

Zoogeografía íctica de lagunas cratéricas de Nicaragua

Waid R.M.*+, Raesly R.L.*, McKaye K.R.** y McCrary J.K.+

Resumen.- En ocho lagunas cratéricas volcánicas de Nicaragua se observan 20 nuevos records distribucionales de especies de peces. Estas lagunas, de origen relativamente reciente, son dominadas por peces secundarios de agua dulce, especialmente de las familias *Cichlidae* y *Poeciliidae*. Se considera que el origen de los peces proviene de poblaciones de los más viejos y Grandes Lagos de Nicaragua. En las lagunas se encontró entre 3 a 16 especies ícticas. Esta riqueza íctica se correlaciona con un orden modificado de las edades de las lagunas ($P=0.011$) y con un orden modificado del área de superficie ($P=0.013$).

Introducción

Los Grandes Lagos de Nicaragua y las lagunas cratéricas adyacentes, poseen una importancia económica vital para los pobladores de la región. Más del 70% de la población nicaragüense se concentra en áreas alrededor de ellos. Dichos lagos y lagunas se utilizan para la producción de alimentos, como sitios de diversión y como fuentes de agua potable; también para uso industrial en varios pueblos y ciudades, incluyendo Managua (BANIC, 1977). Además de su valor económico, poseen valor científico. Los peces cíclidos que se encuentran en ellos han sido objeto de estudio de varios programas de investigación sobre ecología de comportamiento y análisis sistemático (Barlow, 1976; McKaye, 1984; Meyer, 1990).

Geológicamente, Nicaragua y el resto de Centroamérica es de origen reciente. La región se formó en el período Cretácico

tardío, o Paleoceno temprano (Villa, 1982). Los Grandes Lagos y las más viejas lagunas cratéricas se formaron mucho más recientemente, probablemente durante el período Pleistoceno (Swain, 1964; Dengo *et al.* 1970). Se piensa que la actividad volcánica en aquel tiempo, fue la responsable de la creación de la Depresión Nicaragüense, un graben que actualmente abarca las cuencas de Los Lagos de Managua y de Nicaragua, y las lagunas cratéricas. En estas últimas se centra el enfoque del presente estudio.

Los eventos que determinaron la formación de los Grandes Lagos constituyen un tema de mucho debate. Hayes (1899) y Villa (1982) favorecieron la hipótesis de un enlace hacia el Océano Pacífico vía el Golfo de Fonseca, pero otros investigadores (Williams, 1952; Swain, 1964; Dengo *et al.* 1970), argumentaron que esta depresión se formó por mengua del suelo y que nunca existió ningún enlace con el Pacífico. Existen evidencias contradictorias, que apoyan estos

* Universidad de Maryland, Frostburg, Maryland.

+ Investigador de la Universidad Centroamericana-UCA

Nota: Investigación patrocinada por el Programa Fulbright USIS Y NSF.

dos puntos de vista (McBirney y Williams, 1965).

Independientemente del origen de los Grandes Lagos, la ictiofauna de las lagunas cratéricas cercanas, parece ser completamente originada por la de los Grandes Lagos, ya que la primera es un subconjunto de la segunda. La fauna íctica nicaragüense de agua dulce es dominada por peces secundarios (pueden adaptarse a tiempos cortos o largos en agua salobre) (Myers, 1951) de las familias *Cichlidae* y *Poeciliidae* (Miller, 1966; Myers, 1966). Se ha propuesto varios esquemas para explicar la ausencia comparativa de peces primarios de agua dulce (no se adaptan al agua salobre). Miller (1966) y Myers (1966), sugirieron que los peces primarios de agua dulce provenientes del norte fueron

excluidos por barreras climáticas; mientras que los del sur, fueron excluidos por barreras geográficas, hasta la era Terciaria tardía, cuando se cerró la brecha de mar entre América Central y América del Sur. Bussing (1976), sin embargo, argumentó que los peces secundarios de agua dulce que representan “un elemento viejo sureño”, colonizaron América Central cuando existían enlaces terrestres entre América Central y América del Sur, en el Cretácico tardío o en los principios del Terciario. Sugirió también, que los *Caracínidos* y otros peces primarios de agua dulce que representan “un elemento nuevo sureño”, colonizaron América Central más tarde, en el Plioceno.

Según Konings (1989), los Grandes Lagos de Nicaragua comparados con los del resto

