios de las aletas pectorales y caudal. Escaso o ningún pigmento en el cuerpo.
8. *Embrión con ojos medianamente desarrollados*: Ojos desarrollados por completo, aunque aún no tienen su tamaño definitivo. Aparición de los primeros melanóforos en la cabeza. Primordios de las aletas dorsal y anal. Las membranas extraembrionarias todavía cubren la cabeza del embrión.
9. *Embrión con ojos muy desarrollados*: Ojos más grandes, aunque aún no tienen su tamaño definitivo. Los melanóforos se extienden por la línea medio dorsal del embrión. El vitelo se ha reducido considerablemente teniendo ya un volumen menor al del propio embrión.
10. *Embrión con ojos completamente desarrollados*: Ojos de tamaño definitivo. Opérculo distinguible. Vitelo muy reducido e irregular. Se distingue una banda en el cuello formada por la recesión de las membranas extraembrionarias.
11. *Embrión maduro*: El vitelo ha desaparecido por completo o casi por completo. Escamas presentes. Aletas completamente formadas. Estadio pre-parto, similar al adulto.

La duración de cada uno de los estadios de desarrollo es variable entre individuos y está controlada por la temperatura y el fotoperiodo. Concretamente, el fotoperiodo influye principalmente en el proceso de vitelogénesis, mientras que la temperatura afecta a la tasa de desarrollo embrionario (Koya et al. 2004). El tiempo total de gestación suele oscilar entre 22 y 25 días aunque también es muy variable en función

de las poblaciones y el ambiente (Pyke 2005). Las hembras de *G. holbrooki* realizan varias puestas en el mismo periodo reproductor. El tiempo que transcurre entre que una hembra libera una camada y fertiliza a la siguiente, es decir, el tiempo en el que se produce la vitelogénesis de la nueva camada, suele ser de una a dos semanas (Turner 1937). En la península, se ha sugerido un total de cinco a seis camadas por hembra durante el periodo reproductor (Fernández-Delgado 1989, Pérez-Bote & López 2005).

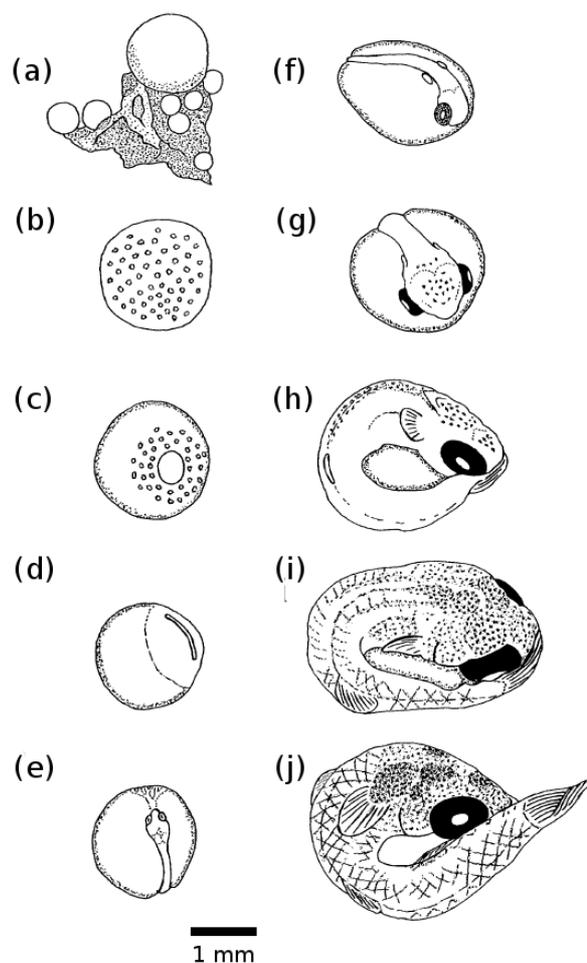


Figura 2.4. Desarrollo embrionario de *G. affinis*. (a) los ovocitos pequeños son inmaduros (estadio 1) y los grandes son ovocitos en proceso de maduración (estadio 2) en una matriz de tejido conectivo; (b) ovocito maduro (estadio 3); (c) pre-embrión (estadio 4); (d) embrión primitivo (estadio 5); (e) embrión con vesículas ópticas (estadio 6); (f) embrión con ojos en desarrollo (estadio 7); (g) embrión con ojos medianamente desarrollados (estadio 8); (h) embrión con ojos muy desarrollados (estadio 9); (i) embrión con ojos completamente desarrollados (estadio 10); (j) embrión maduro (estadio 11). Modificado de Haynes 1995.

Además del tamaño de la hembra, el tamaño de la camada está determinado por otros factores genéticos y ambientales (Reznick 1981, Meffe 1987, Pérez-Bote & López 2005). El número medio de embriones producidos por cada hembra en una camada se ha estimado en torno a 50, aunque es muy variable (Milton & Arthington 1983, Pyke 2005). Concretamente en la Península Ibérica, en la población estudiada en el río Guadiana se alcanzaron valores medios de 32,95 embriones por camada en hembras 1+ y de 30,69 en hembras 0+ (Pérez-Bote & López 2005), mientras que en la población estudiada en el Delta del Ebro se estimaron valores promedio máximos de 86 embriones por camada en hembras 1+ y de 29 en hembras 0+ (Vargas & de Sostoa 1996).

El ciclo reproductor de los machos y hembras adultos sigue un patrón anual y está determinado principalmente por el fotoperiodo y la temperatura del agua. El periodo de espermatogénesis de los machos se extiende desde mediados de primavera hasta mediados de otoño (Fraile et al. 1993, 1994). Del mismo modo, la maduración del ovario en las hembras comienza a principios de primavera (ovogénesis a mediados de primavera) y hasta mediados de otoño pueden encontrarse embriones en desarrollo (Koya et al. 1998, Pyke 2005). En la Península Ibérica, el periodo reproductor abarca desde abril-mayo hasta septiembre (Fernández-Delgado 1989, Vargas & de Sostoa 1996, Fernández-Delgado & Rossomanno 1997, Pérez-Bote & López 2005). Durante los primeros meses se reproducen los individuos 1+, sin embargo conforme avanza la época reproductora la gran mayoría de los individuos de esta cohorte van muriendo, y en la segunda parte del periodo se reproducen mayoritariamente los individuos nacidos ese mismo año (individuos 0+) (Fernández-Delgado & Rossomanno 1997, Cabral & Marques 1999, Pérez-Bote & López 2005). Esto es posible debido a que existen dos estrategias reproductoras diferentes en los individuos de una misma población (Fernández-Delgado & Rossomanno 1997): los individuos que se reproducen en los primeros meses del periodo reproductor presentan una mayor longitud, alcanzada mediante un tasa de crecimiento media menor durante 7-11 meses. Los individuos que nacen de ellos presentan una alta tasa de crecimiento que les permitirá alcanzar la madurez sexual con 1-2 meses de vida (Pyke 2005) y reproducirse (50% de los individuos) o bien alcanzar la talla mínima de supervivencia del invierno (50%) para reproducirse al año siguiente. La mayor longitud de los individuos reproductores 1+ les permite desarrollar embriones de mayor tamaño, aunque los reproductores 0+ presentan mayor fecundidad estándar.

Usos y preferencias de hábitat

G. holbrooki ocupa gran variedad de ambientes, como grandes y pequeños ríos, lagos, lagunas, charcas artificiales, embalses, ramblas con escaso caudal e incluso fuentes artificiales (Meffe & Snelson 1989, Andreu-Soler 2008). Esta especie muestra preferencia por zonas de escasa corriente, poca profundidad y presencia de vegetación sumergida (Pyke 2005). Normalmente habita en agua dulce, aunque

también existen poblaciones en ambientes salinos (Hubbs 2000, Alcaraz & García-Berthou 2007).

En estos ambientes, *G. holbrooki* suele ocupar la columna de agua (Homski et al. 1994), aunque existe cierta segregación espacial en función de la talla de los individuos. Los más pequeños tienden a congregarse cerca de la orilla y en zonas con densa vegetación, mientras que los adultos normalmente ocupan aguas algo más profundas y con escasa o ninguna vegetación (Miura et al. 1979, Crivelli & Boy 1987). En ocasiones, los individuos permanecen inmóviles en el fondo de zonas más profundas, e incluso enterrados en sustratos blandos durante el invierno o durante la noche (Pyke 2005).

Se caracteriza por ser una especie muy tolerante a un amplio rango de condiciones ambientales (Pyke 2008) y capaz de adaptarse a diferentes hábitats mediante la modificación de su estrategia de vida (Haynes & Cashner 1995). Son destacables sus tolerancias a alta temperatura, pH tanto ácido como básico (Pyke 2008) y baja concentración de oxígeno disuelto (Homski et al. 1994). No obstante, pese a su adaptabilidad, se han descrito diversos efectos de las condiciones ambientales en la estrategia de vida y en aspectos fisiológicos de la especie. De esta manera, se ha comprobado que los individuos sometidos a estrés térmico crecen más lentamente, presentan una peor condición somática, maduran a una edad más temprana y a una longitud menor y tienen menor fecundidad (Specziár 2004). También se ha visto que las poblaciones que habitan en aguas más salinas realizan una mayor inversión reproductora, aunque la densidad poblacional se ve reducida en aguas de elevada salinidad (Alcaraz & García-Berthou 2007). La capacidad de tolerancia a contaminantes (nitratos, disruptores endocrinos, etc.) ha sido principalmente estudiada en su especie hermana *G. affinis* (Angus 1983, Andreasen 1985, Horn & Steward 1990, Saiki et al. 2004), aunque también se han descrito numerosos efectos adversos sobre distintos aspectos de la biología de *G. holbrooki*, sobre todo biología reproductora (Batty & Lim 1999, Parks et al. 2001, Edwards et al. 2006, entre otros).

Los individuos de esta especie se mueven normalmente dentro de áreas relativamente pequeñas y sólo ocasionalmente algunos de ellos se dispersan a mayores distancias, especialmente ante condiciones de alteración del hábitat (Pyke 2005). La velocidad de dispersión está favorecida por la profundidad del agua, aunque profundidades de tan sólo 3 mm ya permiten su desplazamiento. Se ha comprobado también que los obstáculos físicos como la vegetación enlentecen o inhiben la dispersión y que ésta aumenta con la disminución de la corriente del agua (Congdon 1994, Brown 1985, Alemadi & Jenkins 2008). Se han observado tasas de dispersión de 0,01 m/s, y debido a que la oscuridad no altera el comportamiento dispersivo, se puede estimar una tasa diaria de dispersión de 860 m/día (Alemadi & Jenkins 2008).

Ecología trófica

G. holbrooki es un depredador generalista y oportunista que presenta una gran plasticidad en sus hábitos alimentarios en función de la disponibilidad de alimento en el ambiente (Specziár 2004, Arthington & Marshall 1999), lo que se refleja también en la variación estacional que presenta su dieta (Rodríguez-Jiménez 1989). En términos generales su dieta es muy diversa y está basada en larvas y adultos de crustáceos, insectos, moluscos, anélidos, algas, plantas acuáticas, diatomeas, detritos e incluso peces más pequeños (Rodríguez-Jiménez 1989, Cabral et al. 1998, García-Berthou 1999, Blanco et al. 2004). Sin embargo, la alimentación de esta especie está estrechamente ligada a la superficie del agua (Werner et al. 1978, Arthington & Marshall 1999) y en su dieta también aparece una gran variedad de presas terrestres u organismos del neuston. A pesar de que la especie se ha utilizado mundialmente para el control de las poblaciones de mosquitos, los trabajos realizados sobre su dieta destacan que no tiene preferencia por estos organismos (García-Berthou 1999, Blanco et al. 2004). Estos trabajos también sugieren una elevada especialización de la dieta de cada individuo y la existencia de diferencias entre sexos y clases de talla, debidas principalmente al diferente uso del hábitat que realizan (Crivelli & Boy 1987, Specziár 2004). Se han detectado episodios de canibalismo en condiciones de elevada densidad de individuos en acuarios (Meffe & Snelson 1989, Benoît et al. 2000), pero raras veces en poblaciones naturales (Crivelli & Boy 1987).

La especie se alimenta durante todo el día, pero presenta mayor actividad de captura de alimento durante el amanecer y el atardecer (Pyke 2005). Además la tasa de consumo de alimento también varía estacionalmente, con máximos en verano y mínimos en invierno (Morton et al. 1988).

Distribución geográfica

G. holbrooki es nativa del sur de Estados Unidos. El rango de distribución original se extendía desde New Jersey hasta Florida y el sur de Alabama (Angus & Howell 1996, Walton 2007). Desde principios del siglo XX, la especie fue activamente dispersada a nivel mundial con el objetivo de ayudar en el control de las poblaciones de mosquitos y por tanto de las enfermedades transmitidas por ellos, principalmente la malaria. En la actualidad se distribuye en gran cantidad de países de todos los continentes con excepción de la Antártida (Courtenay & Meffe 1989, Froese & Pauly 2009). *G. holbrooki* y *G. affinis* son, en conjunto, los peces de agua dulce más ampliamente distribuidos del mundo en nuestros días (Pyke 2008). En Europa, *G. holbrooki* fue introducida por primera vez en la Península Ibérica en 1921 (Elvira & Almodóvar 2001). Actualmente, debido a sus requerimientos de temperatura, es muy abundante en la mayoría de los países mediterráneos (Alcaraz et al. 2008), y sólo hay unas pocas poblaciones establecidas en fuentes termales localizadas más al norte (Specziár 2004). Mediante análisis del ADN mitocondrial se ha constatado que el haplotipo de *G. holbrooki* introducido por primera vez en Europa y el más extendido

por este continente proviene de poblaciones nativas de Carolina del Norte (Vidal et al. 2009).

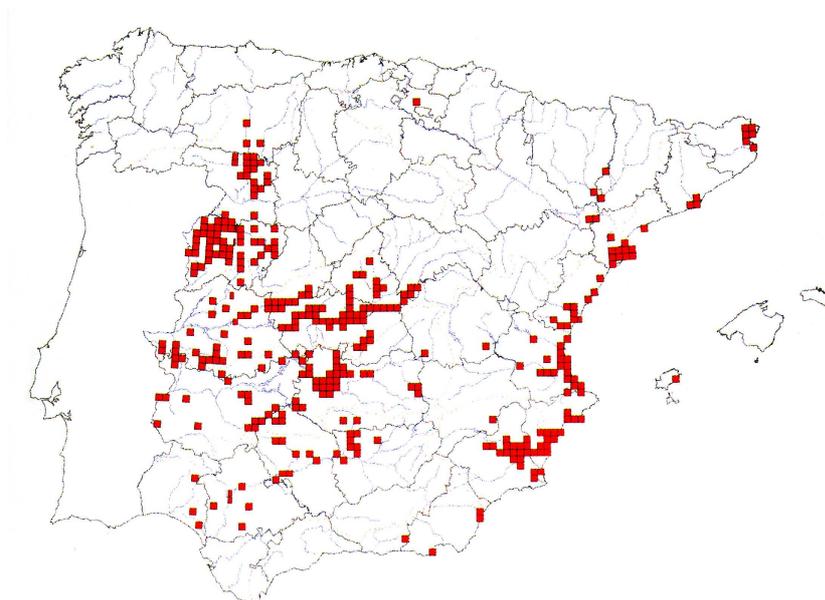


Figura 2.5. Distribución de *G. holbrooki* descrita en el Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España (Doadrio 2002). Cuadrículas 10x10 km.

Dentro de la Península Ibérica, tras su aclimatación en una charca de la localidad de Talayuela, Cáceres (Pérez-Bote 2006), la especie fue translocada a muchas otras localidades. Como resultado de su translocación y su dispersión natural, en el Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España (Doadrio 2002) aparece distribuida por todas las cuencas hidrográficas del país, a excepción de gran parte de la cuenca del Miño y de los ríos que desembocan en el mar Cantábrico (Fig. 2.5). Estudios recientes han modificado parcialmente la distribución presentada por Doadrio (2002). En este sentido, en la cuenca del río Ter, Zamora & Moreno-Amich (2003) han descrito la presencia de la especie en el tramo bajo del río Daró. En la cuenca del Ebro se ha constatado su presencia en 24 cuadrículas más respecto a la distribución plasmada en el Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España (Oscóz et al. 2008), y en la cuenca del Guadiana en 40 cuadrículas adicionales (Hermoso et al. 2008). Del mismo modo, en la cuenca del río Segura se ha constatado la presencia de la especie en 9 cuadrículas más respecto a la distribución plasmada en el Atlas y Libro Rojo de los Peces de España (Andreu-Soler 2008). En Portugal, la Carta Piscícola Nacional describe la presencia de la especie en las cuencas de los principales ríos Miño, Duero, Voga, Mondego, Tajo, Sado y Guadiana. Además, *G. holbrooki* ha sido localizada en gran cantidad de arroyos de menor calibre que desembocan en las costas oeste y suroeste del país (<http://www.cartapiscicola.org/>).

Estatus de la especie

En la actualidad, el conjunto de *G. holbrooki* y *G. affinis* se encuentra incluido en la lista de las 100 especies invasoras más dañinas del mundo, elaborada por el *Invasive Species Specialist Group* (ISSG) (Lowe et al. 2000). Además, *G. holbrooki* es considerada una plaga potencial a nivel mundial (Froese & Pauly 2009) y ha sido incluida por el Grupo Especialista en Invasiones Biológicas entre las 20 especies exóticas de mayor impacto en España (GEIB 2006).

Entre los parámetros biológicos y ecológicos de *G. holbrooki* se incluyen determinadas características que favorecen su dispersión e invasión (Courtenay & Meffe 1989, NSW 2003, Rehage et al. 2005, Caiola & de Sostoa 2005, Gido & Franssen 2007, Alemadi & Jenkins 2008):

- alcanza abundancias muy elevadas en sus poblaciones
- presenta un corto periodo generacional, con un rápido desarrollo de los individuos jóvenes
- su reproducción es muy especializada, con viviparismo y un periodo reproductor prolongado, en el que suelen realizar varios partos
- las hembras pueden almacenar esperma, de manera que una única hembra es capaz de colonizar una nueva localidad
- es particularmente eficiente en la captura de alimento, es muy voraz y puede ingerir grandes cantidades de alimento
- posee un amplio nicho trófico y una gran plasticidad de la dieta
- posee una elevada capacidad de dispersión
- presenta una amplia tolerancia ambiental
- es muy agresiva (especialmente las hembras)
- presenta una alta variabilidad genética.

Con frecuencia, la especie se ve además favorecida ante las especies nativas porque en los lugares de introducción no existen parásitos específicos de esta especie (GEIB 2006).

Interacciones con otras especies

G. holbrooki interactúa directa e indirectamente con una gran diversidad de especies de plantas y animales (Pyke 2008). Diversos estudios han mostrado su papel en el declive y la extinción local de anfibios y peces nativos (Alcaraz et al. 2008), producido principalmente por uno o varios de los siguientes mecanismos (Arthington & Lloyd 1989, Rincón et al. 2002, Baber & Babbitt 2003, GEIB 2006, Caiola & de Sostoa 2005, Alcaraz et al. 2008, entre otros):

- depredación directa de puesta y larvas
- competencia por el alimento y el uso del hábitat
- agresividad e interferencia en el comportamiento
- alteración de la red trófica y la comunidad

- contribución a la degradación de la calidad del agua.

En la Península Ibérica la especie constituye un serio peligro para las especies autóctonas de peces y ha contribuido a la reducción paulatina de su distribución y abundancia (GEIB 2006, Elvira 1998). Este efecto negativo resulta especialmente destacado sobre las tres especies de Ciprinodóntidos nativos de la península: *Aphanius iberus* (Valenciennes, 1846), *Aphanius baeticus* (Doadrio, Carmona & Fernández Delgado, 2002) y *Valencia hispanica* (Valenciennes, 1846) (Rincón et al. 2002, Caiola & de Sostoa 2005, Alcaraz et al. 2008). La competencia trófica y por el espacio entre la especie exótica y las nativas ha sido constatada, e incluso la depredación directa sobre individuos jóvenes de *A. iberus*. En trabajos de experimentación en laboratorio se ha demostrado que en presencia de *G. holbrooki* las tasas de alimentación de *A. iberus* y *V. hispanica* se ven reducidas (Rincón et al. 2002, Caiola & de Sostoa 2005). Con frecuencia, *G. holbrooki* persigue y ataca a especies nativas, aumentando su nivel de estrés e influyendo negativamente sobre aspectos reproductivos, reduciendo de forma significativa el crecimiento de la población (Rincón et al. 2002).

A su vez, la introducción de especies exóticas, incluida *G. holbrooki*, se ha relacionado con el declive de poblaciones de anfibios en diversos sistemas acuáticos de la Península Ibérica (Galán 1997, Rivera & Sáez 2003). Los impactos concretos sobre los anfibios resultan de la depredación de las puestas y la agresividad mostrada con sus larvas (GEIB 2006). Además, también se han constatado alteraciones de comunidades de invertebrados acuáticos debido a la introducción de esta especie, favoreciendo la proliferación de unas especies y el declive de otras (NSW 2003, Pyke 2008). En conjunto, elevadas densidades de *G. holbrooki* pueden causar perjuicios para el ecosistema completo mediante una serie de efectos en cadena. Así, la depredación de los macroinvertebrados por parte de *G. holbrooki* puede producir el incremento del zooplancton y los microinvertebrados, la descomposición del fitoplancton, el enturbiamiento del agua y la eutrofización del sistema (GEIB 2006).

Por otro lado, *G. holbrooki* también interacciona con otras especies que actúan como depredadoras. Entre las especies depredadoras de *G. holbrooki* en la Península Ibérica se ha citado peces como la perca americana (*Micropterus salmoides*) o la anguila (*Anguilla anguilla*), mamíferos como la nutria (*Lutra lutra*), aves como la garza imperial (*Ardea purpurea*) o la garceta (*Egretta garzetta*), reptiles como la culebra viperina (*Natrix maura*) y hasta invertebrados como el cangrejo rojo americano (*Procambarus clarkii*) o larvas de odonato (Britton & Moser 1982, Adrian & Delibes 1987, Meffe & Snelson 1989, Godinho et al. 1997, Leite et al. 2005, entre otros).

En su rango de distribución nativo *G. holbrooki* es hospedadora de unas 50 especies de parásitos. Sin embargo, fuera de su rango de distribución natural la incidencia de parásitos disminuye debido a las nuevas condiciones ambientales y a que los parásitos no pueden completar sus ciclos de vida (Dove 2000). En la Península

Ibérica, únicamente se han detectado parásitos del orden Pseudophyllidea (cestodos) (Benejam et al. 2009). En dicho estudio se demostró una mayor incidencia de parásitos en el sur de la península, los cuales producen una merma de la condición de los peces de forma diferencial en función de la talla y el sexo de los individuos.

Bibliografía

- Adrian MI, Delibes M. 1987. Food habits of the otter (*Lutra lutra*) in two habitats of the Doñana National Park, SW Spain. *Journal of Zoology* 212: 399-406
- Alcaraz C, García-Berthou E. 2007. Life history variation of invasive mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) along a salinity gradient. *Biological Conservation* 139: 83-92
- Alcaraz C, Bisazza A, García-Berthou E. 2008. Salinity mediates the competitive interactions between invasive mosquitofish and an endangered fish. *Oecologia* 155: 205-213
- Alemadi SD, Jenkins DG. 2008. Behavioral constraints for the spread of the eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki* (Poeciliidae). *Biological Invasions* 10: 59-66
- Andreasen JK. 1985. Insecticide resistance in mosquitofish of the lower Rio Grande Valley of Texas - An ecological hazard? *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 14: 573-577
- Andreu-Soler A. 2008. La ictiofauna continental de la Región de Murcia: distribución, problemática y propuestas para su conservación. Tesis Doctoral. Universidad de Murcia
- Angus RA. 1983. Phenol tolerance in populations of Mosquitofish from polluted and nonpolluted areas. *Transactions of the American Fisheries Society* 112: 794-799
- Angus RA, Howell WM. 1996. Geographic distributions of eastern and western mosquitofishes (Poeciliidae: *Gambusia*): delineation of ranges using fin ray counts. *Proceedings of the Southeastern Fishes Council* 33: 1-6
- Arthington AH, Lloyd LN. 1989. Introduced poeciliids in Australia and New Zealand. En: Meffe GK, Snelson FF (eds) *Ecology & Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, New Jersey. Pp. 333-348
- Arthington AH, Marshall CJ. 1999. Diet of the mosquitofish, *Gambusia holbrooki*, in an Australia Lake and potential for competition with indigenous fish species. *Asian Fisheries Science* 12: 1-16
- Baber MJ, Babbit KJ. 2003. The relative impacts of native and introduced predatory fish on a temporary wetland tadpole assemblage. *Oecologia* 136: 289-295
- Batty J, Lim R. 1999. Morphological and reproductive characteristics of male mosquitofish (*Gambusia affinis holbrooki*) inhabiting Sewage-contaminated waters in New South Wales, Australia. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 36: 301-307
- Benejam L, Alcaraz C, Nasal P, Simon-Levert G, García-Berthou E. 2009. Life history and parasites of the invasive mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) along a latitudinal gradient. *Biological Invasions* 11: 2265-2277
- Benoît HP, Post JR, Barbet AD. 2000. Recruitment dynamics and size structure in experimental populations of the mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Copeia* 2000: 216-221
- Bisazza A, Marconato A, Marin G. 1989. Male mate preferences in the mosquitofish *Gambusia affinis*. *Ethology* 83: 335-343
- Bisazza A, Pilastro A, Palazzi R, Marin G. 1996. Sexual behaviour of immature male eastern mosquitofish: a way to measure intensity of intra-sexual selection?. *Journal of Fish Biology* 48: 726-737
- Bisazza A, Vaccari G, Pilastro A. 2001. Female mate choice in a mating system dominated by male sexual coercion. *Behavioral Ecology* 12: 59-64
- Blanco S, Romo S, Villena MJ. 2004. Experimental study on diet of mosquitofish (*G. holbrooki*) under different ecological condition in a shallow lake. *International Review of Hydrobiology* 89: 250-262
- Britton RH, Moser ME. 1982. Size specific predation by herons and its effect on the sex-ratio of natural populations of the mosquito fish *Gambusia affinis* Baird and Girard. *Oecologia* 53: 146-151

- Brown KL. 1985. Demographic and genetic characteristics of dispersal in the mosquitofish, *Gambusia affinis* (Pisces: Poeciliidae). *Copeia* 3: 597-612
- Cabral JA, Mieriro CL, Marques JC. 1998. Environmental and biological factors influence the relationship between a predator fish, *Gambusia holbrooki*, and its main prey in rice fields of the Lower Mondego River Valley (Portugal). *Hidrobiologia* 382: 41-51
- Cabral JA, Marques JC. 1999. Life history, population dynamics and production of eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki* (Pisces, Poeciliidae), in rice fields of the lower Mondego River Valley, western Portugal. *Acta Oecologica* 20: 607-620
- Caiola N, de Sostoa A. 2005. Possible reasons for the decline of two native toothcarps in the Iberian Peninsula: evidence of competition with the introduced Eastern mosquitofish. *Journal of Applied Ichthyology* 21: 358-363
- Carmona-Catot J, Benito J, García-Berthou E. 2011. Comparing latitudinal and upstream-downstream gradients: life history traits of invasive mosquitofish. *Diversity and Distributions* 17: 214-224
- Condon HL, Wilson RS. 2006. Effect of the thermal acclimation on female resistance to forced matings in the eastern mosquitofish. *Animal Behaviour* 72: 858-593
- Congdon BC. 1994. Characteristics of dispersal in the eastern mosquitofish *Gambusia holbrooki*. *Journal of Fish Biology* 45: 943-952
- Constantz GD. 1989. Reproductive biology of Poeciliid fishes. En: Meffe GK, Snelson FF (eds) *Ecology & Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, New Jersey. Pp. 33-50
- Courtenay WR, Meffe GK. 1989. Small fishes in strange places: A review of introduced Poeciliids. En: Meffe GK, Snelson FF (eds) *Ecology & Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, New Jersey. Pp. 319-331
- Crivelli AJ, Boy V. 1987. The diet of the mosquitofish *Gambusia affinis* (Baird & Girard) (Poeciliidae) in Mediterranean France. *Revue d'Ecologie* 42: 421- 435
- Da Franca M, Da Franca P. 1953. Contribução para o conhecimento da biologia de *Gambusia holbrooki* (Girard) aclimatada em Portugal. *Arquivos do Museu Bocage* 25: 39-87
- Dadda M, Pilastro A, Bisazza A. 2005. Male sexual harassment and female schooling behaviour in the eastern mosquitofish. *Animal Behaviour* 70: 463-471
- Doadrio I (ed). 2002. *Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España*. CSIC y Ministerio de Medio Ambiente, Madrid
- Dove ADM. 2000. Richness patterns in the parasite communities of exotic poeciliid fishes. *Parasitology* 120: 609-623
- Edwards TM, Miller HD, Guillete LJ Jr. 2006. Water quality influences reproduction in female mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) from eight Florida Springs. *Monographs. Environmental Health Perspectives* 114
- Elvira B. 1998. Impact of introduced fish on the native freshwater fish fauna of Spain. Pp. 186-190. En: Cowx IG (Ed) *Stocking and Introduction of Fish*. Fishing News Books, Oxford
- Elvira B, Almodóvar A. 2001. Freshwater fish introductions in Spain: facts and figures at the beginning of the 21st century. *Journal of Fish Biology* 59: 323-331
- Fernández-Delgado C. 1989. Life-history patterns of the mosquito-fish, *Gambusia affinis*, in the estuary of the Guadalquivir river of south-west Spain. *Freshwater Biology* 22: 395-404
- Fernández-Delgado C, Rossomanno S. 1997. Reproductive biology of the mosquitofish in a permanent lagoon in south-west Spain: two tactics for one species. *Journal of Fish Biology* 51: 80-92
- Fraile B, Sáez FJ, Vicentini CA, de Miguel MP, Paniagua R. 1993. Effects of photoperiod on spermatogenesis in *Gambusia affinis holbrooki* (Teleostei: Poeciliidae) during the period of testicular quiescence. *Journal of Zoology* 230: 651-658

- Fraile B, Sáez FJ, Vicentini CA, González A, de Miguel MP, Paniagua R. 1994. Effects of temperature and photoperiod on the *Gambusia affinis holbrooki* testis during the spermatogenesis period. *Copeia* 1: 216-221
- Froese R, Pauly D (ed). 2009. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (11/2010)
- Galán P. 1997. Declive de poblaciones de anfibios en dos embalses de La Coruña (Noroeste de España) por introducción de especies exóticas. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española* 8: 38-40
- García-Berthou E. 1999. Food of introduced mosquitofish, ontogenetic diet shift and prey selection. *Journal of Fish Biology* 55: 135-147
- GEIB. 2006. Top 20: Las 20 especies exóticas invasoras más dañinas presentes en España. GEIB, Serie Técnica N.2
- Gido KB, Franssen NR. 2007. Invasion of stream fishes into low trophic positions. *Ecology of Freshwater Fish* 16: 457-464
- Godinho FN, Ferreira MT, Cortes RV. 1997. The environmental basis of diet variation in pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus*, and largemouth bass, *Micropterus salmoides*, along an Iberian river basin. *Environmental Biology of Fishes* 50: 105-115
- Haynes JL. 1993. Annual reestablishment of mosquitofish populations in Nebraska. *Copeia* 1993: 232-235
- Haynes JL. 1995. Standardized classification of Poeciliid development for life-history studies. *Copeia* 1995: 147-154
- Haynes JL, Cashner RC. 1995. Life history and population dynamics of the western mosquitofish: a comparison of natural and introduced populations. *Journal of Fish Biology* 46: 1026-1041
- Helfman GS, Collette BB, Facey DE. 1997. The diversity of fishes. Blackwell Science, Malden, MA.
- Hermoso V., F. Blanco-Garrido & J. Prenda. 2008. Spatial distribución of exotic fish species in the Guadiana river basin, with two new records. *Limnetica* 27: 189-194
- Homski D, Goren M, Gasith A. 1994. Comparative evaluation of the larvivorous fish *Gambusia affinis* and *Aphanius dispar* as mosquito control agents. *Hydrobiologia* 284: 137-146
- Horn MJ, Stewart AJ. 1990. Response of mosquitofish (*Gambusia affinis*) population of seasonally unpredictable perturbations. Environmental Sciences Division
- Horth L. 2003. Melanic body colour and aggressive mating behaviour are correlated traits in male mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *The Royal Society of London Research* 45: 25-35
- Hubbs C. 2000. Survival of *Gambusia affinis* in a hostile environment. *The Southwestern Naturalist* 45: 521-522
- Koya Y, Itazu T, Inoue M. 1998. Annual reproductive cycle based on histological changes in the ovary of the female mosquitofish, *Gambusia affinis*, in central Japan. *Ichthyological Research* 45: 241-248
- Koya Y, Inoue M, Naruse T, Sawaguchi S. 2000. Dynamics of oocyte and embryonic development during ovarian cycle of the viviparous mosquitofish *Gambusia affinis*. *Fisheries Science* 66: 63-70
- Koya Y, Ishikawa S, Sawaguchi S. 2004. Effects of temperature and photoperiod on ovarian cycle in the mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Japanese Journal of Ichthyology* 51: 43-50
- Krumholz LA. 1948. Reproduction in the western mosquitofish, *Gambusia affinis affinis* (Baird & Girard), and its use in mosquito control. *Ecological Monographs* 18: 1-43
- Leite EP, Anastacio PM, Ferreira M, Vicente L, Correia AM. 2005. Do eastern mosquitofish exhibit anti-predator behaviour towards red swamp crayfish? *Zoological Studies* 44: 513-518

- Leusch FDL, Chapman HF, Kay GW, Gooneratne SR, Tremblay LA. 2006. Anal fin morphology and gonadal histopathology in mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) exposed to treated municipal sewage effluent. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 50: 562-574
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. A selection from the Global Invasive Species Database. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN). Suiza
- Marsh-Matthews E, Brooks M, Deaton R, Tan H. 2005. Effects of maternal and embryo characteristics on post-fertilization provisioning in fishes of the genus *Gambusia*. *Oecologia* 144: 12-24
- Martin RG. 1975. Sexual and aggressive behaviour, density and social structure in a natural population of mosquitofish, *Gambusia affinis holbrooki*. *Copeia* 3: 445-454
- Meffe GK. 1986. Cannibalism, food availability and reproduction in mosquitofish: a critique. *The American Naturalist* 6: 897-901
- Meffe GK. 1987. Embryo size variation in mosquitofish: Optimality vs Plasticity in Propagule Size. *Copeia* 3: 762-768
- Meffe GK, Snelson FF. 1989. An ecological overview of Poeciliid fishes. En: Meffe GK, Snelson FF (eds) *Ecology & Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, New Jersey. Pp. 13-31
- Meyer A, Lydeard C. 1993. The evolution of copulatory organs, internal fertilization, placentae and viviparity in killifishes (Cyprinodontiformes) inferred from a DNA phylogeny of the tyrosine kinase gene X-src. *Proceedings: Biological Sciences* 254: 153-162
- Milton DA, Arthington AH. 1983. Reproductive biology of *Gambusia holbrooki* (Baird and Girard), *Xiphophorus helleri* (Günther) and *X. maculatus* (Heckel) (Pisces; Poeciliidae) in Queensland, Australia. *Journal of Fish Biology* 23: 23-41
- Miura T, Takashi RM, Stewart RJ. 1979. Habitat and food selection by the mosquitofish *Gambusia affinis*. *Proceedings of the California Mosquito and Vector Control Association* 47: 46-50
- Morton RM, Beumer JP, Pollock BR. 1988. Fishes of a subtropical Australian saltmarsh and their predation upon mosquitoes. *Environmental Biology of Fishes* 21: 185-194
- Nelson JS. 1983. The Tropical Fish Fauna in Cave and Basin Hotsprings Drainage, Banff National Park, Alberta. *The Canadian Field-Naturalist* 97: 255-261
- NSW, National Parks and Wildlife Service. 2003. Predation by *Gambusia holbrooki*- The Plague Minnow. NPWS. Hurstville. Australia
- Oscos J, Miranda R, Leunda PM. 2008. Additional records of eastern mosquitofish *Gambusia holbrooki* (Girard, 1859) for the River Ebro basin (Spain). *Aquatic Invasions* 3: 108-112
- Parks LG, Lambright CS, Orlando EF, Guillette LJ Jr, Ankleyand GT, Gray LE Jr. 2001. Masculinization of female mosquitofish in Kraft Mill effluent - Contaminated Fenholloway river water is associated with androgen receptor agonist activity. *Toxicological Sciences* 62: 257-267
- Peden AE. 1973. Variation in anal spot expression of gambusiin females and its effect on male courtship. *Copeia* 1973: 250-263
- Pérez-Bote JL, López MT. 2005. Life-history pattern of the introduced eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki* (Baird & Girard, 1854), in a Mediterranean-type river: the River Guadiana (SW Iberian Peninsula). *Italian Journal of Zoology* 72: 241-248
- Pérez-Bote JL. 2006. Peces introducidos en Extremadura. Análisis histórico y tendencias de futuro. *Revista de estudios extremeños* 62: 485-494
- Poey F. 1854 (1851-1854). *Memorias sobre la Historia Natural de la isla de Cuba, acompañadas de sumarios latinos y extractos en francés*. Tomo 1. Viuda de Barcina, Habana
- Pye GH. 2005. A review of the biology of *Gambusia holbrooki* and *G. affinis*. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 15: 339-365

- Pyke GH. 2008. Plague Minnow or Mosquito Fish? A Review of the Biology and Impacts of Introduced *Gambusia* Species. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematic* 39: 171-191
- Rauchenberger M. 1989. Systematics and biogeography of the genus *Gambusia* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *American Museum Novitates* 2951: 1-74
- Regan CT. 1913. A revision of the cyprinodont fishes of the subfamily Poeciliinae. Parte II. *Proceedings of the Zoological Society, London*
- Regan JD. 1961. Melanism in the Poeciliid fish, *Gambusia affinis* (Baird & Girard). *American Midland Naturalist* 65: 139-143
- Rehage JS, Barnett BK, Sih A. 2005. Behavioral responses to a novel predator and competitor of invasive mosquitofish and their non-invasive relatives (*Gambusia sp.*). *Behaviour Ecology and Sociobiology* 57: 256-266
- Reznick D. 1981. "Grandfather effects": The genetics of interpopulation differences in offspring size in the mosquito fish. *Evolution* 35: 941-953
- Reznick D, Miles DB. 1989. A review of life history patterns in Poeciliid fishes. En: Meffe GK, Snelson FF (eds) *Ecology & Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, New Jersey. Pp. 125-148
- Rincón PA, Correas AM, Morcillo F, Risueño P, Lobón-Cerviá J. 2002. Interaction between the introduced eastern mosquitofish and two autochthonous Spanish toothcarps. *Journal of Fish Biology* 61: 1560-1585
- Rivera X, Sáez R. 2003. La fauna acuática introducida y su impacto sobre los anfibios y reptiles. *Quercus* 205: 22-27
- Rodríguez-Jiménez AJ. 1989. Hábitos alimenticios de *Micropterus salmoides* (Pisces: Centrarchidae), *Lepomis gibbosus* (Pisces: Centrarchidae) y *Gambusia affinis* (Pisces: Poeciliidae) en las orillas del embalse de Proserpina (Extremadura, España). *Limnetica* 5: 13-20
- Rosen DE, Gordon M. 1953. Functional anatomy and evolution of male genitalia in poeciliid fishes. *Zoologica* 38: 1-47
- Rosen DE, Mendelson JR. 1960. The sensory canals of the head in poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), with reference to dentitional types. *Copeia* 1960: 203-210
- Rosen DE, Bailey RM. 1963. The Poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), their structure, zoogeography, and systematics. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 126: 1-176
- Saiki MK, Martin BA, May TW. 2004. Reproductive status of western mosquitofish inhabiting selenium-contaminated waters in the Grassland Water District, Merced County, California. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 47: 363-369
- Scalici M, Avetrani P, Gibertini G. 2007. Mosquitofish life history in a Mediterranean wetland. *Journal of Natural History* 41: 887-900
- Scribner KT, Avise JC. 1993. Cytonuclear genetic architecture in mosquitofish populations and the possible roles of introgressive hybridization. *Molecular Ecology* 2: 139-149
- Scrimshaw NS. 1944. Superfetation in poeciliid fishes. *Copeia* 1944: 180-183
- Specziár A. 2004. Life history pattern and feeding ecology of the introduced eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki*, in a thermal spa under temperate climate, of Lake Hévíz, Hungary. *Hydrobiologia* 522: 249-260
- Snelson FS Jr, Smith RE, Bolt MR. 1986. A melanistic female mosquitofish, *Gambusia affinis holbrooki*. *American Midland Naturalist* 115: 413-415
- Stearns SC. 1975. The evolution and expression of life-history traits in stable and fluctuating environments: the introduction of mosquitofish *Gambusia affinis* to Hawaii. Tesis Doctoral. University of British Columbia

- Sumner FB. 1934. Does “protective coloration” protect? – Results of some experiments with fishes and birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 20: 559-564
- Tedesco PA, Benito J, García-Berthou E. 2008. Size-independent age effects on reproductive effort in a small, short-lived fish. *Freshwater Biology* 53: 865-871
- Turner CL. 1937. Reproductive cycles and superfetation in poeciliid fishes. *The Biological Bulletin* 72: 145-164
- Vargas MJ. 1993. Interacción entre *Aphanius iberus* y *Gambusia holbrooki* en el Delta del Ebro: sus ciclos biológicos y ecologías tróficas. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona
- Vargas MJ, de Sostoa A. 1996. Life history of *Gambusia holbrooki* (Pisces, Poeciliidae) in the Ebro delta (NE Iberian peninsula). *Hidrobiologia* 341: 215-224
- Vidal O, García-Berthou E, Tedesco PA, García-Marín JL. 2009. Origin and genetic diversity of mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) introduced to Europe. *Biological Invasions* 12: 841–851
- Walters DM, Freeman BJ. 2000. Distribution of *Gambusia* (Poeciliidae) in a southeastern river system and the use of fin ray counts for species determination. *Copeia* 2000: 555-559
- Walton WE. 2007. Larvivorous fish including *Gambusia*. *Journal of the American Mosquito Control Association* 23: 184-220
- Werner EE, Hall DJ, Werner MD. 1978. Littoral zone fish communities of two Florida lakes and a comparison with Michigan lakes. *Environmental Biology of Fishes* 3: 163-172
- Wooten MC, Scribner KT, Smith MH. 1988. Genetic Variability and Systematics of *Gambusia* in Southeastern United States. *Copeia* 2: 283-289
- Wourms JP. 1981. Viviparity: The maternal-fetal relationship in fishes. *American Zoologist* 21: 473-515
- Wourms JP, Grove BD, Lombardi J. 1988. The maternal-embryonic relationship in viviparous fishes. Hoar NS, Randall DJ (eds) *Fish Physiology*, Vol. 11B. Academic Press Inc., New York. Pp. 1-134
- Zamora L, Moreno-Amich R. 2003. Distribució i avaluació de les poblacions de peixos a la conca del riu Daró (Girona). *Scientia Gerundensis* 26: 15-28
- Zane L, Nelson WS, Jones AG, Avise JC. 1999. Microsatellite assessment of multiple paternity in natural populations of a live-bearing fish, *Gambusia holbrooki*. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 61-69

Capítulo 3

Biología de *Gambusia holbrooki* en sistemas lóticos de carácter salino: dinámica poblacional y estrategia de crecimiento

Introducción y objetivos

Gambusia holbrooki Girard, 1859 (gambusia) es una especie de pez perteneciente a la familia Poeciliidae nativa de Norteamérica que ha sido introducida en sistemas acuáticos epicontinentales de todo el planeta (Pyke 2005). En el contexto del *Global Invasive Species Programme* desarrollado por el *Invasive Species Specialist Group* (www.issg.org), *G. holbrooki* está incluida, junto con *Gambusia affinis* (Baird & Girard, 1853), en el listado de las 100 especies exóticas invasoras con mayor impacto a nivel mundial (Lowe et al. 2000). A su vez, es considerada como la especie de pez dulceacuícola de mayor abundancia y con el rango de distribución más amplio del planeta, entre otros aspectos, debido a su amplia tolerancia a distintas condiciones ambientales y a su alto potencial reproductor (Pyke 2005, 2008).

Podemos considerar prioritaria la necesidad de ampliar el conocimiento de la estrategia de vida de especies de peces invasoras como herramienta para el desarrollo de programas de manejo y control (Ribeiro et al. 2008), al tiempo que las características de éstas nos proporcionan una gran oportunidad para estudiar axiomas sobre la biología, ecología y evolución en poblaciones de peces a una escala espacial y temporal inusual (Rice & Sax 2005). Además, la identificación de los caracteres de la estrategia de vida más relevantes en el éxito de colonización de una especie exótica es fundamental para entender el proceso invasor en su conjunto y predecir el éxito potencial del mismo (Copp et al. 2005, Ribeiro et al. 2007). Estos aspectos deben resultar prioritarios en la investigación aplicada a la gestión y conservación de la biodiversidad acuática (Clavero & García-Berthou 2005, Helfman 2007).

La biología y ecología de *G. holbrooki* han sido ampliamente estudiadas en su rango de distribución nativo (Pyke 2005); no obstante, el conocimiento sobre los parámetros descriptores de éstas en poblaciones exóticas han sido estudiados en menor medida. En comparación con *G. affinis*, los estudios sobre parámetros de la estrategia de vida en poblaciones exóticas de *G. holbrooki* pueden considerarse escasos para ciertos autores (Haynes & Cashner 1995, entre otros). Así por ejemplo, en la Península Ibérica, a pesar de los trabajos previos existentes (p.ej. Fernández-Delgado 1989, Puigcerver 1992, Vargas & de Sostoa 1996, Cabral & Marques 1999, Pérez-Bote & López 2005, Alcaraz & García-Berthou 2007, Carmona-Catot et al. 2011), no se ha realizado ningún estudio previo de una población de *G. holbrooki* que abarque dos ciclos anuales completos. De igual modo, apenas existe información que incorpore el efecto temporal en la biología de la especie en poblaciones localizadas en sistemas lóticos.

Varios autores han sugerido que la salinidad del sistema puede limitar el éxito invasor de *G. holbrooki*, aspecto que podría haber provocado que especies nativas desfavorecidas en la competencia con esta especie invasora (p.ej. Ciprinodóntidos ibéricos) encontraran refugio en sistemas acuáticos salinos (Nordlie & Mirandi 1996, Doadrio 2002, Alcaraz et al. 2008). Sin embargo, no existen estudios de campo que hayan abordado la influencia de la salinidad del agua en el ciclo temporal de su biología y no disponemos de datos temporales sobre poblaciones que habitan sistemas acuáticos de carácter salino. Únicamente Alcaraz & García-Berthou (2007), mediante una aproximación espacial sin un seguimiento temporal de las poblaciones, han evaluado las diferencias en parámetros de la estrategia de vida de poblaciones de *G. holbrooki* localizadas en sistemas acuáticos en un gradiente de salinidad desde agua dulce hasta un máximo de 23 g/l.

La salinidad debe ser un importante factor de estrés en la viabilidad de las poblaciones de *G. holbrooki*, si bien, estudios experimentales sobre la tolerancia a la salinidad de especies del género *Gambusia* (Chervinski 1983, Nordlie & Mirandi 1996) mostraron su capacidad para sobrevivir en aguas de 58,5 g/l durante al menos 30 días. Los registros de *G. holbrooki* en aguas eusalinas o hipersalinas [salinidad > 30 g/l *sensu* Cowardin (1979)] son escasos (Alcaraz & García-Berthou 2007). Sin embargo, se conoce la existencia de varias poblaciones viables de *G. holbrooki* en hábitats acuáticos de más de 30 g/l de sal en humedales del sur de la Península Ibérica (p.ej. Santa Pola, Mar Menor, Doñana) (datos sin publicar).

El estudio presentado en este capítulo se realizó en el río Chícamo y en Rambla Salada de Fortuna, dos sistemas salinos localizados en el sureste de la Península Ibérica y pertenecientes a la cuenca del río Segura. La finalidad principal de nuestro estudio fue profundizar en el conocimiento de la biología y ecología de *G. holbrooki* en sistemas lóticos de carácter salino.

Resulta esperable que las poblaciones establecidas en hábitats extremos del rango posible de distribución de la especie expresen patrones de estrategia de vida

especiales al habitar en condiciones ambientales límite (Beaudouin et al. 2008). En el presente capítulo se estudia el ciclo anual de dos poblaciones ubicadas en la zona más árida del rango de distribución europeo de *G. holbrooki*. Éstas habitan en tramos permanentes de dos arroyos mediterráneos (río Chícamo y Rambla Salada de Fortuna) de la cuenca del río Segura que presentan un alto grado de estrés ambiental debido a su régimen hídrico impredecible característico del sureste ibérico (Vidal-Abarca et al. 1990). Además, el río Chícamo es un sistema oligo-mesosalino mientras que Rambla Salada presenta unas características meso-hipersalinas. De este modo, este estudio proporciona una oportunidad única para profundizar en el conocimiento de la biología y ecología de *G. holbrooki* con la finalidad de detectar efectos de la salinidad sobre parámetros de su estrategia de vida.

En este estudio se presenta información sobre el seguimiento continuo de dos poblaciones de la especie objeto durante un periodo de más de dos años y, junto con los capítulos 4 y 6 de la presente memoria de tesis, es el primer trabajo con un seguimiento temporal de la biología poblacional de *G. holbrooki* en ambientes lóticos salinos. Bajo la suposición de una dinámica condicionada por el estrés ambiental que crea la salinidad, se pretende conocer la biología de la especie a través del planteamiento de los siguientes objetivos:

- a) El establecimiento de la dinámica temporal en la abundancia poblacional de las poblaciones objeto de estudio (río Chícamo y Rambla Salada de Fortuna).
- b) El análisis de su estrategia de vida en función de parámetros relativos a su estructura poblacional, crecimiento y estado de condición.
- c) El estudio comparado de los parámetros biológicos descriptores de ambas poblaciones.

Material y métodos

Área de estudio

Las poblaciones objeto de estudio habitaban dos sistemas lóticos mediterráneos, el río Chícamo (CH) y Rambla Salada de Fortuna (RS). Estos sistemas presentan regímenes hidrológicos similares y se localizan en el sector ecológico sedimentario Fortuna-Abanilla (Vidal-Abarca et al. 1990), perteneciente a la cuenca del río Segura, en el sureste de la Península Ibérica (Fig. 3.1). Ambos sistemas acuáticos están clasificados como arroyos semiáridos, un término aplicado a arroyos ubicados en regiones donde el balance hídrico es negativo y donde el estrés ambiental no es permanente ni predecible (Vidal-Abarca et al. 1992). La precipitación anual media en el área de estudio está en torno a los 200-300 mm, concentrada principalmente en primavera y otoño.

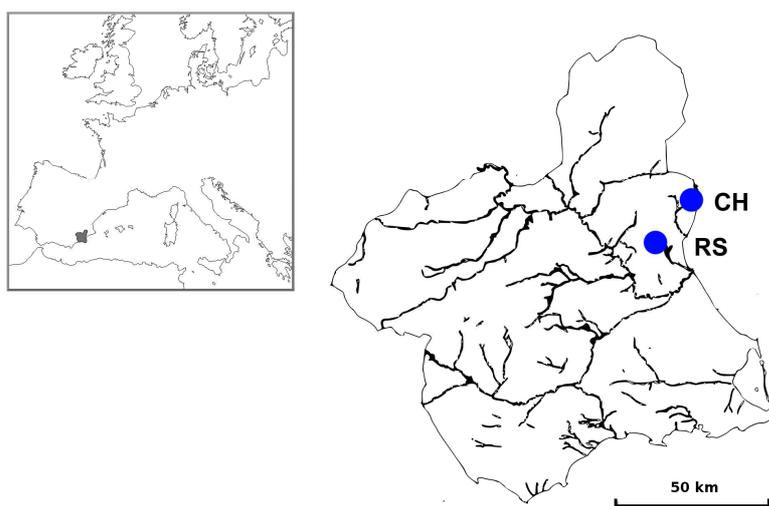


Figura 3.1. Localización de las dos poblaciones estudiadas de *G. holbrooki* en la Región de Murcia (CH = población del río Chícamo; RS = población de Rambla Salada).

El río Chícamo es un arroyo de 4º orden que presenta una lámina de agua superficial intermitente en aproximadamente un tercio de sus 59,4 km de longitud total. Drena una cuenca de 501,8 km² y es la salida natural del acuífero de Quibas. El río y su entorno en su sector de cabecera fue declarado *Lugar de Importancia Comunitaria* (LIC ES6200028) por la Administración (Baraza 1999). La comunidad de peces presente en el inicio de nuestro estudio estaba básicamente conformada por la especie objeto del mismo junto con *Aphanius iberus* (Valenciennes, 1846) (única presencia de esta especie en cursos fluviales en el contexto de la cuenca del río

Segura) y *Luciobarbus sclateri* (Günther, 1868) (especie nativa y con una importante presencia en la cuenca del río Segura).

Con carácter general, el agua del río Chícamo es mesosalina (*sensu* Cowardin et al. 1979; 7,6 g/l de salinidad media, Vidal-Abarca et al. 2000). Sin embargo, cerca del nacimiento, se han constatado valores de oligosalinidad en el agua inferiores a 1,4 g/l y la concentración de sal va aumentando a medida que el agua circula. Los muestreos fueron llevados a cabo en un tramo del río (tramo de aguas permanentes) cercano al nacimiento, donde la salinidad se mantuvo estable con valores que nos confirmaron la clasificación del hábitat como oligosalino (ver más adelante). Los productores primarios del sistema incluyen el macrófito *Chara vulgaris* (principalmente en pequeñas pozas y zonas someras), una comunidad de perifiton epilítico, y el alga verde filamentosa *Cladophora glomerata* que tiende a predominar durante la primavera (Martínez et al. 1998, Velasco et al. 2003).

Rambla Salada es un arroyo de 3^{er} orden que tiene 11,5 km de longitud, con un flujo de agua intermitente en su cabecera y pequeños afluentes efímeros. Es un arroyo naturalmente hipersalino (*sensu* Cowardin et al. 1979; por ejemplo con valores entre 47,5 g/l y 76,4 g/l en el año 2004, periodo con escasas perturbaciones hídricas) debido principalmente a margas yesíferas del Mioceno (Velasco et al. 2006). Irriga una cuenca de 44,7 km² de extensión y está incluida en el Paisaje Protegido del Humedal de Ajauque y Rambla Salada declarado por la Ley 4/1992 de Ordenación y Protección del Territorio de la Región de Murcia. Al igual que la zona de cabecera del río Chícamo, este espacio también fue declarado *Lugar de Importancia Comunitaria* (LIC ES6200005). En su conjunto se trata de un saladar interior que presenta una copiosa representación de comunidades vegetales halófilas y halonitrófilas en buen estado de conservación (Baraza 1999). No obstante, en las últimas décadas, la entrada de agua dulce a Rambla Salada ha aumentado considerablemente debido a la expansión de la agricultura intensiva de regadío dentro de su cuenca de drenaje junto con el impacto derivado de las infraestructuras accesorias (p.ej. canales de derivación de agua) (Velasco et al. 2006). Este hecho ha provocado un *estrés ambiental por dilución* considerable en el sistema. Así, caídas de los valores de salinidad por debajo de 30 g/l y su mantenimiento en bajos niveles durante periodos de tiempo largos (Velasco et al. 2006, Gutiérrez-Cánovas et al. 2009) hacen que el carácter actual del sistema pueda ser considerado como mesosalino (Millán et al. 2011). En lo relativo a su comunidad de peces, Rambla Salada únicamente presenta a *G. holbrooki* como especie con poblaciones viables en determinados sectores del sistema.

Los muestreos en Rambla Salada fueron realizados en su tramo medio (aguas permanentes), donde algunas áreas están cubiertas por el alga *C. glomerata* y la planta angiosperma *Ruppia maritima*, que disminuye en las zonas más salinas (Velasco et al. 2006, Gutiérrez-Cánovas et al. 2009).

Metodología de muestreo y procesado

En ambos sistemas, los muestreos fueron realizados en un tramo representativo de aproximadamente 150 m de longitud de los cauces principales, donde las pozas o zonas lénticas poco profundas (profundidad < 70 cm) y pequeños rápidos de comunicación (profundidad < 20 cm) constituyen el hábitat acuático mejor representado. Las pozas presentan en general un sustrato limoso mientras que los rápidos presentan un sustrato más heterogéneo y de mayor tamaño, predominando las gravas y cantos (Fig. 3.2).



Figura 3.2. Aspecto general del río Chicamo y Rambla Salada en el área de estudio. (a) zona de rápido en el río Chicamo; (b) zona léntica en el río Chicamo; (c) zona de rápido en Rambla Salada; (d) zona léntica en Rambla Salada.

Desde noviembre de 2005 hasta diciembre de 2007, un total de 24754 individuos de *G. holbrooki* (2235 del río Chícamo y 22519 de Rambla Salada) fueron capturados en 60 muestreos, realizados al menos quincenalmente durante la época reproductora (abril-octubre, datos no incluidos en el presente trabajo) y mensualmente durante el resto del año. Para el cálculo de las abundancias poblacionales, dos muestreos cada estación del año estandarizaron su esfuerzo con el uso combinado del salabre (salabre de mano cuadrado 40 x 40 cm; 1 mm de luz de malla) durante 20-30 minutos y la colocación de 20 trampas tipo *minnow-trap* (30 mm de diámetro; 1 mm de luz de malla) (Harrison et al. 1986) distribuidas en cada tramo muestreado (150 m de longitud) y mantenidas durante aproximadamente 24 horas (Fig. 3.3). Los rápidos someros no fueron muestreados mediante el uso de *minnow-traps* ya que *G. holbrooki* realiza un uso preferencial por mesohábitats lénticos (Pyke 2005), además la capturabilidad con dicha metodología resulta inferior en zonas de aguas rápidas. De forma adicional, para completar la muestra necesaria para el estudio de los parámetros relativos a la estructura poblacional y la estrategia de vida, se realizaron muestreos en los que los ejemplares de la especie fueron capturados con salabre.



Figura 3.3. Metodología empleada en el muestreo de *G. holbrooki*, así como en el seguimiento de los parámetros ambientales estudiados. (a) y (b) *minnow-trap*; (c) salabre; (d) medida de parámetros físico-químicos (salinidad, temperatura y pH).

La totalidad de especímenes capturados correspondientes a la especie objetivo fueron anestesiados con benzocaína (Lemm 1993) y sacrificados, de acuerdo con la norma expresa en los permisos de captura científica concedidos para el desarrollo del estudio. Los individuos fueron clasificados en función de la trampa de captura, fijados en formol (10%) y transportados al laboratorio. Todos ellos fueron sexados (machos, hembras o juveniles) y medidos (longitud total, L_T , ± 1 mm) y, antes del transcurso de 30 días tras la captura, una muestra de 4562 individuos (1371 del río Chícamo y 3191 de Rambla Salada) fue seleccionada para la obtención de su peso total (M_T , ± 1 mg) y para su posterior disección, registrando su peso eviscerado (M_E , ± 1 mg) y su peso hepático (M_H , $\pm 0,1$ mg) con una balanza de precisión.

La estructura por edades de cada población fue determinada mediante el estudio conjunto de las escamas y de las *distribuciones de frecuencias por longitud* (análisis de agrupaciones mensuales y estacionales). Para ello, de un total de 940 hembras y 624 machos se obtuvieron entre 6 y 10 escamas del flanco izquierdo del pez, de la zona comprendida entre la aleta dorsal y la línea lateral. Éstas se limpiaron con la ayuda de NaOH (dilución al 8%) y se montaron en seco entre dos portaobjetos para su estudio posterior mediante un lector de escamas.

La caracterización del hábitat, a escala de tramo de muestreo, se realizó mediante el registro de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), la salinidad (g/l) y el pH del agua, con un mínimo de 5 réplicas en cada muestreo obtenidas con un multiparámetro portátil WTW-400[®] (Fig. 3.3). La temperatura del agua mostró un patrón anual, con máximos en verano (24,6 $^{\circ}\text{C}$ en CH; 29,9 $^{\circ}\text{C}$ en RS) y mínimos en invierno (13,4 $^{\circ}\text{C}$ en CH; 8,4 $^{\circ}\text{C}$ en RS) (Fig. 3.4). La salinidad media durante el periodo de estudio fue de 1,3 g/l en el río Chícamo, permaneciendo estable a lo largo del periodo de estudio, y de 32,1 g/l en Rambla Salada, con variaciones sustanciales debido a descargas de agua dulce desde el canal del trasvase Tajo-Segura (Fig. 3.4) (ver detalles sobre cambios de salinidad en RS en el capítulo 4 de la presente memoria). El pH en el río Chícamo presentó pequeñas variaciones dentro de un rango que fue desde 7,91 hasta 8,35, excepto en dos ocasiones (abril y octubre de 2007) en las que tomó valores de hasta casi una unidad por encima o por debajo de este rango. En Rambla Salada, el pH se presentó algo más variable dentro de un rango que fue desde 7,62 hasta 8,29, con la excepción de octubre de 2007 en la que se alcanzó un valor de 9,16 (Fig. 3.4).