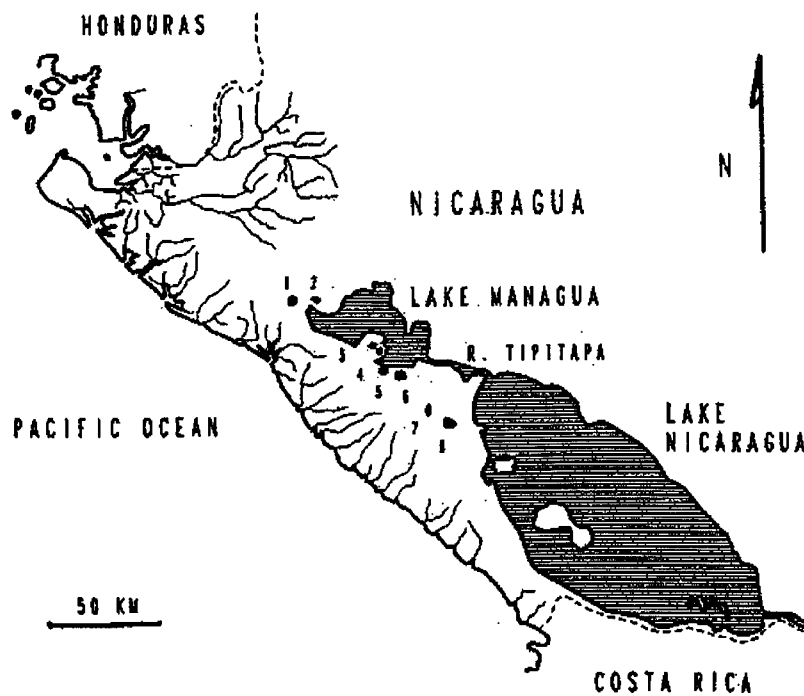


Ilustración 1. Mapa de la región pacífica de Nicaragua, incluyendo las lagunas cratéricas que son objeto de la presente investigación (según Villa (1976)). Las lagunas son: 1 Asososca León; 2 Monte Galán; 3 Apoyequé; 4 Xiloá; 5 Asososca, Managua; 6 Tiscapa; 7 Masaya; 8 Apoyo.

de América Central, tienen altas tasas de especiación entre los cíclidos. Él concluyó que los peces de las cuencas del Pacífico y las del Atlántico, se unieron durante la formación de los lagos y que la competencia por recursos aumentó las tasas de especiación. Muchos de los peces encontrados en las lagunas cratéricas, según ésta hipótesis, se originaron en los Grandes Lagos, incluyendo las especies *Dorosoma chavesi*, *Melanaris sardina*, *Cichlasoma dovii*, *C. labiatum*, *C. managuense*, *C. nicaraguense*, *C. rostratum*, *Herotilapia multispinosa*, y *Neetroplus nematopus* (Villa 1982; Konings 1989).

A pesar del valor económico y científico de estos recursos acuáticos del occidente de Nicaragua, casi no existe información sobre la composición de la ictiofauna de los lagos y lagunas de esta región. Las reseñas más recientes y más completas (Astorqui, 1974; Villa, 1982) se han concentrado en los Grandes Lagos (ilustración 1). La ausencia de información zoogeográfica sobre la vida íctica en las lagunas cratéricas representa un vacío notable en el conocimiento de la región. En el presente artículo se reporta los resultados de un estudio zoogeográfico de la ictiofauna de las lagunas cratéricas del occidente de Nicaragua, los resultados de un inventario actualizado de las especies de peces de ocho lagunas cratéricas, una discusión de patrones de colonización histórica y un intento por explicar la historia de la colonización ictiofaúnica de las lagunas cratéricas, utilizando la ecología histórica.

Métodos

Las ocho lagunas cratéricas ubicadas en la depresión nicaraguense, adyacente a los

Grandes Lagos, fueron las examinadas en este estudio (ilustración 1). Estas lagunas son típicamente hondas; sus profundidades medias oscilan entre 5.2 y 142.0 m (BANIC, 1977); todas tienen composiciones químicas semejantes (ver en el anexo el cuadro N° 1); son oligotróficas (Barlow *et al.* 1976), con aguas duras, alcalinas, y relativamente salobres. Las áreas superficiales varían desde relativamente pequeñas (<1 km²) hasta moderadamente grandes (>20 km²) y las edades lacustrales varían desde menos de 10.000 años hasta aproximadamente 500.000 años.

Los peces se recolectaron en las lagunas usando varios tipos de equipos para evitar sesgos en las muestras: redes experimentales (consistentes en tres pantallas de tamaño 2 x 50 m, con mallas de 2,54, 3,81, y 5,08 cm); redes chinchorros (1.52 x 3.65 m y 1.52 x 4.57 m, con mallas de 0.31 cm); el paralizante y la rotenona; redes cortas, con buceo y pesca con línea y anzuelo. La selección del uso de los equipos de muestreo dependió de la profundidad y claridad del agua, del tipo de substrato y del perfil del fondo. Para que se pudiera obtener capturas de peces con distintos ciclos de actividad, se realizó varias recolecciones, incluso de noche, en cada laguna y en todos los tipos de habitat, que las recolecciones no dieron más especies. La mayoría de las recolecciones de la primera etapa de este estudio, se hicieron entre enero y julio de 1990, con algunos muestreos tomados hasta julio de 1991.

La recolección de la primera etapa, se complementó con un estudio que data desde 1992 hasta el presente año, el que consistió en una serie de recolecciones, con redes

experimentales, practicadas en todas las lagunas estudiadas y en observaciones directas, a través del buceo en las lagunas cratéricas de Xiloá y de Apoyo. En el estudio mencionado se registraron *records* que no pudieron ser confirmados en la primera etapa.

En el estudio presente, los peces capturados fueron preservados, en formalina al 10%, en su sitio, y después de un mínimo de cuatro semanas, trasladados a una solución de 2-propanol al 50%. La identificación de peces nativos se basó en las claves de Astorqui (1974) y Villa (1982). Los *cíclidos* africanos del género *Oreochromis* fueron identificados por medio de la clave desarrollada por Trewavas (1983). Los individuos recolectados en la primera etapa, fueron donados a la Universidad Centroamericana de Managua, Nicaragua.

El análisis de correlación de Spearman (Pagano y Gauvreau, 1993) se utilizó para verificar si algún parámetro lacustre impactó en la riqueza de la biodiversidad íctica de las ocho lagunas estudiadas. Las lagunas se clasificaron en orden creciente de riqueza de biodiversidad íctica y también en orden creciente de valores de los siguientes factores: edad de la laguna, área de la superficie, área litoral de superficie (área de menos de 30 metros de profundidad), volumen de agua, grado de aislamiento, profundidad media, pH, conductividad, y sólidos disueltos. El valor para el grado de aislamiento de una laguna se calculó usando la fórmula $I=A+D$, donde A es la diferencia en altitud entre el punto más bajo de cima de la caldera y la superficie del Gran Lago más cercano, y D es la distancia lineal hacia dicho lago. Además, se usó el análisis de regresión para comparar la inclinación de la

gráfica de número de especies-área de superficie de las lagunas cratéricas nicaragüenses, con la reportada por otros estudios.