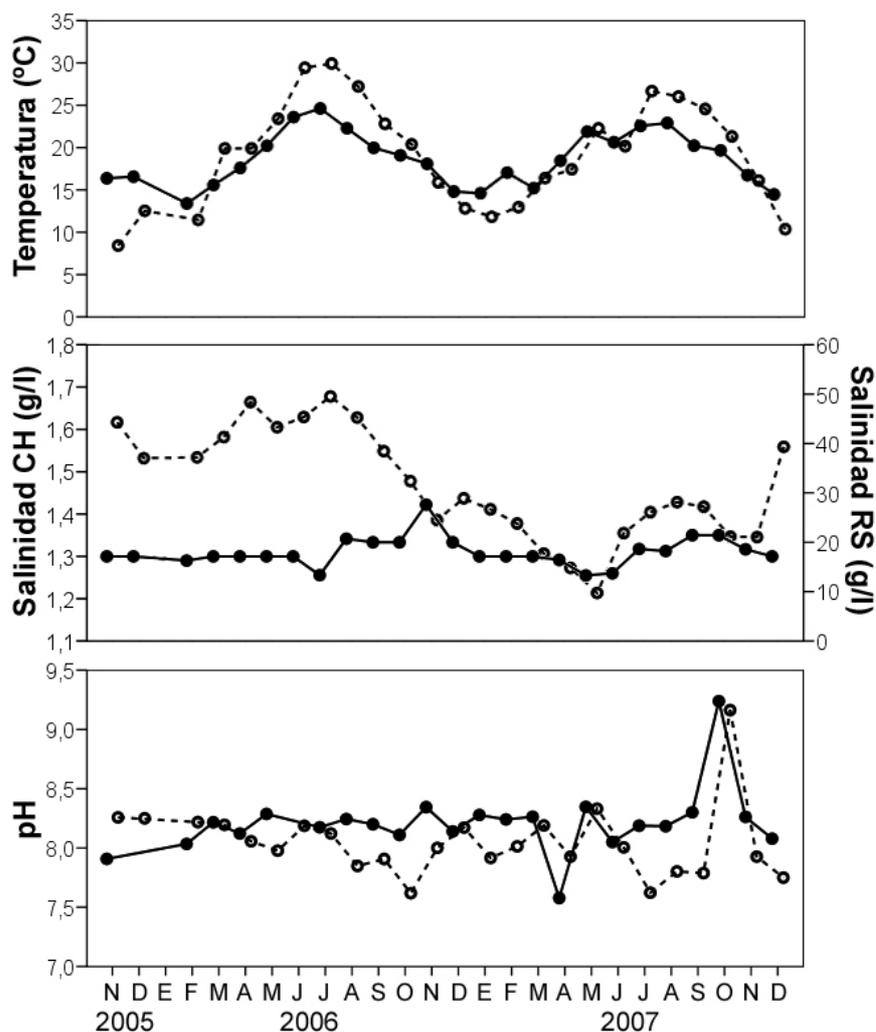


Figura 3.4. Variación de la temperatura, la salinidad y el pH del agua a lo largo del periodo de estudio en el río Chícamo (CH, círculos negros) y Rambla Salada (RS, círculos blancos).

Análisis de los datos

El análisis de las abundancias relativas de la población se realizó únicamente a partir de los muestreos en los que se estandarizó el esfuerzo de captura con *minnow-traps*, donde se contó el número de individuos capturados mediante dichas trampas y fue expresado como *capturas por unidad de esfuerzo* (CPUE), siendo 1 unidad de CPUE una trampa colocada durante 24 horas. La valoración de las abundancias poblacionales mediante CPUEs (densidad relativa) puede considerarse una estima adecuada cuando no es posible trabajar con densidades absolutas (Lucas & Baras 2000). La determinación de diferencias temporales en las CPUEs con datos transformados logarítmicamente y agrupados estacionalmente, así como la comparación entre Rambla Salada y el río Chícamo, fue abordada mediante análisis de la varianza (ANOVA) (Quinn & Keough 2002).

La estructura poblacional fue determinada mediante análisis de progresión modal, con el uso del software FiSAT II (ver. 1.2.0) [*FAO ICLARM Stock Assessment Tools*; Programa informático desarrollado por el Servicio de Recursos Marinos de la FAO (*Food & Agriculture Organization*, Roma, Italia) y el ICLARM (*International Center for Living Aquatic Resources Management*, Manila, Filipinas)] (www.fao.org). De forma genérica, la metodología se basa en el establecimiento de la adecuada correspondencia entre los valores modales pertenecientes a varias muestras poblacionales obtenidas en una secuencia temporal ordenada. Este tipo de estudio temporal proporciona dos tipos de información relativa al crecimiento (Weatherley & Gill 1987): (1) La separación entre las modas en el eje de abscisas nos informa sobre el crecimiento anual medio de cada clase de edad o, en el caso de que puedan ser identificadas, de cada cohorte que pueden ser útiles para estimar la edad relativa; (2) El desplazamiento de las modas de un muestreo a otro arroja datos sobre la proporción o tasa de crecimiento entre los intervalos de muestreo (Rosenberg & Beddington 1988). En el presente estudio, para la descomposición multimodal y el establecimiento de los parámetros que definen cada moda (= grupo de talla), se han aplicado dos de las subrutinas del programa informático FiSAT II.

La primera de las subrutinas utiliza el método Bhattacharya (Bhattacharya 1967) y fue utilizada para discernir las diferentes modas que pudieran determinarse en las distribuciones de frecuencias por longitud agrupadas mensual y estacionalmente. En segundo lugar, se aplicó la subrutina NORMSEP (*SEParation of the NORMally distributed components*) que presenta una alternativa estadística más rigurosa (ver en Gayanilo et al. 1988). Es aconsejable utilizar la primera (método Bhattacharya) para estimar suposiciones iniciales y refinar las mismas con la aplicación del método NORMSEP. De este modo, pudieron obtenerse unos parámetros definitorios de cada moda o grupo de talla, entre los que cabe mencionar la obtención de un *Índice de Separación* (SI) entre modas sucesivas, el cual es considerado significativo con valores superiores a 2. La determinación de la edad mediante el estudio de las escamas permitió asignar una edad a cada grupo de talla.

Las distribuciones de frecuencias por longitud fueron estudiadas separadamente para cortos periodos de tiempo (mensual y estacionalmente) con la finalidad de reducir los efectos de fusión entre modas que ejerce el crecimiento estacional de los individuos. En el caso del río Chícamo, debido a la escasez de especímenes capturados a partir de noviembre de 2007, el análisis de variación temporal en los parámetros de la estrategia de vida presente en la población únicamente se realizó con datos obtenidos entre noviembre de 2005 y octubre de 2007.

La intensidad del reclutamiento, entendida como el *ratio* entre el número de individuos adultos de la población ($L_T \geq 20$ mm) y el número de juveniles ($L_T < 20$ mm) (Zeug & Winemiller 2008), fue comparada entre poblaciones con la prueba Chi-cuadrado (Quinn & Keough 2002). Para estudiar el posible efecto de los cambios

de salinidad en el reclutamiento en Rambla Salada, la frecuencia relativa de juveniles en mayo y junio fue comparada entre 2006 y 2007 mediante el mismo método.

El cálculo de las tasas instantáneas de crecimiento en longitud se realizó mediante la fórmula presentada por Wootton (1998), en la que el crecimiento es calculado en relación a un periodo concreto de tiempo. En el presente estudio, se han obtenido las tasas de crecimiento mensuales y estacionales en longitud de aquellos grupos de talla identificados en las distribuciones de frecuencias por longitud, mediante la aplicación de las siguientes fórmulas:

$$g(L_T) = \frac{\ln L_{Tf} - \ln L_{Ti}}{t_f - t_i}$$

$$G(L_T) = 100 \cdot g(L_T)$$

donde L_{Tf} es la longitud total final y L_{Ti} es la longitud total inicial de cada uno de los grupos de talla establecidos mediante la aplicación sucesiva de los métodos Bhattacharya y NORMSEP, y t es el intervalo de tiempo definido, constante dentro de cada análisis, ya sea mensual o estacional. Las tasas de crecimiento mensual [$G(L_T)$, %] fueron comparadas entre sexos y entre ambas poblaciones mediante ANOVAs.

El análisis de la condición somática y la condición hepática, y de sus variaciones temporal y espacial, fue realizado mediante análisis de la covarianza (ANCOVA) acorde a los requisitos metodológicos expuestos por García-Berthou & Moreno-Amich (1993). Este procedimiento de ajuste mediante ANCOVAs de los posibles efectos de variación de la talla sobre variables como el peso eviscerado o el peso hepático ha sido utilizado con éxito para el estudio de otras poblaciones de *G. holbrooki* (Alcaraz & García-Berthou 2007), *G. affinis* (Piazza & La Peyre 2010) y otros peces de pequeña talla tales como *Aphanius iberus* (Oliva-Paterna et al. 2009).

Este método aplica ANCOVA utilizando el peso eviscerado (M_E) (o el peso hepático, M_H) como variable dependiente y tomando la longitud total (L_T) como covariable, tras la transformación logarítmica de los datos. Un primer paso consistió en contrastar la homogeneidad de los coeficientes de regresión b (pendientes) mediante una prueba ANCOVA preliminar que analiza el efecto de la interacción entre covariable y factor. Cuando dicha interacción no fue significativa ($p \geq 0,05$) se asumió homogeneidad de pendientes y, con posterioridad, se realizó un ANCOVA estándar para obtener los valores de las variables dependientes ajustados al efecto de la covariable (L_T). De acuerdo con García-Berthou & Moreno-Amich (1993), los valores ajustados por el ANCOVA fueron utilizados como índices de condición para la comparación entre sexos, estacionalidad y sistemas acuáticos (Rambla Salada y río Chícamo) mediante ANOVAs con pruebas *post hoc* HSD de Tukey (Quinn & Keough 2002). Además, sus variaciones temporales fueron contrastadas entre poblaciones mediante coeficientes de correlación de Spearman. Los valores de condición somática y condición hepática también fueron interrelacionados mediante coeficientes de correlación de Spearman.

Finalmente, también se analizaron las relaciones bivariantes entre las variables medioambientales (transformadas logarítmicamente) y la tasa de crecimiento, la condición somática y la condición hepática de la especie, mediante coeficientes de correlación de Spearman.

Con excepción de la determinación de la estructura de tallas poblacional, todos los análisis fueron realizados con el paquete estadístico SPSS[®] (ver. 15.0).

Resultados

Abundancia

Con la totalidad de capturas obtenidas en el estudio, la abundancia fue mucho mayor en Rambla Salada que en el río Chícamo (valores promedio; $CPUE_{RS}: 48,76 \pm 5,39$; $CPUE_{CH}: 0,60 \pm 0,19$). El patrón temporal de las estimas de CPUE para *G. holbrooki* en el río Chícamo mostró un alto nivel de variación estacional (ANOVA, estación como factor: $F_{(8,604)} = 7,76$, $p < 0,001$) con máximos en los otoños de 2005 y 2006 (Fig. 3.5). A su vez, esta población mostró una abundancia significativamente menor para el segundo ciclo anual de estudio (otoño 06-otoño 07) en comparación con el primero (otoño 05-verano 06) (ANOVA: $F_{(1,611)} = 14,41$, $p < 0,001$).

De forma similar, el patrón de variación temporal de la abundancia relativa también varió de forma significativa en Rambla Salada (ANOVA, estación como factor: $F_{(8,654)} = 42,38$, $p < 0,001$), mostrando los valores más elevados en las estaciones de otoño para el ciclo de 2006 y verano para el 2007 (Fig. 3.5). En esta población, las CPUE fueron significativamente mayores durante el segundo ciclo del estudio (ANOVA: $F_{(1,661)} = 55,24$, $p < 0,001$), patrón que se repite con la comparación únicamente de las CPUEs obtenidas en muestreos de campañas estivales y otoñales de ambos ciclos (ANOVA: $F_{(1,307)} = 8,90$, $p = 0,003$). Este resultado coincide con la disminución significativa de la salinidad del agua durante el segundo ciclo, aunque no se detectó una correlación significativa entre abundancia y salinidad en Rambla Salada (Correlación de Spearman entre valores promedio: $r = -0,13$, $p = 0,633$).

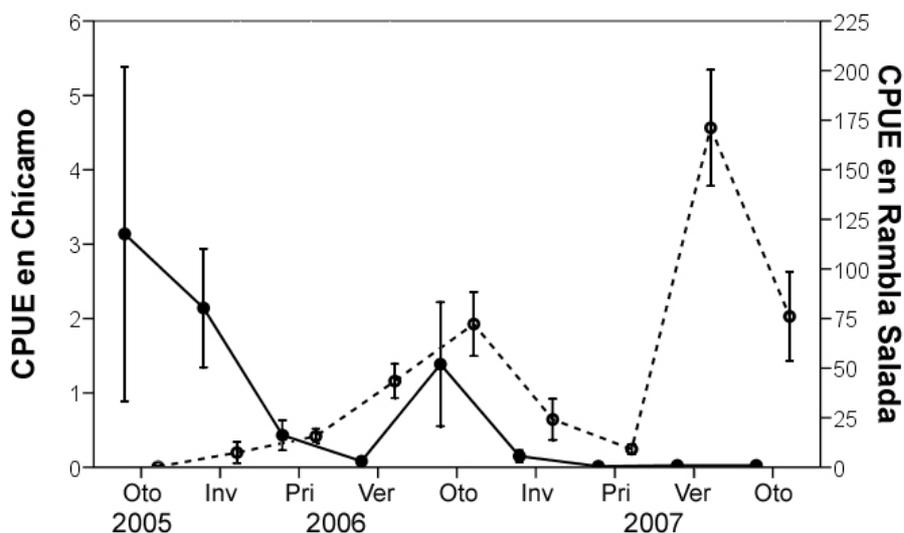


Figura 3.5. Variación temporal de la abundancia relativa (CPUE; media \pm SE) de *G. holbrooki* en el río Chícamo (círculos negros) y Rambla Salada (círculos blancos).

Estructura poblacional y crecimiento

En conjunto, la estructura poblacional se caracterizó por la presencia de cuatro clases de edad en Rambla Salada (0+ 78,46%, 1+ 19,83%, 2+ 1,71% y 3+ 0,01%) y tres en el río Chícamo (0+ 80,47%, 1+ 18,63% y 2+ 0,90%).

En las Tablas 3.1 y 3.2 se presenta la descomposición de las distribuciones de frecuencias por longitud en los grupos (= modas) significativos en cada una de las estaciones durante el periodo de estudio. En la mayoría de estaciones en los dos sistemas y con ambos sexos se han obtenido descomposiciones con separaciones modales significativas ($SI > 2$). En ambas poblaciones se pueden identificar entre 3 y 5 grupos de talla por estación de muestreo en el caso de las hembras, así como de 2 a 3 grupos en los machos.

La asignación de la edad a cada grupo de talla confirmó la presencia y la continuidad temporal de, al menos, dos subcohortes anuales para machos y para hembras durante el periodo de estudio, y de una cohorte anual 2004 en el caso de las hembras (Fig. 3.6). Las dos subcohortes nacidas en el mismo año fueron nombradas como A y B, siendo A la formada por el grupo de talla de individuos nacidos en la primera parte del periodo reproductor y B la subcohorte entendida como el grupo de talla formado por aquellos individuos nacidos en la parte final del periodo reproductor y que son los últimos en incorporarse al reclutamiento poblacional. Estas subcohortes fueron identificadas de forma independiente para cada sexo.

Las distribuciones de frecuencias por longitud de veranos consecutivos (Tablas 3.1. y 3.2) indicaron que la estructura poblacional no varió sustancialmente desde un año al siguiente. De este modo, *G. holbrooki* presentó una estructura de edad similar en ambas poblaciones, caracterizada ésta por un dominio de los individuos 0+ (normalmente superior al 75%) y una longevidad mayor en las hembras (generalmente de 0+ a 2+, aunque se capturaron dos hembras 3+ en Rambla Salada) en comparación con los machos (de 0+ a 1+).

Tabla 3.1. Grupos de talla de *G. holbrooki* identificados en cada estación a partir de las distribuciones de frecuencias por longitud de machos (+ juveniles) en las dos poblaciones estudiadas. El índice de separación (SI) indica el grado de separación de cada grupo de talla del inmediato anterior en la misma estación. SI debe ser >2 para proporcionar grupos significativamente diferenciados. Las clases de edad estimadas han sido confirmadas mediante lectura de escamas. L_T : longitud total (mm), SD: desviación estándar, n: número de individuos.

	Chícamo				Rambla Salada			
	$L_T \pm SD$	SI	Edad	n	$L_T \pm SD$	SI	Edad	n
Oto 05	18,00 ^a		0+	1	21,72 \pm 1,75	-	0+	85
	29,35 \pm 3,10	-	0+	43	26,85 \pm 1,80	2,89	0+	249
Inv 06	23,38 \pm 3,25	-	0+	86	26,20 \pm 2,06	-	0+	225
	28,84 \pm 2,00	2,08	0+	62				
Pri 06	16,86 \pm 4,71	-	0+	41	17,06 \pm 1,99	-	0+	93
	31,27 \pm 3,24	3,63	1+	133	27,19 \pm 1,79	5,36	1+	677
					31,54 \pm 1,55	2,60	1+	123
Ver 06	14,93 \pm 3,12	-	0+	101	18,49 \pm 4,32	-	0+	226
	21,47 \pm 3,43	2,00	0+	135	24,33 \pm 1,97	1,86	0+	1035
	31,00 \pm 1,42	6,56	1+	2	29,00 \pm 1,61	2,61	1+	32
Oto 06	16,60 \pm 2,34	-	0+	131	17,38 \pm 1,19	-	0+	134
	27,25 \pm 2,42	4,47	0+	45	26,19 \pm 2,02	5,49	0+	990
Inv 07	17,43 \pm 1,00	-	0+	14	17,46 \pm 1,00	-	0+	15
	27,37 \pm 2,17	6,27	0+	48	26,61 \pm 1,78	6,58	0+	923
Pri 07	13,96 \pm 2,71	-	0+	55	16,07 \pm 3,05	-	0+	329
	24,68 \pm 1,33	5,31	1+	11	27,31 \pm 2,03	4,43	1+	1080
	30,36 \pm 1,30	4,32	1+	13				
Ver 07	15,56 \pm 3,88	-	0+	158	16,85 \pm 2,64	-	0+	497
	23,52 \pm 1,95	2,73	0+	25	23,02 \pm 1,68	2,86	0+	1266
					28,43 \pm 2,10	2,86	1+	293
Oto 07	16,00 \pm 1,58	-	0+	13	17,22 \pm 1,59	-	0+	38
	27,10 \pm 2,70	5,19	0+	9	25,77 \pm 2,01	4,75	0+	637

^a Estos individuos no fueron introducidos en el análisis de progresión modal de las distribuciones de frecuencias por longitud

Tabla 3.2. Grupos de talla de *G. holbrooki* identificados en cada estación a partir de las distribuciones de frecuencias por longitud de hembras (+ juveniles) en las dos poblaciones estudiadas. El índice de separación (SI) indica el grado de separación de cada grupo de talla del inmediato anterior en la misma estación. SI debe ser >2 para proporcionar grupos significativamente diferenciados. Las clases de edad estimadas han sido confirmadas mediante lectura de escamas. L_T: longitud total (mm), SD: desviación estándar, n: número de individuos.

	Chícamo				Rambla Salada			
	L _T ± SD	SI	Edad	n	L _T ± SD	SI	Edad	n
Oto 05	23,22 ± 3,27	-	0+	104	24,21 ± 2,45	-	0+	286
	29,86 ± 1,50	2,78	0+	17	32,41 ± 5,86	1,97	0+	252
	41,00 ± 2,40	5,71	1+	7	40,47 ± 2,19	2,00	1+	228
Inv 06	21,90 ± 3,35	-	0+	103	23,82 ± 1,31	-	0+	42
	30,84 ± 2,33	3,15	0+	60	28,86 ± 3,71	2,01	0+	112
	38,71 ± 1,63	3,97	1+	7	40,63 ± 1,01	4,99	1+	6
Pri 06	14,57 ± 4,59	-	0+	39	16,06 ± 3,66	-	0+	106
	33,78 ± 5,48	3,82	1+	119	30,25 ± 5,90	2,97	1+	375
	40,31 ± 1,56	1,86	1+	15	44,24 ± 3,63	2,94	1+	331
	42,25 ± 2,06 ^a		2+	4	47,90 ± 4,50 ^a		2+	13
				49,00 ^a		3+	1	
Ver 06	15,15 ± 3,71	-	0+	180	11,14 ± 1,51	-	0+	24
	26,20 ± 4,16	2,81	0+	89	30,31 ± 5,95	5,14	0+	2417
	36,38 ± 1,84	3,39	1+	15	49,37 ± 2,46	4,53	1+	172
	46,07 ± 2,93	4,06	1+	6	54,33 ± 0,58 ^a		2+	3
	47,33 ± 3,79 ^a		2+	3				
Oto 06	17,64 ± 3,08	-	0+	161	22,94 ± 3,11	-	0+	1376
	27,90 ± 6,50	2,14	0+	110	33,65 ± 4,64	2,76	0+	1314
	45,31 ± 1,00	4,64	1+	7	50,59 ± 2,05	5,06	1+	9
					52,00 ± 1,41 ^a		2+	5
Inv 07	23,24 ± 3,56	-	0+	144	27,50 ± 3,49	-	0+	1108
	34,65 ± 4,75	2,75	0+	34	34,85 ± 2,99	2,27	0+	384
	47,09 ± 1,04	4,30	1+	2	40,46 ± 2,13 ^a		1+	69
	54,00 ^a		2+	1				
Pri 07	14,14 ± 2,85	-	0+	57	17,39 ± 4,72 ^a		0+	488
	29,79 ± 1,65	6,96	1+	5	28,65 ± 3,09	-	1+	228
	39,22 ± 4,17	3,24	1+	34	37,06 ± 5,05	2,07	1+	603
	54,71 ± 1,47	5,49	2+	6	49,02 ± 3,15	2,92	2+	156
					60,00 ^a		3+	1
Ver 07	15,72 ± 3,93	-	0+	164	20,83 ± 1,07	-	0+	378
	28,16 ± 3,07	3,55	0+	35	26,12 ± 5,53	1,60	0+	4438
	36,99 ± 2,61	3,10	1+	16	36,79 ± 3,05	2,49	1+	237
	52,00 ± 6,48	5,00	2+	5	50,39 ± 2,85	4,61	2+	196
Oto 07	19,12 ± 3,68	-	0+	26	22,98 ± 2,70	-	0+	782
	33,69 ± 2,82	4,48	0+	7	29,82 ± 3,37	2,25	0+	1213
					37,11 ± 3,05	2,27	1+	651
				49,37 ± 2,98	4,07	2+	67	

^a Estos individuos no fueron introducidos en el análisis de progresión modal de las distribuciones de frecuencias por longitud

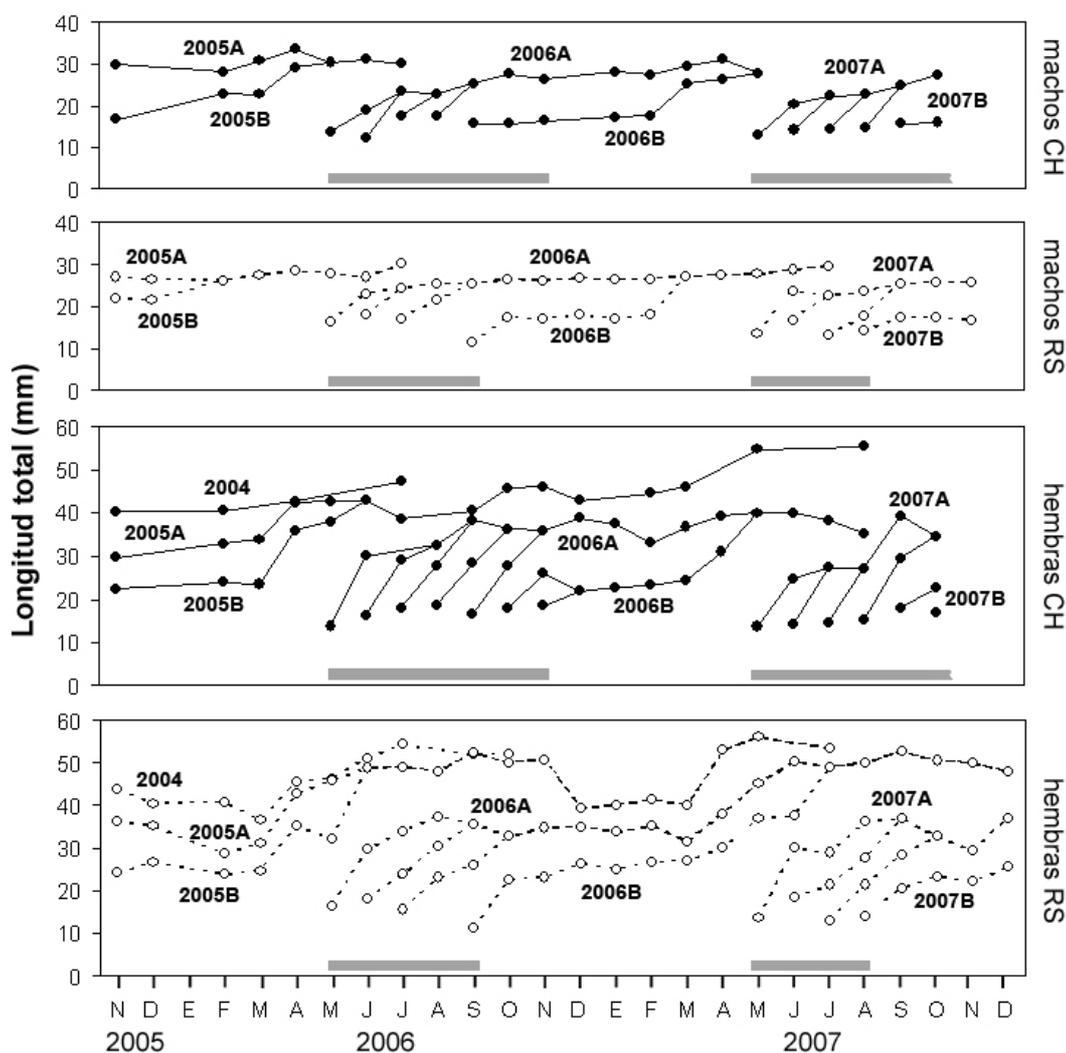


Figura 3.6. Valores medios de longitud total de cada grupo de talla identificado en las distribuciones de frecuencias por longitud de los datos mensuales *G. holbrooki*. La extensión del periodo de reclutamiento se indica en gris. CH: río Chícamo; RS: Rambla Salada. Los juveniles (individuos con $L_T < 20$ mm) se incorporan junto a ambos sexos.

En ambos sistemas, el análisis de progresión modal también permitió identificar un periodo de reclutamiento largo con la presencia continua de individuos menores de 20 mm L_T desde primavera hasta otoño (Fig. 3.6). Aunque la capturabilidad de individuos de tallas inferiores a 10 mm fue prácticamente nula, su presencia fue confirmada visualmente durante los dos periodos de reclutamiento.

En términos generales, la población de Rambla Salada presentó una menor proporción de juveniles (6,9%) que el río Chícamo (46,4%) (Chi-cuadrado: $\chi^2_{(1)} = 1607,27$, $p < 0,001$) y, además, en Rambla Salada el periodo de reclutamiento fue significativamente más corto. En la población del río Chícamo se detectó la presencia

de juveniles hasta noviembre, mientras que en Rambla Salada éstos se mantuvieron únicamente hasta septiembre de 2006 y agosto de 2007 (Fig. 3.6). Además, al estudiar en la población de Rambla Salada la fase inicial del reclutamiento (finales de mayo-junio) se observó una frecuencia relativa de juveniles menor en 2006 (7,6%), periodo con mayor salinidad del sistema, que en 2007 (15,9%) cuando la salinidad del sistema fue inferior (Chi-cuadrado: $\chi^2_{(1)} = 68,88$, $p < 0,001$).

En la Tabla 3.3 se presentan los datos que reflejan la comparación realizada entre los valores medios de las tasas de crecimiento mensual de cada subcohorte de las poblaciones del río Chícamo y Rambla Salada. Como se puede observar, los valores de las tasas de crecimiento mensual no mostraron diferencias significativas entre las poblaciones.

Tabla 3.3. Comparación de las tasas de crecimiento mensual ($G(L_T)$, %, media \pm SE) de las subcohortes de *G. holbrooki* entre las poblaciones del río Chícamo y de Rambla Salada mediante ANOVA: Estadístico F, grados de libertad (gl) y valores de p.

				ANOVA		
		Chícamo	Rambla Salada	F	gl	p
Machos	2005A	0,67 \pm 2,94	1,86 \pm 2,09	0,11	1, 11	0,742
	2005B	6,33 \pm 4,27	3,43 \pm 2,31	0,39	1, 11	0,546
	2006A	14,00 \pm 5,54	9,00 \pm 2,99	0,69	1, 29	0,411
	2006B	8,00 \pm 4,70	9,60 \pm 5,32	0,05	1, 15	0,834
	2007A	27,25 \pm 7,51	17,56 \pm 6,92	0,90	1, 15	0,357
	2007B	2,00	6,00 \pm 7,55	-	-	-
Hembras	2004	1,67 \pm 0,88	2,00 \pm 3,24	0,00	1, 10	0,955
	2005A	2,67 \pm 2,45	1,47 \pm 2,75	0,10	1, 27	0,760
	2005B	5,25 \pm 3,95	3,59 \pm 3,72	0,09	1, 27	0,767
	2006A	17,37 \pm 5,20	10,50 \pm 3,30	1,29	1, 44	0,262
	2006B	7,55 \pm 4,85	9,73 \pm 4,87	0,10	1, 24	0,760
	2007A	33,44 \pm 10,43	20,15 \pm 6,89	1,23	1, 20	0,280
	2007B	22,00	15,00 \pm 9,06	-	-	-

Los grupos de juveniles detectados cada mes en las dos poblaciones estudiadas mostraron una elevada tasa de crecimiento mensual (Fig. 3.6). La dinámica temporal de crecimiento observada en machos muestra que éstos mantuvieron altas tasas de incremento hasta octubre, tanto en la subcohorte conformada por los que se incorporaron a la población en la primera parte del reclutamiento (subcohorte A) como en la que conforman los procedentes del final del reclutamiento (subcohorte B). Básicamente debido al mayor tiempo de crecimiento desde su aparición en la población, los machos de la primera fase del reclutamiento (subcohorte A) alcanzaron una talla media mayor en el inicio del otoño. En consecuencia, en este momento (otoño) se observa la presencia de las subcohortes A y B en los individuos 0+ que, debido a la baja tasa de crecimiento mostrada a lo largo de los meses más

fríos, mantuvieron prácticamente la misma longitud promedio durante el resto del otoño y el invierno. En marzo-abril el crecimiento se aceleró y se incrementó especialmente en la subcohorte B, de modo que las dos subcohortes se solaparon en las distribuciones de frecuencias por longitud, diferenciando una única moda en la población de individuos 1+ justo antes del periodo reproductor (Fig 3.6).

Las hembras crecieron más rápido que los machos, tanto en la fase de desarrollo desde su estado juvenil hasta su estado adulto (ANOVA: $F_{(1,44)} = 7,25$, $p = 0,010$) como en el estado adulto (ANOVA: $F_{(1,52)} = 12,42$, $p = 0,001$). Además, el incremento en talla de las hembras se mantuvo hasta noviembre-diciembre, alcanzando valores de L_T medios mayores que los machos. También en las hembras pudieron ser diferenciadas dos subcohortes (A y B) durante el periodo invernal, en el que el crecimiento es nulo, e incluso durante la primavera. Tras la reactivación del crecimiento durante la primavera, las subcohortes correspondientes al año anterior también terminaron solapándose al inicio del verano, no siendo posible su diferenciación estadística (Fig. 3.6).

La tasa de crecimiento temporal se mostró positivamente correlacionada con la temperatura (con datos mensuales), aunque no se detectó ninguna relación entre este parámetro y la salinidad del agua o el pH (Tabla 3.4).

Tabla 3.4. Matriz de correlación de la tasa de crecimiento [$G(L_T)$], la condición somática y la condición hepática de *G. holbrooki* con las variables ambientales en ambas poblaciones estudiadas (coeficientes de correlación de Spearman).

			Temperatura	Salinidad	pH
Chícamo	Tasa de crecimiento	machos	0,668 p = 0,001	-0,232 p = 0,325	0,007 p = 0,976
		hembras	0,790 p < 0,001	-0,124 p = 0,593	0,162 p = 0,495
	Condición somática	machos	-0,551 p = 0,005	-0,419 p = 0,047	-0,025 p = 0,911
		hembras	0,412 p = 0,036	-0,553 p = 0,005	0,272 p = 0,199
	Condición hepática	machos	-0,660 p < 0,001	-0,007 p = 0,974	0,164 p = 0,456
		hembras	0,193 p = 0,345	-0,626 p = 0,001	0,322 p = 0,125
Rambla Salada	Tasa de crecimiento	machos	0,439 p = 0,036	-0,067 p = 0,760	-0,190 p = 0,386
		hembras	0,648 p = 0,001	-0,113 p = 0,598	-0,081 p = 0,708
	Condición somática	machos	-0,446 p = 0,017	-0,629 p < 0,001	-0,011 p = 0,957
		hembras	0,432 p = 0,022	-0,415 p = 0,031	0,209 p = 0,316
	Condición hepática	machos	-0,675 p < 0,001	-0,326 p = 0,097	-0,048 p = 0,819
		hembras	0,248 p = 0,203	-0,538 p = 0,004	0,268 p = 0,195

Condición somática y condición hepática

Los resultados de los ANCOVAs realizados para estimar los efectos de los factores (población y estación) en las relaciones L_T-M_E y L_T-M_H se muestran en la Tabla 3.5. El efecto de la población en el análisis preliminar fue significativo en machos y hembras para ambas relaciones. La estación también presentó un efecto significativo en las relaciones anteriores en cada uno de los análisis independientes realizados para machos y hembras del río Chícamo y Rambla Salada.

Se observaron cambios significativos en la variación temporal de los índices de condición somática y hepática en los individuos de *G. holbrooki* de las dos poblaciones estudiadas (Tabla 3.6). La Figura 3.7 muestra la variación temporal de la condición somática y hepática por sexos separados en ambas poblaciones.

Tabla 3.5. Resultados de los ANCOVAs de las relaciones L_T-M_E y L_T-M_H en *G. holbrooki* del río Chícamo y Rambla Salada: Estadístico F, grados de libertad (gl) y valores de p. La longitud total (L_T) es la covariable.

	Machos			Hembras		
	F	gl	p	F	gl	p
(a) Relación L_T-M_E						
Total (ANCOVA preliminar)						
Longitud	6783,44	1, 2038	< 0,001	67500,12	1, 2309	< 0,001
Población	11,58	1, 2038	0,001	4,63	1, 2309	0,031
Estación	2,51	8, 2038	0,010	4,86	8, 2309	< 0,001
Población x Estación	1,46	8, 2038	0,166	6,55	8, 2309	< 0,001
Long x Poblac x Estación	3,31	17, 2038	< 0,001	4,10	17, 2309	< 0,001
Chícamo (ANCOVA preliminar)						
Longitud	2642,09	1, 464	< 0,001	32901,62	1, 760	< 0,001
Estación	2,91	8, 464	0,004	8,31	8, 760	< 0,001
Longitud x Estación	2,69	8, 464	0,007	6,76	8, 760	< 0,001
Rambla Salada (ANCOVA preliminar)						
Longitud	6465,04	1, 1574	< 0,001	47158,87	1, 1549	< 0,001
Estación	1,97	8, 1574	0,046	3,05	8, 1549	0,002
Longitud x Estación	2,14	8, 1574	0,030	3,06	8, 1549	0,002
(b) Relación L_T-M_H						
Total (ANCOVA preliminar)						
Longitud	338,48	1, 2035	< 0,001	4647,58	1, 2309	< 0,001
Población	1,64	1, 2035	0,200	2,72	1, 2309	0,099
Estación	0,95	8, 2035	0,471	5,54	8, 2309	< 0,001
Población x Estación	2,43	8, 2035	0,013	8,26	8, 2309	< 0,001
Long x Poblac x Estación	2,17	17, 2035	0,004	6,11	17, 2309	< 0,001
Chícamo (ANCOVA preliminar)						
Longitud	128,40	1, 463	< 0,001	1510,21	1, 760	< 0,001
Estación	1,48	8, 463	0,161	6,62	8, 760	< 0,001
Longitud x Estación	1,35	8, 463	0,218	6,41	8, 760	< 0,001
Chícamo (ANCOVA estándar)						
Longitud	257,78	1, 471	< 0,001			
Estación	36,43	8, 471	< 0,001			
Rambla Salada (ANCOVA preliminar)						
Longitud	314,64	1, 1572	< 0,001	3896,17	1, 1549	< 0,001
Estación	3,31	8, 1572	0,001	4,67	8, 1549	< 0,001
Longitud x Estación	3,15	8, 1572	0,002	5,42	8, 1549	< 0,001

Tabla 3.6. Comparación entre estaciones de la condición somática y la condición hepática de *G. holbrooki* del río Chícamo y Rambla Salada mediante ANOVA y tests HSD de Tukey: Estadístico F, grados de libertad (gl) y valores de p.

Cohorte	ANOVA			HSD de Tukey
	F	gl	p	
(a) Condición somática				
Chícamo Machos				
2005	14,76	2, 152	< 0,001	Oto05>Inv06<Pri06
2006	122,45	3, 206	< 0,001	Ver06<Oto06=Inv07=Pri07
2007	33,53	1, 50	< 0,001	Ver07<Oto07 ^a
Hembras				
2004	41,50	1, 12	< 0,001	Oto05>Inv06 ^a
2005	40,71	4, 227	< 0,001	Oto05=Inv06<Pri06<Ver06 = Inv07
2006	78,58	4, 396	< 0,001	Ver06=Oto06=Inv07<Pri07<Ver07
2007	0,82	2, 67	0,443	Pri07=Ver07=Oto07
Rambla Machos				
Salada				
2005	18,62	3, 272	< 0,001	Oto05=Inv06<Pri06<Ver06
2006	127,50	5, 945	< 0,001	Pri06<Ver06<Oto06=Inv07=Pri07<Ver07
2007	63,15	2, 315	< 0,001	Pri07<Ver07<Oto07
Hembras				
2004	-	-	-	-
2005	103,52	5, 284	< 0,001	Oto05>Inv06<Pri06<Ver06=Oto06>Inv07
2006	141,88	6, 896	< 0,001	Pri06=Ver06=Oto06=Inv07<Pri07<Ver07=Oto07
2007	18,86	2, 296	< 0,001	Pri07<Ver07=Oto07
(b) Condición hepática				
Chícamo Machos				
2005	65,02	2, 152	< 0,001	Oto05>Inv06=Pri06
2006	367,60	3, 205	< 0,001	Ver06<Oto06>Inv07>Pri07
2007	179,70	1, 50	< 0,001	Ver07<Oto07 ^a
Hembras				
2004	58,60	1, 12	< 0,001	Oto05>Inv06 ^a
2005	38,44	4, 227	< 0,001	Oto05>Inv06<Pri06<Ver06 = Inv07
2006	63,68	4, 396	< 0,001	Ver06<Oto06=Inv07<Pri07<Ver07
2007	2,42	2, 67	0,097	Pri07=Ver07=Oto07
Rambla Machos				
Salada				
2005	495,58	3, 270	< 0,001	Oto05>Inv06>Pri06<Ver06
2006	511,50	5, 945	< 0,001	Pri06<Ver06<Oto06>Inv07>Pri07<Ver07
2007	205,45	2, 315	< 0,001	Pri07<Ver07<Oto07
Hembras				
2004	-	-	-	-
2005	97,70	5, 284	< 0,001	Oto05>Inv06<Pri06<Ver06=Oto06=Inv07
2006	94,46	6, 897	< 0,001	Pri06=Ver06<Oto06>Inv07<Pri07<Ver07=Oto07
2007	4,09	2, 295	0,018	Pri07=Ver07=Oto07 (Pri07 < Oto07)

^a El test *post hoc* no fue realizado en estos casos

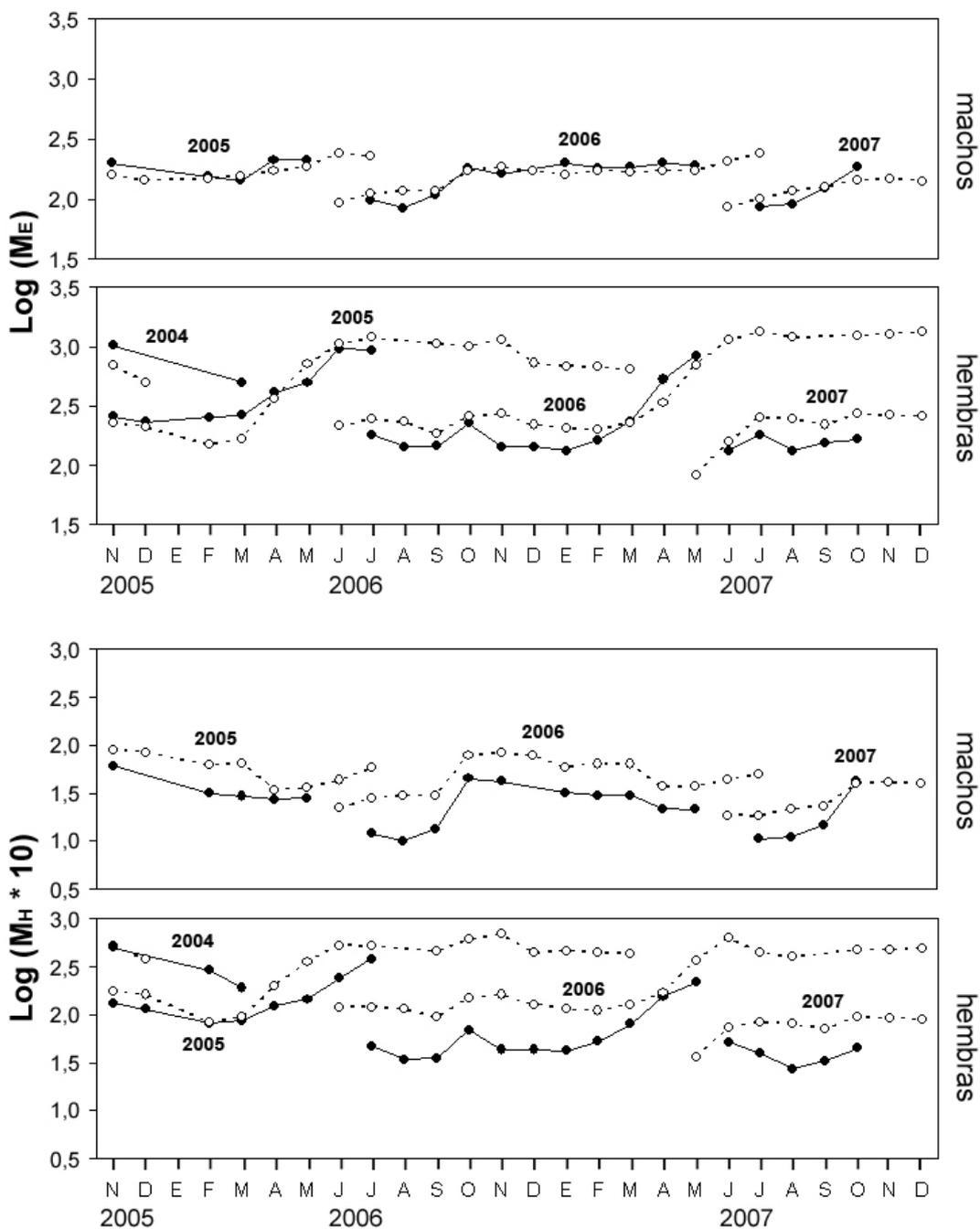


Figura 3.7. Variación temporal de la condición somática [$\log(M_E)$] y de la condición hepática [$\log(M_H * 10)$] en machos y hembras de *G. holbrooki* del río Chícamo (círculos negros) y Rambla Salada (círculos blancos). Las medias mensuales se han calculado para muestras de al menos cuatro individuos.

En términos generales, ambas poblaciones mostraron un ciclo de variación temporal de la condición somática similar (Fig. 3.7), con niveles de correlación significativos tanto en machos (Correlación de Spearman entre valores promedio: $r = 0,61$, $p < 0,001$) como en hembras ($r = 0,35$, $p = 0,012$). Los valores del índice de condición somática no mostraron diferencias significativas entre ambas poblaciones en el caso de los machos (ANOVA: $F_{(1,1738)} = 0,00$, $p = 0,992$), mientras que en el caso de las hembras fueron significativamente mayores en Rambla Salada (ANOVA: $F_{(1,1901)} = 61,68$, $p < 0,001$). Cada cohorte anual de machos registró un aumento de su condición desde su aparición en primavera hasta octubre, cuando comenzó un periodo de condición constante que abarcó hasta la siguiente primavera. En ese momento, los individuos supervivientes al invierno (ya formando parte de la clase de edad 1+) sufrieron un nuevo incremento de su condición que se mantuvo hasta la desaparición de la cohorte (Tabla 3.6, Fig. 3.7). El ciclo de condición somática de las hembras fue, en cierto grado, similar, aunque el aumento de condición registrado durante los primeros meses fue más discreto e incluso nulo. Entre otoño e invierno se registró incluso una disminución de la condición, pero desde febrero-marzo, con antelación a los machos, la condición de las hembras de la cohorte (que pasaron a ser 1+) mostró su incremento más notable (Tabla 3.6, Fig. 3.7). En general, las hembras alcanzaron mayores valores de condición somática que los machos (ANOVA: $F_{(1,4417)} = 1383,92$, $p < 0,001$). La condición de las hembras alcanzó un máximo en julio, manteniéndose ese alto valor durante el resto de la época reproductora y disminuyendo en el invierno siguiente.

El ciclo de condición hepática fue también similar en las dos poblaciones estudiadas para machos (Correlación de Spearman entre valores promedio: $r = 0,88$, $p < 0,001$) y para hembras ($r = 0,39$, $p = 0,005$) (Fig. 3.7). No obstante, en términos absolutos los valores del índice de condición hepática resultaron mayores en Rambla Salada tanto en machos (ANOVA: $F_{(1,1735)} = 440,47$, $p < 0,001$) como hembras (ANOVA: $F_{(1,1900)} = 464,78$, $p < 0,001$). La condición hepática de machos aumentó desde la aparición de la cohorte en primavera hasta el otoño y a continuación fue disminuyendo de forma progresiva durante el invierno hasta mostrar los mínimos en la siguiente primavera (Fig. 3.7). Al inicio del verano se detectó un ligero incremento de los valores de condición hepática en machos 1+, antes de que éstos desaparecieran de ambas poblaciones producto del esfuerzo reproductor. En el caso de las hembras, la condición hepática apenas aumentó durante la época reproductora y disminuyó ligeramente a partir del otoño. Un claro incremento de la condición hepática comenzó a detectarse en febrero-marzo del siguiente año, llegando a un máximo en junio, y manteniéndose los valores a continuación, hasta que volvió a caer en invierno. Los valores de este índice fueron significativamente mayores en hembras que en machos (ANOVA: $F_{(1,4414)} = 2898,56$, $p < 0,001$).

El ciclo de condición hepática estuvo estrechamente relacionado con el de condición somática en machos y en hembras (Correlación de Spearman entre valores promedio: $r = 0,88$, $p < 0,001$). Además, ambas condiciones, somática y hepática, se correlacionaron negativamente con la salinidad, aunque su relación con la

temperatura dependió del sexo de los individuos: en machos, ambas se correlacionaron negativamente con la temperatura y en hembras, la condición somática se correlacionó positivamente con ella y no hubo correlación con la temperatura en el caso de la condición hepática (Tabla 3.4).

Discusión

El estudio presentado en este capítulo permite conocer mejor la variación de los parámetros de la estrategia de vida de *G. holbrooki* en sistemas lóticos mediterráneos. Los cursos de agua estudiados están localizados en una región de clima semiárido de la Península Ibérica y, consecuentemente, están sujetos a episodios severos e impredecibles tales como avenidas y sequías. Asimismo, estos cursos de agua son sistemas salinos caracterizados por condiciones de oligo-mesosalinidad y meso-hipersalinidad, situación que confiere un escenario inusual para el estudio de la estrategia de vida *G. holbrooki* (Pyke 2005).

Abundancia

Aunque las CPUE están influidas por factores como el comportamiento de los peces o la capturabilidad del método de muestreo (Lucas & Baras 2000), la variación de CPUEs obtenidas mediante métodos de trapeo se ha utilizado con anterioridad como indicador de variaciones en la abundancia poblacional de *G. holbrooki* (Alcaraz & García-Berthou 2007) y de otras especies de Ciprinodontiformes (Clavero et al. 2006, Oliva-Paterna et al. 2009). Las variaciones estacionales de abundancia fueron similares en ambas poblaciones, y presentaron valores máximos durante el otoño, lo que además está en concordancia con la mayoría de las poblaciones descritas (Pyke 2008). Este ciclo está principalmente relacionado con la estrategia de vida *oportunist*a (Winemiller & Rose 1992) descrita para la especie por Vila-Gispert & Moreno-Amich (2002) en poblaciones ibéricas. Dicha estrategia implica una aparición masiva de juveniles durante el periodo de reclutamiento y una elevada mortalidad de los adultos relacionada con los costes somáticos de la reproducción, junto a otros factores como la depredación o las enfermedades (Fernández-Delgado 1989, Vargas & de Sostoa 1996). No obstante, en términos absolutos, la abundancia poblacional en el sistema meso-hipersalino (Rambla Salada) resultó más de 80 veces superior que en el oligo-mesosalino (río Chícamo), algo discordante con el patrón esperado según la relación entre la abundancia y la salinidad del agua presentada por Alcaraz & García-Berthou (2007). Otros factores ambientales, directa o indirectamente dependientes de la salinidad, pueden tener un efecto significativo sobre la abundancia de la especie. Así por ejemplo, la ausencia de competencia interespecífica con otras especies de peces en Rambla Salada puede ser un factor significativo a la hora de explicar la elevada abundancia de la especie en este sistema. Además, la alta disponibilidad de macroinvertebrados presente en Rambla Salada (Guerrero et al. 2004, Gutiérrez-Cánovas et al. 2009) es otro factor que, de forma aislada o sinérgicamente con el anterior, puede colaborar en gran medida en la existencia de una población de la especie con un número tan elevado de efectivos. Por otro lado, otros factores ambientales que operen al margen de la salinidad pueden estar contribuyendo al desarrollo diferencial de ambas poblaciones, enmascarando en consecuencia la relación entre salinidad y abundancia.

Las poblaciones de esta especie pueden verse afectadas también por episodios impredecibles tales como avenidas y sequías, y se han observado declives interanuales dramáticos asociados con cambios repentinos en las características del hábitat (Dudley & Matter 1999, Chapman & Warburton 2006). En este estudio, el descenso interanual de la abundancia de *G. holbrooki* en la población del río Chícamo podría estar relacionado con las avenidas que ocurren con frecuencia en este curso de agua (Vidal-Abarca et al. 2000) (al menos dos durante el periodo de estudio) y su efecto de arrastre sobre la comunidad de peces. Sin embargo, otros dos factores, actuando en conjunto, resultan fundamentales para explicar el descenso interanual en la abundancia de *G. holbrooki* en la población del río Chícamo. En primer lugar, el tamaño poblacional estimado al inicio del periodo de estudio fue bastante bajo (densidad en las charcas en verano de 2005 = 8-13 individuos/m², datos sin publicar) para el tramo de cabecera en el que se ha desarrollado el estudio. En segundo lugar, la extracción continuada de individuos que se ha desarrollado en el sistema desde 2005, y en el periodo del presente estudio, sobre esa reducida población debe ser un factor determinante (ver capítulo 6 de la presente memoria).

Por su parte, la población de Rambla Salada mostró un incremento significativo de la abundancia de individuos durante el segundo ciclo anual del estudio, que probablemente estuvo relacionado con los cambios en la salinidad del agua consecuencia de un proceso de dilución. Como ya se ha comentado, la entrada de agua dulce a Rambla Salada ha aumentado considerablemente en las últimas décadas debido a la expansión de la agricultura intensiva de regadío dentro de su cuenca de drenaje (Velasco et al. 2006, Millán et al. 2011). En el presente estudio, los procesos de dilución del sistema por importantes entradas puntuales de agua dulce, junto con el efecto de dulcificación continuo producto del drenaje del terreno, han sido denominados en conjunto *estrés ambiental por dilución* (ver capítulo 4 de la presente memoria). Los descensos de salinidad suponen una mejora de las condiciones ambientales para *G. holbrooki*, no sólo por la disminución del estrés fisiológico relacionado principalmente con la osmorregulación (Plaut 2000), sino también por los cambios asociados en el hábitat, principalmente una mayor disponibilidad trófica de macroinvertebrados (Velasco et al. 2006) y de refugio consecuencia del aumento en la biomasa de algas filamentosas flotantes (p.ej. *Cladophora glomerata* según Gutiérrez-Cánovas et al. 2009). En general, las características reproductoras del género *Gambusia* le permiten incrementar en número rápidamente y así repoblar áreas o aumentar sus densidades cuando las condiciones ambientales mejoran (Pyke 2005, 2008). De acuerdo con esto, la población de la especie en Rambla Salada resultó aproximadamente 1,9 veces más abundante en el periodo de dilución (2007, 7-28 g/l) que durante el periodo previo (2006, 33-47 g/l).

El efecto de la salinidad en la supervivencia de *G. holbrooki* fue estudiado en una población de agua dulce por Nordlie & Mirandi (1996). Estos autores encontraron que salinidades de hasta 15 g/l no resultaban severamente restrictivas, pero que salinidades superiores producían mortalidades crecientes. La especie cercana *G. affinis* es, en general, capaz de tolerar incrementos graduales de salinidad hasta 39

g/l, aunque la mortalidad es un 35% mayor en esas condiciones (Chervinski 1983). Sin embargo, es probable que una población de estas especies que haya estado sometida a condiciones ambientales subóptimas o con niveles de estrés ambiental elevado, sea capaz de adaptarse a incrementos graduales de esas condiciones (p.ej. salinidad) (Hubbs 2000). Incluso, se ha propuesto que la mortalidad inducida por la salinidad puede resultar diferente en poblaciones genéticamente distintas (Congdon 1994, Kandl & Thompson 1996). La viabilidad de la población de *G. holbrooki* que habita en Rambla Salada apoya estas hipótesis, aspecto que no resulta contradictorio con la respuesta observada en la abundancia de la población de Rambla Salada a las variaciones de salinidad del sistema (ver capítulo 4 de la presente memoria).

Estructura poblacional y crecimiento

Las poblaciones del río Chícamo y Rambla Salada mostraron una estructura de edad poblacional similar, caracterizada por la mayor longevidad de las hembras y la gran importancia cuantitativa de los individuos 0+, que conforman más del 75% de los dos *stocks* poblacionales estudiados. Esta estructura es similar a las descritas para otras poblaciones ibéricas de la especie ubicadas en tipologías de hábitat diferentes (Pérez-Bote & López 2005, Tedesco et al. 2008). La inversión de grandes cantidades de energía para un crecimiento rápido y el desarrollo de la reproducción podría llevar a la muerte de los individuos reproductores 1+, tanto machos como hembras, tras la misma (Fernández-Delgado 1989). Sin embargo, los machos de *G. holbrooki* parecen más sensibles que las hembras ante la hipoxia, el estrés térmico, la superpoblación, las condiciones invernales y la disminución de recursos ambientales. En consecuencia, el porcentaje de machos que sobrevive tras alcanzar la madurez y su primer periodo reproductor es mínimo (Haynes & Cashner 1995). Una estructura poblacional similar en poblaciones de *G. holbrooki* que habitan cursos de agua con diferente grado de salinidad ha sido mostrado previamente por Alcaraz & García-Berthou (2007), aunque nuestro estudio extiende el conocimiento a poblaciones de la especie que habitan ambientes con una salinidad promedio normalmente superior a 40 g/l. La estabilidad de la estructura de edad en poblaciones que habitan sistemas con un estrés ambiental elevado, muestra en cierta medida la gran capacidad de adaptación local de la especie (Specziár 2004), aspecto que también ha sido resaltado en *G. affinis* (Brown-Peterson & Peterson 1990, Stockwell & Vinyard 2000).

El análisis mensual de las distribuciones de frecuencias por longitud ha permitido diferenciar la aparición de, al menos, un nuevo grupo de reclutas (grupo de talla) cada mes durante el periodo de reclutamiento, en las dos poblaciones estudiadas. A medida que aumenta el tamaño de los individuos va decreciendo su tasa de crecimiento, de manera que los diferentes grupos de reclutas que entran en la población van solapándose en lo referente a sus distribuciones de frecuencias por longitud. El resultado es que un mínimo de dos nuevas subcohortes de individuos 0+ pueden diferenciarse al inicio del periodo invernal de cada año. La primera (subcohorte A) con los individuos nacidos en el inicio del periodo de reclutamiento y la segunda (subcohorte B) con la descendencia correspondiente a los últimos meses

de dicho periodo, que alcanza una talla promedio inferior a la primera. En el presente trabajo se observa, al igual que en estudios previos (Fernández-Delgado 1989, Cabral & Marques 1999, Pérez-Bote & López 2005), el alto grado de solapamiento de los grupos de talla dentro de la clase de edad 0+, si bien, en nuestro análisis se ha podido constatar la existencia de dos subcohortes significativamente diferentes dentro de los individuos 0+.

El periodo de reclutamiento fue largo, abarcando desde mayo hasta agosto-septiembre en Rambla Salada y extendiéndose hasta octubre-noviembre en el río Chícamo. Aunque este extenso periodo se ajusta al patrón general desarrollado por la especie (Milton & Arthington 1983), difiere en cierta medida de otras poblaciones estudiadas en la Península Ibérica, en las que el reclutamiento abarcó desde junio hasta octubre [p.ej. Delta del Ebro (Vargas & de Sostoa 1996), Laguna de Zoñar (Fernández-Delgado & Rossomanno 1997) y Río Mondego (Cabral & Marques 1999)]. El periodo reproductor y la duración del reclutamiento en poblaciones del género *Gambusia*, están principalmente controlados por el fotoperiodo y la temperatura (Haynes & Cashner 1995, Koya & Kamiya 2000), lo que podría explicar las pequeñas diferencias detectadas con otras poblaciones de la especie. No obstante, debido a la cercana ubicación de los dos sistemas, las diferencias en la extensión del periodo de reclutamiento encontradas entre las dos poblaciones estudiadas en este trabajo no pueden ser atribuidas a diferencias en el fotoperiodo o la temperatura. Por su parte, la salinidad puede ser un factor a valorar, dado que un reclutamiento más corto en aguas más salinas ha sido previamente descrito en *G. affinis* por Brown-Peterson & Peterson (1990). En cuanto a la intensidad del reclutamiento, la salinidad parece tener también un efecto negativo, ya que este parámetro presentó un valor más elevado en la población del río Chícamo. Además, la población de Rambla Salada mostró un claro decremento en la intensidad del reclutamiento en condiciones de mayor salinidad del sistema (ver capítulo 4 de la presente memoria). Se ha observado que la salinidad elevada, o incrementos drásticos de la misma, son importantes factores de estrés para la supervivencia de especies de Ciprinodontiformes, afectando especialmente a los estadios larvarios y juveniles (Bohlen 1999, Oliva-Paterna et al. 2009). No obstante, de forma similar a lo comentado en el análisis de la relación entre salinidad y abundancia poblacional, otros factores ecológicos y sociales relativos a fenómenos de competencia podrían ejercer una influencia importante sobre el reclutamiento (Lam 1983, Myers 2002).

La dinámica de crecimiento estacional detectada en las poblaciones de Rambla Salada y el río Chícamo resulta similar a la observada en otras poblaciones ibéricas (Vargas & de Sostoa 1996, Pérez-Bote & López 2005), no obstante, el periodo de crecimiento rápido es claramente más largo incluyendo el otoño en las poblaciones estudiadas. La alta tasa de crecimiento de los individuos jóvenes favorece su supervivencia al alcanzar una talla mínima que les permite, entre otros aspectos, alimentarse en un mayor rango de presas o evitar la depredación más eficazmente (Reznick 1983, Keckeis & Schiemer 1992). Reznick & Braun (1987) resaltan que

alcanzar dicha talla mínima antes de los meses fríos puede ser importante para sobrevivir al periodo invernal en la especie objeto de estudio.

Aunque ha sido descrito que la elevada salinidad altera el crecimiento en otros Ciprinodontiformes (Yıldırım & Karacuha 2008), no se encontraron diferencias en las tasas de crecimiento de *G. holbrooki* entre los dos hábitats de estudio. El hecho de que mayores niveles de salinidad del agua y mayores fluctuaciones temporales de este parámetro no afectaran significativamente a su patrón de crecimiento podría ser interpretado como un ejemplo de la plasticidad que esta especie expresa en su crecimiento (Reznick et al. 2006).