Resultados

Los peces que fueron examinados, en la primera etapa de nuestro estudio, correspondieron a 18 especies extraídas de más de 70 recolecciones, para un total de 4.073 peces. Se recolectaron en la Laguna de Xiloá, 907 peces; en Masaya, 1495; en Apoyo, 127; en Asososca León, 443; en Asososca, Managua, 99; en Monte Galán, 455; en Apoyeque, 385; en Tiscapa, 152. Las especies más numerosas, fueron *Cichlasoma citrinellum* (1.485 individuos), *Gobiomorus dormitor* (376) y *Cichlasoma managuense* (326). Juntas constituyen el 53.7 % del total de la captura de peces. Los miembros de la familia *Cichlidae* dominaron casi todas las recolecciones y las especies de esta familia representan el 81.3 % de todos los peces capturados. Esta etapa se complementó con capturas de más de 1.000 peces, para asegurar muestreo apropiado en cada laguna, y con más de 500 horas de observación directa, mediante buceo, en la Laguna de Apoyo y, más de 1.000 horas, en la Laguna de Xiloá. Una lista completa de las 23 especies recolectadas, miembros de 10 géneros y de 7 familias, es presentada en el cuadro N° 2 (ver anexo).

Veinte nuevos records distribucionales de especies fueron obtenidos en el presente estudio (ver cuadro N° 3 en el anexo). Las Lagunas de Apoyo, Xiloá y Masaya, habían sido estudiadas extensivamente con anterioridad (Astorqui, 1974; Barlow, 1976;

Villa, 1982; McKaye, 1984) y por esto solamente se obtuvieron tres nuevos records: dos de ellos, debido a introducciones recientes. Las demás lagunas fueron estudiadas por primera vez en esta investigación y de ellos se obtuvo la mayor parte de los nuevos *records* distribucionales, es decir, 17 records.

En el presente repaso, no logró confirmarse seis *records* de especies reportados en la literatura (Barlow y Munsey, 1976; Villa, 1982) (ver anexo el cuadro N° 4). De estos *records*, los de *G. dormitor* de las Lagunas de Apoyo y Asososca (León) son dudosos; pescadores y científicos nunca los observado en estos lugares (Barlow, 1976; KRM observaciones personales). No obstante, en mayo de 1991, se produjo una introducción deliberada en la Laguna de Apoyo, cuya cantidad y distribución está aumentando en la actualidad. *Cichlasoma dovii* también fue reportada por Villa (1982) en la laguna de Apoyo, pero no se recolectaron especímenes ni existe reporte de pescadores o científicos. Villa (1982), reportó *C. nigrofasciatum* en la Laguna Monte Galán, pero es probable que, en realidad, lo que recolectó fue *Herotilapia multispinosa*, una especie morfológicamente similar que si fue recolectada en el presente estudio.

Los reportes de la presencia e identificación del género *Poecilia* en Nicaragua han sido contradictorios. Villa (1982) reportó *Poecilia* sp. en las Lagunas de Apoyeque y de Xiloá, la que él diferencia de *P. gillii*. Posiblemente, la *Poecilia* sp. de Villa, es la misma de *P. mexicana* de Bussing (1987). Barlow y Munsey (1976), reportaron *P. sphenops* en las Lagunas de

Masaya, Xiloá y Apoyo. Consideramos que la única especie de la familia *Poeciliidae* de la Laguna de Xiloá no es *P. sphenops*, sino la que se reporta en este estudio como *Poecilia* sp. En síntesis, se reporta, *P. sphenops*, y *Poecilia* sp., la última referida posiblemente, a más de una especie no determinada, pero lo más probable, referida solamente a una especie en cada laguna. En Nicaragua las claves de identificación de este género quedan incompletas y el género entero necesita revisión (Brett y Turner, 1983).

Las dos últimas especies, previamente reportadas en las lagunas estudiadas, pero no capturadas en la primera etapa de este estudio, son *Cichlasoma labiatum* en Laguna de Xiloá (Villa, 1982) y *C. zaliosum* en Laguna de Apoyo (Barlow y Munsey, 1976). Estas dos especies pertenecen al complejo, taxonómicamente complicado, de *C. citrinellum*. Este complejo de especies ecológicamente plástico, representa al grupo de peces más estudiado de la región (Villa, 1982). Se encuentra en una amplia variedad de hábitats (arena, roca, vegetación) y consume como sustento una gran variedad de alimento (algas, insectos, moluscos, peces) (Barlow, 1976). Este complejo prefiere criar en pequeñas cuevas y en áreas pedregosas, pero también se le ha observado criar en otros tipos del hábitat (McKaye, 1977).

En la segunda etapa del estudio, en la Laguna de Xiloá, encontramos varias parejas de *C. labiatum* en estado de reproducción. Vale mencionar que, en muchos sitios de reproducción de *C. citrinellum*, no se encuentra *C. labiatum*, y en los lugares donde se encuentra, nunca se encuentra en concentraciones mayores que las de *C.*

citrinellum. Tampoco Barlow reportó *C. labiatum* en la Laguna de Xiloá, a pesar de que él conoce la especie y ha estudiado ampliamente la laguna (Barlow y Munsey, 1976). Uno de los investigadores (KRM) está haciendo un revisión del complejo *C. citrinellum*, la que dividirá en varias distintas especies, todavía no identificadas.