Condición somática y hepática

La condición somática y la condición hepática son índices del estado de salud de los individuos e indicadores de estrés en poblaciones de peces (Barton et al. 2002, Benejam et al. 2008). Los ciclos de condición somática de los machos y las hembras fueron similares en ambas poblaciones estudiadas, y el patrón general fue también similar a otras poblaciones estudiadas (Vargas & de Sostoa 1996, Pérez-Bote & López 2005). Los machos incrementaron rápidamente su condición somática desde el nacimiento hasta octubre, aspecto que incluso les permite alcanzar la madurez sexual y reproducirse en la misma época reproductora (Fernández-Delgado 1989). Después de un periodo de estabilidad en la condición somática durante los meses fríos, los machos supervivientes al invierno mostraron un nuevo incremento de este parámetro en abril-mayo, promovido tanto por el aumento de las temperaturas como por la mayor disponibilidad de alimento (Fernández-Delgado 1989, Vargas & de Sostoa 1996). Las hembras presentaron un incremento moderado de la condición en sus primeros meses de primavera-verano junto con un periodo de estabilidad o descenso en otoño e invierno. Probablemente, el elevado gasto energético que realizan durante la reproducción en sus primeros meses de vida tiene un reflejo directo sobre este patrón temporal (Reznick & Braun 1987). Por otro lado, las hembras supervivientes al invierno mostraron un incremento de la condición previo a los machos (en febrero o marzo), que además fue más rápido y más duradero, llevándolas a un valor de condición medio más elevado. Desde julio, debido al elevado esfuerzo reproductor (Reznick et al. 2006), la mayoría de los individuos 1+ mueren tras la reproducción, y los individuos que sobreviven únicamente son capaces de mantener su condición hasta el invierno.

Alcaraz & García-Berthou (2007) observaron que la condición somática de las hembras de *G. holbrooki* fue menor en poblaciones con elevada salinidad del agua. Aunque en nuestro estudio se observa de forma clara una correlación negativa entre la salinidad y los valores de condición somática, las hembras de Rambla Salada presentaron mayor condición somática que las del río Chícamo. Además de otros factores ecológicos que pueden afectar a la relación entre salinidad del medio y condición de los individuos, tales como la competencia intraespecífica y la disponibilidad de alimento antes mencionados, el valor nutricional de las presas es un

factor que puede tener un reflejo directo sobre la condición de los individuos (Pyke 2005). Paralelamente, la asignación de energía a la reproducción puede ser un factor importante que también influya en la condición somática (Meffe & Snelson 1993).

Aunque los individuos de Rambla Salada presentaron valores de condición hepática más elevados, se ha detectado una correlación negativa entre la salinidad y esta condición en las hembras de *G. holbrooki*. Mayor contenido lipídico en el hígado en ambientes más salinos ha sido descrito para otras especies de peces eurihalinas (Craig et al. 1995), siendo una posible explicación la necesidad de incrementar la acumulación de compuestos proveedores de ácidos grasos en estos ambientes, utilizados para aumentar la permeabilidad de la membrana a la transferencia iónica (Bell et al. 1986). Por su parte, también se ha descrito en Poecílidos una disminución del contenido lipídico del hígado, junto con otros tejidos, durante su adaptación a una mayor salinidad (Daikoku et al. 1982). Pero además, los valores y el ciclo de condición hepática también han sido relacionados con los cambios metabólicos implicados en la reproducción y con la inversión reproductora (Koya et al. 2000, Koya & Iwase 2004, Kristensen et al. 2007), de modo que la relación entre salinidad y condición hepática se hace más compleja. En consecuencia, para analizar esta relación en *G. holbrooki* con mayor profundidad, sería necesario el diseño y realización de estudios específicos.

Conclusiones

Las poblaciones de *Gambusia holbrooki* localizadas en los dos sistemas lóticos salinos estudiados (río Chícamo y Rambla Salada de Fortuna), sometidos a un estrés ambiental característico del sureste de la Península Ibérica, mostraron, de forma general, parámetros descriptores de su biología típicos de la estrategia de vida *oportunist*a (*sensu* Winemiller & Rose 1992). El patrón típico de especie oportunista, adaptada a ambientes extremos e inestables, ha sido mencionado por Vila-Gispert & Moreno-Amich (2002) para otras poblaciones ibéricas localizadas en sistemas de agua dulce.

La estrategia de vida de la especie en estos dos sistemas lóticos salinos se caracterizó por una corta esperanza de vida, un largo periodo de reclutamiento con una aparición masiva de juveniles y un rápido crecimiento de los individuos en sus primeros meses de vida. Esto último provocó un alto grado de solapamiento de los grupos de talla que conforman la nueva cohorte anual, si bien, un mínimo de dos subcohortes pudieron ser diferenciadas dentro de ésta antes del periodo invernal.

Entre las poblaciones del sistema oligo-mesosalino (río Chícamo) y el meso-hipersalino (Rambla Salada de Fortuna) se han observado ciertas diferencias en los parámetros descriptores de la estrategia de vida de *G. holbrooki* que podrían tener una relación directa con el estrés ambiental que supone la salinidad. La especie mostró un reclutamiento menos intenso y de periodo más corto en el sistema meso-hipersalino, aunque la abundancia y la condición hepática resultaron más elevadas. Sin embargo, las dos poblaciones mostraron patrones similares en su dinámica estacional de abundancia a lo largo de un ciclo anual, en su estructura poblacional, en sus tasas de crecimiento y en sus ciclos temporales de condición somática y hepática.

Otros factores ambientales que actúan al margen de la salinidad del sistema pueden estar afectando al desarrollo diferencial de la biología de la especie en ambas poblaciones, enmascarando las relaciones directas entre salinidad y estrategia de vida. No obstante, los parámetros biológicos obtenidos muestran una alta capacidad de adaptación local de la especie a sistemas lóticos con distintos y elevados niveles de salinidad.

Bibliografía

- Alcaraz C, García-Berthou E. 2007. Life history variation of invasive mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) along a salinity gradient. *Biological Conservation* 139: 83-92
- Alcaraz C, Bisazza A, García-Berthou E. 2008. Salinity mediates the competitive interactions between invasive mosquitofish and an endangered fish. *Oecologia* 155: 205-213
- Baraza F (coord). 1999. Los hábitats comunitarios en la Región de Murcia. Consejería de Agricultura, Agua y Medio Ambiente, Comunidad Autónoma de la Región de Murcia, Murcia
- Barton BA, Morgan JD, Vijayan MM. 2002. Physiological and condition-related indicators of environmental stress in fish. En: Adams SM (ed) *Biological indicators of aquatic ecosystem stress*. American Fisheries Society, Bethesda. Pp 111-148
- Beaudouin R, Ginot V, Monod G. 2008. Growth characteristics of eastern mosquitofish *Gambusia holbrooki* in a northern habitat (Brittany, France). *Journal of Fish Biology* 73: 2468-2484
- Bell MV, Henderson RJ, Sargen JR. 1986. The role of polyunsaturated fatty acids in fish. *Comparative Biochemistry and Physiology* 83B: 711-719
- Benejam L, Benito J, Ordóñez J, Armengol J, García-Berthou E. 2008. Short-term effects of a partial drawdown on fish condition in a eutrophic reservoir. *Water, Air and Soil Pollution* 190: 3-11
- Bhattacharya CG. 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics* 23: 115-135
- Bohlen J. 1999. Influence of salinity on early development in the spined loach. *Journal of Fish Biology* 55: 189-198
- Brown-Peterson N, Peterson MS. 1990. Comparative life history of female mosquitofish, *Gambusia affinis*, in tidal freshwater and oligohaline habitats. *Environmental Biology of Fishes* 27: 33-41
- Cabral JA, Marques JC. 1999. Life history, population dynamics and production of eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki* (Pisces, Poeciliidae), in rice fields of the lower Mondego River Valley, western Portugal. *Acta Oecologica* 20: 607-620
- Carmona-Catot G, Benito J, García-Berthou E. 2011. Comparing latitudinal and upstream-downstream gradients: life history traits of invasive mosquitofish. *Diversity and Distributions* 17: 214-224
- Chapman CP, Warburton K. 2006. Postflood movements and population connectivity in gambusia (*Gambusia holbrooki*). *Ecology of Freshwater Fish* 15: 357-365
- Chervinski J. 1983. Salinity tolerance of the mosquito fish, *Gambusia affinis* (Baird & Girard). *Journal of Fish Biology* 22: 9-11
- Clavero M, García-Berthou E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 110
- Clavero M, Blanco-Garrido F, Prenda J. 2006. Monitoring small fish populations in streams: A comparison of four passive methods. *Fisheries Research* 78: 243-251
- Congdon BC. 1994. Salinity-related fitness differences amongst GPI genotypes in the mosquitofish *Gambusia holbrooki* (Poeciliidae: Teleostei). *Biological Journal of the Linnean Society* 53: 343-352
- Copp GH, Bianco PG, Bogutskaya NG, Eros T, Falka I, Ferreira MT, Fox MG, Freyhof J, Gozlan RE, Grabowska J, Kovac V, Moreno-Amich R, Naseka AM, Penaz M, Povz M, Przybylski M, Robillard M, Russell IC, Stakenas S, Sumer S, Vila-Gispert A, Wiesner C. 2005. To be, or not to be, a non-native freshwater fish? *Journal of Applied Ichthyology* 21: 242-262
- Cowardin LM, Carter V, Golet FC, LaRoe ET. 1979. Classification of wetlands and deepwater habitats of the United States. U. S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington

- Craig SR, Neill WH, Gatlin DM. 1995. Effects of dietary lipid and environmental salinity on growth, body composition, and cold tolerance of juvenile red drum (*Sciaenops ocellatus*). *Fish Physiology and Biochemistry* 14: 49-61
- Daikoku T, Yano I, Masui M. 1982. Lipid and fatty acid compositions and their changes in the different organs and tissues of guppy, *Poecilia reticulata* on sea water adaptation. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 73: 167-174
- Doadrio I (ed). 2002. Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España. CSIC y Ministerio de Medio Ambiente, Madrid
- Dudley RK, Matter WJ. 1999. Effects of a record flood on fishes in Sabino Creek, Arizona. *The Southwestern Naturalist* 44: 218-221
- Fernández-Delgado C. 1989. Life-history patterns of the mosquitofish, *Gambusia affinis*, in the estuary of the Guadalquivir river of south-west Spain. *Freshwater Biology* 22: 395-404
- Fernández-Delgado C, Rossomanno S. 1997. Reproductive biology of the mosquitofish in a permanent natural lagoon in south-west Spain: two tactics for one species. *Journal of Fish Biology* 51: 80-92
- García-Berthou E, Moreno-Amich R. 1993. Multivariate analysis of covariance in morphometric studies of reproductive cycle. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 1394-1399
- Gayanilo FC, Soriano M, Pauly D. 1988. A draft guide to the Complete ELEFAN. ICLARM Software 2. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila
- Guerrero C, Vidal-Abarca MR, Suárez ML, Gómez R, Ortega M. 2004. Estructura de tamaño de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en un río de características semiáridas durante el estiaje (río Chícamo, S.E. España). *Limnetica* 23: 37-56
- Gutiérrez-Cánovas C, Velasco J, Millán A. 2009. Effects of dilution stress on the functioning of a saline Mediterranean stream. *Hydrobiologia* 619: 119-132
- Harrison TD, Ramm AEL, Cerff EC. 1986. A low-cost effective trap for use in sampling aquatic fauna. *Aquaculture* 58: 145-149
- Haynes JL, Cashner RC. 1995. Life history and population dynamics of the western mosquitofish: a comparison of natural and introduced populations. *Journal of Fish Biology* 46: 1026-1041
- Helfman GS. 2007. *Fish Conservation: a guide to understanding and restoring global aquatic biodiversity and fishery resources*. Island Press, Washington
- Hubbs C. 2000. Survival of *Gambusia affinis* in a hostile environment. *Southwestern Naturalist* 45: 521-522
- Kandl KL, Thompson AJ. 1996. Responses of eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) to acute salinity stress: do family effects obscure inbreeding and genotype effects? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 753-760
- Keckeis H, Schiemer F. 1992. Food consumption and growth of larvae and juveniles of three cyprinid species at different food levels. *Environmental Biology of Fishes* 33: 33-45
- Koya Y, Kamiya E. 2000. Environmental regulation of annual reproductive cycle in the mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Journal of Experimental Zoology* 286: 204-211
- Koya Y, Inoue M, Naruse T, Sawaguchi S. 2000. Dynamics of oocyte and embryonic development during ovarian cycle of the viviparous mosquitofish *Gambusia affinis*. *Fisheries Science* 66: 63-70
- Koya Y, Iwase A. 2004. Annual reproductive cycle and rate of the spermatogenic process in male mosquitofish *Gambusia affinis*. *Ichthyological Research* 51: 131-136
- Kristensen T, Edwards TM, Kohno S, Baatrup E, Guillette LJ Jr. 2007. Fecundity, 17 β -estradiol concentrations and expression of vitellogenin and estrogen receptor genes throughout the ovarian cycle in female Eastern mosquitofish from three lakes in Florida. *Aquatic Toxicology* 81: 245-255

- Lam TJ. 1983. Environmental influences on gonadal activity in fish. En: Hoar WS, Randall DJ, Donaldson EM (eds) Fish physiology, Vol IX, Part B. Academic Press, New York. Pp 65-116
- Lemm CA. 1993. Evaluation of five anesthetics on striped bass. Resource Publication 196. U.S. Department of the Interior, Fish and wildlife service, Washington
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN)
- Lucas MC, Baras E. 2000. Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. Fish and Fisheries 2000: 283-316
- Martínez B, Velasco J, Suárez ML, Vidal-Abarca MR. 1998. Benthic organic matter dynamics in an intermittent stream in South-East Spain. Archiv fur Hydrobiologie 141: 303-320
- Meffe GK, Snelson FF Jr. 1993. Annual lipid cycle in eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*: Poeciliidae) from South Carolina. Copeia 1993: 596-604
- Millán A, Velasco J, Gutiérrez-Cánovas C, Arribas P, Picazo F, Sánchez-Fernández D, Abellán P. 2011. In press. Mediterranean saline streams in southeast Spain: What do we know? Journal of Arid Environments, doi:10.1016/j.jaridenv.2010.12.010
- Milton DA, Arthington AH. 1983. Reproductive biology of *Gambusia affinis holbrooki* Baird and Girard, *Xiphophorus helleri* (Günther) and *X. maculatus* (Heckel) (Pisces; Poeciliidae) in Queensland, Australia. Journal of Fish Biology 23: 23-41
- Myers RA. 2002. Recruitment: Understanding density-dependence in fish populations. En: Hart PJB, Reynolds JD (eds) Handbook of fish biology and fisheries, Vol 1. Blackwell Science LTD, Oxford. Pp 123-148
- Nordlie FG, Mirandi A. 1996. Salinity relationships in a freshwater population of eastern mosquitofish. Journal of Fish Biology 49: 1226-1232
- Oliva-Paterna FJ, Ruiz-Navarro A, Torralva M, Fernández-Delgado C. 2009. Biology of the endangered cyprinodontid *Aphanius iberus* in a saline wetland (SE Iberian Peninsula). Italian Journal of Zoology 76: 316-329
- Pérez-Bote JL, López MT. 2005. Life-history pattern of the introduced eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki* (Baird & Girard, 1854), in a Mediterranean-type river: the River Guadiana (SW Iberian Peninsula). Italian Journal of Zoology 72: 241-248
- Piazza BP, La Peyre MK. 2010. Using *Gambusia affinis* growth and condition to assess estuarine habitat quality: a comparison of indices. Marine Ecology Progress Series 412: 231-245
- Plaut I. 2000. Resting metabolic rate, critical swimming speed, and routine activity of the euryhaline Cyprinodontid, *Aphanius dispar*, acclimated to a wide range of salinities. Physiological and Biochemical Zoology 73: 590-596
- Puigcerver M. 1992. Crecimiento y madurez en machos de una población de gambusias, *Gambusia affinis holbrooki* (Pisces, Poeciliidae). Miscel·lània Zoològica 16: 139-145
- Pyke G. 2005. A review of the biology of *Gambusia affinis* and *G. holbrooki*. Reviews in Fish Biology and Fisheries 15: 339-365
- Pyke G. 2008. Plague minnow or mosquito fish? A review of the biology and impacts of introduced *Gambusia* species. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics 39: 171-191
- Quinn GP, Keough MJ. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge
- Reznick D. 1983. The structure of guppy life histories: the tradeoff between growth and reproduction. Ecology 64: 862-873
- Reznick D, Braun B. 1987. Fat cycling in the mosquitofish (*Gambusia affinis*): fat storage as a reproductive adaptation. Oecologia 73: 401-413

- Reznick D, Schultz E, Morey S, Roff D. 2006. On the virtue of being the first born: the influence of date of birth on fitness in the mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Oikos* 114: 135-147
- Ribeiro F, Orjuela RL, Magalhães MF, Collares-Pereira MJ. 2007. Variability in feeding ecology of a South American cichlid: a reason for successful invasion in mediterranean-type rivers? *Ecology of Freshwater Fish* 16: 559-569
- Ribeiro F, Elvira B, Collares-Pereira MJ, Moyle PB. 2008. Life-history traits of non-native fishes in Iberian watersheds across several invasion stages: a first approach. *Biological Invasions* 10: 89-102
- Rice WR, Sax DF. 2005. Testing fundamental evolutionary questions at large spatial and demographic scales: Species invasions as an underappreciated tool. En: Sax DF, Stachowicz JJ, Gaines SD (eds) *Species invasions: Insights into ecology, evolution, and biogeography*. Sinauer Associates, Sunderland. Pp 291-308
- Rosenberg AA, Beddington JR. 1988. Length-based methods of fish stock assessment. 83-103. En: Gulland JA (ed) *Fish Populations Dynamics*. Wiley, New York. Pp 83-103
- Specziár A. 2004. Life history pattern and feeding ecology of the introduced eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki*, in a thermal spa under temperate climate, of Lake Heviz, Hungary. *Hydrobiologia* 522: 249-260
- Stockwell CA, Vinyard GL. 2000. Life history variation in recently established populations of western mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Western North American Naturalist* 60: 273-280
- Tedesco PA, Benito J, García-Berthou E. 2008. Size-independent age effects on reproductive effort in a small, short-lived fish. *Freshwater Biology* 53: 865-871
- Vargas MJ, de Sostoa A. 1996. Life history of *Gambusia holbrooki* (Pisces, Poeciliidae) in the Ebro delta (NE Iberian peninsula). *Hydrobiologia* 341: 215-224
- Velasco J, Millán A, Vidal-Abarca MR, Suárez ML, Guerrero C, Ortega M. 2003. Macrophytic, epipelagic and epilithic primary production in a semiarid Mediterranean stream. *Freshwater Biology* 48: 1408-1420
- Velasco J, Millán A, Hernández J, Gutiérrez C, Abellán P, Sánchez D, Ruiz M. 2006. Response of biotic communities to salinity changes in a Mediterranean hypersaline stream. *Saline Systems* 2: 12
- Vidal-Abarca MR, Montes C, Suárez ML, Ramírez-Díaz L. 1990. Sectorización ecológica de cuencas fluviales: aplicación a la cuenca del río Segura (SE España). *Anales de Geografía de la Universidad Complutense* 10: 149-182
- Vidal-Abarca MR, Suárez ML, Ramírez-Díaz L. 1992. Ecology of Spanish semiarid streams. *Limnetica* 8: 151-160
- Vidal-Abarca MR, Suárez ML, Moreno JL, Gómez R, Sánchez I. 2000. Hidroquímica de un río de características semiáridas (río Chicamo, Murcia). *Análisis espacio-temporal*. *Limnetica* 18: 57-73
- Vila-Gispert A, Moreno-Amich R. 2002. Life-history patterns of 25 species from European freshwater fish communities. *Environmental Biology of Fishes* 65: 387-400
- Weatherley AH, Gill HS. 1987. *The biology of fish growth*. Academic Press, London
- Winemiller KO, Rose KA. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: Implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 2196-2218
- Wootton RJ. 1998. *Ecology of teleost fishes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht
- Yıldırım Ö, Karacuha A. 2008. Effect of salinity on growth performance and survival rate of *Aphanius chantrei* (Galliard, 1895). *Journal of Applied Ichthyology* 24: 345-347
- Zeug SC, Winemiller KO. 2008. Relationships between hydrology, spatial heterogeneity, and fish recruitment dynamics in a temperate floodplain river. *River Research and Applications* 24: 90-102

Capítulo 4

***Gambusia holbrooki* en un sistema hipersalino sometido a estrés ambiental por dilución: efectos sobre su biología**

Introducción y objetivos

Las invasiones biológicas y la dispersión de las especies exóticas invasoras son, en conjunto, reconocidas actualmente como una de las principales amenazas para la biodiversidad acuática (Clavero & García-Berthou 2005, García-Berthou 2007, Leprieur et al. 2008), de forma destacada en los sistemas acuáticos epicontinentales (Marchetti et al. 2004, 2006, Gherardi 2007). Un elemento clave para alcanzar el éxito de planes de conservación y gestión es nuestra capacidad para analizar la respuesta de las especies invasoras al estrés ambiental en los hábitats invadidos, tanto a nivel de su biología poblacional como en sus relaciones ecológicas (Kopp et al. 2009).

Gambusia holbrooki Girard, 1859 (gambusia) es una especie perteneciente a la familia Poeciliidae nativa de Norteamérica, si bien ha sido mundialmente introducida en sistemas acuáticos epicontinentales como agente biológico de control de poblaciones de mosquitos (Pyke 2005). En el contexto del *Global Invasive Species Programme* desarrollado por el *Invasive Species Specialist Group* (www.issg.org), *G. holbrooki* está incluida, junto con *Gambusia affinis* (Baird & Girard, 1853), en el listado de las 100 especies exóticas invasoras con mayor impacto a nivel mundial (Lowe et al. 2000). A su vez, son consideradas como el pez dulceacuícola de mayor abundancia y con el rango de distribución más amplio del planeta, entre otros aspectos, debido a su amplia tolerancia a distintas condiciones ambientales y a su alto potencial reproductor (Pyke 2005, 2008). Los impactos ecológicos de esta especie son bien conocidos. Entre otros, produce una profunda modificación del funcionamiento de los ecosistemas a través de cascadas tróficas y ha sido relacionada

directamente con el declive de la fauna nativa en diversas publicaciones (Rincón et al. 2002, Caiola & de Sostoa 2005, Pyke 2008).

Los sistemas acuáticos epicontinentales se encuentran entre los ecosistemas más vulnerables a escala global (Abell 2002), además son considerados especialmente sensibles ante las invasiones de especies exóticas (Sala et al. 2000). En las últimas décadas, estos sistemas han sufrido una intensa degradación relacionada con los siguientes factores, que actúan de forma sinérgica: pérdida de la calidad del agua, modificaciones hidrológicas, alteración y fragmentación del hábitat acuático, sobreexplotación hídrica e introducción de especies exóticas (Malmqvist & Rundle 2002, Dudgeon et al. 2006). En este sentido, se ha sugerido que la degradación del hábitat directamente relacionada con causas antrópicas ha favorecido el establecimiento y el éxito invasor de un gran número de especies exóticas, y que la actuación conjunta de ambos procesos ha dado lugar a declives de poblaciones autóctonas y la consecuente reducción de la biodiversidad acuática en sistemas epicontinentales (Mack et al. 2000, Rahel 2000).

En particular, los sistemas acuáticos epicontinentales en la región mediterránea, y especialmente en la Península Ibérica, sufren graves perturbaciones antropogénicas relacionadas en primera instancia con la sobreexplotación del agua y las modificaciones de los usos del suelo dentro de la cuenca, producto de la expansión de la agricultura intensiva y las infraestructuras hidráulicas asociadas (Martínez-Fernández et al. 2000). Este proceso de cambio ambiental ha acelerado la dispersión intencionada o accidental de especies invasoras, sorteando las barreras naturales (Alcaraz et al. 2005, García-Berthou et al. 2005) y afectando negativamente la composición, estructura y funcionamiento de las comunidades nativas (Álvarez-Cobelas et al. 2005, Carreño et al. 2008, Benejam et al. 2010, Boix et al. 2010, Clavero et al. 2010).

Entre los cursos de agua mediterráneos e ibéricos localizados en regiones áridas y semiáridas, existe un gran número de sistemas salinos naturales que, debido a las características ecológicas de sus comunidades biológicas, poseen un elevado valor conservacionista y biogeográfico (Abellán et al. 2005, Moreno et al. 2010). Sin embargo, a pesar de dicho interés, procesos antrópicos que conllevan disminución de la salinidad en estos sistemas (estrés ambiental por dilución) se han convertido en fenómenos cada vez más comunes conformando uno de los impactos más dañinos sobre la composición y estructura de sus comunidades biológicas (Gómez et al. 2005, Sánchez-Fernández et al. 2008, Millán et al. 2011). Entre las principales causas de estos procesos de dilución se encuentran el drenaje de las aguas de riego de la agricultura intensiva, la entrada de agua dulce proveniente de pérdidas de infraestructuras de almacenamiento y la derivación hídrica directa desde canales de riego; ejemplos en Gómez et al. (2005), Velasco et al. (2006) y Gutiérrez-Cánovas et al. (2009). La dispersión de especies exóticas en estos sistemas salinos resulta favorecida por el mencionado estrés por dilución. Un ejemplo lo tenemos en fanerógamas consideradas invasoras en sistemas salinos como el carrizo, *Phragmites*

australis, cuya expansión y sustitución de comunidades vegetales halofíticas se ha convertido en un fenómeno generalizado que afecta a la mayoría de estos sistemas (Gómez et al. 2005, Arce et al. 2009).

Aunque ha sido sugerido que la salinidad del agua limita la capacidad de invasión y el impacto de *G. holbrooki* y que, en consecuencia, los sistemas salinos pueden estar actuando de refugio para especies nativas tolerantes (Nordlie & Mirandi 1996, Alcaraz & García-Berthou 2007, Alcaraz et al. 2008), no existe información que incorpore el efecto temporal en la biología poblacional de la especie en sistemas salinos. A su vez, son escasos los trabajos de campo que aporten información sobre la influencia de la salinidad del sistema en el éxito invasor de la especie. Únicamente Alcaraz & García-Berthou (2007), mediante una aproximación espacial sin un seguimiento temporal de las poblaciones, contrastaron parámetros de la estrategia de vida de poblaciones de *G. holbrooki* localizadas en sistemas acuáticos en un gradiente de salinidad desde agua dulce hasta un máximo de 23 g/l.

El estudio presentado en este capítulo se realizó en Rambla Salada de Fortuna, un sistema lótico hipersalino perteneciente a la cuenca del río Segura y localizado en el sureste de la Península Ibérica. En las últimas décadas, este sistema viene sufriendo cambios drásticos y una disminución progresiva de su salinidad producto de procesos de dilución. En este contexto, la finalidad de nuestro estudio fue profundizar en el conocimiento de la biología y ecología de *G. holbrooki* en un sistema hipersalino, en el que habita por un periodo superior a 10 años (datos sin publicar), si bien, las condiciones de alteración de dicho sistema permitirían evaluar el efecto del estrés ambiental por dilución sobre su dinámica temporal.

En este estudio se presenta información sobre el seguimiento continuo de una población de la especie objeto durante un periodo de más de dos años y, junto con el capítulo anterior de la presente memoria de tesis, es el primer trabajo con un seguimiento temporal de la biología de *G. holbrooki* en un ambiente hipersalino. Bajo la suposición de una dinámica poblacional condicionada por el estrés ambiental por dilución, se pretende conocer la biología de la especie a través del planteamiento de los siguientes objetivos:

- a) El estudio de la dinámica en la abundancia y el análisis de su estrategia de vida en función de parámetros relativos a su estructura poblacional y reclutamiento, junto con el estado de condición somática e inversión reproductora.
- b) El análisis del uso y selección de hábitat, a escala de microhábitat, mediante una aproximación cualitativa y cuantitativa.
- c) El estudio comparado de los parámetros biológicos utilizados, junto con el uso y selección del hábitat, entre periodos contrastables de salinidad del sistema.

Material y métodos

Área de estudio

Rambla Salada es un arroyo naturalmente hipersalino (*sensu* Cowardin et al. 1979) localizado en el sector ecológico sedimentario Fortuna-Abanilla (Vidal-Abarca et al. 1990), perteneciente a la cuenca del río Segura, en el sureste de la Península Ibérica (Fig. 4.1). Se trata de un arroyo de 3^{er} orden que tiene 11,5 km de longitud e irriga una cuenca de 44,7 km² de extensión. La causa responsable de los elevados valores de salinidad que aparecen en el curso de agua (por ejemplo, desde 47,5 hasta 76,4 g/l en el año 2004, periodo con escasas perturbaciones hídricas) es la presencia en el terreno de margas yesíferas del Mioceno (Velasco et al. 2006). Rambla Salada está clasificada como arroyo semiárido, un término aplicado a aquellos arroyos ubicados en regiones donde el balance hídrico es negativo y donde el estrés ambiental, contrariamente a lo que ocurre en zonas áridas o desérticas, no es permanente ni predecible (Vidal-Abarca et al. 1992). La precipitación anual media en el área de estudio está en torno a los 200-300 mm, concentrada principalmente en primavera y otoño. La cubierta natural está formada por matorral mediterráneo abierto, aunque gran parte de la superficie del entorno está destinada a agricultura de regadío intensivo (Gutiérrez-Cánovas et al. 2009). El sistema lótico en su conjunto queda incluido en el Paisaje Protegido del Humedal de Ajauque y Rambla Salada declarado por la Ley 4/1992 de Ordenación y Protección del Territorio de la Región de Murcia. Además, este espacio también fue declarado *Lugar de Importancia Comunitaria* (LIC ES6200005) ya que, entre otros valores ecológicos, en su conjunto se trata de un saladar interior que presenta una copiosa representación de comunidades vegetales halófilas y halonitrófilas en buen estado de conservación (Baraza 1999). En lo relativo a su comunidad de peces, la única especie con poblaciones viables en determinados sectores del sistema es *G. holbrooki*.

Desde la década de los 80, la entrada de agua dulce a Rambla Salada ha aumentado considerablemente debido a la expansión de la agricultura intensiva de regadío dentro de su cuenca de drenaje (Velasco et al. 2006, Millán et al. 2011). De forma adicional, en algunas ocasiones durante los últimos años, las roturas y los trabajos de mantenimiento realizados en un canal de agua destinada a agricultura (canal de derivación del trasvase Tajo-Segura, que cruza sobre Rambla Salada en su tramo alto) han producido descargas de agua dulce al sistema. Este hecho ha producido caídas de los valores de salinidad por debajo de 30 g/l y su mantenimiento en bajos niveles durante periodos de tiempo relativamente largos (Velasco et al. 2006, Gutiérrez-Cánovas et al. 2009). Durante el desarrollo del presente estudio, el canal de trasvase de agua mencionado estuvo vertiendo agua dulce a Rambla Salada durante un periodo continuo entre otoño de 2006 y primavera de 2007, así como de forma más esporádica también durante el otoño de 2007. En el presente estudio, estos procesos de dilución con importantes entradas puntuales de agua dulce, junto con el efecto de dulcificación continuo producto del drenaje del terreno, es lo que denominamos *estrés ambiental por dilución*.

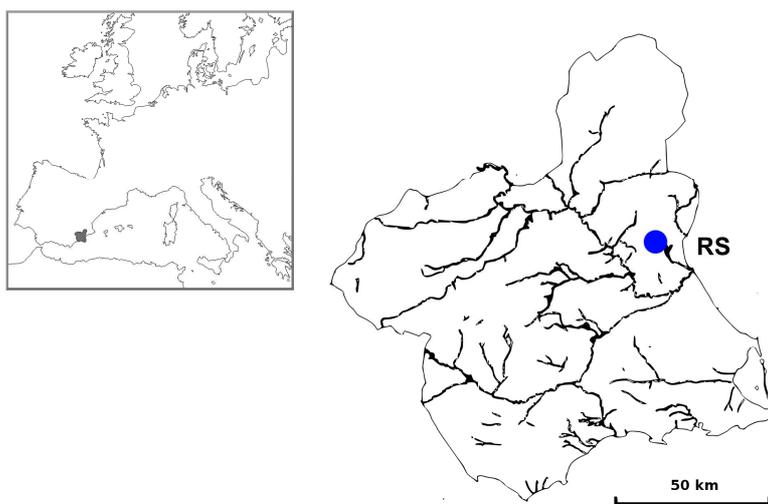


Figura 4.1. Localización de Rambla Salada (RS) en la Región de Murcia.

Metodología de muestreo y procesado

El periodo de estudio comprendió desde febrero de 2006 hasta mayo de 2008, en el cual se realizaron muestreos con periodicidad al menos quincenal durante la época reproductora (abril-octubre, datos no incluidos en el presente trabajo) y mensual durante el resto del año (63 muestreos en total).

Como variables ambientales se registraron la temperatura del agua (°C) y la salinidad (g/l) mediante 5 réplicas obtenidas con un multiparámetro portátil WTW-400[®]. En función de la variación temporal de la salinidad del agua, se establecieron tres periodos (*periodos de salinidad*) que mostraron diferencias significativas en los valores medios de salinidad (ANOVA: $F_{(2,16)} = 40,25$, $p < 0,001$) (Fig. 4.2):

Periodo natural. Periodo previo a la alteración por dilución que abarcó todo el año 2006, presentando una salinidad media de 42,3 g/l y una escasa variación temporal en la salinidad del sistema.

Periodo de estrés ambiental. Periodo alterado por dilución continuada del sistema, que incluyó todo el año 2007 y se caracterizó por la existencia de descargas moderadas de agua dulce que redujeron la salinidad hasta un mínimo de 9,7 g/l en mayo de 2007. La salinidad promedio durante este periodo fue de 19,1 g/l.

Periodo de recuperación. Periodo de recuperación de la salinidad del sistema, extendido desde enero hasta mayo de 2008, también caracterizado por valores de salinidad más elevados y más estables que el periodo de estrés. El valor promedio en éste fue de 49,5 g/l.

La temperatura del agua mostró un patrón anual de variación significativo, pudiéndose diferenciar una *estación cálida* (desde final de primavera hasta otoño) y una *estación fría* (desde invierno hasta principio de primavera) (Fig. 4.2). La temperatura del agua mostró diferencias entre ambas estaciones, pero ésta no presentó diferencias entre los periodos de salinidad previamente establecidos (ANOVA: $F_{(2,16)} = 0,62$, $p = 0,553$).

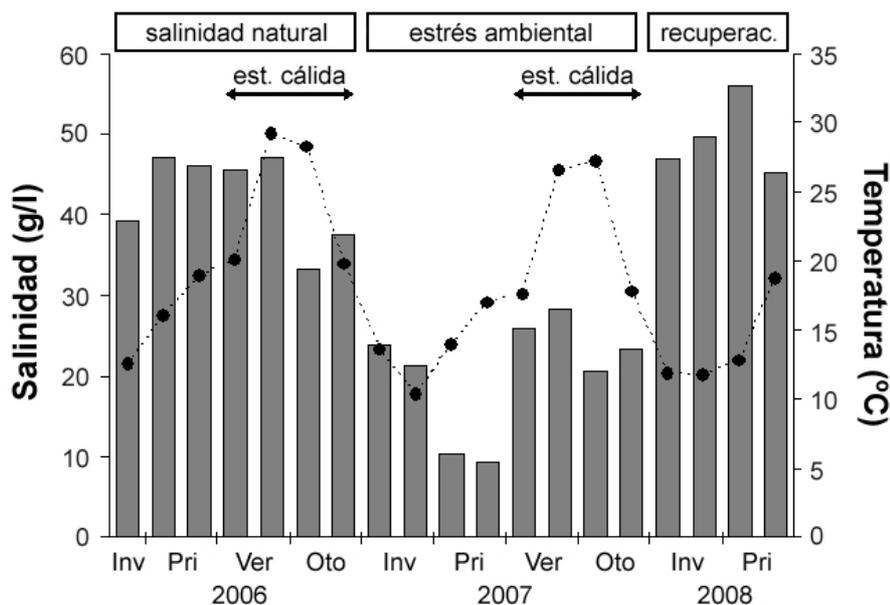


Figura 4.2. Variación de la salinidad (barras) y la temperatura (círculos negros) del agua a lo largo del periodo de estudio en Rambla Salada. En el gráfico aparecen indicados los periodos de salinidad, así como la estación cálida diferenciada en el sistema.

Los muestreos fueron realizados en un tramo representativo de aproximadamente 150 m de longitud del cauce principal, donde las pozas o zonas lénticas poco profundas (profundidad < 70 cm) y pequeños rápidos de comunicación (profundidad < 20 cm) constituyen el hábitat acuático más representado (Fig. 4.3). En su ciclo natural, el caudal es bajo durante el verano y parte del otoño (Velasco et al. 2006), si bien las zonas lénticas suelen permanecer conectadas por estrechas conexiones de aguas lólicas (1-2 m de anchura). Las zonas lénticas o pozas se caracterizan principalmente por presentar un sustrato limoso cubierto por pequeñas manchas de algas filamentosas, principalmente *Cladophora glomerata*, y en periodos de salinidad moderada aparecen zonas con la planta fanerógama *Ruppia maritima* (Fig. 4.3). Los rápidos presentan un sustrato más heterogéneo y de mayor tamaño de grano, predominando las gravas y cantos. Aunque los sistemas salinos presentan una vegetación de ribera con capacidad de sombreado poco desarrollada y con una estructura dispersa (Millán et al. 2011), en el tramo de muestreo, producto del

proceso de dilución anteriormente mencionado, esta vegetación está más desarrollada en forma de manchas, fundamentalmente de carrizo (*Phragmites australis*) y algunos ejemplares de taray (*Tamarix canariensis* y *Tamarix boveana*) (Fig. 4.3). No obstante, también aparecen plantas halófilas de pequeño porte (p.ej. *Salicornia racemosa*, *Sarcocornia fruticosa*, *Arthrocnemum* sp.) que en su caso ejercen un escaso efecto de sombreado sobre el sistema.

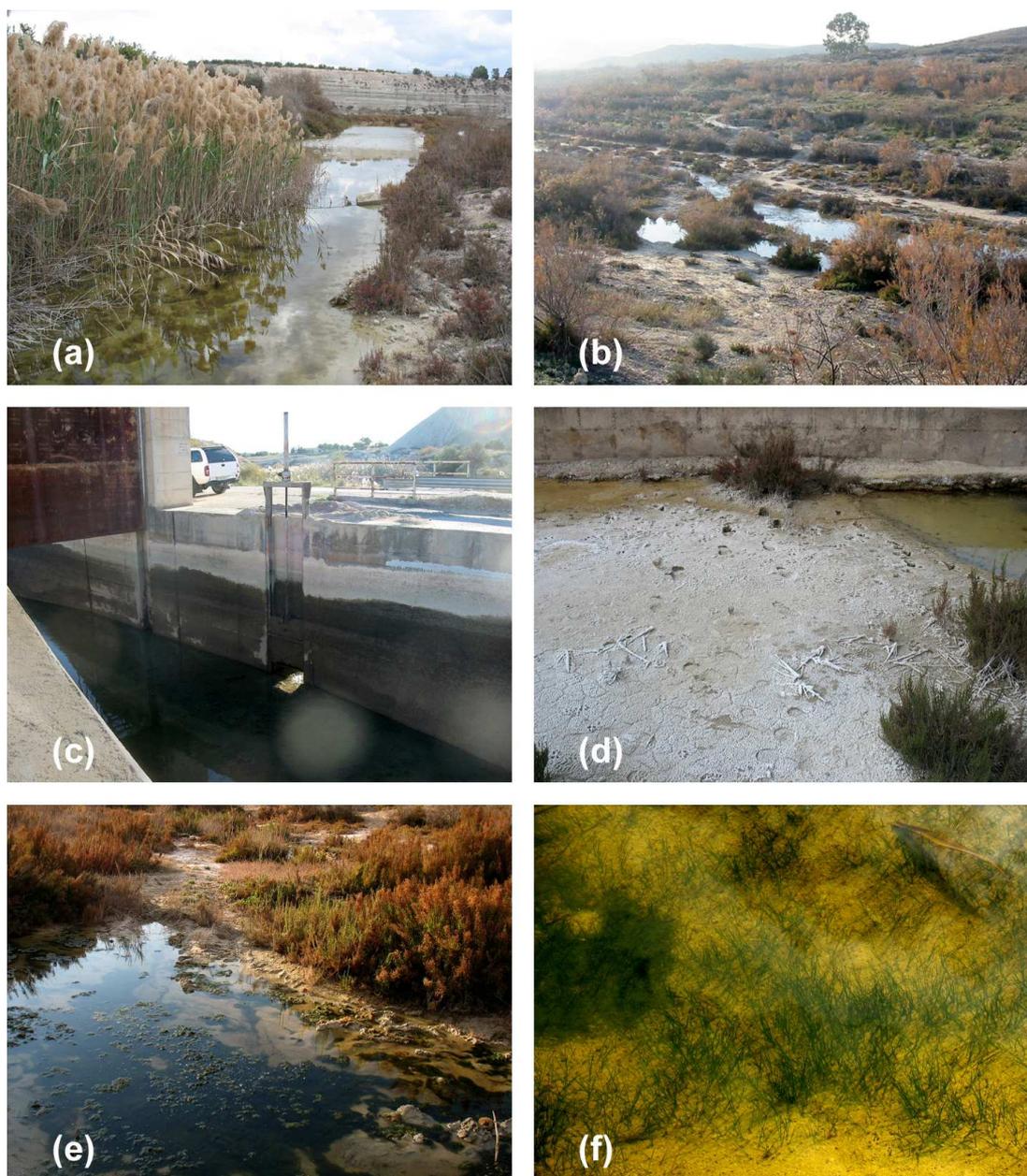


Figura 4.3. Aspecto general de Rambla Salada en el área de estudio. (a) tramo con presencia de carrizo; (b) tramo sin presencia de carrizo; (c) desagüe de agua dulce desde el canal de derivación del trasvase Tajo-Segura hacia el cauce de Rambla Salada durante el periodo de estrés ambiental por dilución; (d) acumulación de sal sobre el sustrato durante los periodos de salinidad elevada; (e) mancha de *Cladophora glomerata*; (f) mancha de *Ruppia maritima*.

En dos muestreos por cada estación del año (19 muestreos en total), los individuos de *G. holbrooki* fueron capturados mediante la colocación estandarizada de 20 trampas tipo *minnow-trap* (30 mm de diámetro; 1 mm de luz de malla) (Harrison et al. 1986) uniformemente distribuidas en las zonas lénticas del tramo muestreado y mantenidas durante aproximadamente 24 horas, junto con la utilización del salabre de mano (40 x 40 cm; 1 mm de luz de malla) durante 20-30 minutos (Fig. 4.4). Las trampas tipo *minnow-trap* son un método de captura pasivo eficiente para el muestreo de poblaciones de peces de pequeña talla en sistemas lénticos y lóticos de pequeño calibre (Clavero et al. 2006, Oliva-Paterna et al. 2009). Los rápidos someros no fueron muestreados mediante el uso de *minnow-traps* ya que *G. holbrooki* realiza un uso preferencial por mesohábitats lénticos (Pyke 2005), además la capturabilidad con dicha metodología resulta inferior en zonas de aguas rápidas. La estandarización del esfuerzo de muestreo permitió la comparación temporal de las abundancias poblacionales. De forma adicional, para completar la muestra necesaria para el estudio de los parámetros relativos a la estructura poblacional y la estrategia de vida, se realizaron muestreos en los que los ejemplares de la especie fueron capturados con salabre.



Figura 4.4. Metodología empleada en el muestreo de *G. holbrooki*, así como en el seguimiento de los parámetros ambientales estudiados. (a) *minnow-trap*; (b) salabre; (c) medida de parámetros físico-químicos (salinidad y temperatura); (d) estima visual de algunas variables relacionadas con la estructura del microhábitat (cobertura por vegetación, granulometría y heterogeneidad del sustrato y sombreado de la vegetación de ribera).

Todos los especímenes capturados (21969 individuos) fueron anestesiados con benzocaína (Lemm 1993) y sacrificados, de acuerdo con la norma expresa en los permisos de captura científica concedidos para el desarrollo del estudio. Los individuos fueron clasificados en función de la trampa de captura, fijados en formol (10%) y transportados al laboratorio. Todos ellos fueron sexados (machos, hembras o juveniles) y medidos (longitud total, L_T , ± 1 mm) y, antes del transcurso de 30 días tras la captura, una muestra de 2648 individuos fue seleccionada para la obtención de su peso total (M_T , ± 1 mg) y para su posterior disección, registrando su peso eviscerado (M_E , ± 1 mg) y su peso gonadal (M_G , $\pm 0,1$ mg) con una balanza de precisión. El índice gonadosomático (IGS) fue calculado como el porcentaje de peso total del cuerpo que corresponde al peso de la gónada (Wootton 1998).

El carácter vivíparo de *G. holbrooki* junto con el hecho de que en su estrategia de reproducción normalmente un *stock* o grupo modal de huevos no comienza a desarrollarse hasta que el anterior ha sido liberado (Reznick & Miles 1989), permite diferenciar en los ovarios maduros dos tipos de huevos: un grupo de huevos fecundados en desarrollo y otro grupo de huevos inmaduros no fecundados. Los ovarios de un total de 301 hembras capturadas entre finales de abril y julio (171 hembras 1+ entre finales de abril y mayo; 130 hembras 0+ en julio) fueron procesados y sus huevos fueron clasificados en seis estadios de desarrollo, de acuerdo con la clasificación de Reznick (1981): (I) no desarrollado (correspondiente con los estadios 3-4 de desarrollo descritos en el capítulo 2), (II) embrión primitivo (estadio 5), (III) aparición de ojos (estadios 6-7), (IV) ojos medianamente formados (estadio 8), (V) ojos en avanzado estado de desarrollo (estadios 9-10) y (VI) embrión maduro (estadio 11). Los huevos de cada clase presentes en las gónadas fueron contados. Además, de un total de 115 hembras, una muestra de 20 huevos del mismo estadio de desarrollo (todos en los casos en los que la gónada presentaba un número inferior) de cada hembra fueron secados en una estufa (55°C, 24 horas) y pesados (M_S , $\pm 0,1$ mg) para calcular el peso seco medio por huevo. De acuerdo con Fernández-Delgado & Rossomanno (1997), el número de ovocitos del estadio I fue utilizado como índice de fecundidad potencial y el número de embriones fue utilizado como índice de fecundidad real.

La caracterización del hábitat, a escala de microhábitat, se realizó a nivel de cada trampa, tomando ésta como el centro de un círculo de 1 m de diámetro que conformaba la unidad de muestreo (*unidad de microhábitat*). Se valoraron siete variables relacionadas con la estructura del microhábitat y la presencia de refugio: profundidad (cm), distancia a la orilla más cercana (cm), cobertura por vegetación sumergida, cobertura por macrófitos emergentes, granulometría del sustrato, heterogeneidad del sustrato y sombreado de la vegetación de ribera (Fig. 4.4). Las valoraciones de la cobertura por vegetación sumergida y emergente, junto con el tipo de sustrato fueron visualmente evaluadas por medio de dos observadores por unidad. La cobertura por vegetación fue estimada como el porcentaje cubierto sobre la unidad de microhábitat. El tipo de sustrato fue categorizado acorde a la clasificación de Bain (1999) [1 = roca madre, 2 = limos (<0,06 mm), 3 = arenas (0,06-1 mm), 4 =

gravas (2-15 mm), 5 = cantos (16-63 mm) y 6 = guijarros (>64 mm)]; a partir de esta clasificación se estimaron la granulometría del sustrato (valor medio obtenido) y la heterogeneidad del sustrato (desviación estándar) en función de valoraciones porcentuales para cada unidad de microhábitat. En lo relativo al sombreado por la vegetación de ribera, se establecieron cuatro categorías ordinales desde ausencia de cubierta por sombreado (1) sobre la unidad de microhábitat hasta sombreado total (4). La evaluación de la totalidad de parámetros de microhábitat se estandarizó en la misma hora solar para cada uno de los muestreos.

Análisis de los datos

Para el análisis de las abundancias relativas de la población, a partir de los muestreos en los que se estandarizó el esfuerzo de captura con *minnow-traps*, se contó el número de individuos capturados mediante dichas trampas y fue expresado como *capturas por unidad de esfuerzo* (CPUE), siendo 1 unidad de CPUE una trampa colocada durante 24 horas. La valoración de las abundancias poblacionales mediante CPUE (densidad relativa) puede considerarse una estima adecuada cuando no es posible trabajar con densidades absolutas (Lucas & Baras 2000). La detección de diferencias estacionales en las CPUE, transformadas logarítmicamente, fue abordada mediante análisis de la varianza (ANOVA) (Quinn & Keough 2002). Además, se analizaron las relaciones bivariantes entre las variables ambientales (salinidad y temperatura) y la abundancia relativa de la especie, mediante análisis de correlación de Spearman (tras la transformación logarítmica de los datos). Finalmente, se realizaron regresiones lineales, cuadráticas y cúbicas para describir la relación más ajustada entre la salinidad y la abundancia de *G. holbrooki* (previa transformación logarítmica de los datos).

La estrategia de vida de la especie fue abordada principalmente a través del análisis de parámetros relativos al estado de condición e inversión reproductora de fracciones poblacionales determinadas por el sexo y la edad de los individuos (datos determinados en el estudio presentado en el capítulo 3 de la presente memoria), junto con parámetros relativos a la estructura de sexos y el reclutamiento de la población. Debido a la escasez de capturas en los muestreos de 2008, el análisis de comparación se realizó únicamente entre el periodo natural (2006) y el periodo de estrés ambiental (2007).

En general, el análisis de los parámetros descriptores de la estrategia de vida que son afectados por la talla de los ejemplares fue realizado mediante análisis de la covarianza (ANCOVA), tomando la longitud total (L_T) como covariable y tras la transformación logarítmica de los datos. Estos análisis fueron realizados con los requisitos metodológicos expuestos por García-Berthou & Moreno-Amich (1993). Este procedimiento de ajuste mediante ANCOVAs de los posibles efectos de variación de la talla sobre variables como el peso eviscerado, peso gonadal o número de ovocitos ha sido utilizado con éxito para el estudio de otras poblaciones de *G. holbrooki* (Alcaraz & García-Berthou 2007) y *G. affinis* (Piazza & La Peyre 2010).

Un primer paso consistió en contrastar la homogeneidad de los coeficientes de regresión b (pendientes) mediante una prueba ANCOVA preliminar que analiza el efecto de la interacción entre covariable y factor. Cuando dicha interacción no fue significativa ($p \geq 0,05$) se asumió homogeneidad de pendientes y, con posterioridad, se realizó un ANCOVA estándar para la comparación entre periodos de salinidad de los valores de las variables dependientes ajustados al efecto de la covariable (L_T) (García-Berthou & Moreno-Amich 1993), acompañado de una prueba *post hoc* de Bonferroni (Quinn & Keough 2002). Cuando el efecto de la covariable no resultó significativo, ésta se eliminó del modelo para aumentar su poder estadístico y un ANOVA fue realizado en estos casos (García-Berthou & Moreno-Amich 1993).

En nuestro estudio, con la finalidad de observar posibles efectos derivados del sexo de los ejemplares y la estacionalidad del estudio, los parámetros de condición e inversión reproductora fueron analizados para machos y hembras por separado, y las estaciones fría y cálida de forma independiente. Por otro lado, para evitar el efecto de cambios ontogénicos que implican diferencias debidas a la edad de los individuos (Tedesco et al. 2008), dichos parámetros también se estudiaron separadamente por clases de edad (0+ y 1+, determinadas en el estudio presentado en el capítulo 3 de la presente memoria). Además, los parámetros reproductores fueron únicamente estudiados con individuos capturados en las primeras fases de la época reproductora (finales de abril-julio) y seleccionando únicamente individuos adultos de la población ($L_T \geq 20$ mm) (294 machos y 301 hembras). De modo similar, la condición somática también fue estudiada únicamente en individuos de al menos 20 mm L_T (1300 machos y 1246 hembras) y separadamente por clases de edad.

La intensidad del reclutamiento, entendida como el *ratio* entre el número de individuos adultos de la población ($L_T \geq 20$ mm) y el número de juveniles ($L_T < 20$ mm) (Zeug & Winemiller 2008), se estudió con datos pertenecientes al periodo comprendido entre finales de mayo y junio. El análisis de comparación de este parámetro entre periodos de salinidad se realizó mediante una prueba Chi-cuadrado (Quinn & Keough 2002) y gráficamente mediante el estudio de diagramas de frecuencias acumuladas de longitud total. La evaluación de posibles diferencias en la proporción de sexos (*sex ratio*; machos:hembras) respecto a la relación 1:1 fue realizada también mediante pruebas Chi-cuadrado, y de igual modo se realizó la comparación de esta proporción en función de los periodos de salinidad del sistema.

Para el análisis del uso del microhábitat, los individuos de la población se agruparon en tres clases: juveniles, machos y hembras. Se ha optado por una aproximación multivariante en el análisis de los patrones de uso del microhábitat, así como por la obtención de resultados con datos de presencia-ausencia y abundancia de los individuos de cada una de las clases mencionadas. La compleja naturaleza de la estructura del microhábitat junto con el efecto sinérgico de las variables ambientales (Magalhães et al. 2002a, 2002b, Clavero et al. 2009) son aspectos que obligan a dicha aproximación multivariante en este tipo de estudios. Al igual que con la estrategia de vida, debido a la escasez de capturas en los muestreos de 2008, el

análisis de uso de microhábitat se realizó únicamente en el periodo natural (2006) y el periodo de estrés ambiental (2007).

El primer paso consistió en la realización de un análisis de componentes principales (PCA) aplicado a una matriz que contenía todas las unidades de microhábitat disponibles (utilizadas o no utilizadas por los peces; 299 unidades en filas) y la totalidad de variables (7 variables de estructura de microhábitat en columnas) con el método Varimax de rotación (Quinn & Keough 2002, Clavero et al. 2009). En esta técnica de reducción de datos, las variables fueron previamente transformadas mediante transformación logarítmica o del arcoseno. Este primer análisis nos permitió la obtención de los gradientes de variación de microhábitat correspondientes con los componentes principales (CPs) del análisis que presentaban valores propios (*eigenvalues*) mayores de 1. Las puntuaciones de los CPs fueron repartidas en tres segmentos de igual amplitud en los que se cuantificaron las unidades de microhábitat disponibles y la abundancia de las diferentes clases de individuos analizadas (juveniles, machos y hembras).

La selección de las variables del microhábitat por parte de los individuos de *G. holbrooki* fue analizada mediante la aplicación del índice de selectividad de Ivlev (D) con la modificación de Jacobs (Jacobs 1974) a cada uno de los tres segmentos definidos para los diferentes CPs. Este índice varía entre -1 (evitación o selección negativa absoluta) y 1 (selección positiva absoluta) y fue calculado según la ecuación:

$$D = \frac{r - p}{r + p - 2rp}$$

donde r es la proporción de uso del recurso (proporción de individuos incluidos en un segmento determinado del CP respecto del total de individuos) y p es la proporción del recurso en el ambiente (proporción de unidades de microhábitat en un segmento determinado del CP). Valores de D mayores a 0,5 fueron considerados selección positiva fuerte, valores comprendidos entre 0,25 y 0,5 selección positiva moderada, de igual modo para la selección negativa con valores negativos y, finalmente, valores comprendidos entre -0,25 y 0,25 indicaron ausencia de selección.

El análisis del uso del microhábitat basado en los datos de abundancia relativa, realizados exclusivamente con machos y hembras de la población, se abordó con la comparación de los datos de abundancia entre los tres segmentos establecidos para cada uno de los CPs mediante ANOVAs (CPUE transformadas logarítmicamente).

Todos los análisis fueron realizados con el paquete estadístico SPSS® (ver. 15.0).

Resultados

Abundancia

El patrón temporal de abundancia relativa de *G. holbrooki* mostró una variación estacional muy marcada (ANOVA, estación como factor: $F_{(9,356)} = 22,59$, $p < 0,001$). Los máximos valores medios de CPUE aparecieron durante la fase de reclutamiento poblacional inmersa en el periodo de estrés ambiental por dilución (julio de 2007: CPUE = 282,0; agosto de 2007: CPUE = 389,3) (Fig. 4.5). Los valores mínimos (CPUE < 1) fueron registrados en muestreos de invierno y primavera de 2008, pertenecientes al periodo de recuperación de salinidad, a consecuencia de una caída drástica de la abundancia relativa de la especie. La abundancia media de la población fue significativamente mayor durante el periodo de estrés ambiental (CPUE = 169,9), en comparación con el periodo natural previo a la alteración (CPUE = 88,9) y con el periodo de recuperación de salinidad (CPUE = 0,6) (ANOVA: $F_{(2,363)} = 48,65$, $p < 0,001$) (Fig. 4.5).

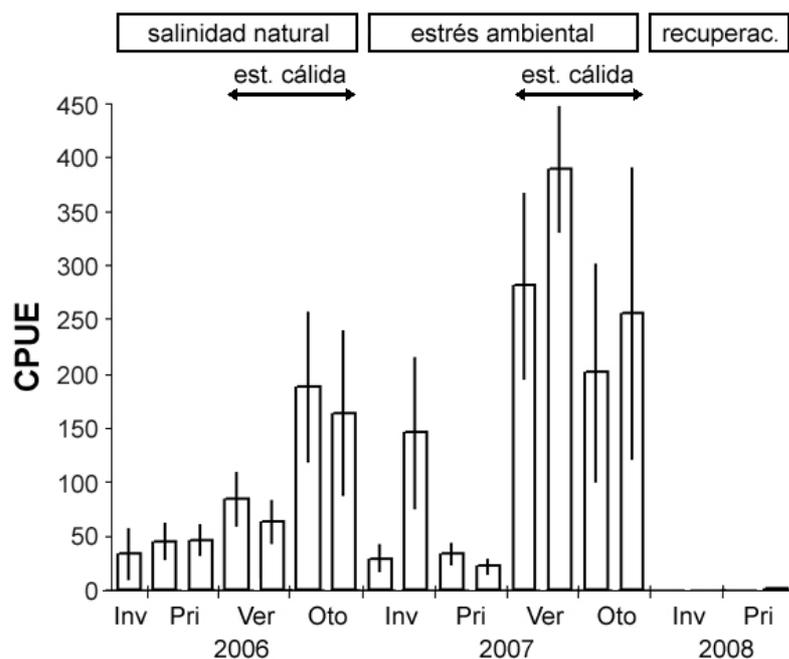


Figura 4.5. Variación temporal de la abundancia relativa (CPUE; media \pm SE) de *G. holbrooki* en Rambla Salada. Se indican los periodos de salinidad (natural, estrés ambiental y recuperación) así como la estación cálida definida para la dinámica ambiental del sistema.

En el conjunto del periodo de estudio, se detectó la existencia de una relación bivalente negativa entre la salinidad del agua y la abundancia relativa de la población (Correlación de Spearman entre valores promedio: $r = -0,45$, $p = 0,051$), aunque no entre la temperatura del agua y la abundancia (Correlación de Spearman entre valores promedio: $r = 0,38$, $p = 0,109$). Además, los análisis de regresión realizados mostraron una relación cuadrática entre la abundancia y la salinidad del agua como el modelo más significativo (R^2 ajustada = 0,46; ANOVA: $F_{(2,16)} = 8,72$, $p = 0,003$), alcanzándose valores mínimos de abundancia con salinidades mayores de 45 g/l [$\ln(\text{Salinidad}+1) > 3,8$ en Fig. 4.6].

Debido al gran efecto de la estacionalidad sobre la abundancia de la especie, se realizaron de forma adicional análisis independientes de regresión en función de este factor: por un lado para el conjunto de muestreos realizados en las estaciones cálidas del periodo de estudio (en los cuales se capturó más del 82% del total de individuos de la población) y por otro para el conjunto de muestreos realizados en las estaciones frías (Fig. 4.6). De este modo, se obtuvo un mejor ajuste de los datos de abundancia al modelo cuadrático en la estación cálida (R^2 aj = 0,93; ANOVA: $F_{(2,5)} = 45,24$, $p = 0,001$). Por su parte, el modelo obtenido con datos de la estación fría no resultó tan significativo (R^2 aj = 0,37; ANOVA: $F_{(2,8)} = 3,97$, $p = 0,063$).