En la primera etapa del estudio, no se hizo una diferenciación de especie entre *C. citrinellum* y *C. zaliosum*. La segunda especie, aparentemente endémica en la Laguna de Apoyo, no se encuentra tan frecuentemente como *C. citrinellum* y además es morfológicamente semejante (Barlow y Munsey, 1976). En la segunda etapa del estudio, quedó ampliamente documentada la presencia de *C. zaliosum*, con las capturas con redes y arpón y, también, a través de observaciones durante el buceo.

En la primera etapa, como ya se mencionó, se realizaron tres muestreos nocturnos, sin recolectar *Synbranchus marmoratus*. Sin embargo, en la segunda etapa, pudimos observar dicha especie mediante buceo de noche con linternas. Este buceo solamente se realizó en la Laguna de Xiloá y la Laguna de Apoyo. También, en esta segunda etapa se capturó en Xiloá *S. marmoratus*, con redes experimentales y en la noche. Estos muestreos nocturnos con redes experimentales también se practicaron una vez en las Lagunas de Masaya, Asososca León, Asososca Managua, Monte Galán, y Tiscapa; ningún muestreo nocturno se practicó en la Laguna de Apoyeque. Es posible que *S. marmoratus* y también, *Rhamdia nicaraguense*, exista en algunas

otras lagunas, ya que es nocturna y habita en áreas relativamente profundas.

Varios tipos de análisis de la riqueza de especies de peces en las lagunas cratéricas fueron realizados. En todos, se determinó el número de especies autóctonas de cada laguna; es decir, aquellas que no fueron introducidas recientemente. La correlación de la riqueza de especies de peces entre las lagunas cratéricas, usando el método de análisis de correlación de Spearman (Pagano y Gauvreau, 1993), indica que son significativos los factores siguientes: área de superficie total ($r=0.71$, $P=0.032$), área de superficie litoral (de profundidades de menos de 30 metros) ($r=0.78$, $P=0.013$) y volumen de agua ($r=0.60$, $P=0.063$), edad ($r=0.51$, $P=0.10$); y edad corregida por inundación ocasionado por uno de los Grandes Lagos ($r=0.79$, $P=0.011$). Las correlaciones entre rango de riqueza de especies y otros factores (pH, sólidos disueltos, profundidad media, profundidad máxima, visibilidad, conductividad, aislamiento) no resultaron significativos ($P>0.10$) (ver cuadro 5).

La edad corregida, especifica la edad de Xiloá como similar a la del Lago de Managua (más de 500 mil años). Esto se explica por la hipótesis que la Laguna de Xiloá formó en un tiempo parte del Lago de Managua y después quedó aislado (Villa, 1968). Por esto no se descarta la idea de que Xiloá (y posiblemente Monte Galán), hace varios miles de años, durante e inmediatamente después de su conexión con el Lago de Managua, sostuvo una ictiofauna mucho más diversa que la actual y más que a un proceso de colonización, ha estado expuesta a un proceso de extinción de especies.

El declive de una regresión entre número de especies y área de superficie para las ocho lagunas ($z=0.05$, $r^2=0.006$) fue significativamente menor a lo reportado para las islas ($z=0.20-0.30$) (MacArthur y Wilson, 1967) (ilustración 2). Pero, el declive para el área de superficie del litoral, fue mucho mayor y más significativo ($z=2.5$, $r^2=.55$).

Cuadro N° 5
INDICE DE CORRELACIÓN DE SPEARMAN VALOR P, ENTRE
RIQUEZA DE ESPECIES DE LAS LAGUNAS CRATÉRICAS Y
FACTORES FÍSICO-QUÍMICOS

Parámetro	r	P
Edad	.51	0.10
Edad*	.79	0.011
Aislación	.01	>0.10
Profundidad media	.35	>0.10
Profundidad máxima	.13	>0.10
Volumen	.60	0.063
Area de superficie total	.71	0.032
Area de superficie litoral	.78	0.013
pH	.49	>0.10
Sólidos disueltos	.20	>0.10
Conductividad	.43	>0.10
Turbidez	.33	>0.10

*La Laguna de Xiloá es considerada de edad relativamente grande por su comunicación directa anteriormente con el Lago de Nicaragua

Discusión

Para mantener estos valiosos recursos pesqueros, y también para entender la evolución morfológica y de comportamiento de estos peces, se requiere información biogeográfica básica. El presente estudio suministra una base para estudios futuros de la ictiofauna nicaragüense tanto básicos como aplicados. La información que ofrece, representa el primer estudio comprensivo de muchas de estas lagunas cratéricas, en cuyos alrededores se encuentra la mayor parte de la población nicaragüense.

La dominancia de peces secundarios de agua dulce, que se da en los Grandes Lagos,

es aún más marcada en las lagunas cratéricas. Únicamente el chulín, *Rhamdia nicaraguense*, no pertenece a este grupo de peces, y se encuentra solamente en la Laguna de Xiloá. La alta salinidad de las lagunas presenta una barrera contra la colonización de estos peces. La antigua comunicación abierta entre la Laguna de Xiloá y el Lago de Managua probablemente permitió la colonización de *R. nicaraguense* y su adaptación lenta a la salinidad cuando se cerró laguna y permitió su sobrevivencia.

De los atributos lacustrinos analizados, resultaron como factores significativos de la riqueza de la biodiversidad íctica, los siguientes: área superficial total, área litoral,

volumen, edad. Sin embargo, debería anotarse que la Laguna de Apoyo, la más grande de las lagunas cratéricas (área de superficie 21.1 km²), contiene solamente cinco especies consideradas como nativas. Esta laguna posee muy poca área litoral (0.3 km²), producto de la explosión volcánica más grande de la historia geológica reciente de Nicaragua.

El declive de la línea de número de especies/área de superficie fue semejante al calculado en estudios de otros lagos (Barbour y Brown, 1974) y considerablemente menor que el determinado en estudios de otras islas (MacArthur y Wilson, 1967). Barbour y Brown (1974) suministraron dos explicaciones para esta diferencia, las cuales se aplican al presente estudio: 1° los lagos son, generalmente, más homogéneos como hábitat que sus contrapartes terrestres; 2° el aislamiento y falta de comunicación histórica con otros sistemas acuáticos.

Las lagunas en nuestro estudio, de hecho, son bien homogéneas con respecto al hábitat, ya que tuvieron orígenes geológicos y composiciones químicas similares. Además, el alto grado de aislamiento y el tiempo relativamente corto de existencia de la mayor parte de las lagunas, posiblemente previnieron la saturación de especies. Sin embargo, la correlación del rango de Spearman y el declive y su coeficiente de correlación de especies/área litoral, se incrementaron, señalando la importancia del área litoral como hábitat clave para la mayor parte de las especies. (ilustración 2).

Las introducciones hechas por el ser humano también han afectado los patrones de distribución y riqueza de la biodiversidad sobre el área estudiada. Por ejemplo, la tilapia azul, *O. aureus*, fue deliberadamente introducida en la Laguna de Apoyo por el

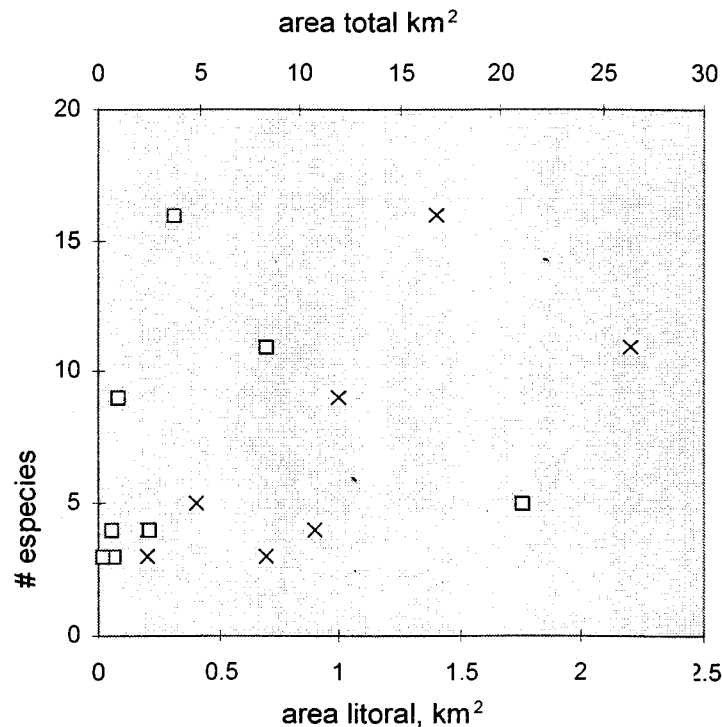


Ilustración 2.- Riqueza de especies de peces según área total de superficie (cuadros vacíos) y según área litoral (X) (km²).

Instituto Nicaragüense de la Pesca, INPESCA (G. Valenti, apunte personal), en los años 80. También, en los años 1995-1998, ha funcionado un criadero de enjaulamiento de *O. niloticus*, en la orilla septentrional de la Laguna de Apoyo, el cual ha dejado de funcionar, pero ha permitido el escape de miles de individuos (McCrary y McKaye, en proceso). La tilapia mosambiqueña, *O. mossambicus*, fue introducida en 1959 en el centro de Nicaragua por el Ministerio de Agricultura de Nicaragua (Riedel, 1976) y en la Laguna de Asososca León, aproximadamente en 1966 (Villa, 1966). Estas introducciones y también la reciente y deliberada de *Gobiomorus dormitor* en la Laguna de Apoyo, en Mayo de 1991, no solamente oscurecen los patrones históricos de colonización de estas lagunas, sino que presentan un potencial de impactos ecológicos perjudiciales. El incremento de las poblaciones humanas y el desarrollo de infraestructura, han aumentado la necesidad de recursos protéicos. Tal necesidad incrementa la probabilidad de introducir peces exóticos, con la intención de incrementar los recursos acuáticos nativos (Hubbs, 1976), aunque más bien con resultados contrarios (McKaye, *et al.* 1995). Uno de los investigadores de este tema (KRM) está actualmente monitoreando varias de estas introducciones.

La ausencia de correlación entre las distribuciones de especies y algunos parámetros físico-químicos asociados con las lagunas cratéricas, fue probablemente, el resultado de varios factores. Primero, las lagunas representan un grupo homogéneo con respecto a la mayor parte de las variables ambientales. Segundo, el pequeño

número de lagunas estudiadas, nos previno de examinar patrones de distribución de peces a profundidad suficiente para, suministrar el conocimiento de la presente estructura de la distribución de especies. Tercero, las introducciones hechas por seres humanos y la previa conexión de una o más de las lagunas con los Grandes Lagos, podrían ocultar patrones de colonización natural.

No se puede confirmar ni negar la hipótesis previamente existente, que la mayoría de estas lagunas fueron colonizadas por peces a través de fuertes vientos; tampoco puede evaluarse la importancia de las introducciones intencionales en los patrones actuales de riqueza de especies. Los *records* distribucionales dados en el presente informe, probablemente no son concluyentes. Primero, porque el análisis del género *Poecilia* no fue finalizado debido a que las claves son contradictorias e incompletas. Se recomienda una revisión de la clasificación del género *Poecilia*. Segundo, porque se cree que hay peces nocturnos de los géneros *Rhamdia* y *Synbranchus*, en lagunas donde se hizo poco o ningún muestreo de noche. Tercero, porque aunque se documentaron algunas introducciones exitosas, se cree que existen otras, posiblemente establecidas en estas lagunas.