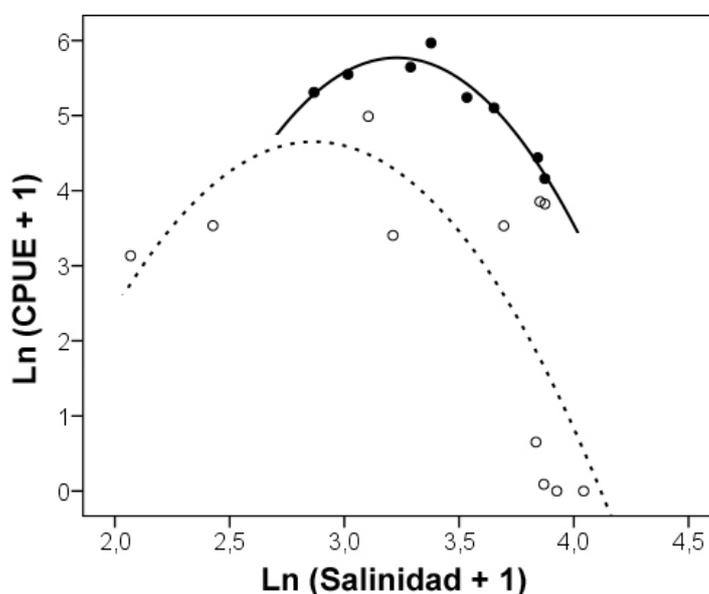


Figura 4.6. Relación entre la abundancia relativa de *G. holbrooki* y la salinidad en Rambla Salada. Los círculos blancos representan los datos pertenecientes a la estación fría (modelo en línea discontinua) y los círculos negros los correspondientes a la estación cálida (modelo en línea continua).

Parámetros de la estrategia de vida

Tanto la condición somática como los parámetros reproductores, con excepción del IGS y del peso seco de los ovocitos (estadio I), mostraron dependencia significativa de la longitud total (Tabla 4.1). Una vez corregido el efecto de covariación provocado por dicha covariable, en las figuras 4.7 y 4.8 se presenta la comparación entre periodos de salinidad de los parámetros descriptores del estado de condición e inversión reproductora.

La condición somática de los individuos de la población, estimada a través de los pesos total y eviscerado, fue significativamente mayor durante el periodo de estrés ambiental por dilución en el sistema de Rambla Salada. Este patrón de incremento en la condición resultó significativo para la totalidad de fracciones poblacionales establecidas en función del sexo (machos y hembras) y la edad de los individuos (0+ y 1+), tanto en la estación cálida como en la estación fría (Tabla 4.1 y Fig. 4.7).

En función de los valores de IGS y peso gonadal, la totalidad de machos (0+ y 1+) junto con las hembras de mayor edad (1+) mostraron tamaños significativamente mayores en sus gónadas durante el periodo de estrés ambiental en comparación con el periodo previo de salinidad natural. Sin embargo, las hembras 0+ de la población no mostraron un incremento significativo en su IGS, e incluso su peso gonadal mostró valores marginalmente inferiores ($p < 0,1$) durante el periodo de estrés ambiental por dilución (Tabla 4.1 y Fig. 4.8).

Los parámetros relativos a la fecundidad también mostraron cambios significativos entre los periodos analizados. La fecundidad potencial de la totalidad de hembras, y únicamente la fecundidad real de las hembras jóvenes (0+), resultaron menores de forma significativa en la época reproductora del periodo de estrés por dilución. Por el contrario, la fecundidad real de las hembras 1+, junto con el tamaño de los ovocitos, resultaron significativamente mayores durante la fase de inicio de la reproducción en el periodo de menor salinidad del sistema (Tabla 4.1 y Fig. 4.8). En general, durante el periodo de estrés por dilución, la totalidad de individuos de la población, con excepción de las hembras jóvenes (0+) que se encuentran en sus primeros episodios de reproducción, incrementaron su inversión reproductora, en términos de peso gonadal, fecundidad real y peso seco de los ovocitos.

Tabla 4.1. Resultados de los ANCOVAs realizados con los parámetros de la estrategia de vida de *G. holbrooki* en Rambla Salada: Estadístico F, grados de libertad (gl) y valores de p. La longitud total (L_T) es la covariable y los periodos de salinidad (periodo natural y periodo de estrés ambiental) constituyen el factor fijo. M_T : peso total, M_E : peso eviscerado, M_G : peso gonadal, IGS: índice gonadosomático, Fec.pot.: fecundidad potencial, Fec.real: fecundidad real, M_S ovoc: peso seco de los ovocitos (estadio I), M_S embr: peso seco de los embriones (estadios V-VI).

		Efecto de L_T			Efecto del periodo de salinidad		
		F	gl	p	F	gl	p
(a) Condición somática							
Estación fría							
Machos 0+	M_T	632,53	1, 363	<0,001	37,65	1, 363	<0,001
	M_E	1029,71	1, 363	<0,001	5,60	1, 363	0,018
Machos 1+	M_T	4049,09	1, 332	<0,001	165,06	1, 332	<0,001
	M_E	4315,03	1, 332	<0,001	82,19	1, 332	<0,001
Hembras 0+	M_T	3957,03	1, 263	<0,001	33,61	1, 263	<0,001
	M_E	3872,97	1, 263	<0,001	10,63	1, 263	0,001
Hembras 1+	M_T	12949,21	1, 360	<0,001	55,91	1, 360	<0,001
	M_E	26621,74	1, 360	<0,001	112,31	1, 360	<0,001
Estación cálida							
Machos 0+	M_T	2835,36	1, 542	<0,001	8,75	1, 542	0,003
	M_E	3343,50	1, 543	<0,001	25,92	1, 543	<0,001
Machos 1+	M_T	196,64	1, 49	<0,001	55,86	1, 49	<0,001
	M_E	166,29	1, 49	<0,001	41,45	1, 49	<0,001
Hembras 0+	M_T	13462,72	1, 484	<0,001	18,86	1, 484	<0,001
	M_E	15907,00	1, 484	<0,001	107,52	1, 484	<0,001
Hembras 1+	M_T	177,98	1, 128	<0,001	5,54	1, 128	0,020
	M_E	482,20	1, 127	<0,001	8,63	1, 127	0,004
(b) Inversión reproductora							
Machos 0+	M_G	76,72	1, 136	<0,001	27,96	1, 136	<0,001
	IGS	-	-	-	5,47	1, 137	0,021
Machos 1+	M_G	43,61	1, 151	<0,001	5,13	1, 151	0,025
	IGS	-	-	-	8,52	1, 153	0,004
Hembras 0+	M_G	426,91	1, 126	<0,001	3,56	1, 126	0,061
	IGS	-	-	-	1,71	1, 128	0,193
	Fec.pot.	23,51	1, 48	<0,001	15,40	1, 48	<0,001
	Fec.real	155,23	1, 70	<0,001	5,06	1, 70	0,028
Hembras 1+	M_G	102,35	1, 167	<0,001	30,18	1, 167	<0,001
	IGS	-	-	-	6,46	1, 169	0,012
	Fec.pot.	137,90	1, 103	<0,001	9,13	1, 103	0,003
	Fec.real	166,39	1, 116	<0,001	3,07	1, 116	0,082
	M_S ovoc	2,63	1, 20	0,121	13,79	1, 21	0,001
	M_S embr	7,01	1, 23	0,014	4,08	1, 25	0,054

Analizando los diagramas de frecuencias acumuladas de longitud total, se observó una mayor intensidad de reclutamiento durante el periodo de estrés ambiental por dilución (Fig. 4.9). Además, la frecuencia relativa de juveniles en el total de la población detectada durante dicho periodo (15,9%) fue significativamente mayor que durante el periodo previo de salinidad natural del sistema (7,6%) (Chi-cuadrado: $\chi^2_{(1)} = 68,88$, $p < 0,001$).

El *sex ratio* poblacional (machos:hembras) fue significativamente diferente de 1:1, siendo las hembras más abundantes que los machos a lo largo de todo el estudio. Este parámetro varió significativamente entre los periodos de salinidad comparados (Chi-cuadrado: $\chi^2_{(1)} = 25,57$, $p < 0,001$), siendo la proporción de hembras mayor durante el periodo alterado (1:1,99) que durante el periodo previo de salinidad natural (1:1,67).

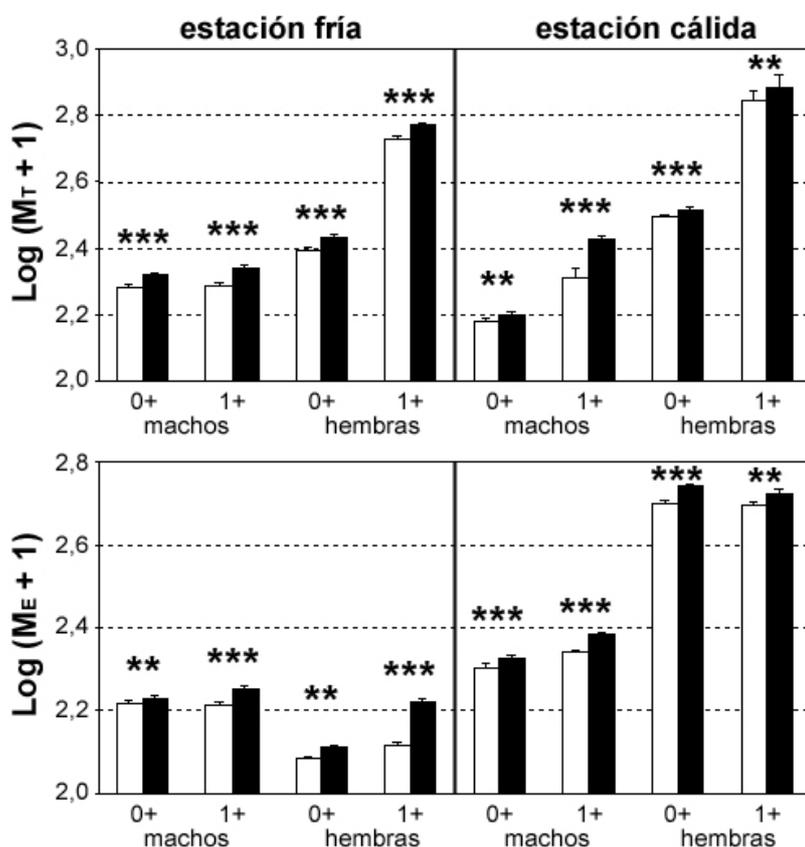


Figura 4.7. Comparación de la condición somática entre periodos de salinidad para las clases de edad 0+ y 1+ de los machos y las hembras de *G. holbrooki* en Rambla Salada. Las estaciones fría y cálida se analizaron por separado. Las barras blancas representan el periodo natural y las barras negras representan el periodo de estrés ambiental. Las diferencias significativas aparecen indicadas: (*) $p < 0,1$; (**) $p < 0,05$; (***) $p < 0,001$. M_T: peso total; M_E: peso eviscerado.

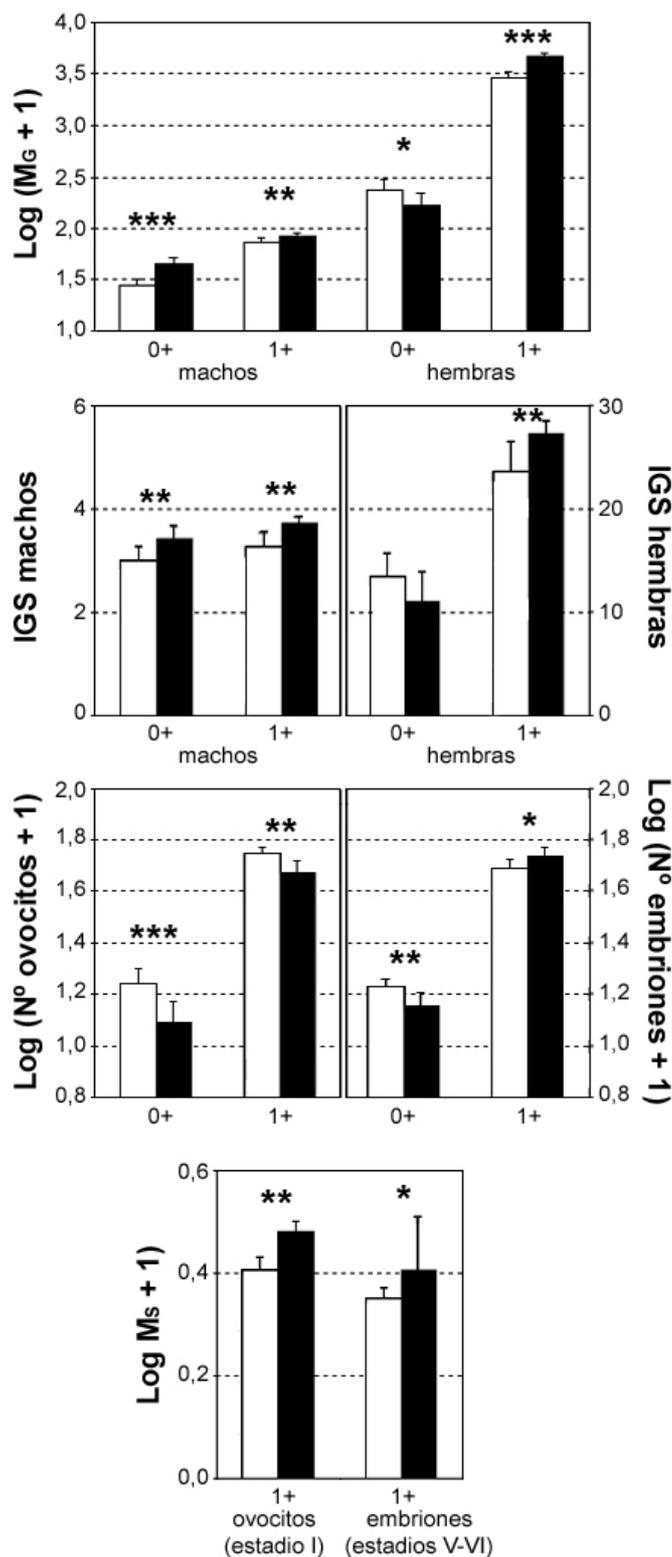


Figura 4.8. Comparación de los parámetros reproductores entre periodos de salinidad para las clases de edad 0+ y 1+ de los machos y las hembras de *G. holbrooki* en Rambla Salada. Las barras blancas representan el periodo natural y las barras negras representan el periodo de estrés ambiental. Las diferencias significativas aparecen indicadas: (*) $p < 0,1$; (**) $p < 0,05$; (***) $p < 0,001$. M_G: peso gonadal; IGS: índice gonadosomático; M_S: peso seco.

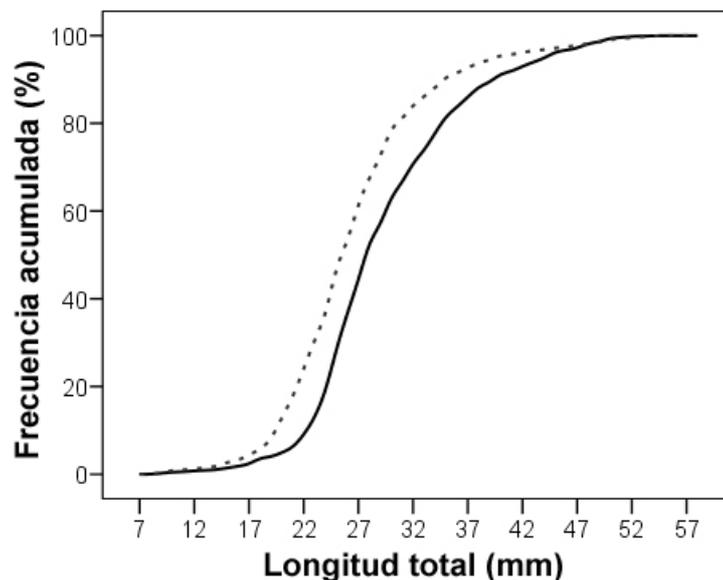


Figura 4.9. Diagramas de frecuencias acumuladas de longitud total en la población de *G. holbrooki* de Rambla Salada, para el periodo comprendido entre finales de mayo y junio. La línea continua representa el periodo natural y la línea discontinua representa el periodo de estrés ambiental.

Uso del microhábitat

El PCA realizado con las variables del microhábitat permitió establecer dos gradientes de variación de microhábitat con valores propios (*eigenvalues*) mayores a 1 (CP1 y CP2), que explicaban en conjunto el 49,0% de variación original de los datos (Tabla 4.2). El CP1 describe un gradiente que varía básicamente desde unidades de microhábitat localizadas en las zonas más profundas del tramo muestreado dominadas por sustrato fino hasta unidades de microhábitat establecidas en sustratos más heterogéneos y de mayor tamaño de grano que coinciden con las zonas menos profundas. Por otro lado, el CP2 describe un gradiente de microhábitat asociado principalmente con la cobertura por macrófitos emergentes y con el sombreado de la vegetación de ribera, mostrando sus valores positivos con el aumento de estas dos variables (Tabla 4.2).

Aunque de forma poco taxativa, el uso del microhábitat mostrado por los individuos de la población a lo largo de los gradientes definidos por el CP1 y CP2 muestra un efecto de la estacionalidad (estaciones fría y cálida) y de los periodos de salinidad del sistema (Figs. 4.10 y 4.11).

Tabla 4.2. Resultados del PCA realizado sobre la matriz de variables ambientales a escala de microhábitat y las unidades de muestreo en Rambla Salada.

Variables ambientales	CP1	CP2
Profundidad	-0,57	-0,15
Distancia a la orilla	-0,12	0,52
Cobertura por vegetación sumergida	-0,34	-0,14
Cobertura por macrófitos emergentes	0,13	0,77
Granulometría del sustrato	0,87	-0,18
Heterogeneidad del sustrato	0,83	-0,23
Sombreado de vegetación de ribera	0,07	0,71
Valores propios (eigenvalues)	1,95	1,47
Varianza explicada	27,9%	21,1%

Durante la estación cálida, los adultos (machos y hembras) estuvieron igualmente presentes en todos los segmentos del gradiente de microhábitat CP1, lo que indica un uso desde las zonas más profundas, que raramente superan los 70 cm de profundidad, hasta las zonas someras con un mayor tamaño y heterogeneidad del sustrato (Figs. 4.10 y 4.11). Es decir, durante la época cálida no se observaron claras diferencias en la selección del microhábitat por los adultos dentro de dicho gradiente (CP1), ni en el periodo de estrés ambiental por dilución ni en el periodo previo de salinidad natural. Únicamente se muestra un uso de microhábitat, en términos de abundancia relativa, marginalmente significativo con una tendencia a zonas más profundas durante el periodo de salinidad natural ($p = 0,096$ en machos; $p = 0,086$ en hembras; Fig. 4.11).

Durante la estación fría, básicamente en el periodo de alteración por dilución de la salinidad, los adultos de la población mostraron una fuerte evitación o selección negativa (valores de D inferiores a -0,98) de las zonas de microhábitat someras (Fig. 4.10). Además, sus abundancias relativas en este periodo fueron muy escasas en la fracción de microhábitat de menor profundidad (Fig. 4.11).

Por otro lado, los juveniles de la población que, en concordancia con la dinámica poblacional de la especie, fueron capturados fundamentalmente durante la estación cálida, mostraron una fuerte evitación de las zonas más profundas y una selección positiva moderada o fuerte de las unidades más someras con sustrato más heterogéneo (Fig. 4.10). Durante el periodo de estrés ambiental, los juveniles seleccionaron la mínima profundidad del agua y la máxima heterogeneidad del sustrato, a diferencia del periodo de salinidad natural donde seleccionaron niveles intermedios en dicho gradiente. No hemos considerado la captura de juveniles representativa para la realización de la comparación con datos de abundancia.

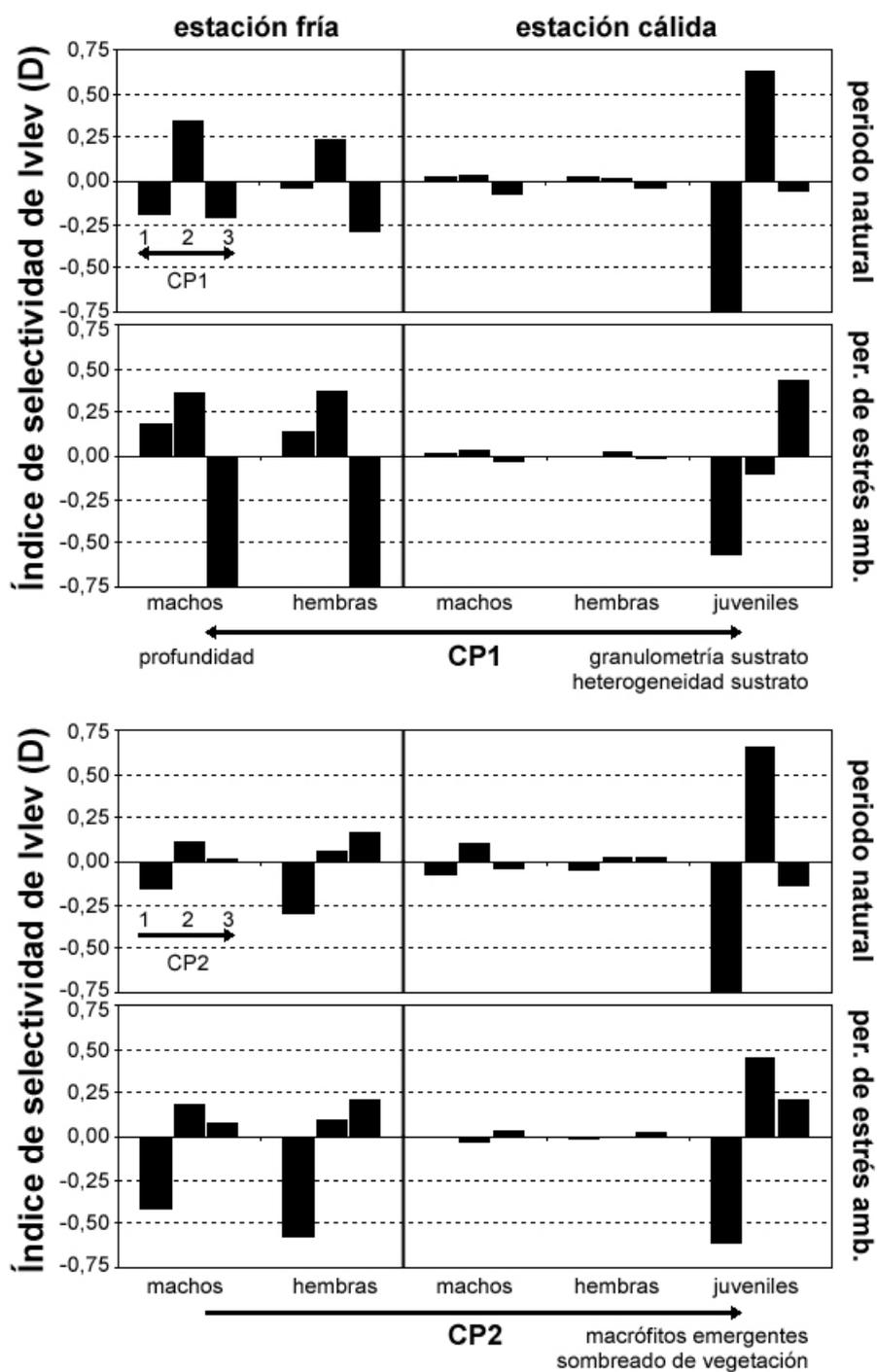


Figura 4.10. Selectividad de *G. holbrooki* (índice de Ivlev, D) de cada uno de los tres segmentos (1, 2, 3) en los que se han dividido los gradientes de variación de microhábitat (CP1 y CP2) estudiados en Rambla Salada. Las estaciones fría y cálida y los periodos de salinidad (período natural y periodo de estrés ambiental) fueron analizados por separado.

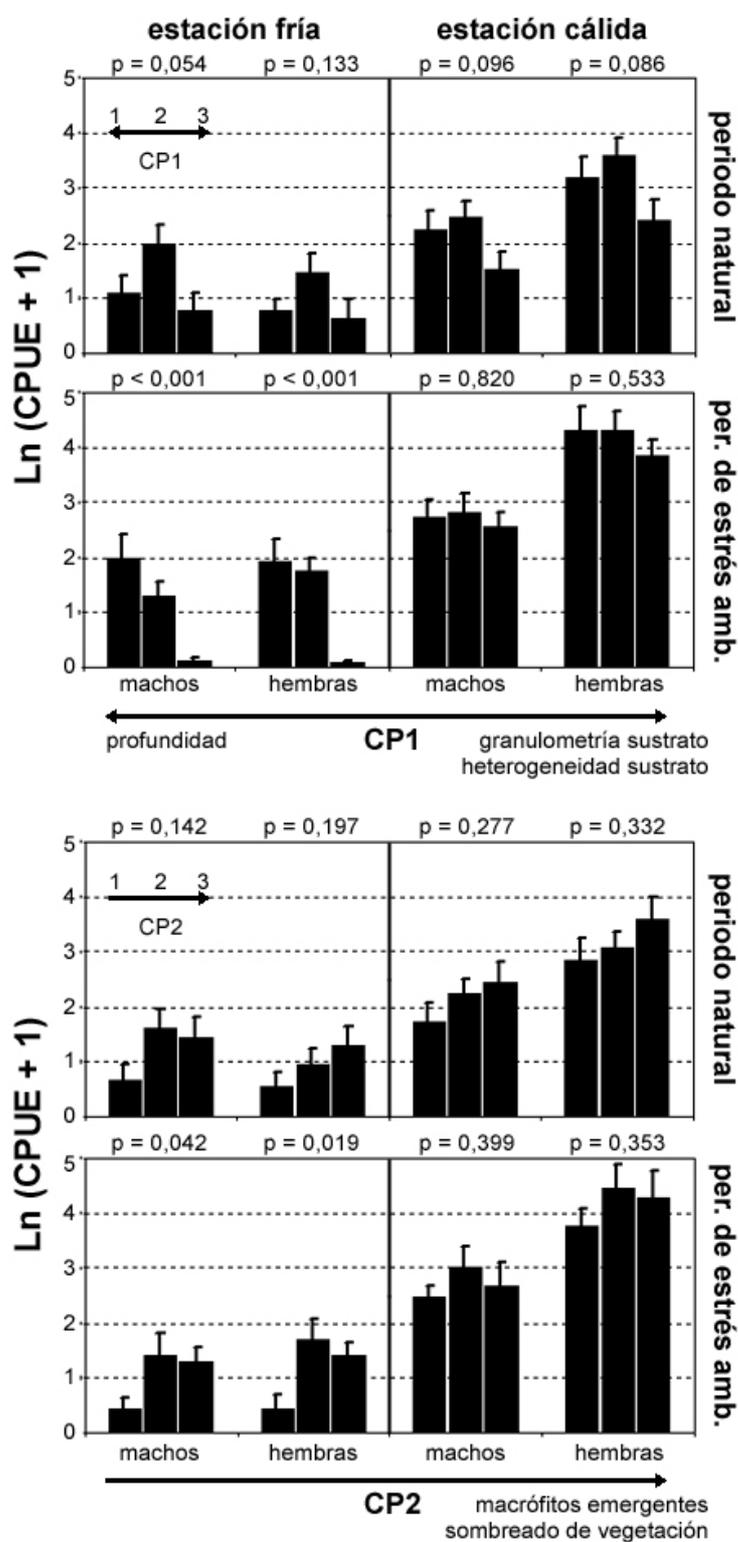


Figura 4.11. Abundancia relativa de *G. holbrooki* en cada uno de los tres segmentos (1, 2, 3) en los que se han dividido los gradientes de variación de microhábitat (CP1 y CP2) estudiados en Rambla Salada. Las estaciones fría y cálida y los periodos de salinidad (periodo natural y periodo de estrés ambiental) fueron analizados por separado. Se presentan los valores de p resultantes en los ANOVAs realizados para la comparación entre segmentos.

Con respecto al gradiente de microhábitat CP2, las unidades de microhábitat con ausencia de macrófitos emergentes y sombreado de la vegetación de ribera fueron fuertemente evitadas por los juveniles de la población, que seleccionaron positivamente valores medios del gradiente, tanto en el periodo de estrés por dilución como en el natural (Fig. 4.10). En el caso de los adultos, durante la estación cálida no se mostró selección ni uso diferencial significativo con datos de abundancia de ninguno de los tres segmentos del gradiente descrito por CP2, ni en el periodo natural ni en el de estrés por dilución (Figs. 4.10 y 4.11). Sin embargo, durante la estación fría y de forma significativa en el periodo de estrés por dilución, los ejemplares adultos mostraron una selección negativa de las unidades de microhábitats sin macrófitos emergentes ni sombreado. Este aspecto indica una preferencia por el uso del espacio existente entre los tallos de los macrófitos que puede estar relacionado con un mayor refugio para los mismos (Figs. 4.10 y 4.11).

Discusión

Ampliar el conocimiento sobre la estrategia de vida de las especies de peces invasoras es una herramienta necesaria para la elaboración de programas de manejo y control, aspecto que ha sido remarcado en revisiones sobre el estudio y gestión de estas especies publicadas recientemente (García-Berthou 2007, Ribeiro et al. 2008). Además, muchas de estas especies presentan una gran adaptabilidad a hábitats extremos (p.ej. ambientes salinos), lo que hace particularmente importante para su control el conocimiento de los parámetros de su estrategia de vida que nos permitan conocer los mecanismos de adaptación a dichos hábitats. A su vez, en lo concerniente al sistema acuático, la identificación de las características del hábitat relevantes para el éxito de los invasores potenciales es fundamental para entender el proceso invasor (García-Berthou 2007) y, por tanto, para diseñar programas de control efectivos (Britton et al. 2010).

G. holbrooki habita sistemas que abarcan desde las aguas dulces hasta las aguas salinas e hipersalinas, aunque es más frecuente en las primeras (Nordlie & Mirandi 1996, Pyke 2005, 2008). No obstante, la salinidad es uno de los factores más estresantes para la supervivencia de esta especie, siendo el mantenimiento del equilibrio osmótico y su efecto sobre el metabolismo uno de los principales factores de estrés (Nordlie & Mirandi 1996, Nordlie 2006, Alcaraz & García-Berthou 2007, Martin et al. 2009). Estudios previos han mostrado situaciones óptimas en la adaptación de poblaciones de *G. holbrooki* y *G. affinis* establecidas en ambientes acuáticos con una baja salinidad (2-10 g/l), en comparación con poblaciones localizadas en aguas dulces (0-0,5 g/l) o de mayor salinidad (hasta 23 g/l), habiéndose utilizado como indicadores de tal adaptación la tasa de supervivencia junto con parámetros somáticos y reproductores (Stearns & Sage 1980, Brown-Peterson & Peterson 1990, Alcaraz & García-Berthou 2007). En el presente trabajo, aportamos nueva información acerca de la estrategia de vida de la especie, además del uso de microhábitat que realiza, en un arroyo salino mediterráneo (Rambla Salada) con promedios de salinidad superiores a los 40 g/l. A su vez, este arroyo ha sufrido descargas moderadas (no como avenidas) de agua dulce que provocan periodos de dilución con un descenso importante de la salinidad, debido a que, desde la década de los 80, un canal de trasvase de agua destinada para agricultura que cruza sobre su cauce ha sufrido roturas con una frecuencia mínima de una vez por año (Velasco et al. 2006). Así, en este trabajo también analizamos los cambios en la estrategia de vida y el uso de microhábitat que la población de *G. holbrooki* muestra en respuesta a las variaciones de salinidad del medio.

En el primer ciclo anual desarrollado por la población de estudio durante el periodo previo a la dilución sufrida en Rambla Salada (salinidad: 33-47 g/l), la variación temporal de la abundancia fue similar a la mostrada en otras poblaciones de agua dulce, caracterizada por presentar los valores máximos durante el otoño (Pyke 2008). Este ciclo está principalmente relacionado con la estrategia de vida *oportunist*a (Winemiller & Rose 1992) descrita para la especie en poblaciones de la Península

Ibérica (Vila-Gispert & Moreno-Amich 2002), presentando una aparición masiva de juveniles durante el periodo de reclutamiento y una elevada mortalidad de los adultos relacionada con los costes somáticos de la reproducción, así como con la depredación y las enfermedades (Fernández-Delgado 1989, Vargas & de Sostoa 1996). Además, las abundancias detectadas en la población de Rambla Salada han sido muy elevadas durante los meses de verano y otoño, tanto en el periodo natural como en el periodo de dilución del sistema (169,9 CPUE de promedio durante el periodo alterado equivale a una densidad aproximada de 300 individuos/m² observada en pozas someras en verano de 2007).

No obstante, la reducción de la salinidad sufrida durante el periodo de dilución (salinidad: 10-28 g/l) tuvo claras consecuencias sobre la abundancia y los parámetros descriptores de la estrategia de vida reflejados por la población. Así, la población mostró un incremento significativo de la abundancia de individuos durante el periodo de dilución. Entre otoño de 2006 y primavera de 2007, Rambla Salada estuvo recibiendo descargas de agua dulce y, como consecuencia, en mayo de 2007 se registró el nivel más bajo de salinidad de todo el estudio (9,7 g/l). Los descensos de salinidad suponen una mejora de las condiciones ambientales para la viabilidad de poblaciones de *G. holbrooki*, no sólo por la disminución del estrés fisiológico relacionado principalmente con la osmorregulación (Plaut 2000), sino también por los cambios asociados en el hábitat: principalmente una mayor disponibilidad trófica de macroinvertebrados (Velasco et al. 2006) y de refugio consecuencia del aumento en la biomasa de algas filamentosas flotantes (p.ej. *Cladophora glomerata* según Gutiérrez-Cánovas et al. 2009). Este patrón resulta coherente con la relación presentada entre la salinidad y la abundancia de esta especie en estudios previos (Alcaraz & García-Berthou 2007, Martin et al. 2009, Carmona-Catot et al. 2011), si bien, esta relación fue establecida con rangos de salinidad de hábitat significativamente inferiores.

En general, las características reproductoras de esta especie le permiten incrementar en número rápidamente y así repoblar áreas o aumentar sus densidades cuando las condiciones vuelven a ser adecuadas (Pyke 2005, 2008). De acuerdo con esto, la población de *G. holbrooki* de Rambla Salada resultó aproximadamente 1,9 veces más abundante en el periodo de dilución (2007, 10-28 g/l) que durante el periodo previo (2006, 33-47 g/l). Finalmente, en el periodo de recuperación de la salinidad del sistema (salinidad: 45-56 g/l), la población mostró una drástica disminución de sus efectivos (hasta valores por debajo de 0,5 CPUE). Este drástico declive en los efectivos de la población viene condicionado por la dinámica temporal de la especie (mortalidades invernales), pero también está potenciado probablemente por el rápido incremento en la salinidad del sistema. En conjunto, podemos decir que en nuestro estudio se constata que la abundancia de individuos responde de forma visible a las variaciones de salinidad. En este sentido, la abundancia de *G. holbrooki* podría entenderse como un indicador útil del estrés ambiental por dilución en un sistema salino, de modo similar a la biomasa de las algas epipélicas sugerida por Gutiérrez-Cánovas et al. (2009).

El efecto de la salinidad sobre la supervivencia de *G. holbrooki* fue estudiado en una población de agua dulce por Nordlie & Mirandi (1996). Estos autores encontraron que salinidades de hasta 15 g/l no resultaban severamente restrictivas, pero que salinidades superiores producían mortalidades crecientes. Sin embargo, es probable que una población de esta especie que haya estado sometida a condiciones ambientales subóptimas o con niveles de estrés ambiental elevado, sea capaz de adaptarse a incrementos graduales de esas condiciones (p.ej. salinidad) (Hubbs 2000). La viabilidad mostrada por la población en Rambla Salada previa al periodo en el que se desarrolla nuestro estudio (datos sin publicar), así como durante el primer ciclo anual del mismo (2006), apoya esta hipótesis. De este modo, aunque las abundancias son mínimas durante el periodo de recuperación del sistema analizado en el presente estudio (2008), es probable que en años posteriores la población recupere las densidades mostradas en 2006 debido a que su carácter oportunista (Winemiller & Rose 1992) maximiza la capacidad de colonización de ambientes con cambios impredecibles. Además una alta capacidad de recuperación en la población viene siendo la pauta observada en años pretéritos por miembros de nuestra Línea de Investigación (datos sin publicar). Así, aunque la salinidad y la temperatura pueden actuar como limitantes sobre el éxito invasor de la especie (Alcaraz & García-Berthou 2007, Benejam et al. 2009), la viabilidad de la población presente en Rambla Salada muestra una elevada capacidad de adaptación y la falta de conocimientos aún existentes sobre los límites invasores de la misma.

No obstante, el estado de condición poblacional y otros parámetros de la estrategia de vida asociados a la inversión reproductora son, probablemente, más efectivos que la abundancia para indicar la calidad del hábitat que ocupa una población objetivo (Martin et al. 2009). Los cambios en dichos parámetros descriptores de la estrategia de vida en poblaciones sometidas a fluctuaciones en la salinidad pueden estar mostrando importantes implicaciones en la tolerancia de los individuos al estrés fisiológico y, consecuentemente, en la demografía de dicha población (Stearns 1992).

Durante el periodo de dilución, los individuos de la población de *G. holbrooki* presente en Rambla Salada presentaron mayor condición somática y, con la excepción de las hembras 0+, mayor peso gonadal e IGS. En las hembras 1+, aunque el número de ovocitos maduros fue inicialmente menor en este periodo, su tamaño y consecuentemente su viabilidad fueron mayores, aspecto que se traduce en un mayor número de embriones con un tamaño mayor de los mismos durante este periodo de menor salinidad. Por el contrario, la inversión reproductora de las hembras 0+ disminuyó en estas condiciones de menor salinidad, presentando menor número de embriones en los últimos estadios de desarrollo. Es probable que procesos densodependientes relacionados con una mayor competencia con hembras de la misma u otras cohortes, puedan provocar una reducción de la inversión reproductora en las hembras más jóvenes, aspecto que podría favorecer su mayor supervivencia a lo largo del tiempo (Stearns 1992).

En otras poblaciones se ha constatado que la fecundidad poblacional entre mayo y junio está principalmente basada en la reproducción de las hembras 1+ (Fernández-Delgado & Rossomano 1997, Fernández-Delgado 1989). En la población de Rambla Salada hemos constatado una mayor inversión reproductora de las hembras 1+ en el periodo de dilución que, a su vez, se refleja en la mayor tasa de reclutamiento observada durante este periodo. En relación con el decremento en el reclutamiento de nuestra población detectado en los periodos de mayor salinidad del sistema, se ha visto que la elevada salinidad del agua tiene efectos negativos sobre el metabolismo y la supervivencia de otras especies eurihalinas de Poecílidos y Ciprinodontiformes (p.ej. Dépêche & Schoffeniels 1975, Nordlie et al. 1991, Yıldırım & Karacuha 2008) y de otros taxones de peces, afectando especialmente a los estados larvarios y juveniles de las poblaciones (Bohlen 1999).

Además, los efectos negativos de la elevada salinidad suelen ser más conspicuos sobre las hembras de las poblaciones de *G. holbrooki*, en comparación con los machos (Alcaraz & García-Berthou 2007). En la población de Rambla Salada un *sex ratio* dominado por las hembras ha sido detectado durante todo el periodo de estudio, aunque la proporción de hembras disminuyó en el periodo de mayor salinidad y aumentó en el periodo de dilución. Este hecho podría tener como consecuencia un aumento del potencial reproductor de la población en esa época. En relación con esto, la dominancia de las hembras en la población ha sido relacionada con una dinámica expansiva continua en otras especies de peces (Granado-Lorenzo 1996).

En definitiva, las mayores condición somática e inversión reproductora registradas en machos y hembras durante el periodo de alteración del sistema por dilución se vieron reflejadas en tasas de supervivencia y reclutamiento más elevadas, que consecuentemente produjeron un importante incremento en la abundancia poblacional durante el periodo de expansión demográfica reflejado en verano y otoño del año 2007. Estos cambios observados en parámetros descriptores de la estrategia de la población, además de estar relacionados con variaciones del estrés fisiológico relativas al mantenimiento del equilibrio osmótico (Nordlie 2006), deben estar relacionados, entre otros aspectos, con el efecto de cambio sobre el hábitat que ejerce la dilución del sistema (Millán et al. 2011), por ejemplo, en la disponibilidad de alimento (Vondracek et al. 1988). En este sentido, Velasco et al. (2006) y Gutiérrez-Cánovas et al. (2009) mostraron que la riqueza, diversidad y biomasa total de macroinvertebrados en este sistema acuático es mayor en los periodos de dilución que en periodos con condiciones de hipersalinidad.

De forma paralela, Chapman & Warburton (2006) constataron cómo la abundancia de *G. holbrooki* era mayor en pozas con elevada densidad de vegetación en la orilla, sugiriendo que tales características del hábitat pueden facilitar el establecimiento de poblaciones de la especie con altas densidades. Los periodos de dilución en Rambla Salada también han sido relacionados con la proliferación de algas filamentosas y de la fanerógama *Ruppia maritima* (Velasco et al. 2006), principalmente en zonas lénticas del sistema. La densidad de vegetación sumergida observada en Rambla

Salada no ha sido muy elevada, no obstante, el uso de microhábitat que *G. holbrooki* muestra en Rambla Salada junto con su proliferación en el periodo de dilución del sistema podrían estar relacionados con el aumento de la densidad de vegetación sumergida. Está comprobado que pequeños incrementos en la densidad de algas y macrófitos suelen reflejarse de forma notable en la abundancia de pequeños peces debido, principalmente, a la disminución del riesgo de depredación por aumento del refugio, y al incremento de disponibilidad trófica por aumento de macroinvertebrados (Hindell et al. 2001).

Asociado con el proceso de dilución que ha ocurrido en Rambla Salada en las últimas décadas, especies de vegetación de ribera invasoras en ambientes salinos como el carrizo (*Phragmites australis*) han aumentado su densidad en el sistema y, actualmente, dominan la comunidad vegetal de ribera en determinados sectores del mismo (Millán et al. 2011). Los resultados obtenidos del análisis del uso del microhábitat sugieren que *G. holbrooki* se ve en cierta medida beneficiada por la proliferación del carrizo, ya que durante la época fría los adultos de la especie hicieron un uso selectivo de las zonas con refugio creado por esta planta, viéndose incrementada esta selección durante el periodo de menor salinidad. Los juveniles, independientemente de la salinidad, seleccionaron positivamente niveles medios de carrizo. Dado que la vegetación de ribera de los sistemas salinos del sureste de la Península Ibérica es normalmente escasa o ausente (Gómez et al. 2005), el desarrollo y la expansión del carrizo o especies similares puede ofrecer microhábitats adecuados para el establecimiento de poblaciones de *G. holbrooki*. Entre otras, puede beneficiarse de ventajas ofrecidas por sus tallos relacionadas con un aumento del refugio y de la concentración de alimento (Cucherousset et al. 2008).

En conjunto, la alteración del hábitat por factores antrópicos facilita la proliferación de una especie exótica invasora como es *G. holbrooki*, apoyando las conclusiones de trabajos anteriores (p.ej. Clavero et al. 2004, Olden et al. 2010). Así, los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de la “actividad humana” como uno de los principales motores que definen el establecimiento y la proliferación de las especies de peces exóticas en los sistemas acuáticos a nivel mundial (Olden et al. 2010), y de forma explícita en sistemas salinos (Millán et al. 2011). Del mismo modo, los resultados de este estudio sugieren que la recuperación de las condiciones naturales del sistema dificulta la proliferación de esta especie de pez invasora, de acuerdo con trabajos previos (p.ej. Marchetti & Moyle 2001, Scoppettone et al. 2005). Los impactos negativos de esta especie introducida sobre fauna acuática de todos los continentes han sido bien documentados (Pyke 2008). Entre otros, su presencia en sistemas acuáticos que de forma natural no albergaban peces ha sido relacionada con la pérdida de la fauna invertebrada nativa (Leyse et al. 2004). De este modo, las poblaciones de *G. holbrooki* en sistemas acuáticos salinos suponen una notable amenaza, ya que éstos se caracterizan por la presencia de macroinvertebrados nativos con un alto grado de endemividad (Millán et al. 2011).

La abundancia relativa de una especie objetivo puede ser utilizada como indicador de la calidad del hábitat (Pearse & Ferrier 2001). Nuestros resultados sugieren que la abundancia y el estado poblacional de esta especie invasora podrían ser utilizados como indicadores de degradación de las condiciones naturales en sistemas salinos. De acuerdo con Kennard et al. (2005), este tipo de resultados deberían ser tenidos en cuenta en programas de manejo y gestión de dichos sistemas.

Conclusiones

La población de *Gambusia holbrooki* localizada en el sistema lótico meso-hipersalino de carácter semiárido (Rambla Salada de Fortuna) mostró, en términos de abundancia, una alta viabilidad que refleja la capacidad de adaptación local de la especie. No obstante, el estrés ambiental por dilución que en ocasiones lleva al sistema a condiciones de mesosalinidad tuvo claras consecuencias sobre la dinámica temporal de abundancia y los parámetros descriptores de la estrategia de vida. Además, el uso de microhábitat de la especie presentó patrones diferenciados en función de los periodos de salinidad que provoca la dilución del sistema.

Así, los individuos de la población, durante el periodo de dilución del sistema, mostraron valores más elevados de condición somática y, con la excepción de las hembras 0+, una mayor inversión reproductora. Este patrón se reflejó en mayor supervivencia y reclutamiento que, en consecuencia, produjeron un aumento en la abundancia poblacional durante el periodo de incremento demográfico (verano-otoño) inmerso en el ciclo anual de menor salinidad en el sistema. El conjunto de estos resultados sugiere que los individuos de la población de *G. holbrooki* se enfrentaron a un estrés fisiológico inferior durante el periodo de dilución.

De forma adicional, los cambios en el hábitat provocados por los procesos de dilución del sistema hipersalino estudiado, tales como el aumento del componente trófico disponible (macroinvertebrados), la expansión de las algas filamentosas y fanerógamas acuáticas o el aumento de la vegetación de ribera invasora de ambientes salinos (p.ej. carrizo), parecen favorecer la proliferación de *G. holbrooki*. En nuestro estudio hemos constatado cómo la especie realizó cambios significativos en el uso del hábitat que sugieren ventajas en condiciones de menor salinidad. Principalmente, el carrizo fue utilizado como refugio por los individuos adultos y juveniles. Los adultos durante la estación fría mostraron preferencia por los microhábitats con carrizo y sombreado de la vegetación de ribera, aumentando esta preferencia durante el periodo de menor salinidad.

En conjunto, la alteración por dilución de un hábitat salino provocada por factores antrópicos facilita la proliferación de *G. holbrooki*. Debido a las características de esta especie exótica invasora, las variaciones de su abundancia y estado poblacional podrían ser claros indicadores de la degradación de las condiciones naturales en sistemas salinos.

Bibliografía

- Abell R. 2002. Conservation biology for the biodiversity crisis: a freshwater follow-up. *Conservation Biology* 16: 1435-1437
- Abellán P, Sánchez-Fernández D, Velasco J, Millán A. 2005. Assessing conservation priorities for insects: status of water beetles in southeast Spain. *Biological Conservation* 121: 79-90
- Alcaraz C, Vila-Gispert A, García-Berthou E. 2005. Profiling invasive fish species: the importance of phylogeny and human use. *Diversity and Distributions* 11: 289-298
- Alcaraz C, García-Berthou E. 2007. Life history variation of invasive mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) along a salinity gradient. *Biological Conservation* 139: 83-92
- Alcaraz C, Bisazza A, García-Berthou E. 2008. Salinity mediates the competitive interactions between invasive mosquitofish and an endangered fish. *Oecologia* 155: 205-213
- Álvarez-Cobelas M, Rojo C, Angeler DG. 2005. Mediterranean limnology: current status, gaps and the future. *Journal of Limnology* 64: 13-29
- Arce MI, Gómez R, Vidal-Abarca MR, Suárez ML. 2009. Effects of *Phragmites australis* growth on nitrogen retention in a temporal stream. *Limnetica* 28: 229-242
- Bain MB. 1999. Substrate. En: Bain MB, Stevenson NJ (eds) *Aquatic habitat assessment: common methods*. American Fisheries Society, Bethesda. Pp 95-100
- Baraza F (coord). 1999. Los hábitats comunitarios en la Región de Murcia. Consejería de Agricultura, Agua y Medio Ambiente, Comunidad Autónoma de la Región de Murcia, Murcia
- Benejam L, Alcaraz C, Sasal P, Simon-Levert G, García-Berthou E. 2009. Life history and parasites of the invasive mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) along a latitudinal gradient. *Biological Invasions* 11: 2265-2277
- Benejam L, Angermeier PL, Munné A, García-Berthou E. 2010. Assessing effects of water abstraction on fish assemblages in Mediterranean streams. *Freshwater Biology* 55: 628-642
- Boix D, García-Berthou E, Gascón S, Benejam L, Tornés E, Sala J, Benito J, Munné A, Solà C, Sabater S. 2010. Response of community structure to sustained drought in Mediterranean rivers. *Journal of Hydrology* 383: 135-146
- Bohlen J. 1999. Influence of salinity on early development in the spined loach. *J Fish Biol* 55:189-198
- Britton JR, Davies GD, Brazier M. 2010. Towards the successful control of the invasive *Pseudorasbora parva* in the UK. *Biological Invasions* 12: 125-131
- Brown-Peterson N, Peterson MS. 1990. Comparative life history of female mosquitofish, *Gambusia affinis*, in tidal freshwater and oligohaline habitats. *Environmental Biology of Fishes* 27: 33-41
- Caiola N, de Sostoa A. 2005. Possible reasons for the decline of two native toothcarps in the Iberian Peninsula: evidence of competition with the introduced Eastern mosquitofish. *Journal of Applied Ichthyology* 21: 358-363
- Carmona-Catot J, Benito J, García-Berthou E. 2011. Comparing latitudinal and upstream-downstream gradients: life history traits of invasive mosquitofish. *Diversity and Distributions* 17: 214-224
- Carreño MF, Esteve MA, Martínez J, Palazón JA, Pardo MT. 2008. Habitat changes in coastal wetlands associated to hydrological changes in the watershed. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 77: 475-483
- Chapman CP, Warburton K. 2006. Postflood movements and population connectivity in gambusia (*Gambusia holbrooki*). *Ecology of Freshwater Fish* 15: 357-365
- Clavero M, Blanco-Garrido F, Prenda J. 2004. Fish fauna in Iberian Mediterranean river basins: biodiversity, introduced species and damming impacts. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 14: 575-585

- Clavero M, García-Berthou E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 110
- Clavero M, Blanco-Garrido F, Prenda J. 2006. Monitoring small fish populations in streams: A comparison of four passive methods. *Fisheries Research* 78: 243-251
- Clavero M, Benejam L, Seglar A. 2009. Microhabitat use by foraging white-clawed crayfish (*Austropotamobius pallipes*) in stream pools in the NE Iberian Peninsula. *Ecological Research* 24: 771-779
- Clavero M, Hermoso V, Levin N, Kark S. 2010. Geographical linkages between threats and imperilment in freshwater fish in the Mediterranean Basin. *Diversity and Distributions* 16: 744-754
- Cucherousset J, Carpentier A, Paillisson JM. 2008. Selective use and spatial distribution of native and non-native fish in wetland habitats. *River Research and Applications* 24: 1240-1250
- Dépêche J, Schoffeniels E. 1975. Changes in electrolytes, urea and free amino acids of *Poecilia reticulata* embryos following high salinity adaptation of the viviparous female. *Biochemical Systematics and Ecology* 3: 111-119
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata ZI, Knowler DJ, Lévêque C, Naiman RJ, Prieur-Richard AH, Soto D, Stiassny MLJ, Sullivan CA. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163-182
- Fernández-Delgado C. 1989. Life-history patterns of the mosquitofish, *Gambusia affinis*, in the estuary of the Guadalquivir river of south-west Spain. *Freshwater Biology* 22: 395-404
- Fernández-Delgado C, Rossomanno S. 1997. Reproductive biology of the mosquitofish in a permanent natural lagoon in south-west Spain: two tactics for one species. *Journal of Fish Biology* 51: 80-92
- García-Berthou E, Moreno-Amich R. 1993. Multivariate analysis of covariance in morphometric studies of reproductive cycle. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 1394-1399
- García-Berthou E, Alcaraz C, Pou-Rovira Q, Zamora L, Coenders G, Feo C. 2005. Introduction pathways and establishment rates of invasive aquatic species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 453-463
- García-Berthou E. 2007. The characteristics of invasive fishes: what has been learned so far? *Journal of Fish Biology* 71: 33-55
- Gherardi F (ed). 2007. *Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution and threats*. Springer, Dordrecht
- Gómez R, Hurtado I, Suárez ML, Vidal-Abarca MR. 2005. Ramblas in south-east Spain: threatened and valuable ecosystems. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15: 387-402
- Granado-Lorencio C. 1996. *Ecología de peces*. Secretariado de Publicaciones, Universidad de Sevilla
- Gutiérrez-Cánovas C, Velasco J, Millán A. 2009. Effects of dilution stress on the functioning of a saline Mediterranean stream. *Hydrobiologia* 619: 119-132
- Harrison TD, Ramm AEL, Cerff EC. 1986. A low-cost effective trap for use in sampling aquatic fauna. *Aquaculture* 58:145-149
- Hindell JS, Jenkins GP, Keough MJ. 2001. Spatial and temporal variability in the effects of fish predation on macrofauna in relation to habitat complexity and cage effects. *Marine Ecology Progress Series* 224: 231-250
- Hubbs C. 2000. Survival of *Gambusia affinis* in a hostile environment. *Southwestern Naturalist* 45: 521-522
- Jacobs J. 1974. Quantitative measurement of food selection. *Oecologia* 14: 413-417
- Kennard MJ, Arthington AH, Pusey BJ, Harch BD. 2005. Are alien fish a reliable indicator of river health? *Freshwater Biology* 50: 174-193

- Kopp D, Syväranta J, Figuerola J, Compin A, Santoul F, Céréghino R. 2009. Environmental effects related to the local absence of exotic fish. *Biological Conservation* 142: 3207-3212
- Lemm CA. 1993. Evaluation of five anesthetics on striped bass. Resource Publication 196. U.S. Department of the Interior, Fish and wildlife service, Washington
- Leprieur F, Beauchard O, Hugueny B, Grenouillet G, Brosse S 2008. Null model of biotic homogenization: a test with the European freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions* 14: 291-300
- Leyse KE, Lawler SP, Strange T. 2004. Effects of an alien fish, *Gambusia affinis*, on an endemic California fairy shrimp, *Lindleriella occidentalis*: implications for conservation of diversity in fishless waters. *Biological Conservation* 118: 57-65
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M. 2000. 100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the Global Invasive Species Database. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN)
- Lucas MC, Baras E. 2000. Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. *Fish and Fisheries* 2000: 283-316
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10: 689-710
- Magalhães MF, Batalha DC, Collares-Pereira MJ. 2002a. Gradients in stream fish assemblages across a Mediterranean landscape: contributions of environmental factors and spatial structure. *Freshwater Biology* 47: 1015-1031
- Magalhães MF, Beja P, Canas C, Collares-Pereira MJ. 2002b. Functional heterogeneity of dry-season refugia across a Mediterranean catchment: the role of habitat and predation. *Freshwater Biology* 47: 1919-1934
- Malmqvist B, Rundle R. 2002. Threats to the running water ecosystems of the world. *Environmental Conservation* 29: 134-153
- Marchetti MP, Moyle PB. 2001. Effects of flow regime on fish assemblages in a regulated California stream. *Ecological Applications* 11: 530-539
- Marchetti MP, Moyle PB, Levine R. 2004. Invasive species profiling? Exploring the characteristics of non-native fishes across invasion stages in California. *Freshwater Biology* 49: 646-661
- Marchetti MP, Lockwood JL, Light T. 2006. Effects of urbanization on California's fish diversity: differentiation, homogenization and the influence of spatial scale. *Biological Conservation* 127: 310-318
- Martin SB, Hitch AT, Purcell KM, Klerks PL, Leberg PL. 2009. Life history variation along a salinity gradient in coastal marshes. *Aquatic Biology* 8: 15-28
- Martínez-Fernández J, Esteve-Selma MA, Calvo-Sendín JF. 2000. Environmental and socioeconomic interaction in the evolution of traditional irrigate lands: a dynamic system model. *Human Ecology* 28: 279-299
- Millán A, Velasco J, Gutiérrez-Cánovas C, Arribas P, Picazo F, Sánchez-Fernández D, Abellán P. 2011. In press. Mediterranean saline streams in southeast Spain: What do we know? *Journal of Arid Environments*, doi:10.1016/j.jaridenv.2010.12.010
- Moreno JL, Angeler DG, de las Heras J. 2010. Seasonal dynamics of macroinvertebrate communities in a semiarid saline spring stream with contrasting environmental conditions. *Aquatic Ecology* 44: 177-193
- Nordlie FG, Walsh SJ, Haney DC, Nordlie TF. 1991. The influence of ambient salinity on routine metabolism in the teleost *Cyprinodon variegatus* Lacepède. *Journal of Fish Biology* 38: 115-122
- Nordlie FG, Mirandi A. 1996. Salinity relationships in a freshwater population of eastern mosquitofish. *Journal of Fish Biology* 49: 1226-1232

- Nordlie FG. 2006. Physicochemical environments and tolerances of cyprinodontoid fishes found in estuaries and salt marshes of eastern North America. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 16: 51-106
- Olden JD, Kennard MJ, Leprieur F, Tedesco PA, Winemiller KO, García-Berthou E. 2010. Conservation biogeography of freshwater fishes: recent progress and future challenges. *Diversity and Distributions* 16: 496-513
- Oliva-Paterna FJ, Ruiz-Navarro A, Torralva M, Fernández-Delgado C. 2009. Biology of the endangered cyprinodontid *Aphanius iberus* in a saline wetland (SE Iberian Peninsula). *Italian Journal of Zoology* 76: 316-329
- Piazza BP, La Peyre MK. 2010. Using *Gambusia affinis* growth and condition to assess estuarine habitat quality: a comparison of indices. *Marine Ecology Progress Series* 412: 231-245
- Plaut I. 2000. Resting metabolic rate, critical swimming speed, and routine activity of the euryhaline Cyprinodontid, *Aphanius dispar*, acclimated to a wide range of salinities. *Physiological and Biochemical Zoology* 73: 590-596
- Pyke G. 2005. A review of the biology of *Gambusia affinis* and *G. holbrooki*. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 15: 339-365
- Pyke G. 2008. Plague minnow or mosquito fish? A review of the biology and impacts of introduced *Gambusia* species. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 39: 171-191
- Quinn GP, Keough MJ. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge
- Rahel FJ. 2000. Homogenization of fish faunas across the United States. *Science* 288: 854-856
- Reznick D. 1981. "Grandfather effects": The genetics of interpopulation differences in offspring size in the mosquito fish. *Evolution* 35: 941-953
- Reznick D, Miles DB. 1989. A review of life history patterns in Poeciliid fishes. En: Meffe GK, Snelson FF (eds) *Ecology & Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, New Jersey. Pp. 125-148
- Ribeiro F, Elvira B, Collares-Pereira MJ, Moyle PB. 2008. Life-history traits of non-native fishes in Iberian watersheds across several invasion stages: a first approach. *Biological Invasions* 10: 89-102
- Rincón PA, Correas AM, Morcillo F, Risueño P, Lobón-Cerviá J. 2002. Interaction between the introduced eastern mosquitofish and two autochthonous Spanish toothcarps. *Journal of Fish Biology* 34: 687-705
- Sala OE, Chapin III FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NLR, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774
- Sánchez-Fernández D, Bilton D, Abellán P, Velasco J, Ribera I, Millán A. 2008. Are the endemic water beetles of the Iberian Peninsula and the Balearic Islands effectively protected? *Biological Conservation* 141: 1612-1627
- Scoppettone GG, Rissler PH, Gourley C, Martínez C. 2005. Habitat restoration as a means of controlling non-native fish in a Mojave desert oasis. *Restoration Ecology* 13: 247-256
- Stearns SC, Sage RD. 1980. Maladaptation in a marginal population of the mosquito fish, *Gambusia affinis*. *Evolution* 34: 65-75
- Stearns SC. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, New York
- Tedesco PA, Benito J, García-Berthou E. 2008. Size-independent age effects on reproductive effort in a small, short-lived fish. *Freshwater Biology* 53: 865-871
- Vargas MJ, de Sostoa A. 1996. Life history of *Gambusia holbrooki* (Pisces, Poeciliidae) in the Ebro delta (NE Iberian peninsula). *Hydrobiologia* 341: 215-224

- Velasco J, Millán A, Hernández J, Gutiérrez C, Abellán P, Sánchez D, Ruiz M. 2006. Response of biotic communities to salinity changes in a Mediterranean hypersaline stream. *Saline Systems* 2: 12
- Vidal-Abarca MR, Montes C, Suárez ML, Ramírez-Díaz L. 1990. Sectorización ecológica de cuencas fluviales: aplicación a la cuenca del río Segura (SE España). *Anales de Geografía de la Universidad Complutense* 10: 149-182
- Vidal-Abarca MR, Suárez ML, Ramírez-Díaz L. 1992. Ecology of Spanish semiarid streams. *Limnetica* 8: 151-160
- Vila-Gispert A, Moreno-Amich R. 2002. Life-history patterns of 25 species from European freshwater fish communities. *Environmental Biology of Fishes* 65: 387-400
- Winemiller KO, Rose KA. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: Implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 2196-2218
- Wootton RJ. 1998. *Ecology of teleost fishes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht
- Yıldırım Ö, Karacuha A. 2008. Effect of salinity on growth performance and survival rate of *Aphanius chantrei* (Galliard, 1895). *Journal of Applied Ichthyology* 24: 345-347
- Zeug SC, Winemiller KO. 2008. Relationships between hydrology, spatial heterogeneity, and fish recruitment dynamics in a temperate floodplain river. *River Research and Applications* 24: 90-102

Capítulo 5

Interacción trófica entre *Gambusia holbrooki* y *Aphanius iberus* en un humedal con salinas costeras

Introducción y objetivos

Gambusia holbrooki Girard, 1859 (gambusia) es considerada una especie altamente invasora a nivel mundial (Lowe et al. 2000). Numerosos trabajos han documentado los impactos negativos de esta especie en los lugares que ocupa, tanto sobre la fauna nativa como sobre la comunidad en su conjunto (Rowe et al. 2007). Destaca por representar una seria amenaza para gran cantidad de peces nativos de todo el mundo, aunque también produce graves impactos sobre anfibios e invertebrados (Schoenherr 1981, Courtenay & Meffe 1989, Arthington & Lloyd 1989, Pyke 2008). En la Península Ibérica se ha destacado el efecto negativo de esta especie invasora sobre las especies de Ciprinodóntidos nativas *Aphanius iberus* (Valenciennes, 1846), *Aphanius baeticus* (Doadrio, Carmona & Fernández-Delgado, 2002) y *Valencia hispanica* (Valenciennes, 1846) (Cabral et al. 1998, Rincón et al. 2002, Caiola & de Sostoa 2005, Alcaraz et al. 2008). En este sentido, *G. holbrooki* ha sido relacionada con el declive de las poblaciones de estas tres especies nativas (Doadrio 2002, Caiola & de Sostoa 2005, Oliva-Paterna et al. 2006a, 2006b, 2009).

A. iberus (fartet), es endémico de la Península Ibérica y su rango de distribución actual se establece a lo largo de su costa mediterránea desde los Aiguamolls de l'Alt Empordà (Girona) hasta la Albufera de Adra (Doadrio et al. 2002, Oliva-Paterna et al. 2006a). Presenta una destacada importancia en los sistemas salinos del sureste peninsular (Oliva-Paterna & Torralva 2008) y se encuentra entre las especies de peces ibéricas protegidas por normativas nacionales e internacionales (Elvira 1995, Doadrio 2002). Los principales factores de amenaza descritos para las poblaciones de *A. iberus* son la pérdida de hábitats, la contaminación química de los mismos y las

especies exóticas (Oliva-Paterna et al. 2006a). De forma explícita, la presencia de *G. holbrooki* ha sido destacada como un factor de declive directo sobre poblaciones de esta especie endémica (Moreno-Amich et al. 1999a, Oliva-Paterna & Torralva 2008, Ruiz-Navarro & Oliva-Paterna 2009).

Mediante estudios de experimentación en laboratorio y en mesocosmos se ha puesto de manifiesto que *G. holbrooki* puede competir con *A. iberus* por el alimento, depredar sus huevos y juveniles, presentar un comportamiento agresivo hacia adultos y juveniles, interferir en su comportamiento reproductor o producir exclusión de hábitat, provocando una segregación espacial entre ambas especies (Rincón et al. 2002, Caiola & de Sostoa 2005). Además, esta especie exótica puede alterar el hábitat y la comunidad, afectando a la disponibilidad de alimento y otros recursos para la nativa (Vargas & de Sostoa 1996, Cabral et al. 1998, Margaritora et al. 2001, Alcaraz et al. 2008). La estrategia de vida *oportunistista* característica de *G. holbrooki* y su elevada tasa de alimentación son aspectos clave en su éxito invasor y su potencial en las interacciones negativas con otras especies de peces nativas (Arthington & Marshall 1999, Billman et al. 2007). De hecho, la interacción trófica con los Ciprinodóntidos ibéricos ha sido considerada como uno de los factores de competencia más importantes causante del declive de las poblaciones de éstos (Caiola & de Sostoa 2005).

En la literatura existen algunos trabajos sobre la dieta y la estrategia alimentaria de estas dos especies (p.ej. en la Península Ibérica, Rodríguez-Jiménez 1989, García-Berthou 1999, Vargas & de Sostoa 1999, Mieirol et al. 2001, Blanco et al. 2004, Alcaraz & García-Berthou 2007, Ramos-Jiliberto et al. 2011). Sin embargo, a pesar de la importancia de la interacción trófica con *G. holbrooki* en el declive de poblaciones de *A. iberus*, no existe ningún trabajo que realice una aproximación a dicha interacción entre ambas especies con individuos en poblaciones naturales.

En las salinas de San Pedro del Pinatar (Región de Murcia) habita una de las poblaciones de *A. iberus* más importantes del sureste de la Península Ibérica (Oliva-Paterna & Torralva 2008). En la zona perimetral de dicho humedal se localiza un canal en el que cohabitan dos poblaciones de ambas especies, *G. holbrooki* y *A. iberus*, dominando la comunidad de peces presentes. En condiciones normales, mediante prospecciones previas al desarrollo del presente estudio, se ha visto que el mencionado canal perimetral presenta un gradiente longitudinal de salinidad temporalmente estable, que está asociado con una variación espacial en las abundancias relativas de ambas especies. De este modo, ofrece una gran oportunidad para estudiar la interacción trófica entre las dos especies en condiciones naturales en un sistema salino. Bajo la suposición del efecto ambiental derivado del gradiente de salinidad junto con cambios derivados en las abundancias relativas de ambas especies, los objetivos planteados fueron:

- a) El estudio de la dieta de ambas especies y principalmente su interacción trófica en dicho sistema.
- b) El análisis de la variación espacial en la dieta y en parámetros descriptores de la interacción trófica a lo largo del gradiente longitudinal del sistema.

Material y métodos

Área de estudio y comunidad de peces

Las salinas de San Pedro del Pinatar se localizan en la ribera norte de la laguna costera del Mar Menor (SE Península Ibérica) (Fig. 5.1). En función de la tipología propuesta por Esteve et al. (1995), corresponden a la estructura de un *Humedal con salinas costeras*. Estos humedales con explotaciones salineras se caracterizan por el mantenimiento de un alto gradiente espacial de salinidad, que se traduce en una alta heterogeneidad espacial con una amplia variedad de ambientes.

El sistema en su conjunto queda incluido en la figura de Parque Regional declarado por la Ley 4/1992 de Ordenación y Protección del Territorio de la Región de Murcia. Además, este espacio también fue declarado *Lugar de Importancia Comunitaria* (LIC ES0000175) y *Zona de especial protección para las aves* (ZEPA ES0000175) (Baraza 1999) ya que, entre otros valores ecológicos, en su conjunto se trata de un humedal con una importancia ornitológica de alto valor y presenta una de las poblaciones más abundantes de *A. iberus* del sureste ibérico (Oliva-Paterna & Torralva 2008).

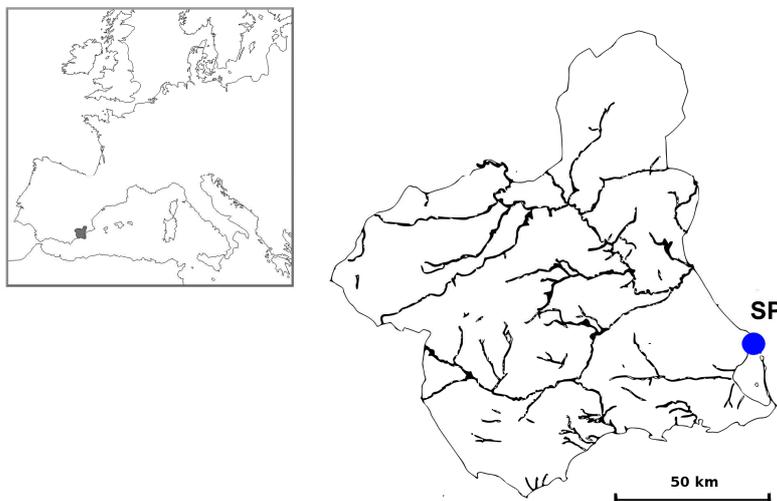


Figura 5.1. Localización del humedal de San Pedro del Pinatar (SP) en la Región de Murcia.

En la zona norte y noroeste del humedal se localiza un canal perimetral que actúa de separación entre el sistema salinero de balsas y la cuenca de drenaje contigua. Este canal evita la entrada de agua dulce a las salinas en época de lluvias intensas, derivando ésta a una desembocadura directa al mar en la zona norte (El Mojón). Presenta una longitud aproximada de 3200 m con una anchura promedio de 4-5 m y

mantiene agua de forma permanente con una profundidad variable desde su extremo interno (zona del Molino de Quintín; profundidad de 20-30 cm), hasta la zona de desembocadura en el Mar Mediterráneo en el extremo norte del humedal (zona de la Marina-El Mojón; profundidad de 35-45 cm) (Fig. 5.2).

En condiciones normales, este sistema perimetral no tiene comunicación con el resto del sistema salinero, pero en momentos puntuales ha sido utilizado también como drenaje de las balsas salineras. También recibe aportes no continuos de agua dulce procedentes de la estación depuradora de aguas residuales (EDAR) de San Pedro del Pinatar, que se ubica contigua al humedal, y aportes directos desde el sistema de alcantarillado de la misma población. Además, el sistema presenta una condiciones lénticas y, en consecuencia, el nivel de eutrofización del canal es elevado, principalmente en su zona intermedia. En gran parte del canal el sustrato es artificial (cemento) cubierto de limos, y en la zona próxima a la desembocadura los limos aparecen mezclados con arenas. La vegetación acuática presente refleja las condiciones del sistema; predominan las algas filamentosas, principalmente *Cladophora sp.*, con grandes acumulaciones en los periodos de mayor temperatura. Los taludes del canal están conformados básicamente por escolleras de piedra, donde pueden aparecer grandes manchas de carrizo (*Phragmites australis*), más abundantes en la zona intermedia del sistema.

Aunque puede haber cambios importantes de la salinidad en este canal perimetral en determinadas ocasiones (en los últimos 5 años han sido obtenidos máximos de 45 g/l y mínimos de 10 g/l en muestreos puntuales realizados por nuestra Línea de Investigación), en condiciones normales la salinidad es temporalmente estable y presenta un gradiente de decremento desde su extremo interno (zona del Molino de Quintín) hasta la zona próxima a su desembocadura (zona de la Marina-El Mojón). En el tramo final recupera niveles de salinidad intermedios debido a la entrada de agua marina, aunque ésta es la zona de mayor variación en función de los aportes que recibe. Los muestreos del presente estudio fueron realizados en 3 tramos del canal ubicados en dicho gradiente: zona interna próxima al Molino de Quintín (CSP1), zona intermedia (CSP2) y zona intermedia próxima a la desembocadura (CSP3). Cada tramo o localidad de estudio abarcó aproximadamente 80 m de longitud del canal, y fueron ubicadas a una distancia mínima de 600 m entre ellas (Fig. 5.2). De forma estacional, durante el ciclo anual que incluye desde otoño de 2007 hasta verano de 2008 se registraron en cada tramo la temperatura (°C) y la salinidad del agua (g/l) mediante 5 réplicas obtenidas con un multiparámetro portátil WTW-400®. En la figura 5.3 se puede observar la variación espacial de estas variables ambientales entre las localidades de estudio ubicadas en el canal.



Figura 5.2. Aspecto general del humedal de San Pedro del Pinatar y de las tres localidades establecidas en el canal perimetral. (a) Balsa salinera; (b) CSP1; (c) CSP2; (d) CSP3.

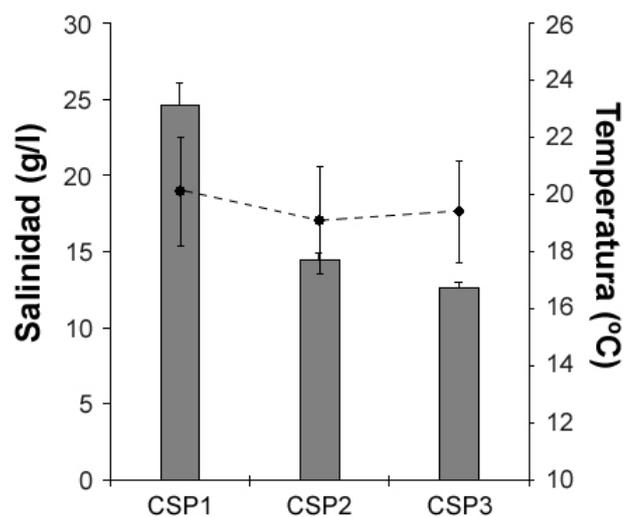


Figura 5.3. Salinidad (barras) y temperatura del agua (círculos negros) en las localidades de estudio del canal perimetral de las salinas de San Pedro del Pinatar. Se presenta el promedio anual (\pm SE) observado desde otoño de 2007 hasta verano de 2008.

La comunidad de peces presente en el canal perimetral está dominada por *A. iberus* y *G. holbrooki*, que en la zona interna e intermedia del canal conforman más del 90% de la abundancia de individuos. Además, la cohabitación de ambas especies en este sistema perimetral al humedal ha sido constatada por nuestra Línea de Investigación desde el año 1998 (Torralva et al. 2001). Entre otras especies capturadas en estos años, destacan *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) y diferentes especies de Mugílidos [principalmente *Liza saliens* (Risso, 1810), *Liza ramada* (Risso, 1810), *Liza aurata* (Risso, 1810)], que en sus estados juveniles aumentan su presencia en la zona intermedia y próxima a la desembocadura del canal.

En el contexto del estudio presentado en este capítulo se evaluaron las abundancias relativas de las especies objetivo en los tramos o localidades establecidas (CSP1, CSP2 y CSP3) en el canal perimetral. Entre febrero y mayo de 2008 se realizaron 4 muestreos de periodicidad mensual mediante la colocación de trampas tipo *minnow-trap* (30 mm de diámetro; 1 mm de luz de malla) (Harrison et al. 1986) y salabre de mano (40 x 40 cm; 1 mm de luz de malla) (Fig. 5.4). Este tipo de metodología de captura resulta eficiente para el muestreo de poblaciones de peces de pequeña talla en sistemas lénticos y lóticos de pequeño calibre (Clavero et al. 2006, Oliva-Paterna et al. 2009). En cada localidad se colocaron un total de 10 trampas por muestreo uniformemente distribuidas y mantenidas durante aproximadamente 24 horas, mientras que el salabre de mano se utilizó durante 10 minutos con esfuerzo constante.

El número total de individuos de cada especie de pez capturados mediante *minnow-traps* y salabre fue contado y expresado como *capturas por unidad de esfuerzo* (CPUE), siendo 1 unidad de esfuerzo la conformada por 10 trampas colocadas durante 24 horas junto con 10 minutos de actuación con el salabre. Para la totalidad de capturas obtenidas en el canal perimetral, la abundancia relativa de *G. holbrooki* (CPUE promedio = 39,2) resultó superior a la de *A. iberus* (CPUE promedio = 14,3). No obstante, como se puede observar en la figura 5.5, el reparto de abundancia de las dos especies varió entre las tres localidades establecidas, mostrando la localidad CSP1 diferencias significativas respecto a las otras dos en: menor abundancia de individuos totales y mayor proporción de individuos de *A. iberus*.



Figura 5.4. Metodología empleada en el muestreo de los invertebrados y de *A. iberus* y *G. holbrooki* en el canal de San Pedro, así como en el seguimiento de los parámetros ambientales estudiados. (a) manga entomológica; (b) salabre; (c) *minnow-trap*; (d) medida de parámetros físico-químicos.

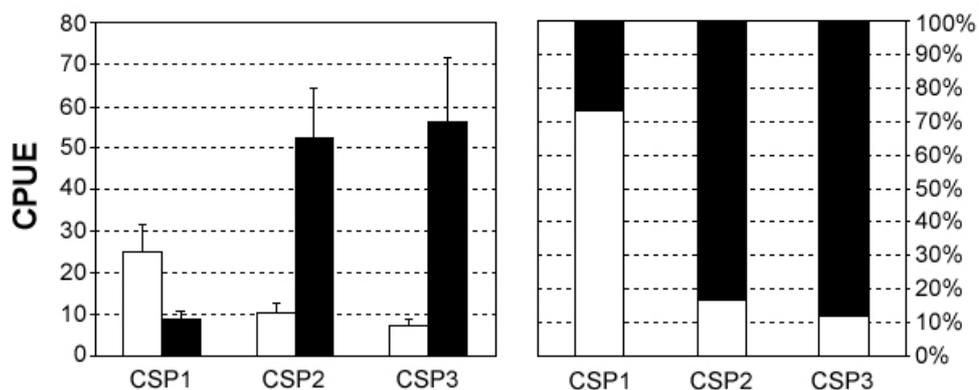


Figura 5.5. Abundancia relativa (CPUE) y proporción de *A. iberus* (barras blancas) y *G. holbrooki* (barras negras) en las localidades de estudio del canal perimetral de las salinas de San Pedro del Pinatar. Se presenta el promedio anual (\pm SE) observado desde febrero hasta mayo de 2008.

Metodología de muestreo y procesado

Un total de 92 individuos de *A. iberus* (32 en CSP1, 27 en CSP2 y 32 en CSP3) y 107 de *G. holbrooki* (37 en CSP1, 34 en CSP2 y 36 en CSP3) fueron capturados y seleccionados para el análisis de las dietas el día 12 de marzo de 2008. Estos individuos fueron anestesiados con benzocaína (Lemm 1993), posteriormente fijados en formol (10%) y conservados en etanol (70%).

En las tres localidades de muestreo (CSP1, CSP2 y CSP3), la disponibilidad trófica compuesta por el zooplancton y los macroinvertebrados presentes en la columna de agua y el epibentos fue muestreada mediante una manga entomológica (250 μm de luz de malla). Se estableció un esfuerzo constante de 20 pasadas de manga por localidad, repartidas proporcionalmente por todos los tipos de microhábitat (Fig. 5.4). Las muestras fueron fijadas inmediatamente en formol (10%) y transportadas al laboratorio, donde tras su fijación fueron transferidas a etanol (70%). Los taxones obtenidos fueron identificados y clasificados al nivel taxonómico mínimo de familia, excepto los taxones de microcrustáceos que fueron clasificados a niveles de orden o clase (como O. Cyclopoida o Cl. Ostracoda). La totalidad de individuos fue contada, y 25 ejemplares de cada taxón clasificado (todos cuando el número era inferior) fueron medidos (longitud total, L_T , ± 1 mm) con la ayuda de un estereomicroscopio binocular dotado de un ocular micrométrico. Las medidas de longitud fueron convertidas a unidades de peso seco de acuerdo con relaciones longitud-peso disponibles en la bibliografía (Smock 1980, Malley et al. 1989, Smit et al. 1993, Quintana 1995, Johnston 1995).

En el laboratorio, la totalidad de individuos de *A. iberus* y *G. holbrooki* fueron sexados (machos, hembras o juveniles), medidos (longitud total, L_T , ± 1 mm) y pesados (peso total, M_T , ± 1 mg). Posteriormente fueron eviscerados y el contenido de sus digestivos fue examinado a través de un estereomicroscopio binocular. Todas las presas encontradas en los digestivos fueron contadas y clasificadas al mínimo nivel taxonómico posible. Una muestra de 25 ejemplares de cada taxón clasificado (todos cuando el número era inferior) fueron medidos (longitud total, L_T , ± 1 mm) con la ayuda de un estereomicroscopio binocular dotado de un ocular micrométrico. De forma similar a las muestras del componente trófico compuesto por los invertebrados obtenidos del ambiente, las medidas de longitud fueron convertidas a unidades de peso seco utilizando relaciones longitud-peso disponibles en la bibliografía (Smock 1980, Smit et al. 1993, Quintana 1995, Johnston 1995, Hodar 1997, Benke et al. 1999, Sabo et al. 2002). El volumen de las categorías o taxones incontables (detritus, materia vegetal) fue estimado con una precisión de $0,00025 \text{ mm}^3$ mediante una cámara de Neubauer (García-Berthou 1999, Alcaraz & García-Berthou 2007) y posteriormente transformado a biomasa a través de la equivalencia de $0,27 \text{ mg}$ de peso seco por cada mm^3 (Alcaraz & García-Berthou 2007).

Análisis de los datos

La diversidad del componente trófico disponible conformado por los invertebrados del ambiente fue estimada mediante la aplicación del índice de Simpson (D) a los datos de biomasa de los taxones clasificados en las muestras, según la fórmula:

$$D = \sum \frac{b_i(b_i - 1)}{B(B - 1)}$$

donde b_i es la biomasa de la presa del tipo i y B es la biomasa total de presas (Hurlbert 1971). En este índice, 0 representa máxima diversidad y 1 mínima diversidad. La importancia relativa de los diferentes taxones de invertebrados en cada localidad fue comparada mediante una prueba Chi-cuadrado.

Como estima de la intensidad de alimentación en cada caso, se utilizaron la proporción de digestivos vacíos y un índice de llenado del digestivo (Bowman & Bowman 1980). La proporción de digestivos vacíos presentes en el total de individuos examinados se calculó para cada especie y localidad, evaluando las posibles diferencias mediante pruebas Chi-cuadrado. El índice de llenado del digestivo (FI%) se estimó para cada individuo como el porcentaje de biomasa del cuerpo del pez que corresponde a la biomasa total del contenido del digestivo (Carpentieri et al. 2007). El FI% (previa transformación del arcoseno) fue comparado entre las dos especies objetivo mediante análisis de la varianza (ANOVA) con pruebas *post hoc* de Bonferroni (Quinn & Keough 2002), mientras que la comparación de este índice entre sexos y localidades de individuos de una misma especie fue realizada mediante análisis de la covarianza (ANCOVAs) tomando L_T como covariable. Cuando las interacciones entre covariable y factor no resultaron significativas fueron eliminadas de los modelos, con el objetivo de incrementar el poder estadístico de las restantes fuentes de variación. De forma similar, en los casos donde el efecto de la covariable no fue significativo, ésta también fue eliminada del análisis, realizándose un ANOVA en su lugar (García-Berthou & Moreno-Amich 1993).

Para establecer la importancia de cada uno de los tipos de presa que forman parte de la dieta en ambas especies, *A. iberus* y *G. holbrooki*, se calcularon la frecuencia de aparición, el porcentaje en número y el porcentaje en biomasa. La frecuencia de aparición (F%) es el porcentaje de digestivos en los cuales un tipo de presa está presente. El porcentaje en número (N%) es el número de ítems encontrados de un tipo de presa dividido por el número total de ítems y expresado como porcentaje, trabajando con el conjunto de la muestra de peces. El porcentaje en biomasa (B%) es el índice equivalente con los datos de biomasa.

De forma adicional, para la descripción conjunta de la estrategia alimentaria y la importancia de las presas, se utilizó el método gráfico de Costello (1990). En este método se representa B% frente a F%, de manera que las dos diagonales del gráfico indican respectivamente la importancia de la presa (dominante-rara) y la estrategia

alimentaria del depredador (especialista-generalista). Las presas que aparecen cerca del 100% de frecuencia y del 100% de biomasa representan los taxones dominantes en la dieta. Las presas que aparecen cerca del 100% de frecuencia y del 1% de biomasa son indicadoras de una dieta generalista y las presas cercanas al 1% de frecuencia y 100% de biomasa son indicadoras de especialización en la dieta (Amundsen et al. 1996).

La diversidad de la dieta de cada pez se estimó mediante la aplicación del índice de Simpson (D) a los datos de biomasa de las presas, calculado según la fórmula anteriormente expuesta. La comparación de la diversidad (previa transformación del arcoseno) entre especies fue realizada mediante un ANOVA, mientras que la comparativa entre sexos y localidades de individuos de una misma especie fue realizada mediante ANCOVAs.

Las diferencias entre especies (*A. iberus* frente a *G. holbrooki*), sexos y localidades en la composición de la dieta se analizaron mediante la técnica de ordenación multivariante no paramétrica de escalamiento multidimensional (MDS). Este análisis se basó en la matriz de biomasa de las presas (datos transformados a la raíz cuadrada) sobre la que fueron calculados los coeficientes de similitud de Bray-Curtis (Clarke 1993). El valor de estrés (S) que resuelve el MDS indica el nivel de fiabilidad de la ordenación (S < 0,05 se interpreta como ordenación excelente, S < 0,10 como ordenación buena y S < 0,20 como ordenación aceptable) (Clarke & Warwick 2001). Además, sobre la misma matriz de similitud de Bray-Curtis se empleó un análisis de similitud (ANOSIM) para determinar la existencia de diferencias significativas. Los tipos de presas poco frecuentes (frecuencia < 1%) fueron eliminados del análisis para evitar el efecto de la presencia de especies raras. La existencia o no de diferencias en la dieta también puede ser un indicador del solapamiento de las mismas entre los grupos de comparación (especies, sexos o localidades).

De acuerdo con Lechowicz (1982), para comparar la composición de las dietas con la disponibilidad trófica en el ambiente, se utilizó el índice de selectividad (E) de Vanderploeg & Scavia (1979):

$$E_i = \frac{[W_i - (1/n)]}{[W_i + (1/n)]}; W_i = \frac{p_i / a_i}{\sum p_i / a_i}$$

donde E_i es la selectividad del depredador por la presa i , p_i es la biomasa relativa (proporcional) de la presa i en la dieta, a_i es la biomasa relativa de la presa i en el ambiente y n es el número de tipos de presa incluidos en el análisis. Este índice varía desde -1 (máxima evitación) hasta +1 (máxima selección positiva) y valores cercanos a cero indican una selección neutra, es decir, que el depredador consume la presa en función de su proporción en el ambiente. Este índice únicamente pudo ser calculado para las presas que también fueron capturadas en el muestreo realizado sobre el zooplankton y macroinvertebrados del ambiente. Para estudiar si los valores de selectividad obtenidos eran significativamente distintos de cero, se utilizaron pruebas

t de Student. Además, para cada tipo de presa, se compararon los valores de selectividad que *G. holbrooki* y *A. iberus* mostraban mediante ANOVAs.

También se analizaron las tallas de las presas capturadas por las dos especies objetivo, comparando (previa transformación logarítmica) los datos obtenidos entre especies mediante ANOVA y, para los individuos de una misma especie, entre sexos y localidades mediante ANCOVAs.

Finalmente, el grado de solapamiento en la dieta entre *A. iberus* y *G. holbrooki* se calculó mediante el índice de Morisita-Horn (C) (Morisita 1959, Horn 1966) a partir de los datos de biomasa de las presas, según la fórmula:

$$C_{hj} = \frac{2(\sum p_{hi} \cdot p_{ji})}{\sum p_{hi}^2 \cdot p_{ji}^2}$$

donde C_{hj} es la similitud entre las especies depredadoras h y j , p_{hi} y p_{ji} son las biomاسas relativas de la presa i en las dietas de los depredadores h y j . El solapamiento de la dieta varía desde 0 (ningún solapamiento) hasta 1 (solapamiento completo) (Keast 1977, Wallace 1981).

Los análisis relativos a la composición de la dieta (MDS y ANOSIM) fueron realizados mediante el paquete estadístico PRIMER 6[®] (ver. 6.1.12). El resto de análisis fueron realizados con el paquete estadístico SPSS[®] (ver. 15.0).

Resultados

Disponibilidad trófica

En función de la metodología de muestreo aplicada, la comunidad de invertebrados que conforma el componente trófico disponible en el conjunto del canal perimetral de las Salinas de San Pedro estuvo dominada por *Gammarus aequicauda* (Fam. Gammaridae, O. Amphipoda) y Naídidos (Fam. Naididae, Subcl. Oligochaeta), aunque también aparecieron *Lekanesphaera hookeri* (Fam. Sphaeromatidae, O. Isopoda), larvas de Quironómidos (Fam. Chironomidae, O. Diptera), Ostrácodos (Cl. Ostracoda) y Ciclopoides (O. Cyclopoida).

La diversidad de esta comunidad de invertebrados se presentó similar en las tres localidades establecidas (CSP1 = 0,553; CSP2 = 0,448; CSP3 = 0,602), obteniéndose un valor promedio de $D = 0,535 \pm 0,045$. Sin embargo, tanto la biomasa total obtenida para la comunidad (Tabla 5.1) como la importancia relativa de los principales taxones que la conforman (Fig. 5.6) se mostraron distintas entre las localidades. Estas diferencias fueron debidas básicamente a un patrón de incremento en la importancia de los Oligoquetos y una disminución gradual de *G. aequicauda* en el gradiente de salinidad del canal desde CSP1 hacia CSP2 y CSP3 (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Biomasa (μg de peso seco) de los taxones obtenidos en la comunidad de invertebrados que conforman el componente trófico disponible en cada una de las localidades estudiadas (CSP1, CSP2 y CSP3).

	CSP1	CSP2	CSP3
<i>Gammarus aequicauda</i>	80954,65	697552,75	190038,95
<i>Lekanesphaera hookeri</i>	23360,43	181042,61	20537,92
Larvas de Quironómidos	0,00	440,1	1927,71
Oligoquetos (Naídidos)	0,00	242302,29	930820,67
Ciclopoides	1,31	4,89	2,42
Ostrácodos	9706,86	14382,55	86172,47
Total	114023,25	1135725,19	1229500,14

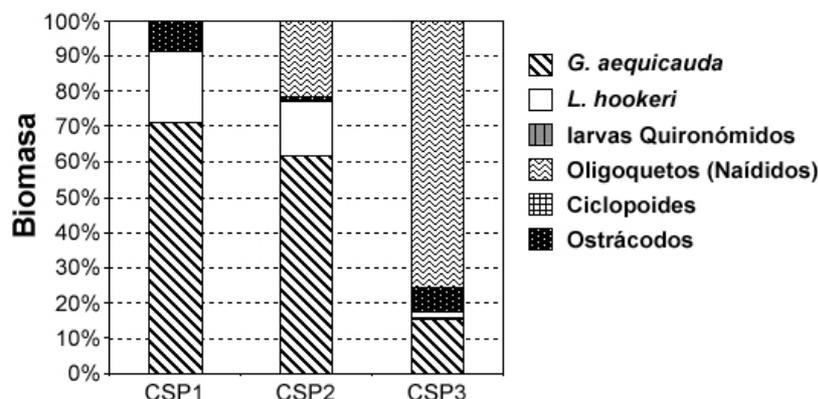


Figura 5.6. Composición porcentual de la comunidad de invertebrados que conforma el componente trófico disponible en las localidades de estudio del canal perimetral de las salinas de San Pedro del Pinatar.

Estructura de las poblaciones objetivo

En la figura 5.7 se representa la distribución de tallas de los ejemplares procesados de cada una de las poblaciones objeto del estudio. Con la excepción de un ejemplar de cada especie, la identificación del sexo pudo realizarse en la totalidad de individuos procesados. La talla promedio de los ejemplares de *A. iberus* procesados para el estudio fue de $27,0 \pm 0,8$ mm L_T (rango 20-37 mm), mientras que en *G. holbrooki* esta talla fue de $26,2 \pm 0,8$ mm L_T (rango 17-38 mm). *A. iberus* mostró diferencias significativas en la longitud de los individuos entre las localidades de estudio, siendo los ejemplares de la localidad CSP3 los que presentaron una talla de sus ejemplares ligeramente superior al resto (ANOVA $F_{(2,88)} = 8,63$, $p < 0,001$). En *G. holbrooki* no se detectaron diferencias significativas en las tallas de los ejemplares analizados de las tres localidades (ANOVA $F_{(2,104)} = 0,02$, $p = 0,984$).

La proporción de sexos (machos:hembras) global de los ejemplares analizados fue de 57:33 en el caso de *A. iberus*, siendo únicamente los individuos procedentes de la localidad CSP1 los que mostraron un claro dominio de machos (Fig. 5.7). En *G. holbrooki* la proporción fue de 51:55 y el reparto entre machos y hembras analizadas fue similar entre las tres localidades.

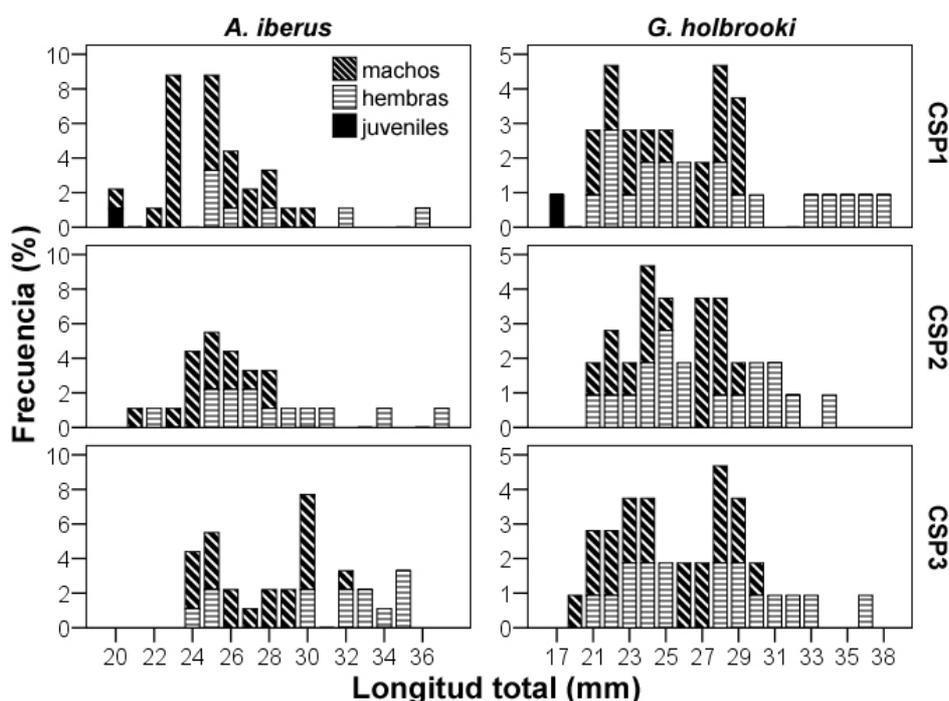


Figura 5.7. Distribuciones de frecuencias por longitud de los individuos de *A. iberus* y *G. holbrooki* procesados de cada una de las localidades de estudio del canal perimetral de las salinas de San Pedro del Pinatar.

Dietas e interacción trófica en el conjunto del canal

Para la totalidad de individuos capturados en el canal, *A. iberus* presentó una mayor proporción de digestivos vacíos (9/91) que *G. holbrooki* (2/107) (Chi-cuadrado: $\chi^2_{(1)} = 6,03$, $p = 0,014$). Por el contrario, el índice de llenado del digestivo resultó significativamente más elevado en esta última (*A. iberus*: FI% = 0,130; *G. holbrooki*: FI% = 0,318; ANOVA: $F_{(1,194)} = 31,01$, $p < 0,001$).

Ambas especies presentaron una dieta omnívora, dominada por *G. aequicauda* y, en menor medida por *L. hookeri*, si bien, en el caso de *G. holbrooki* entre los tipos tróficos más comunes también se encontraron larvas y pupas de Quironómidos, Homópteros e insectos no acuáticos (terrestres y aéreos) procedentes de la superficie del agua (Tabla 5.2, Fig. 5.8). El resto de categorías tróficas podrían considerarse raras en ambas especies de peces. En función del método gráfico de Costello, podemos decir que el invertebrado *G. aequicauda* tiene mayor importancia en la estrategia trófica de *A. iberus* que en la de *G. holbrooki* (Fig. 5.8). Por el contrario, en la dieta de esta última especie destaca la presencia de algunas categorías tróficas que tienen una importancia elevada en biomasa pero que sin embargo muestran una presencia baja en los digestivos analizados, como es el caso de las larvas y pupas de

Quironómidos o la categoría *otros* (en la que se incluyen partes de organismos, exuvias de pupas de Quironómidos, etc.).

Tabla 5.2. Composición de la dieta de *A. iberus* y *G. holbrooki* en el canal perimetral de las salinas de San Pedro del Pinatar. F%: frecuencia de aparición, N%: porcentaje en número, B%: porcentaje en biomasa.

	<i>A. iberus</i>			<i>G. holbrooki</i>		
	F%	N%	B%	F%	N%	B%
<i>Gammarus aequicauda</i>	49,21	42,25	66,84	46,32	20,22	21,92
<i>Lekanesphaera hookeri</i>	29,37	46,92	10,70	21,05	19,44	1,76
Larvas de Quironómidos	1,59	10,83	1,62	0,53	5,48	10,28
Pupas de Quironómidos	0,00	0,00	0,00	2,11	6,84	22,64
Larvas de Culícidos	0,00	0,00	0,00	0,53	5,48	0,04
Homópteros	0,00	0,00	0,00	4,74	12,17	4,16
Colémbolos	0,00	0,00	0,00	3,68	7,04	1,09
Ostrácodos	0,00	0,00	0,00	1,58	5,48	0,84
Diatomeas bentónicas	0,79	0,00	1,58	0,00	0,00	0,00
Insectos no acuáticos	0,00	0,00	0,00	10,00	12,39	6,34
Detritus	12,70	-	11,14	3,16	-	4,80
Materia vegetal	6,35	-	8,11	3,16	-	0,25
Otros	0,00	0,00	0,00	3,16	5,48	25,88
Digestivos analizados		91			107	
Digestivos con alimento		82			105	

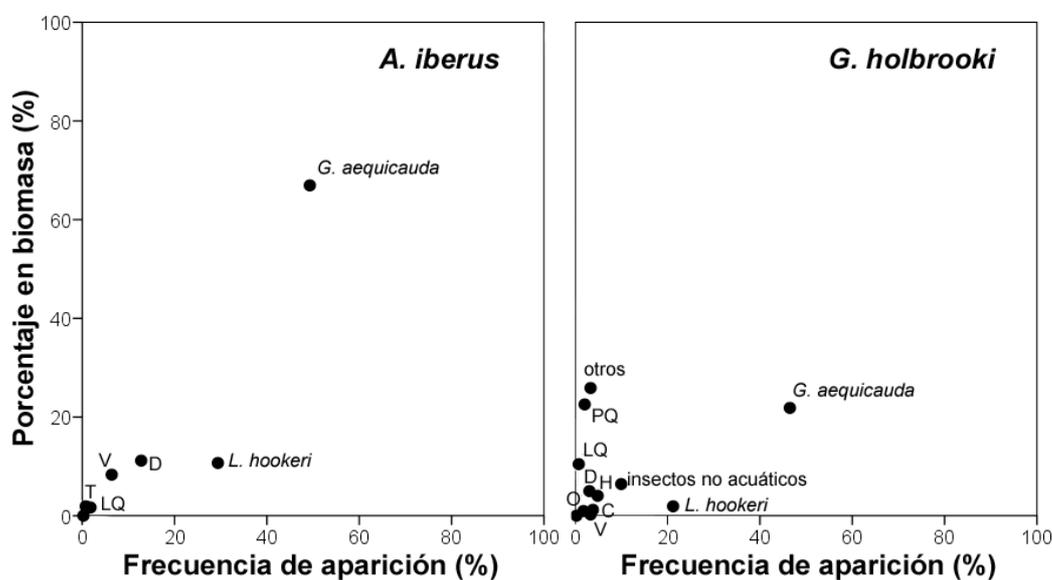


Figura 5.8. Relación entre el porcentaje en biomasa de cada tipo de presa (B%) y la frecuencia de aparición del mismo (F%) en las dietas de *A. iberus* y *G. holbrooki* en el canal perimetral de las salinas de San Pedro del Pinatar. Los gráficos están basados en el método de Costello (1990). C: Colémbolos, D: detritus, H: Homópteros, LQ: larvas de Quironómidos, O: Ostrácodos, PQ: pupas de Quironómidos, V: materia vegetal, T: diatomeas bentónicas.

Además, la diversidad de la dieta observada en los digestivos mostró unos valores relativamente bajos, ligeramente inferiores en *A. iberus* ($D = 0,883 \pm 0,182$) en comparación con *G. holbrooki* ($D = 0,838 \pm 0,195$), apareciendo únicamente diferencias marginales entre ambas especies (ANOVA: $F_{(1,183)} = 3,19$, $p = 0,076$).

Con la totalidad de individuos del canal, la composición de la dieta, analizada mediante la ordenación multivariante de los valores de biomasa de los distintos tipos tróficos detectados en los digestivos, no mostró diferencias significativas entre ambas especies (ANOSIM Global $R = 0,021$, $p = 0,105$). La ordenación realizada mediante el MDS pudo considerarse próxima a buena (estrés = 0,11) (Fig. 5.9) y en ella se observa un alto solapamiento entre los datos correspondientes a las dos especies, aspecto que podría entenderse como un grado de solapamiento significativo en la composición de la dieta.

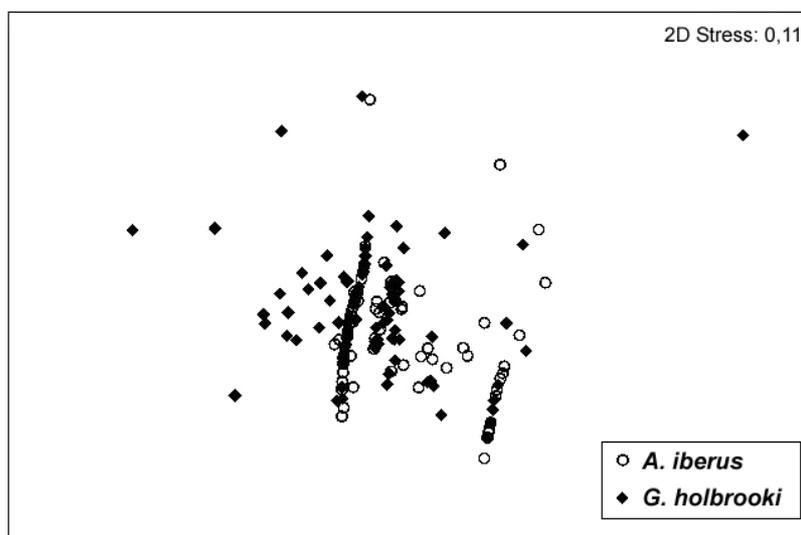


Figura 5.9. Ordenación realizada mediante escalamiento multidimensional (MDS) basada en los datos de biomasa de las presas encontradas en las dietas de *A. iberus* y *G. holbrooki* en el canal perimetral de las salinas de San Pedro del Pinatar.

En el análisis realizado sobre la selectividad de las presas con la totalidad de individuos del canal perimetral, *A. iberus* mostró una selección neutra ($E = 0$) de *G. aequicauda* (t de Student: $p = 0,269$), mientras que rechazó activamente, es decir mostró valores negativos de E significativamente distintos de 0 (t de Student: $p < 0,05$), las categorías *L. hookeri*, larvas de Quironómidos, Ostrácodos, Ciclopoides y Oligoquetos. Por su parte, *G. holbrooki* mostró una selección positiva ($E > 0$) de forma significativa sobre *G. aequicauda* (t de Student: $p = 0,011$), mientras que

también mostró una selección negativa significativa (t de Student: $p < 0,05$) sobre las otras cinco categorías.

Además, mediante la comparación directa del índice de selectividad entra ambas especies, los valores de selección sobre *G. aequicauda* que mostró *G. holbrooki* fueron significativamente mayores que los presentados por *A. iberus* (ANOVA: $F_{(1,196)} = 6,30$, $p = 0,013$). Para el resto de categorías tróficas, las especies no mostraron diferencias significativas en los valores de selección (ANOVA: $p > 0,05$). En conjunto, podríamos decir que *G. holbrooki* realizó una búsqueda y una selección mucho más activa de la presa *G. aequicauda* en el ambiente de estudio.

La comparación de las tallas observadas en las presas ingeridas por *A. iberus* y *G. holbrooki* únicamente pudo ser realizada para las categorías tróficas *G. aequicauda* y *L. hookeri*. Los resultados muestran que *G. holbrooki* seleccionó individuos de mayor tamaño de *G. aequicauda* en su dieta que *A. iberus* (ANOVA: $F_{(1,137)} = 7,28$, $p = 0,008$), mientras que no aparecieron diferencias significativas en la talla de los especímenes de *L. hookeri* ingeridos por ambas especies (ANOVA: $F_{(1,73)} = 0,18$, $p = 0,669$).

Finalmente, el grado de solapamiento en las dietas de *A. iberus* y *G. holbrooki* obtenido con el índice de Morisita-Horn (C), y calculado para la totalidad de individuos presentes en el canal, mostró un valor próximo al 50% ($C = 0,47$).

Variación espacial en la dieta e interacción trófica

La proporción de digestivos vacíos observados en *A. iberus* fue significativamente mayor en los individuos capturados en CSP3 frente a los presentes en CSP1 y CSP2 (Chi-cuadrado: $\chi^2_{(2)} = 7,96$, $p = 0,019$) (Tabla 5.3), siendo esta diferencia entre localidades consecuencia de cambios en los digestivos de los machos (Chi-cuadrado: $\chi^2_{(2)} = 7,33$, $p = 0,026$) pero no de las hembras (Chi-cuadrado: $\chi^2_{(2)} = 1,59$, $p = 0,452$). De forma contraria, *G. holbrooki* no mostró diferencias espaciales en la proporción de digestivos vacíos (Chi-cuadrado: $\chi^2_{(2)} = 0,95$, $p = 0,662$) (Tabla 5.3).

El índice de llenado del digestivo no resultó diferente entre sexos en ninguna de las dos especies (*A. iberus* ANCOVA: $F_{(1,86)} = 0,73$, $p = 0,394$; *G. holbrooki* ANOVA: $F_{(1,103)} = 1,11$, $p = 0,293$). Además, en el caso de *A. iberus*, la intensidad de alimentación en función de este índice de llenado presentó diferencias espaciales (ANOVA: $F_{(2,87)} = 10,32$, $p < 0,001$), resultando más elevada de forma significativa en la localidad CSP1 en comparación con las otras dos localidades que no mostraron diferencias entre ellas (Bonferroni: CSP1-CSP2: $p = 0,034$; CSP1-CSP3: $p < 0,001$; CSP2-CSP3: $p = 0,286$) (Tabla 5.3). En *G. holbrooki*, el índice de llenado se mostró homogéneo en las tres localidades de estudio (ANCOVA: $F_{(2,102)} = 2,84$, $p = 0,063$) (Tabla 5.3).

Tabla 5.3. Proporción de digestivos vacíos, índice de llenado del digestivo y diversidad de la dieta de *A. iberus* y *G. holbrooki* en las tres localidades establecidas en el canal perimetral de las salinas de San Pedro del Pinatar.

	CSP1	CSP2	CSP3
<i>A. iberus</i>			
Proporción dig. vacíos	1/32	1/27	7/32
Llenado del digestivo (%)	0,204	0,105	0,075
Diversidad de la dieta	0,753	0,991	0,927
<i>G. holbrooki</i>			
Proporción dig. vacíos	1/37	0/34	1/36
Llenado del digestivo (%)	0,388	0,339	0,224
Diversidad de la dieta	0,842	0,809	0,864

El sexo de los individuos tampoco mostró efectos significativos sobre la composición de la dieta en ninguna de las dos especies. Así, la ordenación multivariante de los valores de biomasa de las presas detectadas en los digestivos de *A. iberus* no mostró diferencias entre sexos (ANOSIM: Global R = -0,024, p = 0,675), del mismo modo que ocurrió en *G. holbrooki* (ANOSIM: Global R = 0,010, p = 0,176).

En la comparación espacial, el efecto de la localidad sobre la composición de la dieta resultó significativo en ambas especies. Así, en *A. iberus* aparecieron diferencias entre las localidades de estudio (ANOSIM: Global R = -0,024, p = 0,675) y los análisis por pares del ANOSIM permitieron determinar que CSP1 era la localidad que se separaba de forma significativa del resto, no existiendo cambios en la composición de la dieta de la especie entre CSP2 y CSP3 (ANOSIM CSP1-CSP2: p = 0,002; CSP1-CSP3: p = 0,006; CSP2-CSP3: p = 0,086). Analizando las dietas mediante el método gráfico de Costello (Fig. 5.10), se observa que la presa más importante para *A. iberus* en las tres localidades fue *G. aequicauda*, aunque en la localidad CSP1 *L. hookeri* presentó también una frecuencia de aparición importante (> 40%) y el detritus superó el 15% en términos de biomasa. En el resto de localidades, la dieta de la especie estuvo basada principalmente en *G. aequicauda*, mientras que la importancia de *L. hookeri* y del detritus se vieron claramente reducidas. Como aspectos a destacar, en CSP2 aparecieron larvas de Quironómidos en la dieta y en CSP3 la materia vegetal cobró importancia (Fig. 5.10).

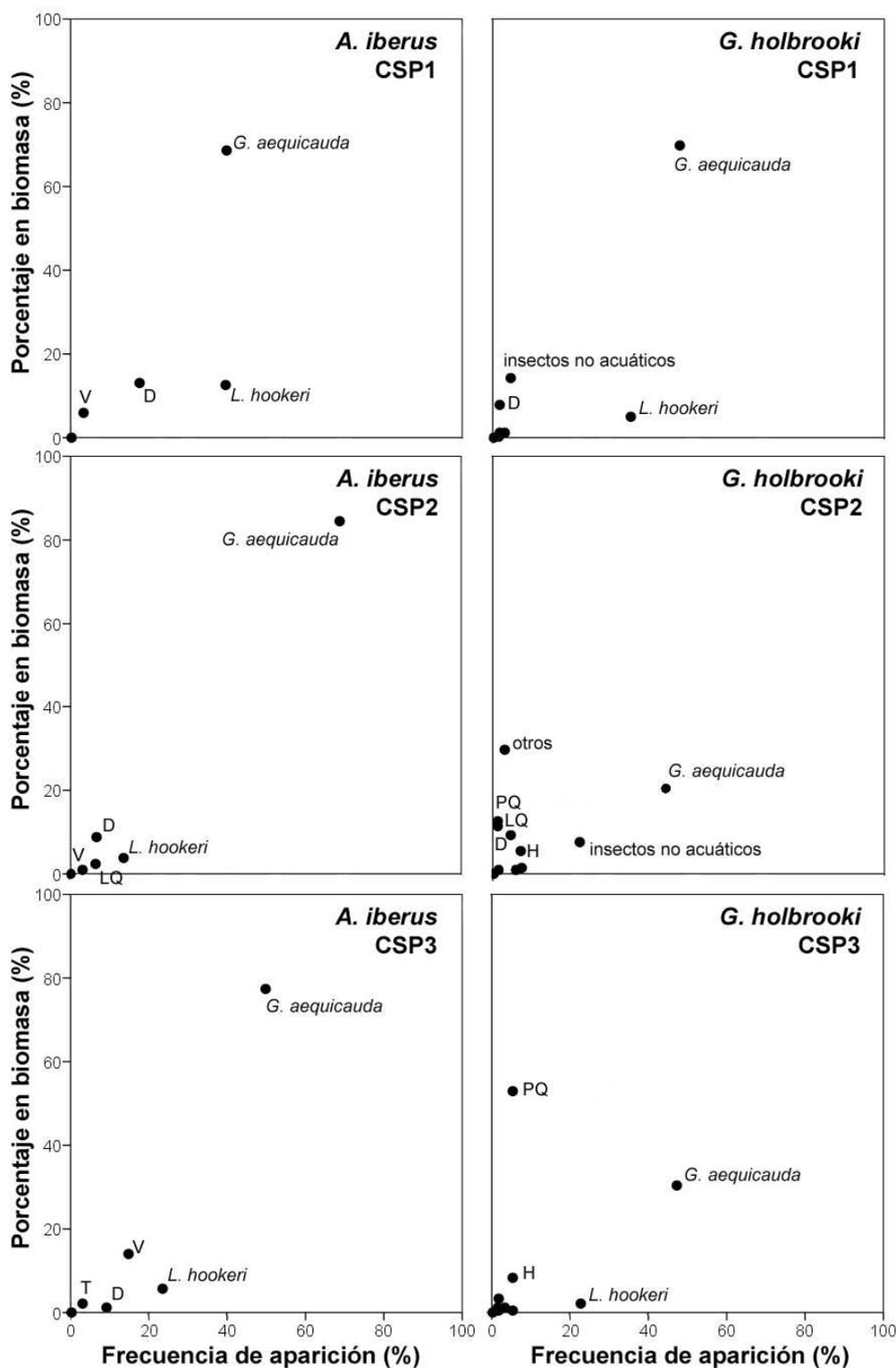


Figura 5.10. Relación entre el porcentaje en biomasa de cada tipo de presa (B%) y la frecuencia de aparición del mismo (F%) en las dietas de *A. iberus* y *G. holbrooki* en las tres localidades establecidas en el canal perimetral de las salinas de San Pedro del Pinatar. Los gráficos están basados en el método de Costello (1990). C: Colémbolos, D: detritus, H: Homópteros, LQ: larvas de Quironómidos, O: Ostrácodos, PQ: pupas de Quironómidos, V: materia vegetal, T: diatomeas bentónicas.

En el caso de *G. holbrooki*, la composición de la dieta también mostró diferencias espaciales (ANOSIM: Global R = 0,075, p = 0,001), y el análisis por pares indicó que todas las localidades presentaban diferencias entre sí (CSP1-CSP2: p = 0,001; CSP1-CSP3: p = 0,044; CSP2-CSP3: p = 0,005). Uno de los aspectos importantes que se pueden destacar en el análisis de la variación espacial de la composición de la dieta de *G. holbrooki*, es la similitud que presenta con *A. iberus* en la localidad CSP1. En este tramo del canal, esta especie también presentó una dieta basada principalmente en *G. aequicauda* seguida en importancia por *L. hookeri*, aunque la importancia en biomasa de los insectos no acuáticos y la frecuencia de aparición del detritus reflejarían cierta diferencia (Fig. 5.10). En la localidad CSP2, la categoría trófica clasificada como *otros* junto con las larvas y pupas de Quironómidos aumentaron en importancia en términos de biomasa y los insectos no acuáticos en frecuencia de aparición (> 20%), mientras que *L. hookeri* y en menor medida *G. aequicauda* resultaron menos importantes en la dieta de la especie. Finalmente, en CSP3 las pupas de Quironómidos se presentaron como la categoría trófica que aportó mayor diferencia, ya que resultaron incluso más importantes que *G. aequicauda* en términos de biomasa, representando más del 50% (Fig. 5.10).

En cuanto a la diversidad de la dieta, el sexo tampoco se mostró como un factor de diferenciación, de modo que las dietas de machos y hembras de *A. iberus* presentaron valores de diversidad similares entre sí (ANOVA: $F_{(2,78)} = 1,45$, p = 0,242) y de igual forma en el caso de *G. holbrooki* (ANOVA: $F_{(2,101)} = 0,52$, p = 0,598). Sin embargo, el factor espacial sí presentó un efecto significativo sobre la diversidad de la dieta de *A. iberus* (ANOVA: $F_{(2,78)} = 20,09$, p < 0,001), con valores superiores de diversidad (es decir, valores inferiores del índice D) en la localidad CSP1, en comparación con CSP2 y CSP3 que no mostraron diferencias entre ellas (Bonferroni: CSP1-CSP2: p < 0,001; CSP1-CSP3: p < 0,001; CSP2-CSP3: p = 0,203) (Tabla 5.3). En *G. holbrooki* no aparecieron diferencias en este parámetro entre las localidades establecidas en el canal (ANOVA: $F_{(2,101)} = 0,64$, p = 0,531) (Tabla 5.3).

Machos y hembras de ambas especies mostraron una selectividad de presas (E) similar, es decir, sin diferencias significativas en función del sexo (ANCOVAs y/o ANOVAs: p > 0,05 para la totalidad de categorías tróficas). Esto nos permitió realizar el análisis de comparación espacial de la selección de presas de forma conjunta para todos los individuos de cada especie. En la figura 5.11 se muestra el valor de selectividad que cada una de las especies presenta para cada uno de los taxones de invertebrados, así como su diferenciación en las tres localidades de estudio.

A. iberus no presentó selección (es decir, presentó una selectividad neutra) por el ítem trófico que ha mostrado más importancia en su dieta, *G. aequicauda*, en las tres localidades de estudio (Fig. 5.11). Con respecto a *L. hookeri* mostró una selección neutra en CSP1, pero negativa en las localidades CSP2 y CSP3, en las que también presentó una selección negativa de las larvas de Quironómidos. Los Ostrácodos, Ciclopoides y Oligoquetos no fueron comidos por *A. iberus* en ninguna localidad, de

modo que estas presas experimentaron un rechazo absoluto por dicho depredador ($E = -1$) (Fig. 5.11).

En el caso de *G. holbrooki*, la presa *G. aequicauda* fue seleccionada positivamente en CSP2, y mostró una selección neutra en CSP1 y CSP3 (Fig. 5.11). *L. hookeri* experimentó una selectividad negativa por la especie en las tres localidades, aunque con valores del índice E menores en CSP2. Las larvas de Quironómidos y los Ostrácodos fueron negativamente seleccionados en todas las localidades donde estaban presentes. Y finalmente, de forma similar a *A. iberus*, los Ciclopoides y los Oligoquetos no fueron ingeridos por *G. holbrooki* en ninguna localidad, de modo que experimentaron un rechazo absoluto por este depredador ($E = -1$).

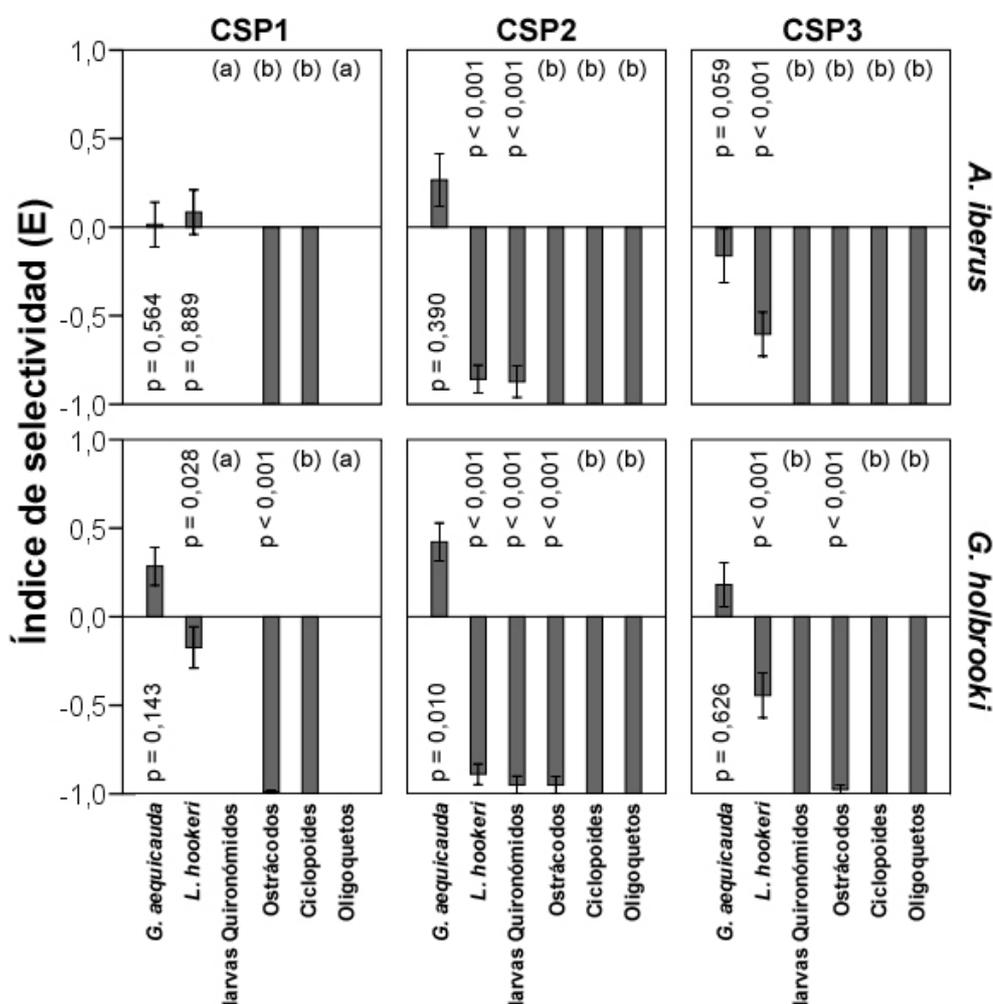


Figura 5.11. Selectividad de *A. iberus* y *G. holbrooki* por cada uno de los tipos de presa en las tres localidades establecidas en el canal perimetral de las salinas de San Pedro del Pinatar. Se realizaron pruebas *t* de Student para determinar si la selectividad era distinta de cero en cada caso, y se presentan los valores de *p* resultantes. (a) esta categoría de presas no fue capturada en el ambiente; (b) ningún individuo de esta categoría fue comido por los peces.