En conclusión, se puede expresar que factores ecológicos y evolutivos, como índices de área, de área litoral y de edad, muestran importancia significativa en la riqueza de especies de las lagunas estudiadas. Aunque factores relacionados con el tamaño son importantes, sugiriendo que las lagunas ya funcionan como ecosistemas más o menos completos, la

edad, como factor también es importante porque señala que el proceso de colonización y establecimiento de especies es relativamente largo; igualmente, los medios naturales (*e.g.*, aves, vientos) de colonización de especies son factores importantes para determinar la riqueza de especies de cada laguna.

Finalmente, debe reconocerse que introducciones hechas por el ser humano, pueden ocultar patrones zoogeográficos. Poblaciones humanas han sido adyacentes a muchas de estas lagunas desde tiempos precolombinos y posiblemente produjeron introducciones deliberadas. En el siglo XVI, el explorador Fernando Oviedo reportó introducciones de peces por indios nativos (Villa, 1982). Sin embargo, es probable que haya ocurrido solamente en los casos de peces con importancia alimenticia. Barlow (1976), señaló que las distribuciones de especies de peces, en muchas de estas lagunas cratéricas, sugieren un rol relativamente pequeño para las introducciones por el ser humano. Estamos de acuerdo con Barlow, al observar los patrones actuales de riqueza de la biodiversidad; pero por ejemplo, al observar la laguna de Asososca de León tendríamos la expectativa que tuviera la riqueza de biodiversidad íctica más alta, si las introducciones fueran un factor importante en este índice, porque poblaciones indígenas fueron establecidas por mucho tiempo alrededor de esta laguna, y es relativamente productiva. (BANIC, 1977).

Añadir más lagunas en nuestro estudio permitiría un análisis distribucional de especies con más detalles y mayor sensibilidad. Una clave en el conocimiento de la historia biogeográfica de los montajes

de especies de peces de las lagunas cratéricas nicaragüenses, yace en un análisis filogenético del complejo *Cichlasoma citrinellum*. Este complejo tiene plasticidad ecológica tanto como policromática y polimórfica. La mayoría de los individuos tiene coloración manchada o rayada, sobre un fondo grisoso-café, con tinte de azul o verde. Una pequeña proporción, tiene coloración "oro", que varía entre blanco y anaranjado, sin coloración de fondo y con manchas típicas (Barlow, 1976). La forma del cuerpo puede variar entre bastante alta a relativamente elongada. En este complejo, se acepta la distinción de *C. labiatum* y *C. zaliosum* y se reconoce, por estudios recientes de comportamiento (KRM, apunte personal) y morfología (J.R. Stauffer, apunte personal), los cuales expresan que en la laguna de Xiloá, *C. citrinellum* se puede dividir en tres o más distintas especies y en la Laguna de Apoyo, en dos o más también la hipótesis que, en este complejo y en las otras lagunas, menos estudiadas, donde permanecen desconocidas una cantidad de especies agrupadas bajo *C. citrinellum* ha sucedido una radiación adaptativa.

Recientes estudios de ecología histórica (Wiley y Mayden, 1985; Mayden, 1988) han mostrado la eficiencia de éste método para interpretar la historia zoogeográfica de una región. Un estudio filogenético del complejo *C. citrinellum*, suministraría una base de datos para analizar potenciales escenarios históricos de colonización de lagunas y permitiría la penetración en los procesos responsables de generar el patrón actual. Más importante aún, será el valor potencial de un inventario genético de las varias unidades de *C. citrinellum*, que podría servir para la investigación pesquera.

ANEXOS

Cuadro N° 1
CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES DE LAS LAGUNAS CRATÉRICAS, Y VALOR DE P DE
CORRELACIÓN DE RANGO DE SPEARMAN

Parámetro	Xiloá	Apoyo	Masaya	Apoyeque	Asosca León	Asos. Man.	M. Galán	Tiscapa	P
Edad (miles de años)	10 ¹	<20 ²	100-25 ²	<10 ¹	varios ¹	<10 ⁻⁴	500 ³	10 ¹	0,10/0,011
Area de superficie (km ²)	3,75 ¹	21,1 ¹	8,38 ¹	2,5 ¹	0,81 ¹	0,73 ¹	0,97 ¹	0,16 ¹	0,032
Profundidad media (m)	60 ¹	142 ¹	41,7 ¹	52 ¹	17,2 ¹	54,3 ¹	5,2 ¹	21,6 ¹	>0,10
Profundidad máxima (m)	88,5 ¹	>200 ¹	72,5 ¹	110 ¹	35 ¹	91 ¹	15 ¹	39 ¹	>0,10
Volumen (1000 m ³)	22,5	3000	350	130	14	40	5	3,5	0,020
pH	7,9 ⁶	8,1 ⁶	8,6 ⁶	8,8 ⁷	9,0 ⁷	8,7 ⁸	8,6 ⁷	8,0 ⁸	>0,10
Conductividad (micromho)	5.580 ⁶	4,095 ⁶	720 ⁵	8,350 ⁷	2,030 ⁷	500 ⁵	2,100 ⁷	210 ⁵	>0,10
Sólidos disueltos (ppm)	4.000 ⁶	2,700 ⁶	320 ⁶	4,900 ¹	1,100 ¹	300 ¹	1,100 ¹	330 ¹	>0,10
Dureza total (ppm)	443 ⁶	268 ⁶	102 ⁶	666 ⁷	146 ⁷	--	120 ⁷	--	
Turbidez (secchi m)	2,5 ¹	3 ¹	1 ¹	0,7 ¹	0,8 ¹	3 ¹	2 ¹	1,8 ¹	>0,10
Area litoral (km ²)	1,4	0,3	2,2	0,9	0,7	0,2	1,0	0,2	0,013

Leyenda: (1) BANIC (1977); (2) Bice (1985); (3) McBirney y Williams (1965); (4) Williams (1952) y BANIC (1977); (5) CIRA, datos inéditos; (6) Barlow et al. (1976); (7) Datos del presente estudio; (8) BANIC (1977) y CIRA datos inéditos.