En lo relativo a las tallas de los tipos de presa *G. aequicauda* y *L. hookeri* detectadas en los digestivos de los peces, machos y hembras de ambas especies mostraron diferencias significativas (ANCOVAs y/o ANOVAs: $p < 0,05$) (Fig. 5.12). De este modo, el análisis se afrontó por separado en función de los sexos. Asumiendo la disponibilidad de tallas de las presas en las localidades de estudio (Fig. 5.12), en la localidad CSP1 los machos de *A. iberus* mostraron una talla de *G. aequicauda* en sus digestivos inferior significativamente al resto de localidades (ANCOVA: $F_{(2,31)} = 3,47$, $p = 0,044$), mientras que no se encontraron diferencias entre localidades en la talla de esta presa seleccionada por las hembras (ANCOVA: $F_{(2,17)} = 0,26$, $p = 0,777$). Además, las diferencias detectadas en los machos de CSP1 no parecen estar motivadas por un cambio significativo de la disponibilidad de tallas de esta presa en el ambiente, la cual resultó similar a la de CSP2 (Fig. 5.12). Por su parte, la selección de tallas de *L. hookeri* por los machos de *A. iberus* no presentó diferencias espaciales entre las localidades CSP1 y CSP3 (ANOVA: $F_{(1,23)} = 0,64$, $p = 0,432$), mientras que en la localidad CSP2 no se detectaron machos que hubieran ingerido esta presa. Por el contrario, las hembras de la especie en esta precisa localidad CSP2 seleccionaron individuos más grandes de *L. hookeri* (ANCOVA: $F_{(2,7)} = 10,16$, $p = 0,009$) (Fig. 5.12).

En el caso de *G. holbrooki*, no se encontró ninguna diferencia entre localidades en la talla de *G. aequicauda* que seleccionaron los machos (ANOVA: $F_{(2,39)} = 1,65$, $p = 0,205$) y las hembras (ANOVA: $F_{(2,37)} = 0,83$, $p = 0,446$) (Fig. 5.12). Los machos tampoco seleccionaron tallas distintas de *L. hookeri* en función de la localidad (ANOVA: $F_{(2,12)} = 1,06$, $p = 0,375$), aunque las hembras seleccionaron individuos más pequeños de esta presa en CSP2 (ANCOVA: $F_{(2,20)} = 6,20$, $p = 0,008$). Como se puede observar en la figura 5.12, esta menor talla en CSP2 no parece estar motivada por las tallas de las presas disponibles en el ambiente. En cuanto a los ítems tróficos únicamente seleccionados por *G. holbrooki*, sólo se pudieron comparar las tallas de los Homópteros consumidos por los machos y las tallas de los insectos no acuáticos consumidos por las hembras. La talla de los Homópteros consumidos por los machos de *G. holbrooki* no mostró diferencias significativas entre las localidades (ANOVA: $F_{(2,4)} = 2,22$, $p = 0,225$), aunque el resultado no es muy robusto debido al reducido número de ingestas de esta presa. Por su parte, las tallas de los insectos no acuáticos, detectadas únicamente en los contenidos de digestivos de hembras en CSP1 y CSP2, no mostraron diferencias significativas entre estas dos localidades (ANOVA: $F_{(1,9)} = 1,52$, $p = 0,248$).

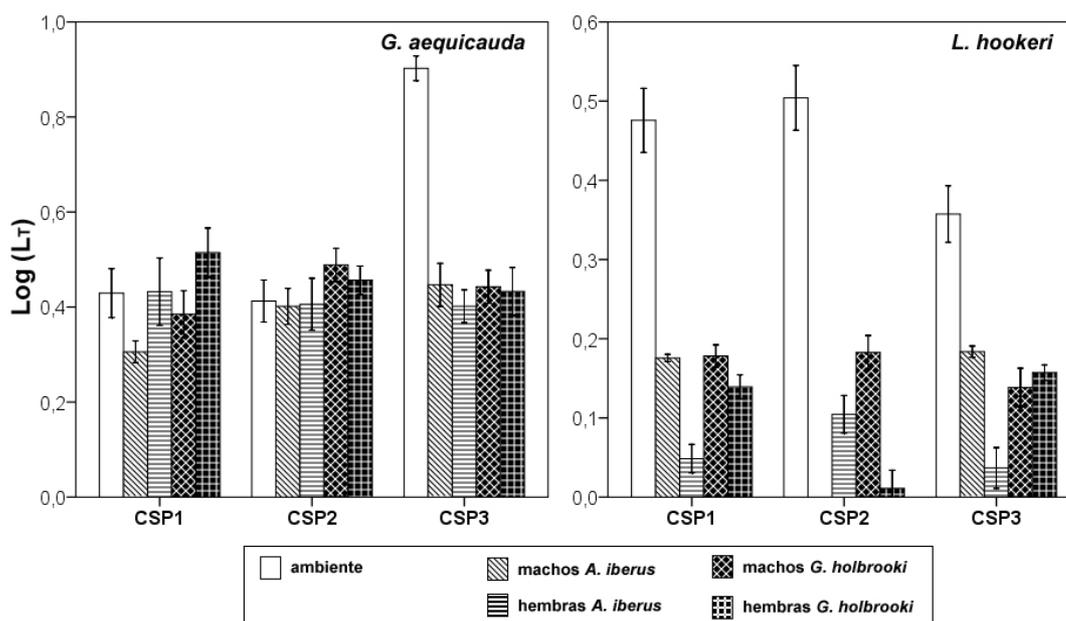


Figura 5.12. Talla (media \pm SE) de las presas seleccionada por machos y hembras de *A. iberus* y *G. holbrooki* en las tres localidades establecidas en el canal perimetral de las salinas de San Pedro del Pinatar. También se presenta la talla promedio de las presas en el ambiente en cada localidad.

Finalmente, la aproximación espacial realizada sobre el grado de solapamiento entre las dos especies evaluado con el índice de Morisita-Horn (C) mostró diferencias entre las tres localidades. Así, *A. iberus* y *G. holbrooki* presentaron un grado de solapamiento muy elevado, superior al 90%, en la localidad CSP1 ($C = 0,97$). En cambio, en las localidades CSP2 y CSP3 este solapamiento presentó valores próximos al 50% (CSP2: $C = 0,41$; CSP3: $C = 0,47$), de forma similar al resultado obtenido a nivel del canal en su conjunto.

Discusión

La dieta de *A. iberus* y *G. holbrooki* observada en el canal perimetral de las salinas de San Pedro del Pinatar, ambiente léntico de carácter salino con un gradiente longitudinal de salinidad temporalmente estable (aproximadamente entre 12 y 32 g/l durante el año de estudio), refleja el carácter omnívoro y generalista que ha sido descrito para ambas especies en la Península Ibérica (p.ej. Vargas & de Sostoa 1999, García-Berthou 1999, Alcaraz & García-Berthou 2007). Podemos decir que la dieta primaveral de estas dos especies, aunque mayoritariamente la observada en *A. iberus*, está dominada por la ingesta de microcrustáceos, principalmente el anfípodo *G. aequicauda* y el isópodo *L. hookeri*. La dominancia de microcrustáceos en las dietas de estas especies ha sido constatada en otras poblaciones (Crivelli & Boy 1987, García-Berthou 1999, Blanco et al. 2004, Alcaraz & García-Berthou 2007). No obstante, la importancia adicional e incluso la dominancia de insectos en épocas de mayor temperatura ambiental ha sido observada en diversas poblaciones estudiadas de *G. holbrooki* (p.ej. Mansfield & McArdle 1998, Mieirol et al. 2001, Specziár 2004). En nuestro trabajo, la importancia adicional de los insectos en la dieta de esta especie, principalmente larvas y pupas de Quironómidos, Homópteros e incluso taxones de insectos no acuáticos, resulta significativa tanto en abundancia como en biomasa.

Los datos publicados sobre las especies objetivo relativos a la extensión del área de campeo (*home-range*) apuntan a una extensión de éste inferior a los 250 m (Law et al. 1994, Chapman & Warburton 2006, Alcaraz et al. 2008). De este modo, podemos considerar que los resultados del análisis realizado sobre la variación espacial se verán escasamente afectados por posibles fenómenos de movimiento entre localidades, y que los *stocks* de individuos de las distintas localidades pueden interpretarse como sub-poblaciones para cada una de las especies.

Las tres localidades analizadas (CSP1, CSP2 y CSP3), nos muestran tres escenarios de análisis relacionados principalmente con la densidad relativa de ambas especies (*A. iberus* frente a *G. holbrooki*) y con un gradiente de hábitat en el que la salinidad y cierto grado de eutrofización son los principales factores ambientales de cambio. En consecuencia, la comunidad de invertebrados que conforma la disponibilidad trófica también ha mostrado cambios en este gradiente, que han afectado a la biomasa total disponible y a la importancia relativa de los taxones, manteniendo unos niveles de diversidad similares entre las tres localidades. Este componente trófico disponible ha mostrado un aumento importante en biomasa al comparar las localidades CSP2 y CSP3 con CSP1 (aproximadamente la biomasa en CSP1 equivale al 10% de la presente en CSP2 o CSP3). Además, se observa un incremento gradual en la biomasa e importancia de los Oligoquetos y una disminución en la importancia relativa de *G. aequicauda* a lo largo del gradiente que va desde CSP1 hacia CSP2 y CSP3.

Una consecuencia directa de la mayor disponibilidad trófica presente en las localidades de menor salinidad podría estar reflejándose en la abundancia relativa de

G. holbrooki. Las sub-poblaciones de *G. holbrooki* presentes en CSP2 y CSP3 muestran una abundancia relativa promedio 6 veces superior a la que presentan en CSP1. El patrón de abundancia que presenta *A. iberus* es totalmente contrario, ya que en las localidades CSP2 y CSP3 muestra una abundancia relativa más de dos veces inferior a la que presenta en CSP1. En conjunto, nos encontramos con una dominancia de *A. iberus* en la localidad de mayor salinidad (CSP1) que, a su vez, presenta una menor disponibilidad trófica, frente a dos localidades con una dominancia significativa de *G. holbrooki* (mayor en CSP3 que en CSP2), en las que la salinidad es inferior y la disponibilidad trófica en términos de biomasa resulta significativamente mayor.

En el conjunto del canal de estudio, *A. iberus* presentó una mayor proporción de digestivos vacíos y, en general, sus digestivos contenían menos cantidad de alimento. En estudios de laboratorio y en mesocosmos se ha observado que *G. holbrooki* presenta mayores niveles de saciedad y voracidad que *A. iberus* y, en consecuencia, mayor capacidad de capturar alimento y una ventaja competitiva (Caiola & de Sostoa 2005). Estos niveles mayores de saciedad y voracidad, junto a su comportamiento agresivo, hacen de *G. holbrooki* una especie con un nivel de competitividad por el alimento disponible muy elevado (Haas et al. 2003). En las localidades del canal con mayor abundancia de *G. holbrooki*, a pesar de la mayor disponibilidad trófica general, los digestivos de *A. iberus* contenían menos alimento y sus machos presentaron una mayor proporción de digestivos vacíos. Por el contrario, la proporción de digestivos vacíos y el llenado del digestivo en *G. holbrooki* no se vieron modificados entre localidades. Este resultado coincide con las descripciones hechas por Caiola & de Sostoa (2005) a partir de experimentos realizados en mesocosmos. Además, estos autores relacionaron el incremento en número de digestivos vacíos en *A. iberus* con la disminución de la tasa de supervivencia de sus individuos. Por otro lado, Alcaraz et al. (2008) también mostraron la existencia de una relación directa entre la cantidad de alimento en el digestivo y el estado de condición somática en *A. iberus*.

De forma general, la influencia de la dieta y la cantidad de alimento ingerida en diferentes parámetros de la biología, tales como el crecimiento y la reproducción, ha sido demostrada en otras especies de Ciprinodontiformes (p.ej. Dahlgren 1981, Trendall 1983, Wurtsbaugh & Cech 1983). En consecuencia, se podría suponer que los individuos de *A. iberus* que cohabitan con *G. holbrooki* en el canal perimetral de las salinas de San Pedro del Pinatar, en situaciones de dominio en abundancia de la especie exótica, presentarán una menor condición somática y mostrarán una tasa de supervivencia inferior que, probablemente, hará decrecer la capacidad reproductora poblacional. De acuerdo con esto, otros estudios han demostrado que la interacción con especies del género *Gambusia* causa alteraciones en parámetros de la biología de las especies nativas, tales como el crecimiento o el reclutamiento (p.ej. Howe et al. 1997, Mills et al. 2004, Rogowski & Stockwell 2006).

A. iberus y *G. holbrooki* presentaron una dieta similar, siendo *G. aequicauda* la presa preferida por ambas especies, aunque *L. hookeri* también resultó ser importante. Sin embargo, *G. holbrooki* se alimentó de un rango más amplio de presas, con la presencia frecuente de larvas y pupas de Quironómidos e incluyendo en la dieta insectos no acuáticos capturados de la superficie del agua. En general, la dieta de las dos especies se ajustó a sus respectivos patrones generales, basados principalmente en organismos de la columna de agua, aunque difieren en el uso trófico del bentos y de organismos superficiales (Arthington 1989, Alcaraz & García-Berthou 2007). De forma similar a lo que ocurre en otros Ciprinodontiformes y otros taxones generalistas (Carpentieri et al. 2007, Leonardos 2008), la composición específica de la dieta de las dos especies varía en gran medida en función de la disponibilidad de presas en el sistema (Arthington 1989, Vargas & de Sostoa 1999, Alcaraz & García-Berthou 2007). Así, las diferencias observadas en la dieta descrita en otras poblaciones peninsulares de *A. iberus* (Vargas & de Sostoa 1999, Alcaraz & García-Berthou 2007) y *G. holbrooki* (Rodríguez-Jiménez 1989, García-Berthou 1999, Mieiro et al. 2001, Blanco et al. 2004) con respecto a las poblaciones del canal de las salinas de San Pedro del Pinatar podrían perfectamente ser atribuidas a cambios en la comunidad de invertebrados que conforman la disponibilidad trófica.

Por otra parte, las escasas diferencias detectadas en la composición de la dieta entre ambas especies, podrían estar determinadas fundamentalmente por diferencias en el uso que realizan del hábitat. Se ha descrito que *A. iberus* muestra preferencia por zonas con una densidad elevada de vegetación acuática, mientras que la preferencia de *G. holbrooki* por las aguas abiertas es más elevada (Alcaraz et al. 2008, Miura et al. 1979). Además, los experimentos realizados por Rincón et al. (2002) demostraron que *A. iberus* depreda más sobre organismos bentónicos cuando se encuentra en presencia de individuos de *G. holbrooki*. Los ejemplares de ésta ocupan una posición más superficial en la columna de agua y, debido a un solapamiento parcial, relegan a los individuos de *A. iberus* a una posición inferior.

En nuestro estudio, ambas especies presentaron una diversidad en la dieta relativamente baja. Así por ejemplo, la diversidad de la dieta de *A. iberus* en el canal de San Pedro mostró unos valores claramente inferiores a los que presenta en la laguna costera de Fra Ramón (Alcaraz & García-Berthou 2007), si bien, la especie constituye la única población estable de peces en dicha laguna y, en consecuencia, los niveles de competencia interespecífica deben ser inferiores. No obstante, la baja diversidad de la dieta de *A. iberus* en nuestro estudio también debe estar relacionada con el estrecho rango de invertebrados disponible en este sistema. Este aspecto explicaría también la baja diversidad de la dieta encontrada en *G. holbrooki*.

Las sub-poblaciones de *A. iberus* analizadas en el gradiente longitudinal del canal mostraron ciertas diferencias en la composición de sus dietas. Así, en las localidades con una dominancia significativa de *G. holbrooki* (CSP2 y CSP3), la composición de la dieta de *A. iberus* mostró una mayor importancia de *G. aequicauda* en detrimento de *L. hookeri* y una disminución significativa de la diversidad de los ítems tróficos

ingeridos. La dieta de *G. holbrooki* no mostró cambios en la diversidad de ítems, pero mostró un patrón de disminución de la importancia de *G. aequicauda* en condiciones de dominio en abundancia frente a *A. iberus*. Ante la dominancia de *A. iberus* existente en la localidad de mayor salinidad y con menor disponibilidad trófica, *G. holbrooki* presentó una mayor ingesta de *G. aequicauda*. De acuerdo con esto, la composición de las dietas de ambas especies se mostró altamente solapada en CSP1, disminuyendo el grado de solapamiento en las localidades CSP2 y CSP3. Sin embargo, el nivel de interacción interespecífica debe entenderse como muy elevado en las tres localidades, debido a la alta abundancia relativa de la especie exótica.

Las diferencias espaciales detectadas en la dieta de ambas especies no debieron estar relacionadas únicamente con la proporción que los ítems tróficos más importantes, *G. aequicauda* y *L. hookeri*, presentaron en el ambiente. Newman & Waters 1984 observaron que la talla media de los individuos de *Gammarus pseudolimnaeus* era mayor en el bentos que en la columna de agua. Bajo el supuesto de que este patrón sea similar en *G. aequicauda*, el aumento de la biomasa de *G. aequicauda* consumida por *A. iberus* en función de las localidades, al igual que la disminución en su consumo en *G. holbrooki*, pueden ser reflejo de cambios activos en el tipo de alimentación. Así, *A. iberus* cambiaría a una alimentación más bentónica en las localidades donde la dominancia de *G. holbrooki* era significativa. En consecuencia, el grado de solapamiento de sus dietas en estas localidades se mostró inferior. La segregación espacial que Rincón et al. (2002) describieron en experimentos de cohabitación con ambas especies, resultó dependiente de sus abundancias relativas. En cierta medida, este resultado nos ayudaría en la interpretación que nosotros realizamos ante la disminución de solapamiento de sus dietas en localidades con mayor proporción de *G. holbrooki*. Esta segregación de nichos tróficos podría estar favoreciendo la coexistencia de ambas especies, como ha sido sugerido por Moreno-Amich et al. (1999b).

A pesar de su carácter generalista, *A. iberus* y *G. holbrooki* pueden presentar selección en sus hábitos alimentarios, ya que también son capaces de consumir presas en proporciones distintas a su disponibilidad en el ambiente (Miura et al. 1979, Alcaraz & García-Berthou 2007). Sin embargo, los resultados obtenidos en el análisis realizado de la selectividad de las presas que estas especies realizan en el canal de las salinas de San Pedro del Pinatar no permiten una interpretación clara. Con excepción de la selectividad positiva que *G. holbrooki* manifestó por *G. aequicauda* en CSP2, ambas especies presentaron selectividades neutras o negativas por todas las presas estudiadas. Además, en la comparación espacial, sólo la selectividad por la presa *L. hookeri* mostró ligeras diferencias entre localidades. En este sentido, se podría destacar el cambio que *A. iberus* sufre desde una selección neutra por *L. hookeri* en CSP1 hasta selecciones negativas en CSP2 y CSP3. Los factores ambientales que influyen en la visibilidad dentro del medio acuático, tales como la presencia de vegetación (Cook & Streams 1984) o la turbidez del agua (Utne-Palm 1999), afectan a la selección de las presas por parte del depredador. Debido principalmente al gradiente de eutrofización existente en el canal, la claridad

del agua disminuyó desde CSP1 hacia CSP2 y CSP3 (datos no presentados). La escasa claridad del agua en CSP2 y CSP3 podría estar disminuyendo la visibilidad y, así, afectando la selección de *L. hookeri* por parte de *A. iberus*.

El análisis de las tallas de las presas ingeridas por ambas especies de peces tampoco mostró claras variaciones espaciales. Únicamente, aparecieron diferencias claras en las tallas de los ítems de *L. hookeri* ingeridos por las hembras de *A. iberus* y de *G. holbrooki* en CSP2. En esta localidad, las hembras de *A. iberus* se alimentaron de individuos de *L. hookeri* de mayor tamaño, mientras que las hembras de *G. holbrooki* seleccionaron individuos más pequeños. Además, en esa misma localidad, los machos de *A. iberus* no comieron ningún ejemplar de *L. hookeri*. De acuerdo con García-Berthou (1999), las variaciones en la talla de presas seleccionadas podría apuntar de nuevo a un cambio en el uso del microhábitat de los peces ante diferentes situaciones de cohabitación determinadas por sus relaciones de abundancia.

Conclusiones

Las poblaciones de *Aphanius iberus* y *Gambusia holbrooki* que cohabitan en el canal perimetral de las salinas de San Pedro del Pinatar, mostraron un alto grado de similitud en su dieta primaveral. Ésta estuvo dominada por microcrustáceos, principalmente el anfípodo *Gammarus aequicauda* y, en menor medida, el isópodo *Lekanesphaera hookeri*. No obstante, *G. holbrooki* también presentó entre las categorías tróficas más comunes insectos acuáticos y no acuáticos procedentes de la superficie del agua. Es decir, las dietas de ambas especies se ajustaron a sus respectivos patrones generales, basándose principalmente en organismos de la columna de agua, aunque mostraron diferencias en el uso trófico del bentos y de organismos de la superficie.

G. holbrooki se presentó como mejor competidora por el alimento que *A. iberus*, ya que los individuos de la especie exótica mostraron una menor proporción de digestivos vacíos y un mayor llenado de los mismos. Además, la intensidad de alimentación, determinada por estos dos parámetros, disminuyó de forma clara en *A. iberus* en condiciones de dominancia numérica de *G. holbrooki*. Estos parámetros han sido relacionados con las tasas de supervivencia y reproducción de *A. iberus* en estudios previos (Rincón et al. 2002, Caiola & de Sostoa 2005). De este modo, la especie nativa estaría sufriendo un decremento en su viabilidad poblacional consecuencia directa de la interacción trófica con la exótica.

Se ha observado un cambio en la composición de las dietas de *A. iberus* y *G. holbrooki* dependiente de la abundancia relativa de ambas especies. En términos generales, se observó una disminución de la diversidad de la dieta de *A. iberus* en zonas de menor salinidad y de dominio de *G. holbrooki*. En estas condiciones, *A. iberus* presentó un cambio a una alimentación posiblemente más bentónica y, en consecuencia, el solapamiento de las dietas mostró niveles inferiores.

La alta abundancia relativa de *G. holbrooki* en el conjunto del canal determina un elevado nivel de interacción interespecífica. Así, cierto grado de segregación espacial o de nicho trófico, también sugerida por Moreno-Amich et al. (1999b), podría estar favoreciendo la coexistencia de ambas especies.

Bibliografía

- Alcaraz C, García-Berthou E. 2007. Food of an endangered cyprinodont (*Aphanius iberus*): ontogenetic diet shift and prey electivity. *Environmental Biology of Fishes* 78: 193-207
- Alcaraz C, Pou-Rovira Q, García-Berthou E. 2008. Use of a flooded salt marsh habitat by an endangered cyprinodontid fish (*Aphanius iberus*). *Hydrobiologia* 600: 177-185
- Amundsen PA, Gabler HM, Staldvik FJ. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data - modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology* 48: 607-614
- Arthington AH. 1989. Diet of *Gambusia affinis holbrooki*, *Xiphophorus helleri*, *X. maculatus* and *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae) in streams of southeastern Queensland, Australia. *Asian Fisheries Science* 2: 193-212
- Arthington AH, Lloyd LN. 1989. Introduced Poeciliids in Australia and New Zealand. En: Meffe GK, Snelson FF (eds) *Ecology & Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, New Jersey. Pp. 333-348
- Arthington AH, Marshall CJ. 1999. Diet of the exotic mosquitofish, *Gambusia holbrooki*, in an Australian lake and potential for competition with indigenous fish species. *Asian Fisheries Science* 12: 1-16
- Baraza F (coord). 1999. Los hábitats comunitarios en la Región de Murcia. Consejería de Agricultura, Agua y Medio Ambiente, Comunidad Autónoma de la Región de Murcia, Murcia
- Benke AC, Huryn AD, Smock LA, Wallace JB. 1999. Length-mass relationships for freshwater macroinvertebrates in North America with particular reference to the Southeastern United States. *Journal of the North American Benthological Society* 18: 308-343
- Billman EJ, Wagner EJ, Arndt RE. 2007. A comparison of mosquito consumption and prey selection between least chub (*Iotichthys phlegenthontis*) and western mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Western North American Naturalist* 67: 71-78
- Blanco S, Romo S, Villena MJ. 2004. Experimental study on the diet of mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) under different ecological conditions in a shallow lake. *International Review of Hydrobiology* 89: 250-262
- Bowman RE, Bowman EW. 1980. Diurnal variation in the feeding intensity and catchability of silver hake (*Merluccius bilinearis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 1565-1572
- Cabral JA, Mieiro CL, Marques JC. 1998. Environmental and biological factors influence the relationship between a predator fish, *Gambusia holbrooki*, and its main prey in rice fields of the Lower Mondego River Valley (Portugal). *Hydrobiologia* 382: 41-51
- Caiola N, de Sostoa A. 2005. Possible reasons for the decline of two native toothcarps in the Iberian Peninsula: evidence of competition with the introduced Eastern mosquitofish. *Journal of Applied Ichthyology* 21: 358-363
- Carpentieri P, Colloca F, Ardizzone G. 2007. Rhythms of feeding activity and food consumption of two Mediterranean burrowing fishes: *Gnathophis mystax* (Delaroche) and *Chlopsis bicolor* Rafinesque. *Marine Ecology* 28: 487-495
- Chapman CP, Warburton K. 2006. Postflood movements and population connectivity in gambusia (*Gambusia holbrooki*). *Ecology of Freshwater Fish* 15: 357-365
- Clarke KR. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117-143
- Clarke KR, Warwick RM. 2001. *Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. 2nd ed. PRIMER-E, Plymouth
- Clavero M, Blanco-Garrido F, Prenda J. 2006. Monitoring small fish populations in streams: A comparison of four passive methods. *Fisheries Research* 78: 243-251

- Cook WL, Streams FA. 1984. Fish predation on *Notonecta* (Hemiptera): relationship between prey risk and habitat utilization. *Oecologia* 64: 177-183
- Costello MJ. 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology* 36: 261-263
- Courtenay WR, Meffe Jr. GK. 1989. Small fishes in strange places: a review of introduced poeciliids. En: Meffe GK, Snelson FF (eds) *Ecology & Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, New Jersey. Pp. 319-331
- Crivelli AJ, Boy V. 1987. The diet of the mosquitofish *Gambusia affinis* (Baird & Girard) (Poeciliidae) in Mediterranean France. *Revue d'Ecologie* 42: 421- 435
- Dahlgren BT. 1981. Impact of different dietary protein contents on fecundity and fertility in the female guppy *Poecilia reticulata* (Peters). *Biology of Reproduction* 24: 734-746
- Doadrio I. 2002. Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España. CSIC y Ministerio de Medio Ambiente, Madrid
- Doadrio I, Carmona JA, Fernández-Delgado C. 2002. Morphometric study of the Iberian *Aphanius* (Actinopterygii, Cyprinodontiformes), with description of a new species. *Folia Zoologica* 51: 67-79
- Elvira B. 1995. Conservation status of endemic freshwater fish in Spain. *Biological Conservation* 72: 129-136
- Esteve MA, Caballero JM, Giménez A, Aledo E, Baraza F, Guirao J, Robledano F, Torres A. 1995. Los paisajes del agua en la Región de Murcia. Caracterización ambiental y perspectivas de gestión de los humedales. En: Senent M, Cabezas F (eds) *Agua y Futuro en la Región de Murcia*. Asamblea Regional de Murcia, Murcia
- García-Berthou E, Moreno-Amich R. 1993. Multivariate analysis of covariance in morphometric studies of the reproductive cycle. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 1394-1399
- García-Berthou E. 1999. Food of introduced mosquitofish: ontogenetic diet shift and prey selection. *Journal of Fish Biology* 55: 135-147
- Haas RC, Thomas MV, Towns GL. 2003. An assessment of the potential use of *Gambusia* for mosquito control in Michigan. Technical Report. Michigan Department of Natural Resources, Fisheries Division
- Harrison TD, Ramm AEL, Cerff EC. 1986. A low-cost effective trap for use in sampling aquatic fauna. *Aquaculture* 58: 145-149
- Hodar JA. 1997. The use of regression equations for the estimation of prey length and biomass in diet studies of insectivore vertebrates. *Miscellanea Zoologica* 20: 1-10
- Horn HS. 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *American Naturalist* 100: 419-424
- Howe E, Howe C, Lim R, Burchett M. 1997. Impact of the introduced poeciliid *Gambusia holbrooki* (Girard, 1859) on the growth and reproduction of *Pseudomugil signifer* (Kner, 1865) in Australia. *Marine and Freshwater Research* 48: 425-434
- Hurlbert SH. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577-586
- Johnston TA. 1995. Food limitation during early life history of walleye (*Stizostedion vitreum*). Tesis Doctoral. Universitat de Manitoba
- Keast A. 1977. Diet overlaps and feeding relationships between the year classes in the yellow perch (*Perca flavescens*). *Environmental Biology of Fishes* 2: 53-70
- Law JM, Hawkins WE, Overstreet RM, Walker WW. 1994. Hepatocarcinogenesis in western mosquitofish (*Gambusia affinis*) exposed to methylazoxymethanol acetate. *Journal of Comparative Pathology* 110: 117-127

- Lechowicz MJ. 1982. The sampling characteristics of electivity indices. *Oecologia* 52: 22-30
- Lemm CA. 1993. Evaluation of five anesthetics on striped bass. Resource Publication 196. U.S. Department of the Interior, Fish and wildlife service, Washington
- Leonardos I. 2008. The feeding ecology of *Aphanius fasciatus* (Valenciennes, 1821) in the lagoonal system of Messolongi (western Greece). *Scientia Marina* 72: 393-401
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M. 2000. 100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the Global Invasive Species Database. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN)
- Malley DF, Lawrence SG, Maciver MA, Findlay WJ. 1989. Range of variation in estimates of dry weight for planktonic crustacea and rotifera from temperate north american lakes. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 1666: 49
- Mansfield S, McArdle BH. 1998. Dietary composition of *Gambusia affinis* (Family Poeciliidae) populations in the northern Waikato region of New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 32: 375-383
- Margaritora FG, Ferrara O, Vagaggini D. 2001. Predatory impact of the mosquitofish (*Gambusia holbrooki* Girard) on zooplanktonic populations in a pond at Tenuta di Castelporziano (Rome, Central Italy). *Journal of Limnology* 60: 189-193
- Mieiro CL, Cabral JA, Marques JC. 2001. Predation pressure of introduced mosquitofish (*Gambusia holbrooki* Girard), on the native zooplankton community. A case-study from representative habitats in the lower Mondego river Valley (Portugal). *Limnetica* 20: 279-292
- Mills MD, Rader RB, Belk MC. 2004. Complex interactions between native and invasive fish: the simultaneous effects of multiple negative interactions. *Oecologia* 141: 713-721
- Miura T, Takahashi RM, Stewart RJ. 1979. Habitat and food selection by the mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Proceedings of the California Mosquito and Vector Control Association* 47: 46-50
- Moreno-Amich R, Planelles-Gomis M, Fernández-Delgado C, García-Berthou E. 1999a. Distribución geográfica de los Ciprinodontiformes en la Península Ibérica. En: Planelles-Gomis M (coord) Peces Ciprinodóntidos Ibéricos Fartet y Samaruc. Monografía. Conselleria de Medio Ambiente, Generalitat Valenciana, Valencia. Pp. 33-57
- Moreno-Amich R, Pou Q, Quintana X, García-Berthou E. 1999b. Efecto de la regulación hídrica en la conservación del fartet (*Lebias iberica*) en Aiguamolls de L'Empordà: Importancia de los refugios de población. En: Planelles-Gomis M (coord) Peces Ciprinodóntidos Ibéricos Fartet y Samaruc. Monografía. Conselleria de Medio Ambiente, Generalitat Valenciana, Valencia. Pp. 115-131
- Morisita M. 1959. Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University Series E3*: 64-80
- Newman RM, Waters TF. 1984. Size-selective predation on *Gammarus pseudolimnaeus* by trout and sculpins. *Ecology* 65: 1535-1545
- Oliva-Paterna FJ, Torralva M, Fernández-Delgado C. 2006a. Threatened fishes of the world: *Aphanius iberus* (Cuvier & Valenciennes, 1846) (Cyprinodontidae). *Environmental Biology of Fishes* 75: 307-309
- Oliva-Paterna FJ, Doadrio I, Fernández-Delgado C. 2006b. Threatened fishes of the world: *Aphanius baeticus* (Doadrio, Carmona & Fernández Delgado, 2002) (Cyprinodontidae). *Environmental Biology of Fishes* 75: 415-417
- Oliva-Paterna FJ, Torralva M. 2008. El fartet en la Región de Murcia: biología y conservación. Dirección General del Medio Natural, Consejería de Desarrollo Sostenible y Ordenación del Territorio, Murcia
- Oliva-Paterna FJ, Ruiz-Navarro A, Torralva M, Fernández-Delgado C. 2009. Biology of the endangered cyprinodontid *Aphanius iberus* in a saline wetland (SE Iberian Peninsula). *Italian Journal of Zoology* 76: 316-329

- Pyke GH. 2008. Plague minnow or mosquito fish? A review of the biology and impacts of introduced *Gambusia* species. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematic* 39: 171-191.
- Quinn GP, Keough MJ. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge
- Quintana XD. 1995. Relaciones entre el peso seco y la longitud en *Aedes*, *Culex* y *Gammarus*. *Limnetica*, 11: 15-17
- Ramos-Jiliberto R, Valdovinos FS, Arias J, Alcaraz C, García-Berthou E. 2011. A network-based approach to the analysis of ontogenetic diet shifts: An example with an endangered, small-sized fish. *Ecological Complexity* 8: 123-129
- Rincón PA, Correas AM, Morcillo F, Risueño P, Lobón-Cerviá J. 2002. Interaction between the introduced eastern mosquitofish and two autochthonous Spanish toothcarps. *Journal of Fish Biology* 34: 687-705
- Rodríguez-Jiménez AJ. 1989. Hábitos alimenticios de *Micropterus salmoides* Pisces: Centrarchidae, *Lepomis gibbosus* Pisces: Centrarchidae y *Gambusia affinis* Pisces: Poeciliidae en las orillas del embalse de Proserpina, Extremadura, España. *Limnetica* 5: 13-20
- Rogowski DL, Stockwell CA. 2006. Assessment of potential impacts of exotic species on populations of a threatened species, White Sands pupfish, *Cyprinodon tularosa*. *Biological Invasions* 8: 79-87
- Rowe DK, Smith JP, Baker C. 2007. Agonistic interactions between *Gambusia affinis* and *Galaxias maculatus*: implications for whitebait fisheries in New Zealand rivers. *Journal of Applied Ichthyology* 23: 668-674
- Ruiz-Navarro A, Oliva-Paterna FJ. 2009. Fartet - *Aphanius iberus*. En: Carrascal LM, Salvador A (eds) *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Sabo JL, Bastow JL, Power ME. 2002. Length-mass relationships for adult aquatic and terrestrial invertebrates in a California watershed. *Journal of the North American Benthological Society* 21: 336-343
- Schoenherr AA. 1981. The role of competition in the replacement of native fishes by introduced species. En: Naiman RJ, Soltz DL (eds) *Fishes in North American Deserts*. Wiley, New York. Pp 173-203
- Smit H, Vanheel ED, Wiersma S. 1993. Biovolume as a tool in biomass determination of Oligochaeta and Chironomidae. *Freshwater Biology* 29: 37-46
- Smock LA. 1980. Relationships between body size and biomass of aquatic. *Freshwater Biology* 10: 375-383
- Specziár A. 2004. Life history pattern and feeding ecology of the introduced eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki*, in a thermal spa under temperate climate, of Lake Heviz, Hungary. *Hydrobiologia* 522: 249-260
- Torralva M, Oliva-Paterna FJ, Andreu A, García-Mellado A, Miñano PA, Cardozo V, García-Alonso J, Fernández-Delgado C. 2001. Distribución y estado de conservación del fartet, *Aphanius iberus* (Valenciennes, 1846), en la Región de Murcia (S.E. de la Península Ibérica). *Establecimiento de Grupos Poblacionales Operativos*. *Anales de Biología* 23: 63-84
- Trendall JT. 1983. Life history variation among experimental populations of the mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Copeia* 1983: 953-963
- Utne-Palm AC. 1999. The effect of prey mobility, prey contrast, turbidity and spectral composition on the reaction distance of *Gobiusculus flavescens* to its planktonic prey. *Journal of Fish Biology* 54: 1244-1258
- Vanderploeg HA, Scavia D. 1979. Two electivity indices for feeding with special reference to zooplankton grazing. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 36: 362-365
- Vargas MJ, de Sostoa A. 1996. Life history of *Gambusia holbrooki* Pisces, Poeciliidae in the Ebro delta NE Iberian peninsula. *Hydrobiologia* 341: 215-224

- Vargas MJ, de Sostoa A. 1999. Ecología trófica del fartet, *Lebias iberus*, en el Delta del Ebro. En: Planelles-Gomis M (coord) Peces Ciprinodóntidos Ibéricos Fartet y Samaruc. Monografía. Conselleria de Medio Ambiente, Generalitat Valenciana, Valencia. Pp. 133-150
- Wallace RK. 1981. An assessment of diet-overlap indexes. Transactions of the American Fisheries Society 110: 72-76
- Wurtsbaugh WA, Cech J. 1983. Growth and activity of juvenile mosquitofish: temperature and ration effects. Transactions of the American Fisheries Society 112: 653-660

Capítulo 6

Control de *Gambusia holbrooki* en un arroyo salino: experiencia a escala de tramo fluvial y efectos sobre su biología

Introducción y objetivos

En la actualidad, la proliferación y dispersión de las especies exóticas invasoras son, en conjunto, reconocidas como una de las principales causas de pérdida de biodiversidad acuática (Clavero & García-Berthou 2005, García-Berthou 2007, Gozlan et al. 2010), de forma especialmente destacada en los sistemas acuáticos epicontinentales (Marchetti et al. 2004, 2006, Gherardi 2007). Sin embargo, la información disponible y publicada sobre actuaciones relativas a su gestión, o de forma explícita a su control y erradicación, resulta escasa en comparación con literatura relacionada con la ecología de las invasiones o el reconocimiento de la problemática que conllevan (Britton et al. 2010). Esta escasez de información publicada y disponible puede perjudicar de forma significativa a los gestores y técnicos que precisan de la difusión de los aciertos y errores producidos en actuaciones concretas de control de especies invasoras (Madritch & Lindroth 2009) y, en consecuencia, reducir la eficacia en la gestión futura de estas especies.

Desde la primera mitad del siglo pasado, *Gambusia holbrooki* Girard, 1859 ha sido mundialmente introducida en sistemas acuáticos epicontinentales como agente biológico de control de poblaciones de mosquitos (Pyke 2005). Su nivel de dispersión es tan elevado que es considerada como la especie de pez dulceacuícola con el rango de distribución más amplio del planeta, entre otros aspectos, debido a su alta tolerancia a distintas condiciones ambientales (Allen et al. 2002, Pyke 2005, 2008). El resultado de su agresividad natural es una superioridad competitiva junto con una tendencia a depredar sobre muchas especies de peces nativos de los hábitats que invade (Warburton & Madden 2003, Pyke 2008), siendo así la causa directa del

declive de muchas especies endémicas en riesgo de extinción (Schoenherr 1981, Courtenay & Meffe 1989, Arthington & Lloyd 1989).

En términos globales, los impactos ecológicos de esta especie son bien conocidos (Pyke 2005, 2008). En la Península Ibérica, constituye un serio peligro para las especies autóctonas de peces y ha contribuido a la reducción paulatina de su distribución y abundancia (Elvira 1998, GEIB 2006). Este efecto negativo resulta especialmente destacado sobre las tres especies de Ciprinodóntidos nativos de la península: *Aphanius iberus* (Valenciennes, 1846), *Aphanius baeticus* (Doadrio, Carmona & Fernández-Delgado, 2002) y *Valencia hispanica* (Valenciennes, 1846) (Doadrio 2002, Caiola & de Sostoa 2005, Oliva-Paterna et al. 2006a, 2006b). La competencia trófica y por el espacio entre la especie exótica y las nativas ha sido constatada, incluso la depredación directa sobre individuos jóvenes de *A. iberus* ha sido observada en estudios de laboratorio (Rincón et al. 2002). En su conjunto, el nivel de impacto es tan elevado que *G. holbrooki* es considerada como una especie cuya erradicación es urgente en España (Capdevila-Argüelles et al. 2006).

A pesar de los efectos que *G. holbrooki* (gambusia) provoca, tanto a nivel global como peninsular, su gestión y control no escapa a la escasez de información antes aludida (Macdonald & Tonkin 2008). Así por ejemplo, Wilson (2006) resalta la escasez de datos disponibles para los gestores en lo relativo a la selección de métodos de control de esta especie. En términos generales, las opciones de gestión de poblaciones de especies invasoras son dependientes de múltiples factores (Britton et al. 2010). Cuando la presencia de la especie invasora conlleva un riesgo elevado para poblaciones de especies nativas amenazadas, la *erradicación* debe ser una opción de gestión a considerar como prioritaria (Lorvelec & Pascal 2005). No obstante, la erradicación es la opción más ambiciosa y a menudo, cuando la población de la invasora está perfectamente establecida, resulta muy difícil o imposible de conseguir (Roberts & Tilzey 1997, NSW 2003, Britton et al. 2007, Orueta 2007). En su lugar, el *control sostenido de la población* es una opción adecuada de gestión cuando la necesidad es reducir y mantener bajas densidades en la población de la especie objetivo (Britton et al. 2010). Seleccionando la herramientas adecuadas, variando la intensidad y periodicidad en función de la evolución poblacional y dependiendo de la especie, este tipo de control puede presentar una elevada efectividad (Britton & Brazier 2006, Orueta 2007). La mayor parte de los documentos publicados sobre el control de *G. holbrooki* se centran únicamente en métodos químicos y de manipulación del hábitat ocupado, bien mediante el drenaje y secado, o bien con la introducción de depredadores selectivos (Dawson & Kolar 2003). Sin embargo, la extracción física de individuos de la especie, mediante la utilización de diferentes métodos de captura, se ha mostrado como opción válida de control en ambientes de pequeño calibre y sistemas aislados, como los tramos de cabecera de reducido tamaño en arroyos (Dawson & Kolar 2003, NSW 2003, Macdonald & Tonkin 2008). No obstante, esta opción de extracción física de individuos suele optimizarse con la integración de métodos químicos (Lydeard & Belk 1993, Dawson & Kolar 2003, Macdonald & Tonkin 2008).

La Comisión de las Comunidades Europeas aprobó en julio de 2004 una ayuda financiera a la Región de Murcia (SE Península Ibérica) para el desarrollo del proyecto LIFE-Nature “Conservación de *stocks* genéticos exclusivos de *Aphanius iberus* en la Región de Murcia” (LIFE04NAT/ES/000035, periodo 2005-2008). Entre los objetivos principales de este proyecto (Oliva-Paterna & Torralva 2008) estaba la rehabilitación de la zona de cabecera del río Chícamo, pequeño arroyo localizado en una zona de extrema aridez y que mantiene una de las poblaciones más amenazadas del sureste ibérico del Ciprinodóntido nativo *A. iberus* (Oliva-Paterna 2006). En resumen, las actuaciones de rehabilitación enmarcadas en dicho proyecto consistieron en ampliar el hábitat disponible para las poblaciones de peces mediante la creación de pequeñas charcas anexas y la realización de un programa de *control sostenido* sobre la población de *G. holbrooki* localizada en el sector fluvial aludido. Esta población de *G. holbrooki* ha estado presente en el sistema al menos desde el año 1996 (datos sin publicar).

El estudio presentado en este capítulo refleja la experiencia de control desarrollada sobre la población de *G. holbrooki* localizada en el sector de cabecera del río Chícamo, sistema con un alto grado de estrés ambiental debido a su régimen hídrico impredecible característico del sureste ibérico (Vidal-Abarca et al. 1990). En este contexto, la finalidad de nuestro estudio fue profundizar en la respuesta de una población de la especie aislada en la cabecera de un sistema lótico y sometida a un estrés por extracción continua de individuos. Aunque a nivel peninsular se ha sugerido la necesidad de controlar y erradicar poblaciones de *G. holbrooki* (Capdevila-Argüelles et al. 2006, Orueta 2007), prácticamente no existe información publicada sobre experiencias de campo relativas a dichos mecanismos de gestión, ni sobre la biología poblacional de la especie sometida a este tipo de actuaciones.

En este estudio se presenta información sobre el seguimiento continuo de una población de *G. holbrooki* sometida a un control por extracción durante un periodo de más de tres años y, junto con los capítulos 3 y 4 de la presente memoria de tesis, es el primer trabajo sobre el seguimiento temporal de la biología de la especie en un sistema lótico salino de ambiente semiárido. Bajo la suposición de una dinámica poblacional condicionada por el estrés que debe suponer la extracción sostenida de individuos, se ha estudiado la biología de la especie con el planteamiento de los siguientes objetivos:

- a) El análisis del efecto de la experiencia de control sobre la dinámica de abundancia poblacional de la especie.
- b) El estudio comparado de los parámetros descriptores de la estrategia de vida de la especie entre los ciclos anuales incluidos en la experiencia de control.

Material y métodos

Área y localidad de control

El río Chícamo es un arroyo de 4º orden perteneciente a la cuenca del río Segura, localizado en el sector ecológico sedimentario Fortuna-Abanilla (Vidal-Abarca et al. 1990) del sureste de la Península Ibérica (Fig. 6.1). Drena una cuenca de 501,8 km² y su nacimiento corresponde con la salida natural del Sistema de Quibas, acuífero libre de, aproximadamente, 300 km² de superficie. Está clasificado como un arroyo semiárido, un término aplicado a arroyos ubicados en regiones donde el balance hídrico es negativo y donde el estrés ambiental es variable e impredecible (Vidal-Abarca et al. 1992). La precipitación anual media en el área de estudio está en torno a los 200-300 mm, concentrada principalmente en primavera y otoño. En consecuencia, presenta una lámina de agua superficial intermitente en aproximadamente un tercio de sus 59,4 km de longitud total. El río y su entorno en su sector de cabecera fue declarado *Lugar de Importancia Comunitaria* (LIC ES6200028) por la Administración regional (Baraza 1999).

En términos generales, el agua del río Chícamo es mesosalina (*sensu* Cowardin et al. 1979; 7,6 g/l de salinidad media, Vidal-Abarca et al. 2000). Sin embargo, en el tramo de estudio se han constatado valores de oligosalinidad en el agua, próximos a 1,4 g/l.

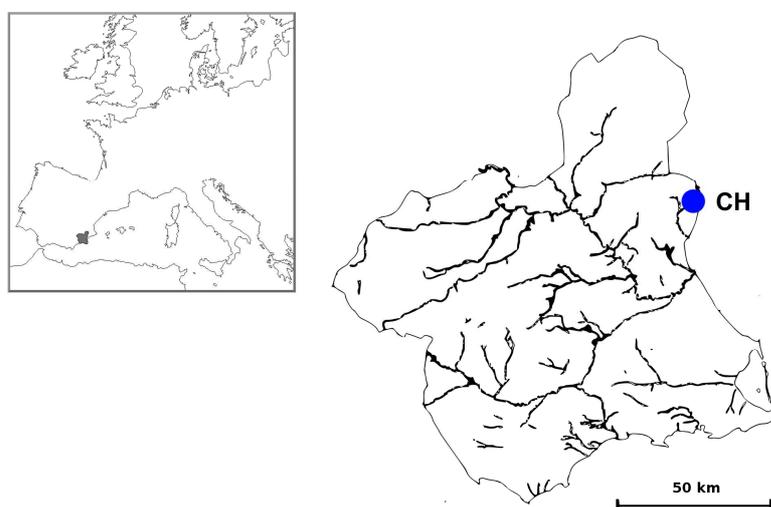


Figura 6.1. Localización del río Chícamo (CH) en la Región de Murcia.

El tramo fluvial en el que se ha realizado el presente estudio queda conformado entre la zona del nacimiento y el llamado *Cañón del Chícamo* (aproximadamente 1,5 km de longitud). Éste presenta un caudal permanente con una comunidad de peces que al inicio de nuestro trabajo estaba conformada por *G. holbrooki*, *A. iberus* (única

presencia de esta especie en cursos fluviales en el contexto de la cuenca del río Segura) y *Luciobarbus sclateri* (Günther, 1868) (especie nativa y con una importante presencia en la cuenca del río Segura). El tramo que conforma el *Cañón del Chícamo* se caracteriza por presentar un cauce estrecho con una pendiente elevada que conlleva un predominio casi absoluto de pequeños saltos y rápidos (Fig. 6.2). Además es angosto con una escasez notable de insolación. Esta fisonomía del cañón conlleva que la conexión mediante procesos de migración natural entre la población de *G. holbrooki* localizada en el tramo de estudio y otras poblaciones existentes aguas abajo únicamente pueda ocurrir mediante individuos de deriva. Es decir, la población objeto de nuestro estudio puede considerarse una población aislada en la cabecera del río Chícamo. Por la misma razón, la población de *A. iberus* podría considerarse aislada del mismo modo. Por el contrario, en el contexto de otros estudios de nuestra Línea de Investigación se han capturado individuos de *L. sclateri* a lo largo del cañón, y es probable que esta especie pueda mantener un flujo de individuos desde poblaciones localizadas aguas abajo hasta el tramo objeto del presente estudio.

La localidad o tramo de control presentó una longitud aproximada de 150 m, donde las pozas o zonas lénticas poco profundas (profundidad < 70 cm) y pequeños rápidos de comunicación (profundidad < 20 cm) constituyen el hábitat acuático mejor representado (Fig. 6.2). En esta zona, los productores primarios del sistema incluyen el macrófito *Chara vulgaris* (principalmente en pequeñas pozas y zonas someras), una comunidad de perifiton epilítico, y el alga verde filamentosa *Cladophora glomerata* que tiende a predominar durante la primavera (Martínez et al. 1998, Velasco et al. 2003) (Fig. 6.2).



Figura 6.2. Aspecto general del río Chícamo en el área de estudio: (a) zona de rápido; (b) y (c) zonas lénticas con muy poca profundidad; (d) zona léntica con mayor profundidad. Las imágenes (e) y (f) muestran la fisonomía característica del Cañón del Chícamo.

Metodología de control extractivo y seguimiento de abundancias

En el tramo de cabecera del río Chícamo, la presencia de *G. holbrooki* conlleva un riesgo elevado para una de las poblaciones más amenazadas del nativo *A. iberus* (Oliva-Paterna 2006). Por esta razón y en base a los argumentos anteriormente mencionados, la erradicación debe ser una opción de gestión a considerar como prioritaria (Lorvelec & Pascal 2005, Orueta 2007). No obstante, conociendo la dificultad general que conlleva la erradicación de la especie en los lugares donde se ha establecido, en la población del río Chícamo se estableció el objetivo de disminuir la densidad de individuos mediante el *control sostenido de la población*.

En la literatura han sido descritas metodologías adecuadas para la realización del control en poblaciones de *G. holbrooki*, entre otros, la utilización de compuestos químicos, el drenaje temporal del hábitat o la introducción de depredadores selectivos (Dawson & Kolar 2003). En el presente estudio, el control sostenido de la población objetivo se realizó mediante extracción selectiva de individuos capturados con métodos pasivos y activos. Éste ha resultado ser un método eficaz para el control de poblaciones invasoras de esta especie en sistemas aislados y de pequeño calibre, como es el caso de pequeños sectores de cabecera en arroyos, aunque normalmente se ha utilizado acompañado de métodos químicos (Dawson & Kolar 2003), aspecto que no resultó factible en el contexto de actuación de nuestro trabajo.

Los métodos pasivos utilizados fueron trampas tipo *minnow-trap* (30 mm de diámetro; 1 mm de luz de malla) (Harrison et al. 1986) y trampas de polietileno confeccionadas con botellas (Fouilland & Fossati 1996, Oliva-Paterna & Torralva 2008) (Fig. 6.3). Este tipo de trampa es un método de captura pasivo eficiente para el muestreo de poblaciones de peces de pequeña talla en sistemas lénticos y lóticos de pequeño calibre (Clavero et al. 2006, Oliva-Paterna et al. 2009). Junto a las trampas, en el presente estudio se utilizó el salabre de mano (40 x 40 cm; 1 mm de luz de malla) como método activo de captura. Ambos métodos de extracción resultan poco agresivos con el hábitat y con el resto de la comunidad de peces, permitiendo la liberación de los ejemplares de las especies nativas. Además, en muestreos prospectivos previos realizados en el sistema, la metodología seleccionada se mostró incluso más eficaz que la pesca eléctrica, pudiendo estar relacionada esta eficacia con el pequeño tamaño de las zonas lénticas de captura y la baja densidad inicial de la especie objetivo (densidad en las charcas en verano de 2005 = 8-13 individuos/m²).

El control sostenido de la población de *G. holbrooki* se ha llevado a cabo desde noviembre de 2005 hasta diciembre de 2008, realizando un total de 76 extracciones periódicas en la localidad de control. En un primer tipo de extracciones (tipo I), el esfuerzo de muestreo por día de extracción consistió en la utilización de 20 trampas tipo *minnow-trap*, 20 trampas de polietileno y la utilización del salabre durante un tiempo aproximado de 20 a 30 minutos. Las trampas fueron colocadas principalmente en las zonas lénticas del tramo de control y mantenidas durante aproximadamente 24 horas en cada día de muestreo. La especie realiza un uso

preferencial por mesohábitats lénticos (Pyke 2005) y además la capturabilidad con metodología pasiva resulta inferior en zonas de aguas rápidas. Estas extracciones tipo I fueron mantenidas hasta otoño de 2008, realizando dos por cada estación del año. De forma paralela, fueron realizadas extracciones adicionales (tipo II) en las que la metodología de muestreo fue únicamente la utilización de salabre durante un tiempo comprendido entre 30 y 40 minutos. La frecuencia de los muestreos tipo II fue mensual, con un incremento (al menos quincenal) en meses previos a la reproducción y durante el periodo reproductor.

Para el seguimiento temporal de las abundancias poblacionales de las diferentes especies presentes en la localidad, se calcularon las *capturas por unidad de esfuerzo* (CPUE). La valoración de las abundancias poblacionales mediante capturas por unidad de esfuerzo (densidad relativa) puede considerarse una estima adecuada cuando no es posible trabajar con densidades absolutas (Lucas & Baras 2000). Para ello, todos los individuos capturados en los muestreos tipo I mediante las *minnow-traps* y el salabre (no se incluyen las capturas obtenidas mediante trampas de polietileno) fueron identificados y contados. El número de individuos capturados fue expresado como CPUE, siendo 1 unidad de esfuerzo la conformada por 20 trampas colocadas durante 24 horas junto con 20 minutos de actuación con el salabre. Con el objetivo de evaluar la eficacia del control sostenido sobre la población de *G. holbrooki*, el *programa de seguimiento de abundancias poblacionales* de peces en el tramo de control (con muestreos tipo I) se mantuvo desde el inicio de las extracciones hasta abril de 2010. A partir de 2009 el seguimiento realizado consistió en un muestreo por cada estación del año, de modo que se completaron un total 31 muestreos.

La determinación de diferencias estacionales en las CPUEs, transformadas logarítmicamente, fue abordada mediante análisis de la varianza (ANOVA) (Quinn & Keough 2002). Además, se analizaron las relaciones bivariantes entre las variables ambientales (ver más adelante) y la abundancia relativa de la especie, mediante análisis de correlación de Spearman.



Figura 6.3. Metodología empleada en las extracciones y el muestreo de *G. holbrooki*, así como en el seguimiento de los parámetros ambientales estudiados. (a) minnow-trap; (b) salabre; (c) trampa de polietileno; (d) medida de parámetros físico-químicos; (e) medida de la profundidad; (f) estima de la cobertura por vegetación.

VARIABLES AMBIENTALES DE LA LOCALIDAD DE CONTROL

Durante la totalidad del periodo de estudio, la caracterización del hábitat, a escala de tramo de muestreo, se realizó mediante el registro de la temperatura (°C), la salinidad (g/l) y el pH del agua, con un mínimo de 5 réplicas en cada muestreo obtenidas con un multiparámetro portátil WTW-400® (Fig 6.3). En los muestreos tipo I realizados durante el periodo de control sostenido, es decir, hasta otoño de 2008, se realizó además una evaluación periódica de la cobertura por vegetación acuática (% de superficie cubierta) y la profundidad (cm) en las zonas lénticas de la localidad de control.

En la figura 6.4 se presenta la evolución temporal de las variables ambientales evaluadas. La temperatura del agua mostró un patrón anual, con máximos en verano (24,6°C) y mínimos en invierno (13,4°C). La salinidad media durante el periodo de estudio fue de 1,3 g/l, permaneciendo estable a lo largo del periodo de evaluación, lo que confirmó la clasificación del hábitat como oligosalino en la zona de trabajo (ver capítulo 3 de la presente memoria). El valor medio de pH fue de 8,2, aunque presentó variaciones dentro de un rango entre 7,14 y 9,24.

La profundidad de las zonas lénticas de la localidad de control aumentó durante el periodo de estudio en relación con las actividades de rehabilitación destinadas a aumentar el hábitat disponible para la población de *A. iberus*, consistentes en la creación y ampliación de charcas anexas al cauce del río (Oliva-Paterna & Torralva 2008). Así, la profundidad media de estas charcas o pozas someras pasó a lo largo del periodo de seguimiento de 18,1 cm a 24,1 cm. Finalmente, la cobertura por vegetación en estos mesohábitats presentó un valor promedio de 21,6% de superficie en pozas someras, oscilando entre el 13,0% y 36,3%.

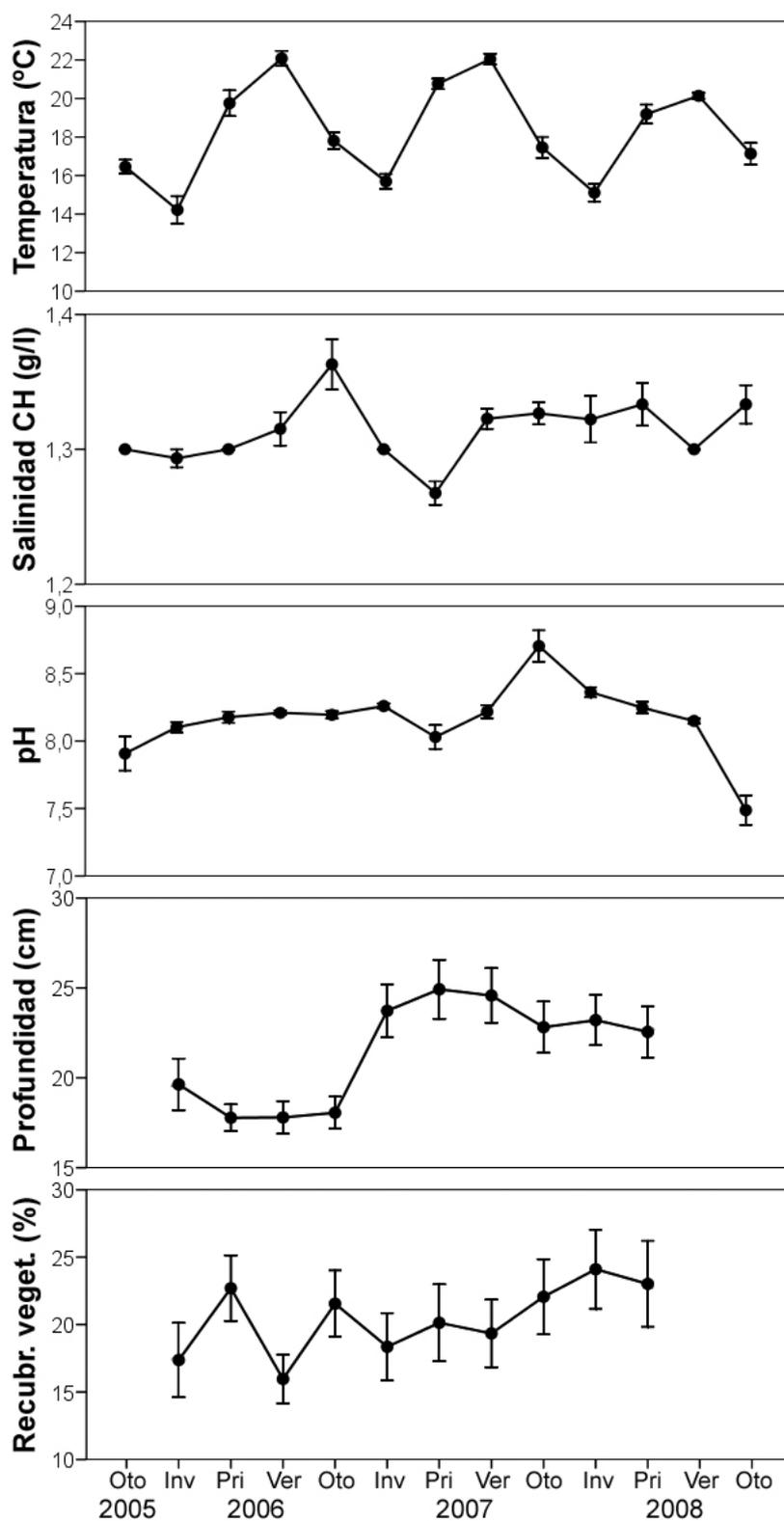


Figura 6.4. Variación de la temperatura, la salinidad, el pH, la profundidad y la cobertura por vegetación en la localidad de control establecida en el río Chícamo durante el periodo de control sostenido. Media \pm 1 SE.

Efectos sobre la estrategia de vida de la especie

La totalidad de individuos capturados correspondientes a la especie objetivo fueron anestesiados con benzocaína (Lemm 1993) y sacrificados, de acuerdo con la norma expresa en los permisos de captura científica concedidos para el desarrollo del estudio. Los individuos fueron fijados en formol (10%) y transportados al laboratorio. Todos ellos fueron sexados (machos, hembras o juveniles) y medidos (longitud total, L_T , ± 1 mm) y, antes del transcurso de 30 días tras la captura, una muestra de 1371 individuos fue seleccionada para la obtención de su peso total (M_T , ± 1 mg) y para su posterior disección, registrando su peso eviscerado (M_E , ± 1 mg) y su peso gonadal (M_G , $\pm 0,1$ mg) con una balanza de precisión. El índice gonadosomático (IGS) fue calculado como el porcentaje de peso total del cuerpo que corresponde al peso de la gónada (Wootton 1998). Debido a la escasez de especímenes capturados a partir de noviembre de 2007, el análisis de variación temporal en los parámetros de la estrategia de vida presente en la población únicamente se realizó con datos obtenidos entre noviembre de 2005 y octubre de 2007.

Los ovarios de todas las hembras capturadas fueron procesados y sus huevos fueron clasificados en seis estadios de desarrollo, de acuerdo con la clasificación de Reznick (1981): (I) no desarrollado (correspondiente con los estadios 3-4 de desarrollo descritos en el capítulo 2), (II) embrión primitivo (estadio 5), (III) aparición de ojos (estadios 6-7), (IV) ojos medianamente formados (estadio 8), (V) ojos en avanzado estado de desarrollo (estadios 9-10) y (VI) embrión maduro (estadio 11). Los huevos de cada clase presentes en las gónadas fueron contados. Además, de un total de 106 hembras, una muestra de 20 huevos del mismo estadio de desarrollo (todos en los casos en los que la gónada presentaba un número inferior) de cada hembra fueron secados en una estufa (55°C, 24 horas) y pesados (M_S , $\pm 0,1$ mg) para calcular el peso seco medio por huevo. De acuerdo con Fernández-Delgado & Rossomanno (1997), el número de ovocitos del estadio I fue utilizado como índice de fecundidad potencial y el número de embriones fue utilizado como índice de fecundidad real.

La estructura por edades de la población fue determinada mediante el estudio conjunto de las escamas y de las *distribuciones de frecuencias por longitud* (análisis de agrupaciones mensuales y estacionales). Para ello, de un total de 162 hembras y 194 machos se obtuvieron entre 6 y 10 escamas del flanco izquierdo del pez, de la zona comprendida entre la aleta dorsal y la línea lateral. Éstas se limpiaron con la ayuda de NaOH (dilución al 8%) y se montaron en seco entre dos portaobjetos para su estudio posterior mediante un lector de escamas.

La estructura poblacional fue determinada mediante análisis de progresión modal, con el uso del software FiSAT II (ver. 1.2.0) [*FAO ICLARM Stock Assessment Tools*; Programa informático desarrollado por el Servicio de Recursos Marinos de la FAO (*Food & Agriculture Organization*, Roma, Italia) y el ICLARM (*International Center for Living Aquatic Resources Management*, Manila, Filipinas)]

(www.fao.org). La descripción completa de esta metodología se presenta en el capítulo 3 de la presente memoria. La determinación de la edad a través de las escamas permitió asignar una edad a cada grupo de talla establecido en las distribuciones de frecuencias por longitud. Estas distribuciones de frecuencias fueron estudiadas separadamente para cortos periodos de tiempo (mensual o estacionalmente) con la finalidad de reducir los efectos de fusión entre modas que ejerce el crecimiento estacional de los individuos (ver capítulo 3 de la presente memoria).

El análisis de la evolución temporal en la estructura de tallas de los individuos de la población se completó evaluando los cambios en la diversidad de tallas. Para ello se calculó un *índice de diversidad de tallas* desarrollado por Quintana et al. (2008) que realiza una aproximación no paramétrica de la diversidad. El método calcula la diversidad sobre la base del índice de Shannon pero adaptado a variables continuas, en nuestro caso la longitud total de los individuos.

El cálculo de las tasas instantáneas de crecimiento en longitud se realizó mediante la fórmula presentada por Wootton (1998), en la que el crecimiento es calculado en relación a un periodo concreto de tiempo. En el presente estudio, se han obtenido las tasas de crecimiento mensuales y estacionales de aquellos grupos de talla identificados en las distribuciones de frecuencias por longitud, mediante la aplicación de las siguientes fórmulas:

$$g(L_T) = \frac{\ln L_{Tf} - \ln L_{Ti}}{t_f - t_i}$$

$$G(L_T) = 100 \cdot g(L_T)$$

donde L_{Tf} es la longitud total final y L_{Ti} es la longitud total inicial de cada uno de los grupos de talla establecidos mediante la aplicación sucesiva de los métodos Bhattacharya y NORMSEP, y t es el intervalo de tiempo definido, constante dentro de cada análisis, ya sea mensual o estacional. Las tasas de crecimiento mensual [$G(L_T)$, %] fueron comparadas entre años mediante ANOVA.

La estrategia de vida de la especie fue abordada principalmente a través del análisis de parámetros relativos al estado de condición e inversión reproductora (M_G , IGS, fecundidad y tamaño ovocitario o embrionario) de fracciones poblacionales determinadas por el sexo y la edad de los individuos (datos sobre la edad determinados en el estudio presentado en el capítulo 3 de la presente memoria), junto con parámetros relativos a la estructura de sexos, proporción de hembras maduras, talla de primera madurez y reclutamiento de la población.

El análisis de los parámetros descriptores de la estrategia de vida que son afectados por la talla de los ejemplares fue realizado mediante análisis de la covarianza (ANCOVA), tomando la longitud total (L_T) como covariable y tras la transformación logarítmica de los datos. Estos análisis fueron realizados con los requisitos metodológicos expuestos por García-Berthou & Moreno-Amich (1993). Este

procedimiento de ajuste mediante ANCOVAs de los posibles efectos de variación de la talla sobre variables como el peso eviscerado, peso gonadal o número de ovocitos ha sido utilizado con éxito para el estudio de otras poblaciones de *G. holbrooki* (Alcaraz & García-Berthou 2007), *G. affinis* (Baird & Girard, 1853) (Piazza & La Peyre 2010) y otros peces de pequeña talla (Oliva-Paterna et al. 2009). Un primer paso consistió en contrastar la homogeneidad de los coeficientes de regresión b (pendientes) mediante una prueba ANCOVA preliminar que analiza el efecto de la interacción entre covariable y factor. Cuando dicha interacción no fue significativa ($p \geq 0,05$) se asumió homogeneidad de pendientes y, con posterioridad, se realizó un ANCOVA estándar para obtener los valores de las variables dependientes ajustados al efecto de la covariable (L_T). De acuerdo con García-Berthou & Moreno-Amich (1993), valores ajustados por el ANCOVA fueron utilizados para la comparación entre años mediante ANOVAs con pruebas *post hoc* de Bonferroni (Quinn & Keough 2002). Cuando el efecto de la covariable no resultó significativo, ésta se eliminó del modelo para aumentar su poder estadístico y un análisis de la varianza (ANOVA) fue realizado en estos casos (García-Berthou & Moreno-Amich 1993).

Para reducir el efecto de los cambios ontogénicos (Tedesco et al. 2008), la condición somática y el desarrollo gonadal se estudiaron separadamente por clases de edad (0+ y 1+). Además, este análisis fue realizado con individuos 1+ capturados en las primeras fases de incremento en el peso gonadal (finales de febrero-mayo), o bien con ejemplares 0+ inmersos en sus primeros eventos reproductores durante la segunda fase del periodo reproductor (agosto-octubre).

La evaluación de posibles diferencias en la proporción de sexos (*sex ratio*; machos:hembras) respecto a la relación 1:1 fue realizada mediante pruebas Chi-cuadrado (Quinn & Keough 2002) y de igual modo se realizó la comparativa de esta proporción entre años.

Se estableció la longitud del periodo reproductor como el tiempo transcurrido desde la aparición de los primeros ovocitos maduros hasta que se encontraron las últimas hembras con embriones en sus ovarios. Se consideraron hembras maduras aquellas que presentaron ovocitos maduros o embriones en desarrollo (a partir del estadio 3 de desarrollo descrito en el capítulo 2). El porcentaje de hembras maduras en la población fue comparado entre años, de forma independiente para hembras 0+ y hembras 1+, mediante pruebas Chi-cuadrado.

La talla de primera madurez en hembras, considerada como la talla a la cual el 50% de las hembras de la población se encuentran maduras, fue estimada mediante el cálculo de regresiones logísticas para cada clase de edad por separado. Este parámetro fue comparado entre años mediante la utilización de ecuaciones de estimación generalizadas (GEE), con una distribución binomial y la función de enlace logit (Quinn & Keough 2002, Benejam et al. 2009).

El periodo de reclutamiento se caracterizó por una presencia significativa de juveniles ($L_T < 20$ mm). La intensidad del reclutamiento, entendida como la proporción entre el número de individuos adultos de la población ($L_T \geq 20$ mm) y el número de juveniles que engendran (Zeug & Winemiller 2008), fue estudiada de forma independiente para una primera fase de mayo-julio y una segunda fase de agosto-noviembre. De esta manera, se pretendió abordar por separado el reclutamiento debido a la reproducción mayoritaria de cada una de las dos clases de edad principales de la población (1+ y 0+, respectivamente). Se realizaron comparaciones entre años mediante pruebas Chi-cuadrado (Quinn & Keough 2002) y gráficamente mediante el estudio de diagramas de frecuencias acumuladas de longitud total.

Con excepción de la determinación de la estructura de tallas poblacional, todos los análisis fueron realizados con el paquete estadístico SPSS® (ver. 15.0).

Resultados

Control extractivo y seguimiento de abundancias

Un total de 2236 individuos de *G. holbrooki* fueron capturados durante el periodo de extracciones periódicas del protocolo de control sostenido comprendido entre noviembre de 2005 y diciembre de 2008. En este periodo se realizó un esfuerzo de captura total de 25 muestreos tipo I (trampas y salabre) y 51 muestreos adicionales tipo II (salabre). La figura 6.5 muestra el patrón temporal de abundancia relativa de la especie, evaluado en función de los muestreos tipo I. En ella se puede observar una tendencia general a la disminución de abundancia a lo largo del tiempo y cómo en febrero de 2008 fue capturado el último individuo.

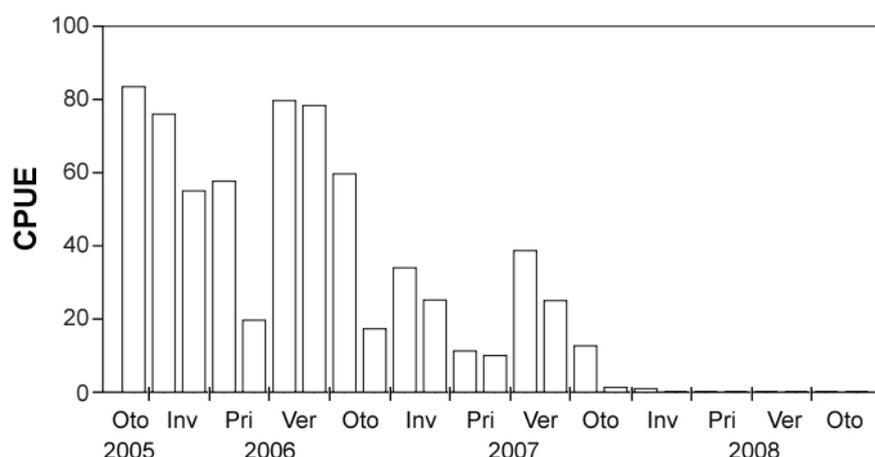


Figura 6.5. Variación temporal de la abundancia relativa (CPUE en muestreos tipo I) de *G. holbrooki* en la localidad de control establecida en el río Chícamo durante el periodo de control sostenido.

El patrón temporal de abundancia relativa de la especie mostró una variación estacional muy marcada (ANOVA, estación como factor: $F_{(10,12)} = 3,28$, $p = 0,028$). El descenso interanual progresivo también se muestra claramente en las comparaciones de cada estación entre años sucesivos (Fig. 6.6).

En el conjunto del periodo de estudio, no se encontraron correlaciones significativas (Correlación de Spearman con valores promedio) entre la abundancia de la especie y la mayoría de variables ambientales estudiadas (temperatura del agua, salinidad, pH y cobertura por vegetación) y únicamente en el caso de la profundidad fue detectada una correlación negativa ($r = -0,41$, $p = 0,003$).

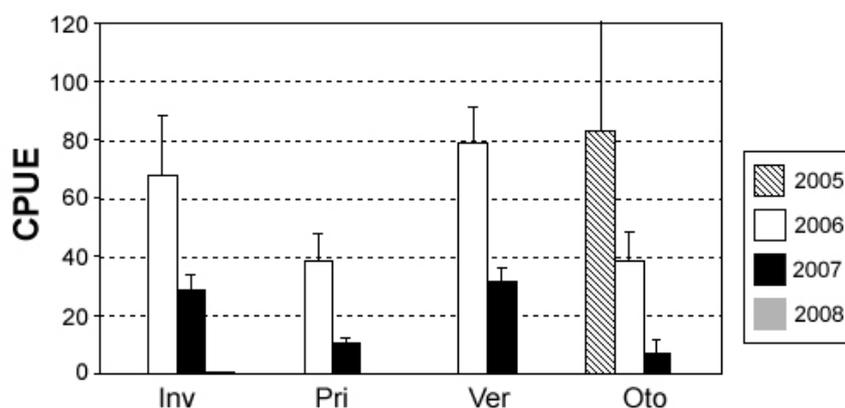


Figura 6.6. Comparación interanual de la abundancia (CPUE; media \pm SE) de *G. holbrooki* en la localidad de control establecida en el río Chícamo durante el periodo de control sostenido.

En la figura 6.7 se muestra el patrón temporal de abundancia relativa de los individuos de pequeña talla de la totalidad de especies de peces presentes en la localidad de control. A pesar de que la metodología de muestreo empleada es óptima para la captura de ejemplares de pequeña talla, es probable que las CPUEs de *L. sclateri* hayan sido ligeramente subestimadas ya que la capturabilidad de ejemplares de esta especie mediante salabre puede resultar inferior a la de los Ciprinodontiformes.

La comunidad de peces detectada se ha visto modificada a lo largo del estudio debido a la eliminación de la población de *G. holbrooki* y la aparición de una población de *V. hispanica*. La presencia de un stock poblacional de *V. hispanica* ha sido detectada desde la primavera de 2006. En el muestreo que detectamos su presencia por primera vez también fueron capturados 2 individuos de *Cobitis paludica* (de Buen, 1930) y uno de *Acondrostoma arcasii* (Steindachner, 1866). Sin embargo, desde entonces únicamente se ha vuelto a capturar un ejemplar de *C. paludica*, en invierno de 2010.

El seguimiento a largo plazo de la abundancia de las distintas especies presentes en la localidad de control refleja varias pautas a destacar (Fig. 6.7). En primer lugar, la completa desaparición de *G. holbrooki*, que era la especie dominante en el primer año de seguimiento. Además, se observa un claro aumento en la población de *L. sclateri* que coincidió con la desaparición de la exótica. Y finalmente, se observa también que las poblaciones de *A. iberus* se mantuvieron en densidades bajas hasta el último ciclo de seguimiento en el que se detectó un aumento considerable en sus capturas.

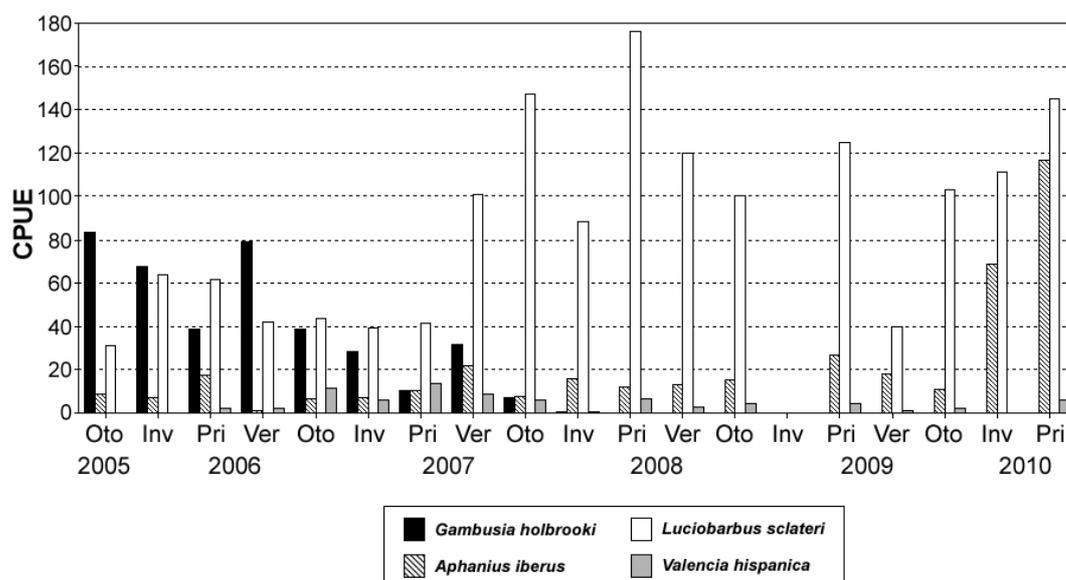


Figura 6.7. Variación temporal de la abundancia relativa de *G. holbrooki*, *A. iberus*, *L. sclateri* y *V. hispanica* en la localidad de control establecida en el río Chícamo durante el periodo de seguimiento de abundancias poblacionales.

Efectos sobre la estrategia de vida de la especie

Con la totalidad de individuos capturados, y al margen de los individuos juveniles, la estructura por edades de la población se caracterizó por la presencia de tres clases de edad en hembras (0+ 74,23%, 1+ 23,82% y 2+ 1,94%) y dos en machos (0+ 69,54% y 1+ 30,46%) (ver capítulo 3 de la presente memoria).

La estructura de tallas de la población mostró una diferenciación significativa de modas o grupos de talla en las estaciones temporales que abarca el periodo de estudio. En consecuencia, los grupos de talla que caracterizan la dinámica poblacional se mantuvieron estables (ver capítulo 3 de la presente memoria). No obstante, la comparación de las distribuciones de frecuencias estacionales a lo largo del periodo de control sostenido muestra efectos significativos entre los ciclos iniciales (años 2005 y 2006) y el último ciclo (año 2007). En la figura 6.8, la comparativa de los gráficos correspondientes a estaciones de años sucesivos permite observar las abundancias relativas de cada grupo de talla. Los cambios estacionales más significativos se reflejan en el otoño con un decremento significativo de los individuos de mayor talla desde el inicio de las extracciones en 2005 hasta 2007 (Fig. 6.8). Sin embargo, también se puede observar en el *stock* de individuos presentes en invierno de 2007 un decremento de los individuos pequeños ($L_T < 20$ mm) y un importante cambio en la abundancia de individuos de talla intermedia en la primavera de 2007 en comparación con este mismo periodo en el año 2006.

Del análisis continuado de las distribuciones de frecuencias por longitud estacionales se podría destacar que los individuos más grandes se presentaron proporcionalmente menos abundantes en el año 2007 (Figs. 6.8 y 6.9). Este patrón se magnifica en los machos, ya que durante el año 2007 la cohorte 1+ de éstos desapareció de la población en mayo, mientras que en el 2006 esta cohorte se mantuvo en la población hasta julio (Fig. 6.10). Este aspecto refleja un periodo reproductor más corto en 2007 para el *stock* de los machos 1+, hipotéticamente más fecundos. El conjunto de estos cambios se traduce en una disminución progresiva de la talla media anual de los individuos de la población desde el inicio de la extracciones ($L_T(2005) = 30,50 \pm 0,38$; $L_T(2006) = 25,36 \pm 0,23$; $L_T(2007) = 23,20 \pm 0,34$; ANOVA: $F_{(2,550)} = 32,34$, $p < 0,001$) y podría estar indicando una pérdida de la estructura esperada en función de la dinámica poblacional temporal.

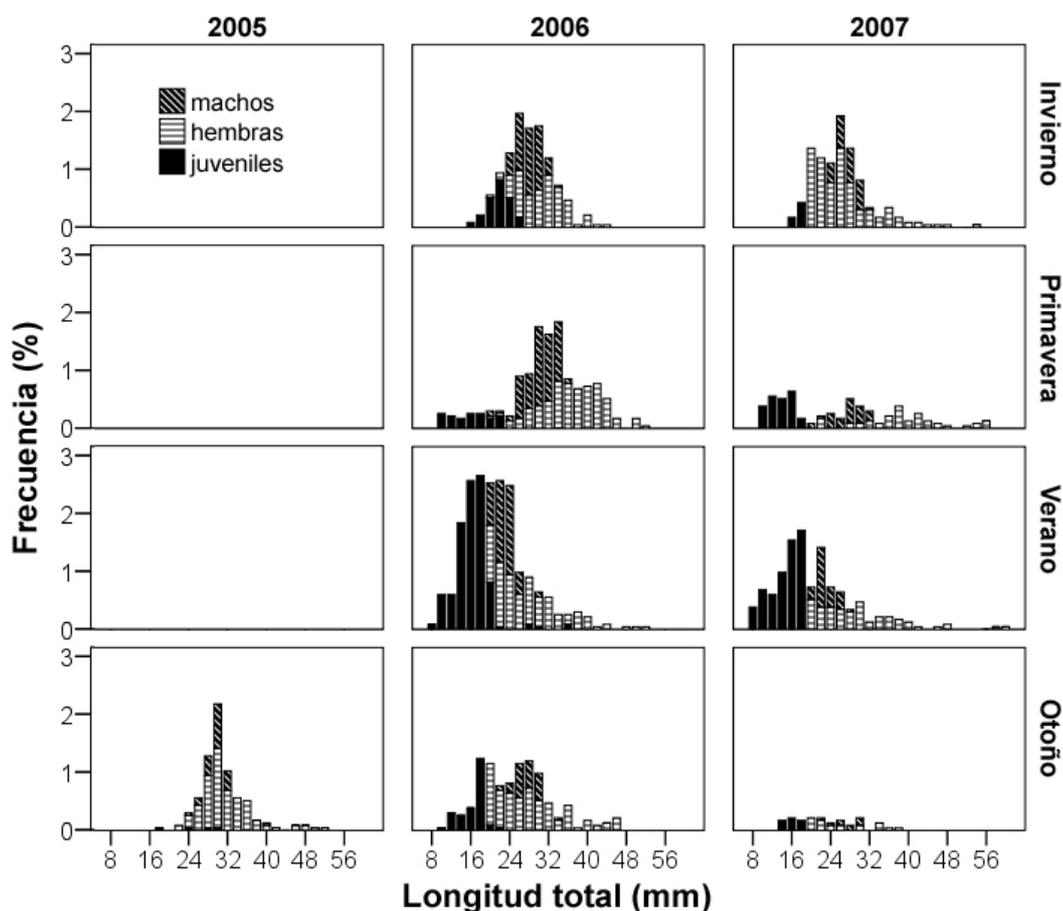


Figura 6.8. Distribuciones de frecuencias por longitud estacionales de la población de *G. holbrooki* del río Chícamo, sometida a control sostenido por extracción.

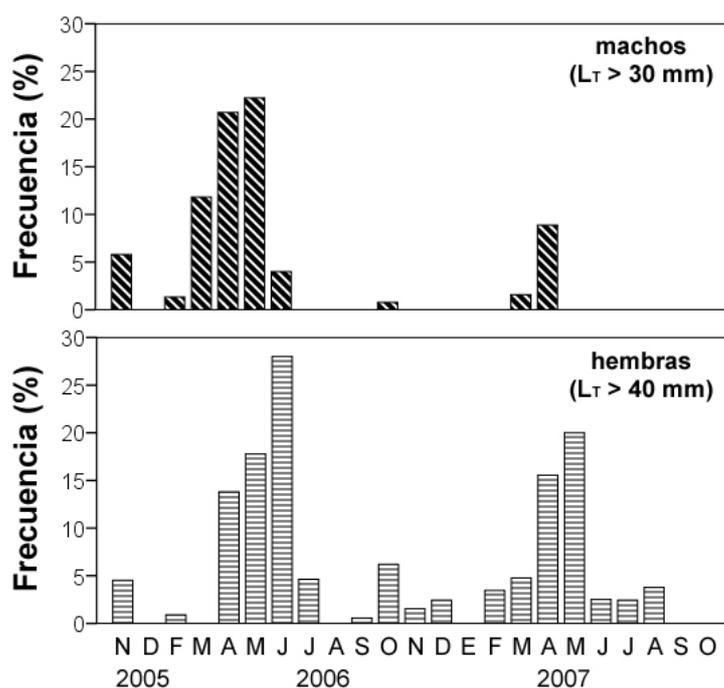


Figura 6.9. Abundancia relativa mensual de los individuos de mayor talla (machos > 30 mm L_T ; hembras > 40 mm L_T) en la población de *G. holbrooki* del río Chícamo, sometida a control sostenido por extracción.

En la figura 6.11 se muestra la variación temporal del índice de diversidad de tallas aplicado a la totalidad de individuos capturados por mes. En los dos años comprendidos en el seguimiento de la estrategia se observa un patrón similar en la variación de la diversidad de tallas. En el periodo correspondiente con el reclutamiento desde mayo a octubre aparecieron mayores valores de diversidad, pero sin cambios significativos entre los años 2006 y 2007 (ANOVA: $F_{(1,10)} = 0,59$, $p = 0,461$). Durante el periodo extendido entre noviembre y abril, la diversidad de tallas de la población decreció en los dos años, pero durante el segundo ciclo anual de seguimiento esta diversidad fue significativamente mayor a la observada en ese mismo periodo del ciclo anterior (ANOVA: $F_{(1,9)} = 10,24$, $p = 0,011$) (Fig. 6.11).

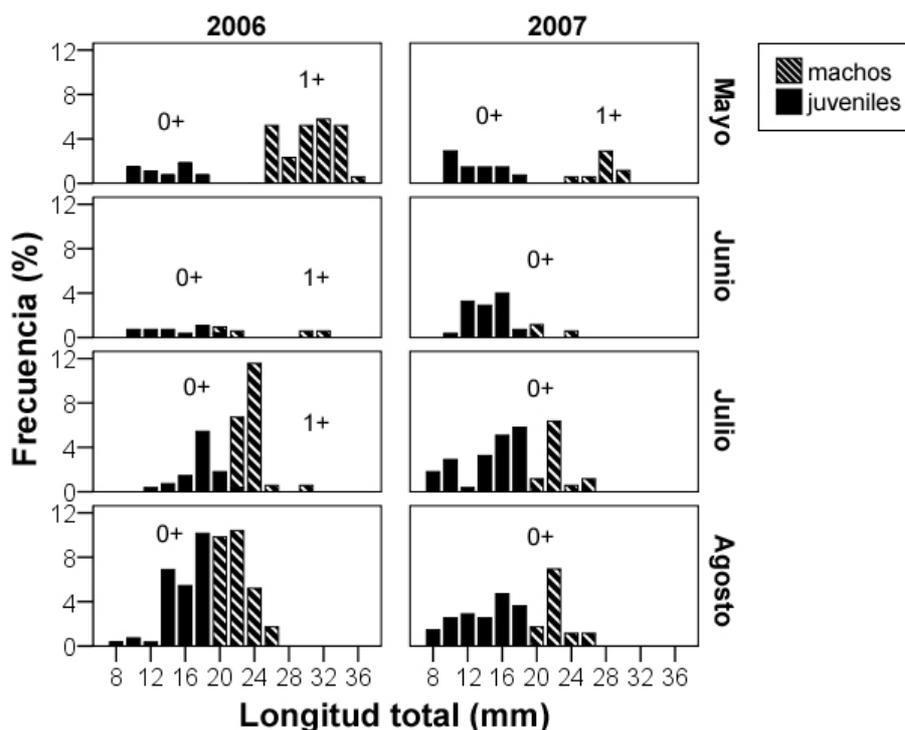


Figura 6.10. Distribuciones de frecuencias por longitud de la población de *G. holbrooki* del río Chícamo, sometida a control sostenido por extracción, para los meses de mayo a agosto de los años 2006 y 2007.

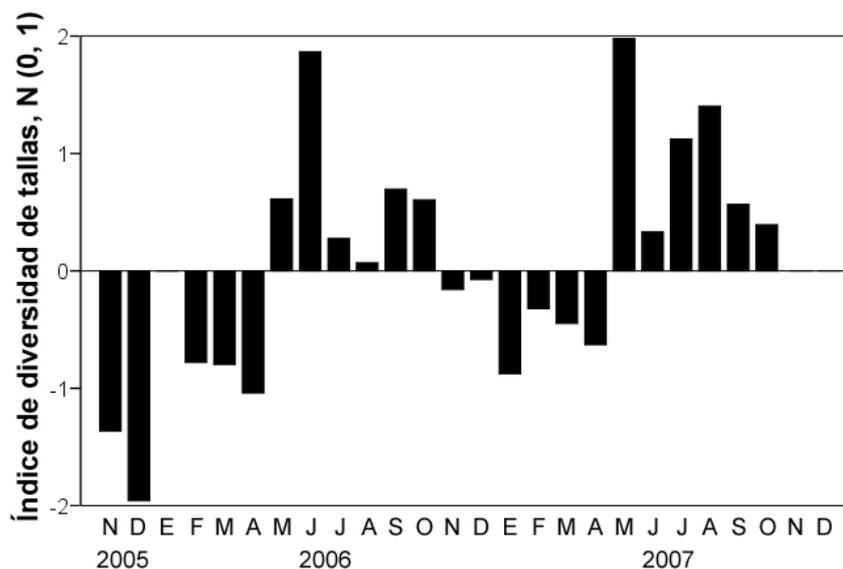


Figura 6.11. Variación temporal del índice de diversidad de tallas de la población de *G. holbrooki* del río Chícamo, sometida a control sostenido por extracción. Los datos han sido transformados a una distribución normal estándar para facilitar su valoración. Los meses con menos de 10 individuos capturados no han sido representados.

En la población se detectó una presencia significativa de juveniles ($L_T < 20$ mm), con una aparición continua, desde mayo hasta noviembre (ver capítulo 3 de la presente memoria). En general, en este periodo la proporción de individuos juveniles en el total de la población resultó elevada (37,5%). No obstante, analizando los diagramas de frecuencias acumuladas de longitud total (Fig. 6.12), se observa cómo el reclutamiento del año 2007 resultó más intenso, debido fundamentalmente a un incremento en los reclutas nacidos en la primera fase del periodo de reclutamiento, por la reproducción mayoritaria de los individuos 1+. Este aspecto se traduce en un mayor *ratio* juveniles:adultos en las capturas de mayo-julio de 2007 al comparar con el mismo periodo de 2006 (Chi-cuadrado: $\chi^2_{(1)} = 128,85$, $p < 0,001$). Sin embargo, durante la segunda fase del periodo de reclutamiento (agosto-noviembre), debida a la reproducción de los individuos 0+ maduros, no fueron detectadas diferencias significativas en dicho *ratio* entre los dos años (Chi-cuadrado: $\chi^2_{(1)} = 0,47$, $p = 0,490$).

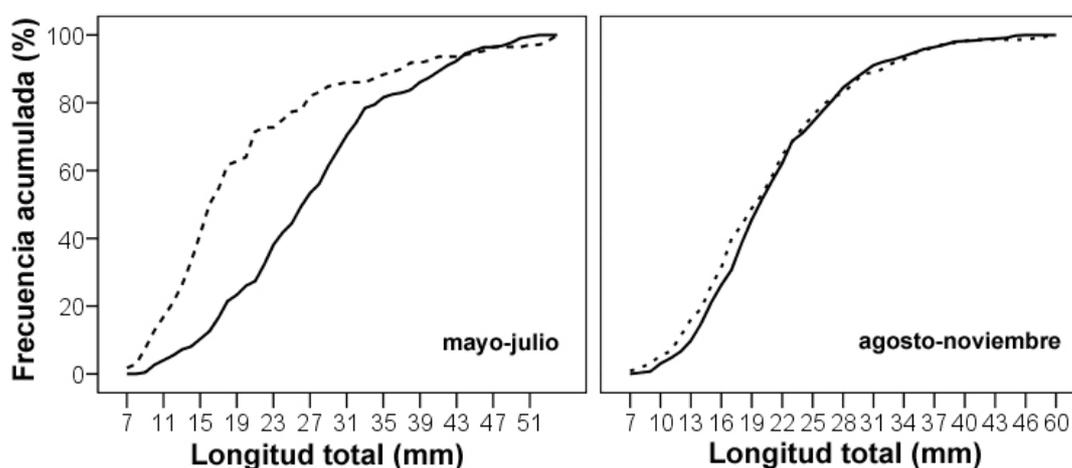


Figura 6.12. Diagramas de frecuencias acumuladas de longitud total en la población de *G. holbrooki* del río Chícamo, sometida a control sostenido por extracción. Se presentan por separado los meses de mayo-julio y los meses de agosto-noviembre. La línea continua representa el año 2006 y la línea discontinua el año 2007.

Las tasas de crecimiento mensual de cada una de las dos subcohortes anuales (subcohorte A y subcohorte B) identificadas en las distribuciones de frecuencias por longitud (ver capítulo 3 de la presente memoria) fueron comparadas entre los dos ciclos anuales de estudio. En concreto, se compararon durante las fases de crecimiento más rápido de los individuos. Esto es, para las subcohortes A de machos y hembras se hicieron las comparaciones del crecimiento mensual entre los meses de mayo y septiembre. Y para las subcohortes B de machos y hembras se hicieron las comparaciones entre los meses de noviembre y junio del año siguiente. La tabla 6.1 muestra los resultados de los análisis, y en ella se puede ver que no aparecieron diferencias significativas en ninguno de los casos.

Tabla 6.1. Comparación de las tasas de crecimiento mensual ($G(L_T)$, %, media \pm SE) de las subcohortes de *G. holbrooki* de la población del río Chícamo, sometida a control sostenido por extracción, entre los ciclos anuales de estudio mediante ANOVA: Estadístico F, grados de libertad (gl) y valores de p.

		2006	2007	ANOVA		
				F	gl	p
Machos	subcohorta A	21,56 \pm 7,38	27,25 \pm 7,51	0,29	1, 15	0,597
Hembras	subcohorta A	29,46 \pm 6,85	33,44 \pm 10,43	0,11	1, 20	0,742
		2005-2006	2006-2007			
Machos	subcohorta B	8,20 \pm 4,70	10,20 \pm 6,48	0,06	1, 8	0,809
Hembras	subcohorta B	8,33 \pm 7,67	6,12 \pm 4,59	0,89	1, 16	0,360

Tabla 6.2. Resultados de los ANCOVAs realizados con los parámetros de la estrategia de vida de la población de *G. holbrooki* del río Chícamo, sometida a control sostenido por extracción: Estadístico F, grados de libertad (gl) y valores de p. La longitud total (L_T) es la covariable y el año es el factor fijo. M_E : peso eviscerado, M_G : peso gonadal, IGS: índice gonadosomático, Fec.pot.: fecundidad potencial, Fec.real: fecundidad real, M_S ovoc: peso seco de los ovocitos (estadio I), M_S embr: peso seco de los embriones (estadios V-VI).

		Efecto de L_T			Comparación entre años		
		F	gl	p	F	gl	p
(a) Condición							
Machos 0+	M_E	3264,24	1, 121	<0,001	9,34	1, 121	0,003
Machos 1+	M_E	1988,67	1, 120	<0,001	6,75	1, 120	0,011
Hembras 0+	M_E	15008,35	1, 180	<0,001	9,71	1, 180	0,002
Hembras 1+	M_E	9120,84	1, 142	<0,001	8,85	1, 142	0,003
(b) Inversión reproductora							
Machos 0+	M_G	19,76	1, 128	<0,001	0,12	1, 128	0,724
	IGS	-	-	-	0,20	1, 129	0,654
Machos 1+	M_G	151,91	1, 120	<0,001	9,20	1, 120	0,003
	IGS	-	-	-	0,06	1, 121	0,807
Hembras 0+	M_G	121,62	1, 89	<0,001	0,10	1, 89	0,747
	IGS	-	-	-	0,01	1, 90	0,939
	Fec.pot.	5,38	1, 89	0,023	16,04	1, 91	<0,001
	Fec.real	24,37	1, 33	<0,001	2,20	1, 34	0,148
	M_S ovoc	5,41	1, 5	0,068	0,71	1, 6	0,433
	M_S embr	1,52	1, 17	0,234	0,00	1, 18	0,951
Hembras 1+	M_G	365,51	1, 130	<0,001	11,82	1, 130	0,001
	IGS	-	-	-	6,40	1, 132	0,013
	Fec.pot.	57,92	1, 74	<0,001	39,45	1, 75	<0,001
	Fec.real	98,70	1, 86	<0,001	5,42	1, 87	0,022
	M_S ovoc	0,60	1, 5	0,473	1,18	1, 6	0,318
	M_S embr	0,77	1, 15	0,394	0,43	1, 16	0,523

La condición somática y los parámetros relacionados con la inversión reproductora, con excepción del IGS y del peso seco de los ovocitos (estadio I) y embriones, mostraron dependencia significativa de la longitud total (Tabla 6.2). Una vez corregido el efecto de covariación provocado por la longitud, en las figuras 6.13 y 6.14 se presenta la comparación interanual entre los parámetros descriptores del estado de condición e inversión reproductora.

La condición somática de los individuos de la población, estimada a través del peso eviscerado y con individuos procedentes del periodo de máxima condición en su ciclo anual (ver capítulo 3 de la presente memoria), mostró cambios significativos entre los dos años incluidos en el programa de control sostenido. No obstante, el patrón que se refleja es diferente entre los individuos 1+ y 0+. Así, machos y hembras de edad 1+ en el periodo de incremento de la condición somática coincidente con el final del invierno y la primavera presentaron mayor estado de condición en el año 2007 (Fig. 6.13). Contrariamente, la fracción poblacional de individuos 0+ durante sus primeros eventos reproductores (verano y principios de otoño) sufrió un decremento significativo de la condición en el 2007 (Fig. 6.13).

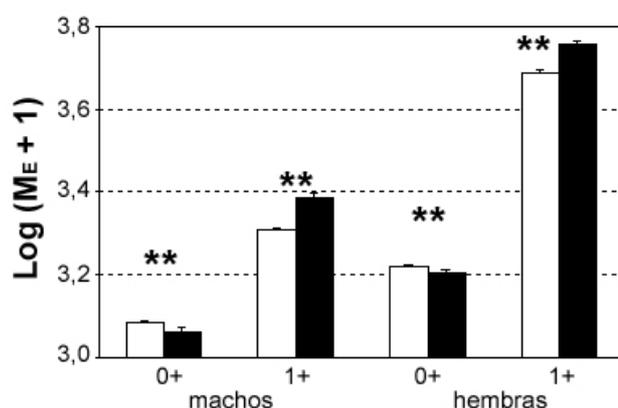


Figura 6.13. Comparación de la condición somática entre años para las clases de edad 0+ y 1+ de los machos y las hembras de la población de *G. holbrooki* del río Chícamo, sometida a control sostenido por extracción. Las barras blancas representan el año 2006 y las barras negras el 2007. Las diferencias significativas aparecen indicadas: (*) $p < 0,1$; (**) $p < 0,05$; (***) $p < 0,001$. M_T : peso total; M_E : peso eviscerado.

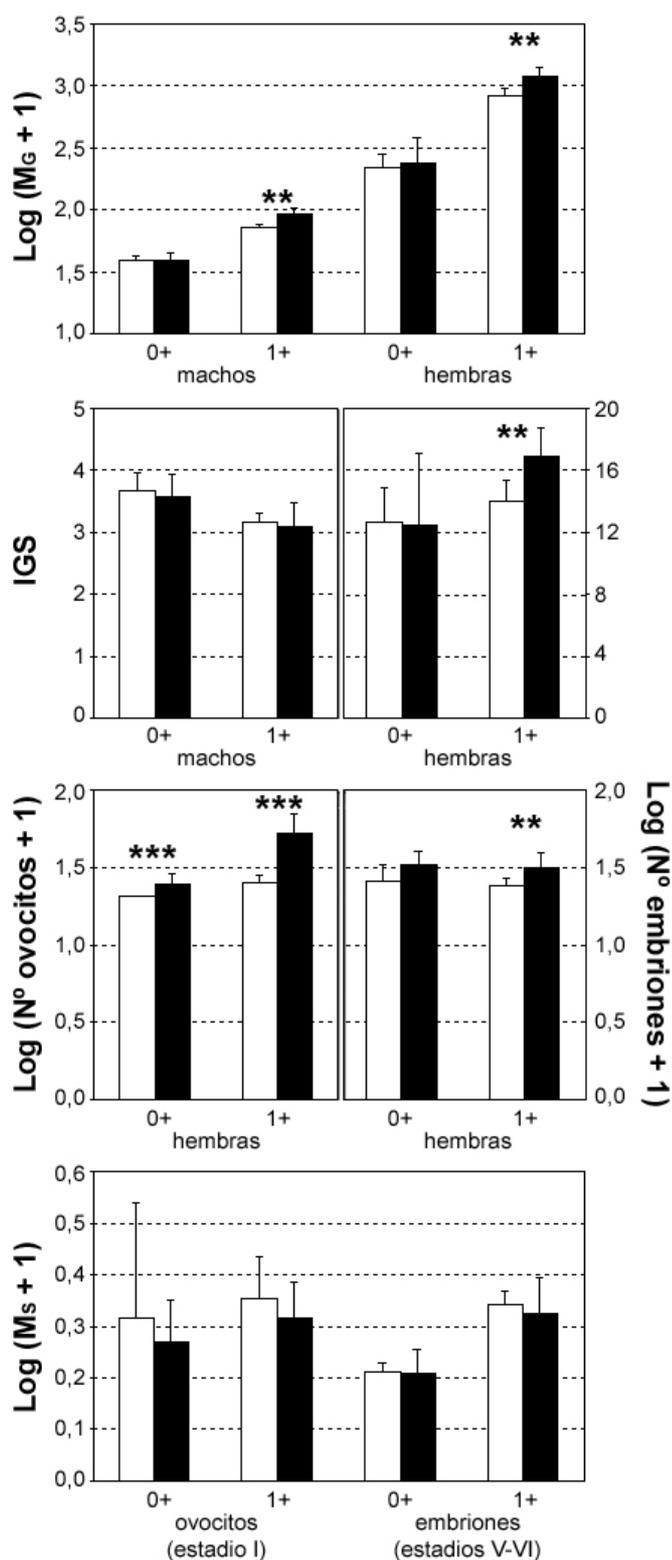


Figura 6.14. Comparación de los parámetros reproductores entre años para las clases de edad 0+ y 1+ de los machos y las hembras de la población de *G. holbrooki* del río Chícamo, sometida a control sostenido por extracción. Las barras blancas representan el año 2006 y las barras negras el 2007. Las diferencias significativas aparecen indicadas: (*) p < 0,1; (**) p < 0,05; (***) p < 0,001. M_G: peso gonadal; IGS: índice gonadosomático; M_S: peso seco.

En función de los valores de IGS y peso gonadal (Fig. 6.14), las hembras 1+ en el momento previo a la reproducción (abril-mayo) mostraron tamaños en sus gónadas significativamente mayores durante el segundo año de control de la población (2007). Este patrón también se observa de forma significativa en los machos 1+ con valores estimados a través del peso gonadal. Los individuos 0+ de la población en sus primeros eventos reproductores (verano y principios de otoño) no mostraron cambios significativos en su desarrollo gonadal entre los años 2006 y 2007.

Además, el porcentaje de hembras 1+ maduras existente en la fase inicial del periodo reproductor no varió significativamente entre años (2006: 95,61%; 2007: 96,23%; Chi-cuadrado: $\chi^2_{(1)} = 0,12$, $p = 0,732$), mientras que las hembras 0+ maduras, en el periodo correspondiente a sus primeros eventos reproductores, fueron menos abundantes en el año 2007 (2006: 53,10%; 2007: 39,58%; Chi-cuadrado: $\chi^2_{(1)} = 8,63$, $p = 0,003$). En cuanto a la talla de primera madurez, a pesar de que la talla estimada mediante regresión logística para las hembras 0+ en el año 2007 ($L_T = 29,6$ mm) fue ligeramente superior a la del 2006 ($L_T = 27,0$ mm) (Fig. 6.15), las diferencias no resultaron significativas (GEE: Wald- $\chi^2_{(1)} = 0,538$, $p = 0,463$). En el caso de las hembras 1+, este parámetro no pudo compararse porque todas las capturadas en 2007 se encontraban maduras.

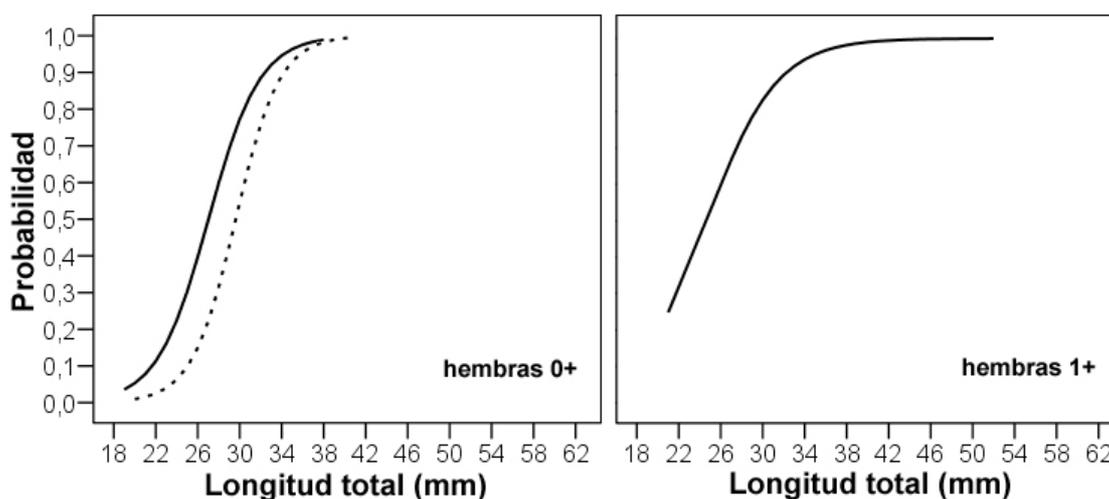


Figura 6.15. Probabilidad pronosticada de madurez en función de la longitud total para las clases de edad 0+ y 1+ de las hembras de la población de *G. holbrooki* del río Chícamo, sometida a control sostenido por extracción. La línea continua representa el año 2006 y la línea discontinua el año 2007.

El periodo reproductor, establecido en función de la presencia de ovocitos maduros y embriones en desarrollo en las hembras, se inició aproximadamente en la misma fecha en los años 2006 y 2007, pero se prolongó durante un mes más en el 2007. En el ciclo de 2006, los primeros ovocitos maduros fueron detectados el 3 de marzo y

los últimos embriones se detectaron el 14 de septiembre, aunque estos embriones se encontraban en los estadios III-V, de manera que la última fecha estimada de nacimiento estaría en torno al día 1 de octubre (según Tavolga 1949). En 2007, se detectaron hembras con ovocitos maduros a partir del 27 de febrero y hasta el 5 de noviembre aparecieron hembras con embriones en el último estadio de desarrollo.

Los parámetros relativos a la fecundidad también mostraron cambios significativos entre los periodos de análisis. La fecundidad potencial (basada en los ovocitos) de la totalidad de hembras y la fecundidad real (basada en los embriones) de únicamente las hembras 1+ resultaron mayores de forma significativa en la época reproductora del ciclo 2007 (Fig. 6.14). La fecundidad real de las hembras 0+, aunque presentó una tendencia a aumentar, no mostró cambios significativos. En lo relativo al peso de ovocitos y embriones, no hemos detectado cambios significativos entre los dos periodos de comparación (Fig. 6.14), si bien, debemos ser conscientes del bajo número de muestras analizadas, especialmente en el caso de los ovocitos.

El *sex ratio* poblacional (machos:hembras) fue significativamente diferente de 1:1 en el conjunto del periodo de estudio, siendo las hembras más abundantes que los machos en casi la totalidad del periodo (Fig. 6.16). No obstante, hemos observado que durante el segundo año del periodo de control sostenido (ciclo 2007), la variación temporal del *sex ratio* fue más irregular, con tres periodos cortos de dominio de los machos en la población (Fig. 6.16). En la comparación realizada entre años, en el periodo previo y de inicio de la reproducción (marzo-junio) la población mostró una proporción machos:hembras similar entre los ciclos de 2006 y 2007 (Chi-cuadrado: $\chi^2_{(1)} = 2,16$, $p = 0,142$). Sin embargo, en la segunda fase del periodo reproductor (julio-octubre) la proporción de machos capturados en la población fue inferior en el año 2007 (Chi-cuadrado: $\chi^2_{(1)} = 7,20$, $p = 0,007$).

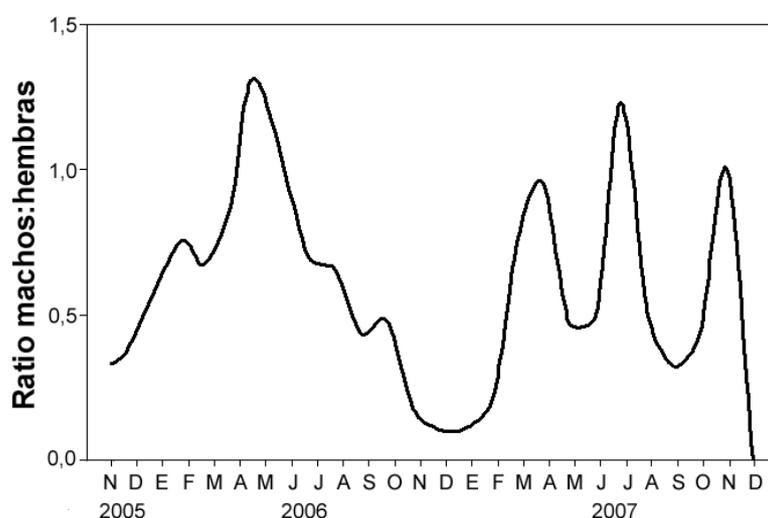


Figura 6.16. Variación temporal del *sex ratio* de *G. holbrooki* en la población de *G. holbrooki* del río Chícamo, sometida a control sostenido por extracción.

Discusión

Control extractivo y seguimiento de abundancias

El conocimiento sobre protocolos de control y erradicación de especies de peces invasoras es una herramienta necesaria para la mejora de los programas de gestión (García-Berthou 2007). No obstante, el número de trabajos que exponen de forma explícita los resultados obtenidos en dichos protocolos son escasos.

El protocolo de control sostenido por extracciones realizado sobre la población establecida en la cabecera del río Chícamo ha conllevado que en febrero de 2008 fueran capturados los últimos ejemplares de *G. holbrooki* en la localidad. Desde entonces y hasta abril de 2010 no se ha vuelto a capturar ningún ejemplar de la especie en el área de control seleccionada.

Mediante un esfuerzo de muestreo elevado, la metodología de captura consistente en la acción combinada de salabre y trampas, junto con un incremento en el esfuerzo de captura mediante muestreos con salabre en periodos previos a la reproducción y durante ésta, parece haber resultado exitosa en el control poblacional. Las especies con elevadas tasas intrínsecas de crecimiento poblacional, como es el caso de *G. holbrooki*, suelen presentar una gran capacidad para recuperar sus poblaciones después de episodios de sobreexplotación o de un impacto ambiental que reduzca sus poblaciones de forma drástica (Goodwin et al. 2006, Pyke 2008). No obstante, las extracciones realizadas en el programa de control mostrado en este trabajo han llevado a una probable erradicación de la población, es decir, podríamos confirmar un aparente éxito de la erradicación de la población tras dos años de seguimiento de la localidad de control. No obstante, entre las recomendaciones que establece la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) relativas a la gestión de fauna invasora (*Guías para la prevención de pérdidas de diversidad biológica ocasionadas por especies exóticas invasoras*, Febrero 2000; www.iucn.org), debe existir un compromiso continuo por los responsables de los proyectos de gestión y, aunque se estime que la erradicación ha sido lograda, se debe continuar realizando el seguimiento hasta que no existan dudas razonables sobre el resultado.

La metodología de captura utilizada ya se había mostrado muy eficaz para especies de pequeña talla en arroyos de pequeño calibre (Clavero et al. 2006), así como en otros sistemas lénticos de escasa profundidad (Oliva-Paterna et al. 2009). Estos hábitats son similares a los presentes en la localidad de control con pozas o zonas lénticas de escasa profundidad. Esta metodología se mostró incluso más eficaz que la pesca eléctrica en muestreos previos realizados en el mismo tramo de estudio. Sin embargo, varios son los condicionantes que, además del programa de control desarrollado, han podido contribuir a la probable erradicación de la población. En primer lugar, la eficacia de la metodología empleada puede haber sido potenciada por el pequeño tamaño de los hábitats de captura (pozas someras) en las localidades de

muestreo y la baja densidad de la población al inicio del programa de control sostenido. Esta baja densidad, evaluada en 8-13 individuos/m² en las charcas someras durante muestreos realizados en el verano de 2005, podría ser reflejo de las características de hábitat subóptimo para la especie que presenta la cabecera del río Chícamo y debe haber sido un importante condicionante en el logro de la supuesta erradicación de la población.

El aislamiento de la población de *G. holbrooki* objeto del presente estudio es, sin duda, otro de los condicionantes que, de forma sinérgica, se suman a dicho éxito. Esta población podía considerarse como un *stock* aislado en la cabecera del río Chícamo, básicamente debido a la localización del Cañón del Chícamo justo en el tramo fluvial aguas abajo de la localidad de control. A pesar de la capacidad de colonización de ambientes nuevos por parte de la especie (Pyke 2005), es muy improbable que, mediante migración natural, individuos dispersantes de otros grupos poblacionales localizados aguas abajo de dicho cañón puedan remontar un tramo fluvial caracterizado por la presencia de un mesohábitat continuo de rápidos y pequeños saltos de agua. A esto se suma el escaso desplazamiento que los individuos de una misma población realizan entre mesohábitats óptimos (p.ej. pozas someras lénticas) separados por zonas hostiles o de mayor velocidad de la corriente (Congdon 1994, Chapman & Warburton 2006). De hecho, en especies del género, mediante trabajos realizados con datos genéticos y demográficos (Yardley & Hubbs 1976, Feder et al. 1984), se han encontrado claras evidencias de subdivisiones espaciales en un mismo *stock* poblacional. En conjunto, podemos concluir que el aislamiento de la población objeto de control junto con la escasa capacidad de movimiento entre mesohábitats deben haber sido dos condicionantes más que hayan favorecido la erradicación aludida.

A pesar de la amplia tolerancia ambiental de varias especies del género (Hubbs 2000), las poblaciones de *G. holbrooki* no son muy comunes en ambientes lóticos con alta variación ambiental, no regulados y con impactos ambientales mínimos (Pritchard et al. 2004), como es el caso del río Chícamo en la zona de cabecera. En estos ambientes las poblaciones de la especie pueden verse afectadas de forma significativa por eventos impredecibles como las riadas o crecidas drásticas del caudal y las sequías típicas de los arroyos de carácter mediterráneo. Declives drásticos interanuales en la densidad de poblaciones de la especie ya han sido relacionados con cambios repentinos en los caudales (Dudley & Matter 1999, Chapman & Warburton 2006). De este modo, otro factor condicionante en la población de *G. holbrooki* de la cabecera del río Chícamo debe haber sido el carácter impredecible de las avenidas junto con el efecto de lavado que ejercen en este sistema (Vidal-Abarca et al. 2000). Aunque no disponemos de datos cuantitativos sobre la variación de caudal, durante el periodo de estudio la localidad de control ha sufrido al menos dos episodios de crecidas drásticas importantes. De este modo, es probable que la población objeto de control estuviera desde un inicio en un estado de condición poblacional mediocre o malo, en un ambiente subóptimo para su

viabilidad y, en consecuencia, la probable erradicación de la misma se haya visto favorecida.

Por otro lado, se ha detectado una correlación negativa entre las densidades de la población y la profundidad del agua, evaluada básicamente en las pozas o zonas someras de la localidad de control. Consideramos que esta relación se debe básicamente a la coincidencia en el tiempo entre el control por extracción y las actuaciones de rehabilitación del hábitat inmersas en el proyecto LIFE-Nature “Conservación de *stocks* genéticos exclusivos de *Aphanius iberus* en la Región de Murcia”. Parte de las actuaciones de rehabilitación realizadas consistieron en ampliar el hábitat disponible para las poblaciones de peces mediante la creación de nuevas charcas anexas al cauce y la reducción de la colmatación por sustratos finos y vegetación emergente (principalmente *Typha domingensis*) en charcas ya existentes. El resultado es que la profundidad media del tramo que conforma la localidad de estudio resultó ligeramente incrementada, coincidiendo con la disminución continuada de la abundancia relativa de *G. holbrooki* en la población.

A pesar de la dificultad que suele conllevar la erradicación de sus poblaciones, minimizar el impacto que *G. holbrooki* ejerce sobre la fauna nativa debería considerarse como una acción prioritaria en la gestión ambiental, particularmente en aquellos espacios que albergan poblaciones con un riesgo de extinción de especies amenazadas (Macdonald & Tonkin 2008). Pyke (2008) sugiere que la reducción de cualquier impacto negativo de esta especie sobre fauna autóctona puede ser alcanzado mediante la reducción de la densidad de la población o mediante la reducción del impacto que ejerce cada individuo. La reducción de las densidades que hemos conseguido mediante el control sostenido de la población del río Chícamo se ha visto rápidamente seguida de importantes cambios en la comunidad de peces. El seguimiento a largo plazo de la abundancia de las distintas especies presentes en la cabecera del río Chícamo, refleja varias pautas a destacar. En primer lugar, se observa un claro aumento en la población de juveniles y pequeñas tallas de *L. sclateri* que coincide con la desaparición de la población de *G. holbrooki*, pero que probablemente también se haya visto favorecido por las actuaciones de rehabilitación comentadas. Además, podemos observar que la población de *A. iberus* mantiene las densidades presentes al inicio del estudio hasta 2009 y que en 2010 apunta hacia una recuperación importante. Además de por la reducción en la interacción con *G. holbrooki* (Rincón et al. 2002, Caiola & De Sostoa 2005), la posible recuperación de la población de *A. iberus* debe estar también fomentada por la rehabilitación del hábitat aludida y por el programa de reintroducciones que se viene desarrollando en la localidad de estudio (Oliva-Paterna & Torralva 2008), y que a lo largo de 2009 ha ido incrementando el número de ejemplares. En definitiva, la comunidad actual de la cabecera del río Chícamo estaría conformada mayoritariamente por las dos especies con presencia histórica en la zona.

Efectos sobre la estrategia de vida

Los parámetros descriptores de la estrategia de vida de la especie han mostrado cambios significativos a lo largo del tiempo durante el periodo de control sostenido de la población de *G. holbrooki* objeto de estudio. Los efectos directos derivados de la extracción y la consecuente disminución de la densidad poblacional pueden ser las causas de mayor relevancia para explicar varios de los cambios observados en dicha estrategia.

Después de un año con extracciones continuas sobre la población, se han detectado alteraciones de la estructura de tallas de la misma, manifestadas principalmente por un decremento significativo de la proporción de individuos de mayor talla y de la talla promedio de la población. Asimismo, se ha detectado una reducción de la estructura de edades poblacional durante la campaña estival: en el verano de 2007 no fueron capturados machos de la clase de edad 1+, a diferencia del mismo periodo de 2006. Debido a la mayor tasa de maduración sexual de la cohorte 1+ y a su capacidad de producir descendencia más abundante y de mejor calidad (Hughes 1985, Fernández-Delgado & Rossomanno 1997), la desaparición más temprana de los individuos más longevos puede suponer un claro decremento de la fecundidad poblacional durante el ciclo de 2007 y una disminución del potencial reproductor del conjunto de la población.

La aproximación a la estructura de tallas de la población ha sido realizada con las capturas obtenidas mediante los muestreos tipo I. Con la metodología empleada en estos muestreos se puede asumir una capturabilidad similar para la totalidad de clases de edad presentes en la población. No obstante, los resultados muestran un efecto directo del control sostenido que, en nuestra opinión, refleja una mayor capturabilidad y mayor extracción de los individuos grandes de la población.

La pérdida de la estructura de tallas de la población también ha quedado reflejada en el análisis del índice de diversidad de tallas. Durante el periodo invernal e inicio de la primavera, en los que prácticamente no se incorporan nuevos reclutas a la población, la diversidad de tallas decreció con respecto a la encontrada en verano y otoño. Este cambio coincide en el tiempo con la fase de crecimiento lento de los individuos y el consecuente aumento del solapamiento entre los distintos grupos de talla poblacionales (ver capítulo 3 de la presente memoria). No obstante, en el periodo de noviembre a abril del segundo ciclo anual de seguimiento la diversidad de tallas en la población fue significativamente mayor a la observada en ese mismo periodo del ciclo anterior. Este hecho podría estar mostrando de forma cuantitativa la desestructuración de los grupos de talla de la población observada gráficamente en las distribuciones de frecuencias por longitud. Finalmente, las variaciones ocurridas en el *sex ratio* poblacional también pudieron ser consecuencia de la desestructuración poblacional que, en conjunto, puede afectar o alterar el potencial reproductor de la población (p.ej. Farr 1977, Ros et al. 2003, Smith 2007, Córdoba-Aguilar 2009).