Cuadro N° 2
RECORD DISTRIBUCIONAL ÍCTICO DE LAS LAGUNAS CRATÉRICAS

Especie	Xilola	Apoyo	Masaya	Apoyeque	A. León	A. Man.	M. Galan	Tiscapa
<i>Dorosoma chavesi</i>	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Rhamdia nicaraguensis</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Poecilia</i> sp.	+	-	+	+	+	-	+	+
<i>P. sphenops</i>	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Melaniris jilolaensis</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. sardina</i>	-	+	+	-	-	+	+	-
<i>Cichlasoma centrarchus</i>	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. citrinellum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. dovii</i>	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>C. labiatum</i>	+	-	+	+	-	-	-	-
<i>C. longimanus</i>	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>C. managuense</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. nicaraguense</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. nigrofasciatum</i>	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>C. rostratum</i>	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. zaliosum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Herotilapia multispinosa</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Neotroplus nematopus</i>	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>Oreochromis aureus</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>O. mossambicus</i>	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>O. niloticus</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Gobiomorus dormitor</i>	+	+	+	-	-	+	+	-
<i>Synbranchus marmoratus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-

Cuadro N° 3
NUEVOS RECORDS DISTRIBUCIONALES

Especie	Xiloa	Apoyo	Masaya	Apoyeque	A. León	A. Man.	M. Galan	Tiscapa
<i>Dorosoma chavesi</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Poecilia</i> sp.	-	-	+	-	+	-	+	+
<i>M. sardina</i>	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>Cichlasoma centrarchus</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. citrinellum</i>	-	-	-	-	-	+	+	+
<i>C. managuense</i>	-	-	-	-	-	+	+	+
<i>C. rostratum</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Herotilapia multispinosa</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Oreochromis aureus</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>O. mossambicus</i>	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Gobiomorus dormitor</i>	-	+	-	-	-	-	+	-

Cuadro N° 4
RECORDS ANTERIORES QUE NO CONFIRMAMOS

Especie	Xilola	Apoyo	Masaya	Apoyeque	Asosca León	Asos. Mang.	M. Galan	Tiscapa
<i>Poecilia sphenops</i>	(2)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cichlasoma dovii</i>	-	(1a)	-	-	-	-	-	-
<i>Cichlasoma labiatum</i>	-	(1a)	-	-	-	-	-	-
<i>Cichlasoma nigrofasciatum</i>	-	-	-	-	-	-	(1d)	-
<i>Gobiomorus dormitor</i>	-	(1b)	-	-	(1c)	-	-	-

Leyenda: (1a) Villa (1982) reporta *C. dovii* y *C. labiatum* en Laguna de Apoyo, los cuales nunca se observaron a través de varios trabajos con redes, y más de 500 horas de observaciones con buceo en sitios apropiados para encontrar sus nidos. No obstante, concluimos que, no existe *C. dovii* ni *C. labiatum* en esta laguna. (1b) Villa (1982) reporta *G. dormitor*, que tampoco se encontró hasta 1992, después de una introducción deliberada por un habitante de la zona. Ahora, se encuentra *G. dormitor* en grandes concentraciones, dondequiera que se encuentren otras especies. Vale mencionar que el nombre común de *G. dormitor* en muchas partes de Nicaragua, guavina, fue aplicado a otro pez en Laguna de Apoyo por los habitantes (*Poecilia sphenops*; apunte personal, JKM). (1c) Villa (1982) reporta *G. dormitor* en Laguna de Asosca León. Con un estudio limitado, no se encontró esta especie. (1d) Villa (1982), reporta *C. nigrofasciatum* en Laguna Monte Galán. En este estudio se encontró, en vez de esta especie, *H. multispinosa*, una especie que aparenta mucho a *C. nigrofasciatum*. Si se considera que el reporte anterior fue erróneo. (2) Barlow y Munsey (1976) reportan la presencia de *Poecilia sphenops* en las Lagunas de Xilolá, Apoyo y Masaya.