En contraposición a las consecuencias pasivas directas de la extracción de individuos que se reflejan en la estructura poblacional, los resultados del presente estudio muestran lo que parece ser una respuesta activa en la estrategia reproductora de *G. holbrooki*. En sistemas lénticos de la Península Ibérica, se ha constatado que cada clase de edad de una misma población puede mostrar una estrategia reproductora diferente (Fernández-Delgado & Rossomanno 1997). En relación con los cambios significativos sufridos en la densidad poblacional y en su estructura de tallas, la población de *G. holbrooki* presente en la cabecera del río Chícamo pareció mostrar una respuesta diferente en su estrategia para cada clase de edad en dos periodos de reproducción consecutivos.

Las hembras 1+ responsables del primer evento reproductor de la población, que además conforman la fracción con mayor participación en el conjunto de la fecundidad poblacional (Fernández-Delgado & Rossomanno 1997), mostraron una fecundidad potencial y real más elevada durante el segundo año de extracciones, sin que el peso de sus embriones se viese disminuido. En concordancia con esto, sus gónadas se mostraron más desarrolladas, coincidiendo así con los resultados de los experimentos realizados por Lutnesky & Adkins (2003). El incremento del número de ovocitos más que de su calidad o tamaño en respuesta a bajas densidades es una estrategia que ha sido descrita en otras especies de peces (Bradford & Stephenson 1992, Funakoshi 1992, entre otros).

De forma diferente, las hembras 0+ de *G. holbrooki* no mostraron un incremento en su fecundidad real (el aumento en su fecundidad potencial podría indicar un patrón similar sin culminar) ni en su desarrollo gonadal, pero fueron la fracción poblacional responsable de la mayor extensión del periodo reproductor observada en 2007. Es decir, las hembras reproductoras que predominan en la segunda mitad del periodo reproductor pertenecen a la clase de edad 0+ y, ante las condiciones de menor densidad y desestructuración poblacionales de la población del río Chícamo durante el segundo año, presentaron gónadas maduras durante un mes más (esto es, hasta noviembre). La mayor extensión del periodo reproductor se tradujo en una extensión del reclutamiento durante un mes adicional en 2007. De acuerdo con estos resultados, el experimento realizado por Horn & Stewart (1990) mostró que poblaciones sometidas a estrés ambiental aumentaban el periodo de reclutamiento presentando un pulso adicional a finales de otoño.

Por su parte, los machos 1+ de la población también presentaron mayores pesos gonadales durante el segundo año de estudio. Como consecuencia de la mayor inversión reproductora que los individuos 1+ de ambos sexos realizaron en el ciclo de 2007, durante los primeros meses del periodo de reclutamiento, debido casi exclusivamente a la reproducción de estos individuos 1+, se alcanzó una mayor intensidad del reclutamiento (mayor *ratio* juveniles:adultos). Durante la segunda parte del periodo de reclutamiento, debido principalmente a la reproducción de los individuos nacidos al inicio de esa misma estación (Fernández-Delgado & Rossomanno 1997), la intensidad del reclutamiento detectada en la población del río

Chícamo fue similar aunque éste se extendería durante más tiempo. Una fecundidad y un reclutamiento más elevados como respuesta a condiciones de baja densidad poblacional han sido previamente descritos en Poecílidos (Warren 1973, Dahlgren 1979, Borg et al. 2006) y otros taxones de peces (Nikolsky et al. 1973, Rothschild & Fogarty 1989, Koslow et al. 1995, Britton et al. 2008).

Efectos densodependientes sobre la estrategia de reproducción han sido atribuidos en la bibliografía a la comunicación química interindividual (Lutnesky & Adkins 2003), a cambios en el reparto energético influidos por variaciones en las interacciones sociales (Horn & Stewart 1990, Borg et al. 2006, Britton et al. 2008) e incluso a limitaciones en la disponibilidad de hábitat en casos de aumento de la densidad poblacional (Forrester 1995). Una combinación de factores, similares o no a los mencionados, podrían haber afectado a la población de *G. holbrooki* objeto del presente estudio, ya que, aunque algunos de nuestros resultados coinciden con los obtenidos en estudios previos, otros, sin embargo, no lo hacen de forma clara. En este sentido, el crecimiento medio mensual en longitud no resultó significativamente modificado ni en los machos ni en las hembras de la población en condiciones de diferente densidad poblacional, de forma diferente a los resultados mostrados por algunos estudios previos (p.ej. Lorenzen & Enberg 2002, Lutnesky & Adkins 2003, Beaudouin et al. 2008), aunque una tasa de crecimiento invariable ante el cambio de densidad poblacional también ha sido descrita en otras especies de peces (p.ej. Fox 1994). Sin embargo, el análisis de las tasas de crecimiento de la población del río Chícamo debe ser realizado con cautela, debido a la disminución de las tallas medias poblacionales descritas en ella.

En términos generales, de acuerdo con la teoría de la compensación entre la inversión reproductora y la inversión en crecimiento somático (*tradeoff* en Reznick 1983), sería esperable una relación inversa entre la condición somática y la inversión reproductora en los individuos adultos de la población. Sin embargo, la condición somática de los individuos de *G. holbrooki* de la población del río Chícamo deben verse afectados por otros factores de carácter biótico y abiótico influidos por el cambio de abundancia poblacional y de competencia intraespecífica, tales como la disponibilidad de alimento o la presencia de refugio (Wootton 1998). Así, hemos observado que tanto los machos como las hembras pertenecientes a la clase de edad 1+, durante los meses previos y de comienzo de la reproducción, presentaron una condición somática más elevada en el segundo año de extracciones. El aumento de los fenómenos de competencia intraespecífica por los recursos del ambiente en condiciones de alta densidad poblacional es un fenómeno frecuente en las poblaciones biológicas (Heath 1992), y sus efectos sobre la condición somática han sido descritos en especies de pequeña talla de ambientes someros (Verdiell-Cubedo et al. 2006, 2007). La fracción de individuos 1+ de nuestra población, aunque mostró una mayor inversión reproductora al inicio del periodo reproductor de 2007 y ello podría haberse reflejado en un decremento de su condición, conforman un *stock* poblacional que pasó el invierno en condiciones de menor densidad poblacional, probablemente con una interacción competitiva inferior a inviernos anteriores que les

habría permitido una mayor reserva de energía. Por el contrario, los individuos 0+ de la población durante sus primeros eventos reproductores mostraron un decremento significativo de la condición somática en el año 2007, que tampoco puede ser relacionado directamente con un cambio en su inversión reproductora. De nuevo, otros factores relacionados con la competencia interindividual por los recursos del ambiente o con la búsqueda de pareja deben estar afectando al balance energético de los individuos.

Aunque en principio se esperase que la respuesta de *G. holbrooki* ante las disminuciones de densidad poblacional por extracción de individuos se ajustase a patrones generales de variación, los resultados obtenidos en la población del río Chícamo apoya la teoría de que los procesos que afectan a las dinámicas poblacionales pueden variar entre especies e incluso en cada situación particular (Forrester 1995). Así por ejemplo, aunque podría esperarse que la talla de primera madurez fuese menor en condiciones de menor densidad poblacional (Fox & Keast 1991, Britton et al. 2008), dicho patrón no ha sido observado en la población de *G. holbrooki* objeto de estudio. Además, en concordancia con esto, aunque se podría esperar que la población hubiera aumentado el porcentaje de hembras maduras hemos detectado un decremento significativo de su proporción dentro de la clase de edad 0+ en el ciclo reproductor de 2007. Dado que en otras especies de Poecílidos se ha observado que la presencia de otras hembras estimula la maduración (Meffe & Snelson 1989), la menor densidad poblacional existente en el río Chícamo durante el segundo año de extracciones podría estar relacionada con estos resultados. Sin embargo, debemos ser conscientes de la limitación que supone el corto seguimiento temporal (dos años) que, debido a la pronta desaparición de la especie de la localidad de control, se ha podido realizar en dicha población, y de la consecuente limitación en las conclusiones sobre varios de los parámetros descriptores de la estrategia de la especie que puedan extraerse.

En términos de los modelos de estrategias *r-K*, la intensificación de la estrategia tipo *r* en poblaciones de peces, manifestada en la población de *G. holbrooki* del río Chícamo principalmente mediante el aumento de la fecundidad y el reclutamiento ante las extracciones periódicas de individuos, ha sido sugerida como la estrategia reproductora más favorable para las hembras cuando la población está sometida a elevada mortalidad y reducción en la densidad poblacional (Dahlgren 1980, Fox & Keast 1991). La plasticidad que permite a la especie presentar mecanismos de compensación en condiciones de baja densidad facilitan su colonización y el establecimiento poblacional (Chapman & Warburton 2006, Britton et al. 2008) y, consecuentemente, su capacidad de invasión (Fox et al. 2007). De acuerdo con esto, es fundamental estudiar los mecanismos compensatorios que producen las actuaciones de control sobre la biología de las especies invasoras, para poder conocer en profundidad sus mecanismos de resiliencia y, en consecuencia, diseñar acciones más efectivas para su gestión. En este trabajo se observa que *G. holbrooki* muestra una respuesta a la extracción física de individuos que podría reflejar adaptaciones densodependientes compensatorias de su estrategia de vida, es decir, procesos que

estimulan un crecimiento en número de la población ante bajas densidades, actuando a favor de la estabilidad poblacional (Rose et al. 2001). Sin embargo, como ya se ha comentado, el breve seguimiento temporal que hemos podido realizar en el presente estudio en comparación con estudios sobre efectos densodependientes que abarcan series temporales mucho más extensas (p.ej. Funakoshi 1992, Healey 1978, 1980, Koslow et al. 1995) puede ser un condicionante para la obtención de conclusiones taxativas, siendo recomendable una profundización sobre los resultados aquí presentados.

Conclusiones

La experiencia de control sostenido realizada sobre la población de *Gambusia holbrooki* aislada en la cabecera de un arroyo salino de características semiáridas (río Chícamo) ha resultado exitosa. La utilización combinada de métodos activos y pasivos de captura mediante un esfuerzo de extracción constante con intensificaciones en función de la biología poblacional de la especie han llevado a una probable erradicación de la población. Entre los condicionantes no relacionados con el esfuerzo y la metodología de control que han podido contribuir al éxito de la experiencia, deben destacarse la baja densidad poblacional inicial y el aislamiento de la población objetivo, junto a la escasa capacidad de movimiento a través de mesohábitats no óptimos que caracteriza a los individuos de la especie.

El seguimiento de la comunidad de peces en la localidad de control ha constatado un aumento significativo de las poblaciones de las especies nativas presentes. Las tendencias positivas de *Aphanius iberus* y de las pequeñas tallas de *Luciobarbus sclateri* pueden estar directamente relacionadas con el programa de control sostenido y erradicación de *G. holbrooki*, aunque también pueden ser consecuencia de las actuaciones de rehabilitación del hábitat realizadas en la localidad.

El estrés poblacional que supone la extracción continua de individuos de la población se reflejó en cambios significativos temporales en los parámetros descriptores de la estrategia de vida de la especie. Junto a la disminución progresiva de la abundancia poblacional, las extracciones periódicas de individuos alteraron la estructura de tallas poblacional, produciendo principalmente una eliminación de los individuos más grandes y longevos. Sumado al incremento en la variación del *sex ratio* poblacional, se puede estimar una disminución del potencial reproductor de la población en el segundo año de control con extracciones.

Sin embargo, la población presentó variaciones temporales en parámetros descriptores de su estrategia reproductora que podrían indicar una respuesta compensatoria de adaptación densodependiente. En concreto, los individuos pertenecientes a la clase de edad 1+, responsables del primer evento reproductor y que conforman la fracción con mayor participación en la fecundidad poblacional, incrementaron su inversión reproductora, presentando mayor desarrollo gonadal y, en el caso de las hembras, mayor fecundidad individual. En consecuencia, se observó una mayor proporción de juveniles durante los primeros meses del periodo de reclutamiento perteneciente al segundo año de control con extracciones. Por su parte, los individuos pertenecientes a la clase de edad 0+ no aumentaron su inversión reproductora a nivel individual, pero fueron la fracción poblacional responsable de la mayor extensión del periodo reproductor en condiciones de menor densidad de la población.

Bibliografía

- Alcaraz C, García-Berthou E. 2007. Life history variation of invasive mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) along a salinity gradient. *Biological Conservation* 139: 83-92
- Allen GR, Midgley SH, Allen M. 2002. Field guide to the freshwater fishes of Australia. Quality Press, Perth
- Arthington AH, Lloyd LN. 1989. Introduced Poeciliids in Australia and New Zealand. En: Meffe GK, Snelson FF (eds) *Ecology & Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, New Jersey. Pp. 333-348
- Baraza F (coord). 1999. Los hábitats comunitarios en la Región de Murcia. Consejería de Agricultura, Agua y Medio Ambiente, Comunidad Autónoma de la Región de Murcia, Murcia
- Beaudouin R, Ginot V, Monod G. 2008. Growth characteristics of eastern mosquitofish *Gambusia holbrooki* in a northern habitat (Brittany, France). *Journal of Fish Biology* 73: 2468-2484
- Benejam L, Alcaraz C, Sasal P, Simon-Levert G, García-Berthou E. 2009. Life history and parasites of the invasive mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) along a latitudinal gradient. *Biological Invasions* 11: 2265-2277
- Borg ÅA, Rosenqvist G, Amundsen T, Forsgren E. 2006. Presence of same sex individuals negatively affects egg maturation in female guppies (*Poecilia reticulata*). *Behaviour* 143: 747-761
- Bradford RG, Stephenson RL. 1992. Egg weight, fecundity, and gonad weight variability among north-west Atlantic herring (*Clupea harengus*) populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 2045-2054
- Britton JR, Brazier M. 2006. Eradicating the invasive topmouth gudgeon, *Pseudorasbora parva*, from a recreational fishery in northern England. *Fisheries Management and Ecology* 13: 329-335
- Britton JR, Boar RR, Grey J, Foster J, Lugonzo J, Harper DM. 2007. From introduction to fishery dominance: the initial impacts of the invasive carp *Cyprinus carpio* in Lake Naivasha, Kenya, 1999 to 2006. *Journal of Fish Biology* 71: 239-257
- Britton JR, Davies GD, Brazier M. 2008. Contrasting life history traits of invasive topmouth gudgeon (*Pseudorasbora parva*) in adjacent ponds in England. *Journal of Applied Ichthyology* 24: 694-698
- Britton JR, Davies GD, Brazier M. 2010. Towards the successful control of the invasive *Pseudorasbora parva* in the UK. *Biological Invasions* 12: 125-131
- Caiola N, de Sostoa A. 2005. Possible reasons for the decline of two native toothcarps in the Iberian Peninsula: evidence of competition with the introduced Eastern mosquitofish. *Journal of Applied Ichthyology* 21: 358-363
- Capdevila-Argüelles L, Iglesias-García A, Orueta JF, Zilletti B. 2006. Especies exóticas invasoras: Diagnóstico y bases para la prevención y el manejo. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid
- Chapman CP, Warburton K. 2006. Postflood movements and population connectivity in gambusia (*Gambusia holbrooki*). *Ecology of Freshwater Fish* 15: 357-365
- Clavero M, García-Berthou E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 110
- Clavero M, Blanco-Garrido F, Prenda J. 2006. Monitoring small fish populations in streams: A comparison of four passive methods. *Fisheries Research* 78: 243-251
- Congdon BC. 1994. Characteristics of dispersal in the eastern mosquitofish *Gambusia holbrooki*. *Journal of Fish Biology* 45: 943-952
- Córdoba-Aguilar A. 2009. A female evolutionary response when survival is at risk: male harassment mediates early reallocation of resources to increase egg number and size. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 63: 751-763

- Courtenay WR, Meffe Jr. GK. 1989. Small fishes in strange places: a review of introduced poeciliids. En: Meffe GK, Snelson FF (eds) Ecology & Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae). Prentice Hall, New Jersey. Pp. 319-331
- Dahlgren BT. 1979. The effects of population density on fecundity and fertility in the guppy, *Poecilia reticulata* (Peters). Journal of Fish Biology 15: 71-91
- Dahlgren BT. 1980. Influences of population density on reproductive output at food excess in the guppy, *Poecilia reticulata* (Peters). Biology of Reproduction 22: 1047-1061
- Dawson VK, Kolar CS (eds). 2003. Integrated management techniques to control nonnative fishes. U.S. Geological Survey, Upper Midwest Environmental Sciences Center, La Crosse, Wisconsin
- Doadrio I (ed). 2002. Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España. CSIC y Ministerio de Medio Ambiente, Madrid
- Dudley RK, Matter WJ. 1999. Effects of a record flood on fishes in Sabino Creek, Arizona. The Southwestern Naturalist 44: 218-221
- Elvira B. 1998. Impact of introduced fish on the native freshwater fish fauna of Spain. Pp. 186-190. En: Cowx IG (Ed) Stocking and Introduction of Fish. Fishing News Books, Oxford
- Farr JA. 1977. Male rarity or novelty, female choice behavior, and sexual selection in the guppy, *Poecilia reticulata* Peters (Pisces: Poeciliidae). Evolution 31: 62-168
- Feder JL, Smith MH, Chesser RK, Godt MJW, Asbury K. 1984. Biochemical genetics of mosquitofish. II. Demographic differentiation of populations in a thermally altered reservoir. Copeia 1984: 108-119
- Fernández-Delgado C, Rossomanno S. 1997. Reproductive biology of the mosquitofish in a permanent natural lagoon in south-west Spain: two tactics for one species. Journal of Fish Biology 51: 80-92
- Forrester GE. 1995. Strong density-dependent survival and recruitment regulate the abundance of a coral reef fish. Oecologia 103: 275-282
- Fouilland E, Fossati O. 1996. Trapping efficiency of plastic bottle "wickertraps" for population assessment of river *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda). Fisheries Research 28: 343-351
- Fox MG, Keast A. 1991. Effect of overwinter mortality on reproductive life history characteristics of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) populations. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48: 1792-1799
- Fox MG. 1994. Growth, density, and interspecific influences on pumpkinseed sunfish life histories. Ecology 75: 1157-1171
- Fox MG, Vila-Gispert A, Copp GH. 2007. Life history traits of introduced Iberian pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) relative to native populations: can differences explain colonization success? Journal of Fish Biology 71(Suppl D): 56-69
- Funakoshi S. 1992. Relationship between stock levels and the population structure of the Japanese anchovy. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology 21: 1-84
- García-Berthou E, Moreno-Amich R. 1993. Multivariate analysis of covariance in morphometric studies of reproductive cycle. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 50: 1394-1399
- García-Berthou E. 2007. The characteristics of invasive fishes: what has been learned so far? Journal of Fish Biology 71: 33-55
- GEIB. 2006. TOP 20: Las 20 especies exóticas invasoras más dañinas presentes en España. GEIB, Serie Técnica N.2
- Gherardi F (ed). 2007. Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution and threats. Springer, Dordrecht
- Goodwin NB, Grant A, Perry AL, Dulvy NK, Reynolds JD. 2006. Life history correlates of density-dependent recruitment in marine fishes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 63: 494-509

- Gozlan RE, Britton JR, Cowx I, Copp GH. 2010. Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology* 76: 751-786
- Harrison TD, Ramm AEL, Cerff EC. 1986. A low-cost effective trap for use in sampling aquatic fauna. *Aquaculture* 58: 145-149
- Healey MC. 1978. Fecundity changes in exploited populations of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and lake trout (*Salvelinus namaycush*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 35: 945-950
- Healey MC. 1980. Growth and recruitment in experimentally exploited lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 255-267
- Heath MR. 1992. Field investigations of the early life stages of marine fish. *Advances in Marine Biology* 2: 1-174
- Horn MJ, Stewart AJ. 1990. Response of mosquitofish (*Gambusia affinis*) population of seasonally unpredictable perturbations. *Environmental Sciences Division*
- Hubbs C. 2000. Survival of *Gambusia affinis* in a hostile environment. *Southwestern Naturalist* 45: 521-522
- Hughes AL. 1985. Male size, mating success, and mating strategy in the mosquitofish *Gambusia affinis* (Poeciliidae). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 17: 271-278
- Koslow JA, Bell J, Virtue P, Smith DC. 1995. Fecundity and its variability in orange roughy: effects of population density, condition, egg size, and senescence. *Journal of Fish Biology* 47: 1063-1080
- Lemm CA. 1993. Evaluation of five anesthetics on striped bass. *Resource Publication* 196. U.S. Department of the Interior, Fish and wildlife service, Washington
- Lorenzen K, Enberg K. 2002. Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: evidence from among-population comparisons. *Proceedings of the Royal Society of London* 269: 49-54
- Lorvelec O, Pascal M. 2005. French attempts to eradicate non-indigenous mammals and their consequences for native biota. En: Capdevila-Argüelles L, Zilletti B (eds) *Issues in Bioinvasion Science EEI 2003: a Contribution to the Knowledge on Invasive Alien Species*. Springer, Netherlands. Pp. 135-140
- Lucas MC, Baras E. 2000. Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. *Fish and Fisheries* 2000: 283-316
- Lutnesky MMF, Adkins JW. 2003. Putative chemical inhibition of development by conspecifics in mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Environmental Biology of Fishes* 66: 181-186
- Lydeard C, Belk MC. 1993. Management of indigenous fish species impacted by introduced mosquitofish: an experimental approach. *The Southwestern Naturalist* 38: 370-373
- Macdonald J, Tonkin Z. 2008. A review of the impact of eastern gambusia on native fishes of the Murray-Darling Basin. *Arthur Rylah Institute for Environmental Research, Department of Sustainability and Environment, Heidelberg, Victoria*
- Madritch MD, Lindroth RL. 2009. Removal of invasive shrubs reduces exotic earthworm populations. *Biological Invasions* 11: 663-671
- Marchetti MP, Moyle PB, Levine R. 2004. Invasive species profiling? Exploring the characteristics of non-native fishes across invasion stages in California. *Freshwater Biology* 49: 646-661
- Marchetti MP, Lockwood JL, Light T. 2006. Effects of urbanization on California's fish diversity: differentiation, homogenization and the influence of spatial scale. *Biological Conservation* 127: 310-318
- Meffe GK, Snelson FF (eds). 1989. *Ecology & Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, New Jersey

- Nikolsky G, Bogdanov A, Lapin Y. 1973. On fecundity as a regulatory mechanism in fish population dynamics. *Rapports et Proces Verbaux des Reunions - Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Mediterranee* 164: 174-177
- NSW, National Parks and Wildlife Service. 2003. Predation by *Gambusia holbrooki*- The Plague Minnow. NPWS. Hurstville. Australia
- Oliva-Paterna FJ. 2006. Biología y Conservación de *Aphanius iberus* (Valenciennes, 1846) en la Región de Murcia. Tesis Doctoral. Universidad de Murcia
- Oliva-Paterna FJ, Torralva M, Fernández-Delgado C. 2006a. Threatened fishes of the world: *Aphanius iberus* (Cuvier & Valenciennes, 1846) (Cyprinodontidae). *Environmental Biology of Fishes* 75: 307-309
- Oliva-Paterna FJ, Doadrio I, Fernández-Delgado C. 2006b. Threatened fishes of the world: *Aphanius baeticus* (Doadrio, Carmona & Fernández Delgado, 2002) (Cyprinodontidae). *Environmental Biology of Fishes* 75: 415-417
- Oliva-Paterna FJ, Torralva M. 2008. El fartet en la Región de Murcia: biología y conservación. Dirección General del Medio Natural, Consejería de Desarrollo Sostenible y Ordenación del Territorio, Murcia
- Oliva-Paterna FJ, Ruiz-Navarro A, Torralva M, Fernández-Delgado C. 2009. Biology of the endangered cyprinodontid *Aphanius iberus* in a saline wetland (SE Iberian Peninsula). *Italian Journal of Zoology* 76: 316-329
- Orueta JF. 2007. Vertebrados invasores: problemática ambiental y gestión de sus poblaciones. Organismo autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid
- Piazza BP, La Peyre MK. 2010. Using *Gambusia affinis* growth and condition to assess estuarine habitat quality: a comparison of indices. *Marine Ecology Progress Series* 412: 231-245
- Pritchard J, Bailey V, Puckridge J. 2004. Alien invaders – down but not out, in the arid zone rivers of the Lake Eyre Basin. *Australian Society for Fish Biology Newsletter* 34: 57-61
- Pyke G. 2005. A review of the biology of *Gambusia affinis* and *G. holbrooki*. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 15: 339-365
- Pyke G. 2008. Plague minnow or mosquito fish? A review of the biology and impacts of introduced *Gambusia* species. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 39: 171-191
- Quinn GP, Keough MJ. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge
- Quintana XD, Bruce S, Boix D, López-Flores R, Gascón S, Badosa A, Sala J, Moreno-Amich R, Egozcue JJ. 2008. A nonparametric method for the measurement of size diversity with emphasis on data standardization. *Limnology and Oceanography - Methods* 6: 75-86
- Reznick D. 1981. "Grandfather effects": The genetics of interpopulation differences in offspring size in the mosquito fish. *Evolution* 35: 941-953
- Reznick D. 1983. The structure of guppy life histories: the tradeoff between growth and reproduction. *Ecology* 64: 862-873
- Rincón PA, Correas AM, Morcillo F, Risueño P, Lobón-Cerviá J. 2002. Interaction between the introduced eastern mosquitofish and two autochthonous Spanish toothcarps. *Journal of Fish Biology* 34: 687-705
- Roberts J, Tilzey R. 1997. Controlling Carps: exploring the options for Australia. SCIRO Land and Water, Canberra
- Ros AFH, Zeilstra I, Oliveira RF. 2003. Mate choice in the Galilee St. Peter's fish, *Sarotherodon galilaeus*. *Behaviour* 140: 1173-1188
- Rose KA, Cowan JH, Winemiller KO, Myers RA, Hilborn R. 2001. Compensatory density dependence in fish populations: importance, controversy, understanding and prognosis. *Fish and Fisheries* 2: 293-327

- Rothschild BJ, Fogarty MJ. 1989. Spawning-stock biomass: a source of error in recruitment/stock relationships and management advice. *Journal du Conseil* 45: 131-135
- Schoenherr AA. 1981. The role of competition in the replacement of native fishes by introduced species. En: Naiman RJ, Soltz DL (eds) *Fishes in North American Deserts*. Wiley, New York. Pp 173-203
- Smith CC. 2007. Independent effects of male and female density on sexual harassment, female fitness, and male competition for mates in the western mosquitofish *Gambusia affinis*. *Behav Ecol Sociobiol* 61: 1349-1358
- Tavolga WN. 1949. Embryonic development of the platyfish (*Platypoecilus*), the swordtail (*Xiphophorus*) and their hybrids. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 94: 165-229
- Verdiell-Cubedo D, Oliva-Paterna FJ, Torralva M. 2006. Condition of *Salaria pavo* in the Mar Menor coastal lagoon (SE Iberian Peninsula): potential influence of environmental variables on juveniles. *Journal of Applied Ichthyology* 22: 407-413
- Verdiell-Cubedo D, Oliva-Paterna FJ, Torralva M. 2007. The effects of competitors on fitness of marbled goby *Pomatoschistus marmoratus* (Pisces, Gobiidae) in the Mar Menor coastal lagoon (SE Iberian Peninsula). *Italian Journal of Zoology* 74: 169-177
- Vidal-Abarca MR, Montes C, Suárez ML, Ramírez-Díaz L. 1990. Sectorización ecológica de cuencas fluviales: aplicación a la cuenca del río Segura (SE España). *Anales de Geografía de la Universidad Complutense* 10: 149-182
- Vidal-Abarca MR, Suárez ML, Ramírez-Díaz L. 1992. Ecology of Spanish semiarid streams. *Limnetica* 8: 151-160
- Vidal-Abarca MR, Suárez ML, Moreno JL, Gómez R, Sánchez I. 2000. Hidroquímica de un río de características semiáridas (río Chicamo, Murcia). *Análisis espacio-temporal*. *Limnetica* 18: 57-73
- Warburton K, Madden C. 2003. Behavioural responses of two native Australian fish species (*Melanotaenia duboulayi* and *Pseudomugil signifer*) to introduced poeciliids (*Gambusia holbrooki* and *Xiphophorus helleri*) in controlled conditions. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 124: 115-123
- Warren EW. 1973. The effects of relative density upon some aspects of the behaviour of the guppy - *Poecilia reticulata* (Peters). *Journal of Fish Biology* 5: 753-765
- Wilson G. 2006. Impact of invasive exotic fishes on wetland ecosystems in the Murray-Darling Basin. En: Phillip B (ed) *Native fish and wetlands in the Murray-Darling Basin: Action Plan, knowledge gaps and supporting papers*. Murray-Darling Basin Commission, Canberra
- Wootton RJ. 1998. *Ecology of teleost fishes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht
- Yardley D, Hubbs E. 1976. An electrophoretic study of two species of mosquitofish with notes on genetic subdivision. *Copeia* 1976: 117-120
- Zeug SC, Winemiller KO. 2008. Relationships between hydrology, spatial heterogeneity, and fish recruitment dynamics in a temperate floodplain river. *River Research and Applications* 24: 90-102

Capítulo 7

Conclusiones generales

En función de los estudios presentados en esta memoria de tesis doctoral, cuya finalidad ha sido aportar información básica sobre la estructura y parámetros de la biología de poblaciones de *Gambusia holbrooki* en sistemas salinos del sureste de la Península Ibérica, puede extraerse una serie de conclusiones de conjunto.

En relación con la biología y ecología de *G. holbrooki* en sistemas lóticos de carácter salino:

1. Las poblaciones de *G. holbrooki* localizadas en dos sistemas estudiados sometidos a un estrés ambiental característico del sureste de la Península Ibérica (río Chícamo y Rambla Salada de Fortuna) mostraron parámetros biológicos descriptores de la estrategia de vida *oportunist*a típica de una especie adaptada a ambientes extremos e inestables. Estos parámetros son semejantes a los presentados por otras poblaciones ibéricas localizadas en sistemas de agua dulce.
2. La estrategia de vida de la especie en estos sistemas se caracterizó por una corta esperanza de vida, un largo periodo de reclutamiento con una aparición masiva de juveniles y un rápido crecimiento de los individuos en sus primeros meses de vida. Esto último provocó un alto grado de solapamiento de los grupos de talla que conforman la nueva cohorte anual, si bien, un mínimo de dos subcohortes pudieron ser diferenciadas dentro de ésta antes del periodo invernal.

3. Entre las poblaciones del sistema oligo-mesosalino (río Chícamo) y el meso-hipersalino (Rambla Salada de Fortuna) se han observado ciertas diferencias en los parámetros descriptores de la estrategia de vida que podrían tener una relación directa con el estrés ambiental que supone la salinidad. La especie mostró un reclutamiento menos intenso y de periodo más corto en el sistema meso-hipersalino, aunque la abundancia y la condición hepática resultaron más elevadas. Sin embargo, las dos poblaciones mostraron patrones de variación similares en sus ciclos temporales de abundancia, condición somática y hepática, así como en su estructura poblacional y sus tasas de crecimiento.
4. Otros factores ambientales que actúan al margen de la salinidad del sistema pueden estar afectando al desarrollo diferencial de la biología de la especie en ambas poblaciones, enmascarando las relaciones directas entre salinidad y estrategia de vida. No obstante, los parámetros biológicos obtenidos muestran una alta capacidad de adaptación local de la especie a sistemas lóticos con distintos y elevados niveles de salinidad.
5. La población localizada en el sistema meso-hipersalino (Rambla Salada de Fortuna) mostró, en términos de abundancia, una alta viabilidad poblacional. No obstante, el estrés ambiental por dilución tuvo claras consecuencias sobre la dinámica temporal de abundancia y los parámetros descriptores de la estrategia de vida. Además, el uso de microhábitat de la especie presentó patrones diferenciados en función de los periodos de salinidad que provoca dicha dilución.
6. Así, los individuos de esta población, durante el periodo de dilución del sistema, mostraron valores más elevados de condición somática y, con la excepción de las hembras 0+, una mayor inversión reproductora. Este patrón se reflejó en mayor supervivencia y reclutamiento que, en consecuencia, produjeron un aumento en la abundancia poblacional durante el periodo de incremento demográfico (verano-otoño) inmerso en el ciclo anual de menor salinidad. El conjunto de estos resultados sugiere que los individuos de la población se enfrentaron a un estrés fisiológico inferior durante el periodo de dilución.
7. De forma adicional, los cambios en el hábitat provocados por los procesos de dilución en Rambla Salada de Fortuna, tales como el aumento del componente trófico disponible (macroinvertebrados), la expansión de las algas filamentosas y fanerógamas acuáticas o el aumento de la vegetación de ribera invasora, parecen favorecer la proliferación de *G. holbrooki*. En nuestro estudio hemos constatado cómo la especie realizó cambios significativos en el uso del hábitat que sugieren ventajas en condiciones de menor salinidad. Principalmente, el carrizo fue utilizado como refugio por los individuos adultos y juveniles. Los adultos durante la estación fría mostraron preferencia por los microhábitats con carrizo y sombreado de la vegetación de ribera, aumentando esta preferencia durante el periodo de menor salinidad.

8. En conjunto, la alteración por dilución de un hábitat salino provocada por factores antrópicos facilita la proliferación de *G. holbrooki*. Debido a las características de esta especie exótica invasora, las variaciones de su abundancia y estado poblacional podrían ser claros indicadores de la degradación de las condiciones naturales en sistemas salinos.

En relación con la interacción trófica entre *G. holbrooki* y la especie nativa *Aphanius iberus* en un sistema salino:

9. Las poblaciones de *A. iberus* y *G. holbrooki* que cohabitan en el canal perimetral de las salinas de San Pedro del Pinatar, mostraron un alto grado de similitud en su dieta primaveral. Ésta estuvo dominada por microcrustáceos, principalmente el anfípodo *Gammarus aequicauda* y, en menor medida, el isópodo *Lekanesphaera hookeri*. No obstante, *G. holbrooki* también presentó entre las categorías tróficas más comunes insectos acuáticos y no acuáticos procedentes de la superficie del agua. Es decir, las dietas de ambas especies se ajustaron a sus respectivos patrones generales, basándose principalmente en organismos de la columna de agua, aunque mostraron diferencias en el uso trófico del bentos y de organismos de la superficie.
10. *G. holbrooki* se presentó como mejor competidora por el alimento que *A. iberus*, ya que los individuos de la especie exótica mostraron una menor proporción de digestivos vacíos y un mayor llenado de los mismos. Además, la intensidad de alimentación, determinada por estos dos parámetros, disminuyó de forma clara en *A. iberus* en condiciones de dominancia numérica de *G. holbrooki*. De este modo, debido a que dichos parámetros han sido relacionados con las tasas de supervivencia y reproducción de *A. iberus* en estudios previos, la especie nativa estaría sufriendo un decremento en su viabilidad poblacional consecuencia directa de la interacción trófica con la exótica.
11. Se ha observado un cambio en la composición de las dietas de *A. iberus* y *G. holbrooki* dependiente de la abundancia relativa de ambas especies. En términos generales, se observó una disminución de la diversidad de la dieta de *A. iberus* en zonas de menor salinidad y de dominio de *G. holbrooki*. En estas condiciones, *A. iberus* presentó un cambio a una alimentación posiblemente más bentónica y, en consecuencia, el solapamiento de las dietas mostró niveles inferiores.
12. La alta abundancia relativa de *G. holbrooki* en el conjunto del canal determina un elevado nivel de interacción interespecífica. Así, cierto grado de segregación espacial o de nicho trófico, podría estar favoreciendo la coexistencia de ambas especies.

En relación con la experiencia de control sostenido sobre una población de *G. holbrooki* aislada en la cabecera de un arroyo salino:

13. La experiencia de control sostenido realizada sobre la población establecida en el río Chícamo ha resultado exitosa. La utilización combinada de métodos activos y pasivos de captura mediante un esfuerzo de extracción constante con intensificaciones en función de la biología poblacional de la especie han llevado a una probable erradicación de la población. Entre los condicionantes no relacionados con el esfuerzo y la metodología de control que han podido contribuir al éxito de la experiencia, deben destacarse la baja densidad poblacional inicial y el aislamiento de la población objetivo, junto a la escasa capacidad de movimiento a través de mesohábitats no óptimos que caracteriza a los individuos de la especie.
14. El seguimiento de la comunidad de peces en la localidad de control ha constatado un aumento significativo de las poblaciones de las especies nativas presentes. Las tendencias positivas de *A. iberus* y de las pequeñas tallas de *Luciobarbus sclateri* pueden estar directamente relacionadas con el programa de control sostenido y erradicación de *G. holbrooki*, aunque también pueden ser consecuencia de las actuaciones de rehabilitación del hábitat realizadas en la localidad.
15. El estrés poblacional que supone la extracción continua de individuos de la población se reflejó en cambios significativos temporales en los parámetros descriptores de la estrategia de vida de la especie. Junto a la disminución progresiva de la abundancia, las extracciones periódicas de individuos alteraron la estructura de tallas poblacional, produciendo principalmente una eliminación de los individuos más grandes y longevos. Sumado al incremento en la variación del *sex ratio* poblacional, se puede estimar una disminución del potencial reproductor de la población en el segundo año de control con extracciones.
16. Sin embargo, la población presentó variaciones temporales en parámetros descriptores de su estrategia reproductora que podrían indicar una respuesta compensatoria de adaptación densodependiente. En concreto, los individuos pertenecientes a la clase de edad 1+, responsables del primer evento reproductor y que conforman la fracción con mayor participación en la fecundidad poblacional, incrementaron su inversión reproductora, presentando mayor desarrollo gonadal y, en el caso de las hembras, mayor fecundidad individual. En consecuencia, se observó una mayor proporción de juveniles durante los primeros meses del periodo de reclutamiento perteneciente al segundo año de control con extracciones. Por su parte, los individuos pertenecientes a la clase de edad 0+ no aumentaron su inversión reproductora a nivel individual, pero fueron la fracción poblacional responsable de la mayor extensión del periodo reproductor en condiciones de menor densidad de la población.

Abstract

Biological invasions are considered one of the main threats to global biodiversity. Invasive species can alter biodiversity by means of several mechanisms, such as predation, competition, hybridisation, habitat alteration and transmission of new diseases. Freshwater ecosystems and their native communities are particularly sensitive to invasive species. Invasive fish have been reported to alter aquatic communities by causing the decline, displacement and disappearance of native species. Invasive fish species are also responsible for reductions in abundance and distributional range, as well as the local or global extinction of many native fish species worldwide. Additionally, it has been suggested that increased habitat destruction related to human alteration has favoured the establishment and success of invasive exotic species, resulting in a subsequent loss of biodiversity. As a consequence, one of the key factors for the conservation of global biodiversity is the management of such invasive species, with the specific objective of eliminating or reducing the negative impacts that they produce.

Gambusia holbrooki Girard, 1859 (eastern mosquitofish), a member of the Poeciliidae (Cyprinodontiformes) family native to the southern United States, is one of the most abundant, widespread exotic fish species in the world. Due to a controversially exceptional ability to feed on mosquito larvae, it has been translocated to every continent to participate in the control of mosquito populations. It is widely tolerant of a great variety of environmental factors, which has favoured its establishment over a wide range of climatic conditions. Moreover, it presents a high dispersal ability in the absence of barriers and it is able to adapt to very different environments by modifying its life-history strategy. In habitats where it establishes itself, *G. holbrooki* represents a serious threat to native fish species; however, it also negatively affects amphibians and invertebrates and, globally, alters the structure of aquatic communities. The principal mechanisms that have been proposed as responsible for the impacts produced by the species are predation on the eggs and individuals of the native species, food competition and behavioural interferences. Due to its great ability to establish itself in new systems and its extensive background of impacts, it is considered to be a highly invasive species worldwide.

In the Iberian Peninsula, the negative effect of this invasive species on the native Cyprinodontids *Aphanius iberus* (Valenciennes, 1846), *Aphanius baeticus* (Doadrio, Carmona & Fernández-Delgado, 2002) and *Valencia hispanica* (Valenciennes, 1846) has been emphasized, listed as endangered (*Aphanius* species) and critically endangered (*V. hispanica*). Competition for food and space between the exotic species and the natives has been noted, even aggression and direct predation of juveniles from the native species by *G. holbrooki* has been observed in tanks under experimental conditions. In short, *G. holbrooki* interferes in reproduction and survival rates. But this species also poses a particular threat to the arid saline systems of the Iberian Peninsula, considered of major importance in Europe. As it feeds mainly on invertebrates, its presence in such saline aquatic systems is a direct threat to native invertebrate populations, frequently endemic species of high conservation value. Consequently, *G. holbrooki* is included in the preliminary list of invasive species which should be urgently eradicated from Spain.

The elaboration of accurate management plans must be based on scientific knowledge about the communities and the ecosystems involved. Knowledge of biological traits, environmental tolerances and the impacts of invasive species in previously invaded systems can greatly improve precision in predicting invasive success and impacts in receiving systems. Moreover, management plans will be more efficient if their design includes results obtained from previous studies. Although knowledge about invasive species biology and management has greatly increased over recent decades, many challenges still remain. Despite existing extensive literature relating to the biology of *G. holbrooki*, populations of the species inhabiting saline systems have been scarcely studied. Similarly, there is very little information available on management strategies to mitigate its negative impacts on particular systems and on the results obtained.

In this context, the present PhD thesis aims to provide basic information about the population structure and biological traits of invasive *G. holbrooki* populations inhabiting saline systems in the south eastern Iberian Peninsula. This information could be essential for the establishment of scientific criteria in management plans of its invasive populations. To that end, three general objectives were set:

1. To increase knowledge of the biology and ecology of *G. holbrooki* in saline lotic systems.

On the assumption that salinity causes environmental stress, the specific objectives were:

- A.** To determine population dynamics and to analyse the life-history strategy of the species in two semiarid saline streams in the south eastern Iberian Peninsula.
- B.** To compare the biological traits of the species between these two systems, which are basically differentiated by salinity levels.
- C.** To analyse the population dynamics, life-history and microhabitat use of the species in a hypersaline system subject to dilution stress.

2. To analyse trophic interaction between *G. holbrooki* and the native species *A. iberus* in a saline system.

In a system with longitudinal salinity gradients and relative abundances of both fish species, the specific objectives were:

- A. To study the diets of both species with special attention to their trophic interaction in that system.
- B. To analyse the spatial variation in the diets of both species and in parameters describing trophic interaction along the longitudinal gradient of the system.

3. To conduct and examine the results of an experience of sustained control of a population of *G. holbrooki* isolated in the headwaters of a saline stream.

On the assumption that periodic extraction of individuals causes stress on the population, the specific objectives were:

- A. To analyse the effect of control actions on population abundance dynamics.
- B. To compare the life-history traits of the species between the two annual cycles included in the management control.

To achieve these objectives, populations of *G. holbrooki* inhabiting three continental saline systems in the south eastern Iberian Peninsula (*río Chícamo*, *Rambla Salada de Fortuna* and *San Pedro del Pinatar* saltworks) were studied. For easier data analysis and comprehension of the results, the overall study presented in this thesis dissertation is organised in four chapters, as summarised below.

Biology of *Gambusia holbrooki* in saline lotic systems: population dynamics and growth strategy

To tackle the main objective of increasing the knowledge concerning the biology and ecology of *G. holbrooki* in saline lotic systems, populations of the species inhabiting *río Chícamo* and *Rambla Salada de Fortuna* were monitored. Both systems are semiarid saline streams that are located in the same ecological sector of the Segura River basin (ecological sector of *Fortuna-Abanilla*). *Chícamo* is a mesosaline system (mean salinity of 7.6 g/l); however, samplings were carried out in the headwaters of the stream, where salinity was stable at 1.3 g/l. *Rambla Salada* is considered to be a naturally hypersaline system, with mean salinity values ranging from 47.5 to 76.4 g/l during unaltered periods, though during the study period, salinity decreased and remained under 30 g/l for more than one year.

This first study analysed and compared the population dynamics of the species in both systems. Results were also compared with the dynamics of previously studied freshwater populations. Monthly or fortnightly (during reproductive period) samplings were performed in both habitats from November 2005 to December 2007, using minnow-traps and hand nets. The relative abundance of individuals, population structure, growth rates and somatic and hepatic condition indices were studied, and

these parameters were compared using analyses of covariance (ANCOVA), analyses of variance (ANOVA) and Spearman's correlation coefficients. Finally, biological traits were correlated to water salinity, temperature and pH, also with Spearman's correlation coefficients.

Results showed that in both saline lotic systems, *G. holbrooki* presented, in general, biological parameters related to the *opportunistic* life-history strategy characteristic of the species, similar to what has been described in freshwater habitats. Specifically, the parameters describing the life-history of the species in these saline lotic systems were of a long recruitment period with a massive emergence of young-of-the-year, fast growth of individuals in the first months of their lives, which produced a high degree of size group overlapping within the 0+ age class, and a short life span. Despite the high degree of overlapping size groups, at least two different subcohorts could be differentiated in the 0+ age class before and during winter months.

Between the populations from the oligo-mesosaline system (*Chícamo*) and the meso-hypersaline system (*Rambla Salada*), some differences appeared in the life-history parameters of *G. holbrooki* that could be directly related to environmental stress produced by salinity. The species showed a less intense recruitment and an earlier end to the recruitment period in the meso-hypersaline system, although abundance and hepatic condition were higher. However, both populations showed similar patterns of seasonal abundance variation, population structure, growth rates and somatic and hepatic condition cycles. Other environmental factors independent of salinity could have influenced the differentiation in biological parameters of the species between both populations, thus disguising direct relationships between salinity and life-history. However, the studied parameters showed high plasticity and a local adaptation ability of *G. holbrooki* to lotic systems with high, different levels of salinity.

***Gambusia holbrooki* in a hypersaline system subject to dilution stress: effects on population biology**

This second study complemented the objective of increasing knowledge of the biology and ecology of *G. holbrooki* in saline lotic systems by focusing on the population inhabiting *Rambla Salada de Fortuna*. The specific goals were to study changes in biological traits and microhabitat use of the species when subjected to wide variations of water salinity. As mentioned before, in natural conditions, *Rambla Salada* presents salinity values ranging from 47.5 to 76.4 g/l. However, during recent years, the system has been subjected to several freshwater inputs that produced temporal salinity decreases. As a result, continuously from autumn 2006 to spring 2007 and again in autumn 2007, *Rambla Salada* suffered decreases in salinity, and presented a mean value of 19.1 g/l. During the study period, mean salinity before the dilution period was 42.3 g/l, and after the disturbance, 49.5 g/l.

The *G. holbrooki* population was monitored from February 2006 to May 2008 with monthly or fortnightly (during reproductive period) samplings, using minnow-traps and hand nets. Apart from salinity, water temperature was also registered and cold and warm seasons were differentiated. Firstly, for the study of population biology, relative abundance, *sex ratio*, somatic condition, reproductive investment and recruitment were analysed. These parameters were compared among salinity periods using ANCOVA, ANOVA and Chi-square statistical analyses. Relative abundance was related to salinity and temperature by means of linear, quadratic and cubic regressions and Spearman's correlation coefficients. To study the microhabitat use, seven environmental variables, related to microhabitat structure and presence of refuge, were measured: depth, distance to the nearest shore, submerged vegetation cover, emergent macrophytes cover, substrate size, substrate heterogeneity and riparian vegetation shading. These variables were analysed with a principal component analysis (PCA) and later, over the principal gradients of microhabitat variation, presence-absence data of *G. holbrooki* and its abundance were compared by the Ivlev's electivity index and ANOVA tests, respectively.

Results from abundance data showed that the *G. holbrooki* population inhabiting this meso-hypersaline system was clearly viable, showing the high plasticity and local adaptation ability of the species. Nevertheless, the environmental dilution stress suffered by the system had evident consequences on its seasonal abundance variation and life-history parameters. During the dilution period of the system, individuals of the species presented higher values of somatic condition and, except for 0+ females, higher reproductive investment. This situation led to higher survival and recruitment rates that, consequently, resulted in a significant increase of abundance during the period of population expansion (summer-autumn) of the year presenting lower levels of salinity. Based on that, the overall results suggest that *G. holbrooki* individuals from this population suffered a lower degree of metabolic stress during the dilution period of the system.

Additionally, the dilution process of the studied hypersaline system has been related to habitat changes, such as an increase in available food (macroinvertebrates), proliferation of filamentous algae and aquatic phanerogams and the spread of invasive riparian vegetation (e.g. the common reed *Phragmites australis*). All these habitat changes seemed to favour *G. holbrooki* proliferation. Common reed was used as a refuge by adults and juveniles of the species. Besides, microhabitat use of the species showed different patterns depending on salinity periods produced by dilution of the system. Specifically, during cold months, adults preferred microhabitats with reeds and shading by riparian vegetation, and this preference increased in the dilution period.

On the whole, human alteration by dilution of a saline habitat favoured *G. holbrooki* proliferation. Due to the characteristics of this invasive alien species, variations of its abundance and population status could be evident indicators of the degradation of natural saline system conditions.

Trophic interaction between *Gambusia holbrooki* and *Aphanius iberus* in a wetland with coastal saltwork

The analysis of the trophic interaction between *G. holbrooki* and the native species *A. iberus* in a saline system was performed in a peripheral channel of *San Pedro del Pinatar* saltworks. There, the exotic and native species cohabit, presenting different abundance proportions along an environmental gradient mainly determined by salinity and eutrophication. The specific goals were to describe the diets of both fish species and their interaction in the overall channel and to analyse their spatial variation in reference to the gradient.

In March 2008, invertebrates from the water column and epibenthos were sampled from three different sites located along the gradient and a representative sample of each fish species was taken for gut content analysis. Invertebrate diversity was compared among sites with the Chi-square test. Fish diets were studied by means of several indices: frequency of occurrence, percent number and percent biomass of each prey category, proportion of empty guts, fullness index, diet diversity and electivity index (Vanderploeg & Scavia's index). Finally, diet overlap between *G. holbrooki* and *A. iberus* was assessed by the Morisita-Horn index. Comparisons between fish species and among sites were accomplished by feeding strategy diagrams (following Costello 1990) and using Chi-square, ANCOVA, ANOVA, non-metric multidimensional scaling (MDS) and analysis of similarities (ANOSIM) statistical tests.

Results showed a high degree of similarity in the diets of both fish species cohabiting the peripheral channel of *San Pedro del Pinatar* during the spring. Both diets were dominated by microcrustaceans, mainly the amphipod *Gammarus aequicauda* and, to a lesser extent, the isopod *Lekanesphaera hookeri*. However, among the most common food items eaten by *G. holbrooki*, there were also aquatic and non-aquatic insects present on the water surface. Thus, the diets of both species fitted their respective general patterns, mainly based on organisms from the water column, although they presented differences in the trophic use of benthos and organisms from the water surface.

G. holbrooki appeared to be a better competitor for food resources than *A. iberus*, as individuals of this exotic species presented a lower proportion of empty guts and, on average, their guts contained more food. Determined by these two parameters, feeding intensity, decreased significantly in *A. iberus* when *G. holbrooki* was numerically dominant. Based on previous studies that relate the proportion of empty guts and gut fullness to survival and reproductive rates in *A. iberus*, the native species could be subjected to a decrease in its population viability as a direct consequence of trophic interaction with *G. holbrooki*.

Possibly associated with a certain degree of spatial segregation, a shift in the diet composition of *A. iberus* and *G. holbrooki* dependent on the relative abundance of both species was observed. In general terms, in areas of the channel with lower salinity levels and *G. holbrooki* as the dominant species, *A. iberus* presented a diminished diet diversity. In such conditions, *A. iberus* showed more benthic feeding and, consequently, the diets of both species were less overlapped. However, in the overall channel, the high relative abundance of *G. holbrooki* determined a high degree of interspecific interaction with *A. iberus*. Under these circumstances, a segregation in trophic niches could favour the coexistence of both fish species.

Management control of *Gambusia holbrooki* in a saline stream: control experience and effects on population biology

Finally, the third main objective of this thesis, to conduct and examine an experience of sustained control of a population of *G. holbrooki* isolated in the headwaters of a saline stream, was tackled in *río Chícamo*. In this system, the presence of this invasive species posed a threat to a highly endangered population of the native *A. iberus*. The specific goals of the study were to analyse the effects of control actions on the population dynamics and life-history traits of the species.

Methodology for control management was the selective extraction of individuals, captured by minnow-traps, polyethylene traps and hand nets, conducted with monthly or fortnightly (during reproductive period) frequency from November 2005 to December 2008. This methodology was appropriate for the habitat selected due to its isolation, the easy access and the low initial density of *G. holbrooki* in the system. Apart from the relative abundance of *G. holbrooki* individuals, its population structure, growth rates, somatic condition, reproductive investment (at individual and population levels) and recruitment were assessed. These parameters were compared by Chi-square, ANCOVA, ANOVA and generalised estimating equations statistical tests. Relative abundance was also correlated to water salinity, temperature, pH, depth and vegetation cover with Spearman's correlation coefficients. Finally, the relative abundances of the other fish populations present in the system were monitored until April 2010.

As a result, the experience of sustained control was successful. The combined use of active and passive capture methods with constant extraction efforts reinforced by intensifications based on the biology of the species led to a probable eradication of the population. However, the low initial density of the target population and its isolation, as well as the species' limited dispersal movement through hostile mesohabitats should be highlighted as determining factors that were unrelated to the control methods that may have contributed to the experience success. Monitoring fish assemblage in the control site has shown a significant increase of native populations abundance. Positive trends in *A. iberus* and small-sized *Luciobarbus sclateri* could be directly related to the sustained control of *G. holbrooki* and its

eradication, although they are also dependent on the actions carried out for habitat enhancement in that site.

As for *G. holbrooki*, the stress that constant extraction of individuals can exert on population was reflected on the life-history parameters of the species. Together with the progressive reduction of population abundance, periodic extractions of individuals altered the population size structure, mainly by removing the largest and oldest individuals from the population, and *sex ratio*. These alterations would result in a diminished reproductive potential for the population after one year of extractive control.

On the other hand, the population showed temporal variations of reproductive parameters that could indicate compensatory density-dependent adaptations, thus acting for population stability when density was lower. Specifically, individuals from the 1+ age class, responsible for the first reproductive event of the population and presenting higher fecundity, increased their reproductive investment, with higher gonadal development and, in females, higher individual fecundity. As a result, increased intensity during the first months of the recruitment period occurred in the second year of extractive control. Individuals of the 0+ age class did not increase their individual reproductive investment, although they were responsible for expanding the reproductive period when population density was lower.

General conclusions

On the basis of the studies presented in this PhD thesis dissertation, aimed to provide basic information about the population structure and biological traits of invasive *Gambusia holbrooki* populations inhabiting saline systems in the south eastern Iberian Peninsula, the following general conclusions can be drawn:

In relation to the biology and ecology of *G. holbrooki* in saline lotic systems:

1. The populations of *G. holbrooki* inhabiting the two saline lotic systems studied (*río Chícamo* and *Rambla Salada de Fortuna*), subjected to environmental stress characteristic of the south eastern Iberian Peninsula, showed, in general, biological parameters related to the *opportunistic* life-history strategy, typical of a species adapted to extrem, unstable environments. These parameters are similar to those present in other Iberian populations of *G. holbrooki* inhabiting freshwater systems.
2. The life-history of the species in these saline lotic systems was characterised by a short life span, long recruitment period with a massive emergence of young-of-the-year and fast growth of individuals during the first months of their lives. This produced a high degree of overlapping the size groups that formed the new annual cohort, although a minimum of two different subcohorts could be differentiated before winter.
3. Between the populations from the oligo-mesosaline system (*río Chícamo*) and the meso-hypersaline system (*Rambla Salada de Fortuna*) some differences appeared in the life-history parameters of *G. holbrooki* that could be directly related to environmental stress produced by salinity. The species showed a less intense recruitment and an earlier end to the recruitment period in the meso-hypersaline system, although abundance and hepatic condition were higher. However, both populations showed similar seasonal abundance variation patterns through the year, in population structure, growth rates and somatic and hepatic condition cycles.

4. Other environmental factors independent of salinity could have influenced the differentiation in biological parameters of the species between populations, thus disguising direct relationships between salinity and life-history. However, the studied parameters show that *G. holbrooki* has great ability to adapt to lotic systems with high, different levels of salinity.
5. The population of *G. holbrooki* inhabiting the semiarid and meso-hypersaline lotic system (*Rambla Salada de Fortuna*) presented, in terms of abundance, a high population viability. Nevertheless, the environmental dilution stress had evident consequences on seasonal abundance variation and life-history parameters. Microhabitat use of the species showed different patterns depending on salinity periods produced by dilution of the system.
6. Thus, during the dilution period of the system, individuals from this population presented higher somatic condition values and, except for 0+ females, higher reproductive investment. These parameters led to higher survival and recruitment that consequently resulted in a significant increase in abundance during the period of population expansion (summer-autumn) of the year presenting lower levels of salinity. The overall results suggest that *G. holbrooki* individuals from this population suffered a lower degree of metabolic stress during the dilution period of the system.
7. Additionally, habitat changes produced by the dilution process of the studied meso-hypersaline system, such as an increase of available food (macroinvertebrates), proliferation of filamentous algae and aquatic phanerogams or spread of invasive riparian vegetation of saline systems (e.g. the common reed *Phragmites australis*), seem to have favoured *G. holbrooki* proliferation. From the results of the present study, it can be stated that the species demonstrated changes in microhabitat use which could be advantageous in less saline conditions. Mainly, the common reed was used as a refuge by adults and juveniles of the species. During cold months, adults preferred microhabitats with reeds and shading by riparian vegetation, and this preference increased in the dilution period.
8. On the whole, human alteration by dilution of a saline habitat favoured *G. holbrooki* proliferation. Due to the characteristics of this invasive alien species, variations of its abundance and population status could be evident indicators of the degradation of natural saline system conditions.

In relation to the trophic interaction between *G. holbrooki* and the native species *Aphanius iberus* in a saline system:

9. The populations of *A. iberus* and *G. holbrooki* that cohabit the peripheral channel of *San Pedro del Pinatar* saltworks showed a high degree of similarity in their diet during spring. It was dominated by microcrustaceans, mainly the amphipod *Gammarus aequicauda* and, to a lesser extent, the isopod *Lekanesphaera hookeri*. However, among the most common food items eaten by *G. holbrooki* there were also aquatic and non-aquatic insects present on the water surface. Thus, the diets of both species fitted their respective general patterns, mainly based on organisms from the water column, although they presented differences in the trophic use of benthos and organisms from the water surface.
10. *G. holbrooki* appeared to be a better competitor for food resources than *A. iberus*, as individuals of this exotic species presented a lower proportion of empty guts and, on average, their guts contained more food. Moreover, feeding intensity, determined by these two parameters, decreased significantly in *A. iberus* when *G. holbrooki* was numerically dominant. Based on this, as proportion of empty guts and gut fullness have been related to survival and reproductive rates in *A. iberus* in previous studies; therefore, the native species could be subjected to a decrease in its population viability as a direct consequence of trophic interaction with *G. holbrooki*.
11. A shift in the composition of the diets of *A. iberus* and *G. holbrooki* dependent on the relative abundance of both species has been observed. In general terms, in areas of the channel with a lower salinity levels and *G. holbrooki* as the dominant species, *A. iberus* presented a diminished diet diversity. In such conditions, *A. iberus* demonstrated possibly more benthic feeding and, consequently, the diets of both species were less overlapped.
12. The high relative abundance of *G. holbrooki* in the overall studied channel determined a high degree of interspecific interaction with *A. iberus*. Thus, a certain degree of spatial segregation or trophic niches could have favoured the coexistence of both fish species.

In relation to the experience of sustained control of a population of *G. holbrooki* isolated in the headwaters of a saline stream:

13. The experience of sustained control carried out on the *G. holbrooki* population inhabiting the oligo-mesosaline stream (*río Chícamo*) was successful. The combined use of active and passive capture methods with constant extraction efforts reinforced by intensifications based on the biology of the species has led to a probable eradication of the population. However, the low initial density of the target population and its isolation, as well as the species' limited dispersal movement through hostile mesohabitats should be highlighted as determining factors that were unrelated to the control methods that may have contributed to the experience success.
14. Monitoring fish assemblage in the control site has shown a significant increase of native populations abundance. Positive trends in *A. iberus* and small-sized individuals of *Luciobarbus sclateri* could be directly related to the sustained control of *G. holbrooki* and its eradication, although they are also dependent on the actions carried out for habitat enhancement in that site.
15. The stress that constant extraction of individuals can exert on the *G. holbrooki* population was reflected on the life-history parameters of the species. Together with the progressive reduction of population abundance, periodic extractions of individuals altered the population size structure, mainly by removing the largest and oldest individuals from the population, and *sex ratio*. These alterations would result in a diminished reproductive potential for the population after one year of extractive control.
16. On the other hand, the population showed temporal variations of reproductive parameters that could indicate compensatory density-dependent adaptations, thus acting for population stability when density was lower. Specifically, individuals from the 1+ age class, responsible for the first reproductive event of the population and presenting higher fecundity, increased their reproductive investment, with higher gonadal development and, in females, higher individual fecundity. As a result, increased intensity during the first months of the recruitment period occurred in the second year of extractive control. Individuals of the 0+ age class did not increase their individual reproductive investment, although they were responsible for expanding the reproductive period when population density was lower.