Bibliografía

- ASTORQUI, I. (1974). *Peces de la Cuenca de los Grandes Lagos de Nicaragua*. Managua, Publicaciones Nicaragüenses.
- BANIC (1977). *Informe Financiero 1976*. Managua.
- BARBOUR, C.D. y BROWN, J.H. (1974). "Fish species diversity in lakes". *Am. Nat.* 108:473-489.
- BARLOW G.W. (1973). "Competition between color morphs of the polychromatic Midas cichlid *Cichlasoma citrinellum*". *Science* 179:806-807.
- BARLOW, G.W. (1976). "The Midas cichlid in Nicaragua", en *Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes*, TB Thorson, ed. University of Nebraska Press, Lincoln, Nebraska. Páginas 333-358.
- BARLOW, G.W. y MUNSEY, J. (1976). "The red devil-Midas-arrow cichlid species complex in Nicaragua", en *Investigations of the Ichthyofauna of Nicaragua Lakes*, TB Thorson (ed.), University of Nebraska, Lincoln, Nebraska. Páginas 359-370.
- BARLOW, G.W.; BAYLIS, J.R. y ROBERTS, D. (1976). "Chemical analyses of some crater lakes in relation to adjacent Lake Nicaragua", en *Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes*, TB Thorson (ed.), University of Nebraska, Lincoln, Nebraska. Páginas 17-20.
- BICE, D. (1985). "Quaternary volcanic stratigraphy of Managua, Nicaragua". *Geol. Soc. Am. Bull.* 96:553-566.
- BRETT, B.L.H. and TURNER, B.J. (1983). "Genetic divergence in the *Poecilia sphenops* complex in Middle America". *Bioch. Syst. and Ecol.* 11:127-137.
- BUSSING, W.A. (1976). "Derivation of the freshwater fish fauna of Central America with remarks on its origin and ecology", en *Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes*, TB Thorson (ed.), University of Nebraska, Lincoln, Nebraska. Páginas 157-175.
- BUSSING, W.A. (1987). *Peces de las Aguas Continentales de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José.
- DENGO, G.; BOHNERBERGGER, O. and BONIS, S. (1970). "Tectonics and volcanism along the Pacific marginal zone of Central America". *Geologische Rundschau* 59:1215-1232.
- HAYES, C.W. (1899). "Physiography and geology of the region adjacent to the Nicaraguan canal route". *Bull. Geol. Soc. Amer.* 10:285-348.
- HUBBS, C.L. (1976). "Commentary", en *Investigation of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes*, TB Thorson (ed.), University of Nebraska, Lincoln, Nebraska. Página iv.
- KONINGS, A. (1989). *Cichlids from Central America*. THF Publications, Neptune, Nueva Jersey.
- MACARTHUR, R.H. and WILSON, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- MAYDEN, R.L. (1988). "Vicariance biogeography, parsimony, and evolution in North American freshwater fishes". *Syst. Zool.* 37:329-355.
- MCBIRNEY, A. and WILLIAMS, H. (1965). "Volcanic history of Nicaragua". *Univ. of California Pubs. Geol. Sci.*, 55:1-71.
- MCCRARY, J.K. and MCKAYE, K.R. (en proceso). "Establishment of Nile tilapia in a volcanic crater lake in Nicaragua".
- MCKAYE, K.R. (1977). "Competition for breeding sites between the cichlid fishes of Lake Jiloa, Nicaragua". *Ecology* 58:291-302.
- MCKAYE, K.R. (1984). "Behavioural aspects of cichlid reproductive strategies: Patterns of territoriality and brood defense in Central American substratum spawners versus African mouth brooders", en *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*, RJ Wootton y CW Potts, eds. Academic Press, Londres. Páginas 245-273.
- MCKAYE, K.R.; RYAN, J.D.; STAUFFER, J.R.; LÓPEZ, L.J.; VEGA, G.I.; and VAN DEN BERGHE, E.P. (1995). "African tilapia in Lake Nicaragua: Ecosystem in transition". *BioScience* 45:406-411.
- MEYER, A. (1990). "Morphometrics and allometry in the trophically polymorphic cichlid fish, *Cichlasoma citrinellum*: Alternative adaptations and ontogenetic changes in shape". *J. Zool. (Lond.)* 221:237-260.
- MILLER, R.R. (1966). "Geographical distribution of Central American freshwater fishes". *Copeia* 1966:773-802.
- MYERS, G.S. (1951). "Fresh-water fishes and East Indian zoogeography". *Stanford Ichthy. Bull.* 4(1):11-21.
- MYERS, G.S. (1966). "Derivation of the freshwater fish fauna of Central America". *Copeia* 1966:766-773.
- PAGANO, M. y GAUVREAU, K. (1993). *Principles of Biostatistics*. Duxbury Press, Belmont, California.

- RIEDEL, D. (1976). "Some remarks of the fecundity of tilapia (*T. mossambica* Peters) and its introduction into Middle Central America (Nicaragua) together with a first contribution towards the limnology of Nicaragua", en *Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes*, TB Thorson (ed.), University of Nebraska-Lincoln, Lincoln, Nebraska. Páginas 21-52.
- SCHOENER, T.W. y SCHOENER, A. (1983). "Distribution of vertebrates on some very small islands. I. Occurrence sequences of individual species". *J. Anim. Ecol.* 52:209-235.
- SWAIN, F. (1964). "Limnology and geology of the Lake Nicaragua, Nicaragua". *Verh. Int. Verin. Limnol.* 15:149-150.
- TREWAVAS, E. (1983). Tilapine Fishes of the Genera *Sarotherodon*, *Oreochromis*, and *Danakilia*. *Museo Británico (Historia Natural)*. Londres.
- VILLA, J. (1968). "Una teoría sobre el origen de los peces de Xiloá". *Encuentro* 1: 202-214.
- VILLA, J. (1976). "Ichthyology of the Lakes of Nicaragua: Historical Perspective", en *Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes*, TB Thorson (ed.), University of Nebraska-Lincoln, Lincoln, Nebraska. Páginas 101-113.
- VILLA, J. (1982). "Peces Nicaragüenses de agua dulce". Banco de América, *Serie Geografía y Naturaleza* n. 3, Managua.
- WILEY, E.O. y MAYDEN, R.L. (1985). "Species and speciation in phylogenetic systematics, with examples from the North American fish fauna". *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72:596-635.
- WILLIAMS, H. (1952). "Geological Observations on the Ancient Human Footprints near Managua, Nicaragua". *Contributions to American Anthropology and History* n. 52, Carnegie Institution, Washington.