



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
UNIDAD XOCHIMILCO

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DEPARTAMENTO EL HOMBRE Y SU AMBIENTE
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

**INFORME DEL SERVICIO SOCIAL
POR INVESTIGACIÓN
PARA OBTENER EL GRADO DE LICENCIADA EN BIOLOGÍA:**


**Morfo-ecología alimenticia de machos del género de peces vivíparos
Poeciliopsis (Cyprinodontiformes: Poeciliidae)**

Que presenta:

Gabriela Morales González

Matricula:
2183028937


Asesora interna:
Dra. Ana María Rosales Torres


Asesor externo:
Dr. Omar Domínguez-Castanedo

México, CDMX

Septiembre, 2023

RESUMEN

Las especies de género *Poeciliopsis* tienen una enorme adaptabilidad a diferentes ambientes, lo que le permite colonizar gran variedad de ecosistemas con diferentes características ecológicas. Esto sugiere que estas especies tienen hábitos alimenticios flexibles, capaces de ser modificados en función de las características ecológicas de su ambiente. Por lo tanto, el objetivo de esta investigación fue caracterizar la morfo-ecología alimenticia de los machos de las especies *Poeciliopsis gracilis* y *P. infans*, a lo largo de su distribución geográfica. Para ello, primero se identificaron los componentes de la dieta de ambas especies y sus variaciones poblacionales para determinar el gremio, nicho alimenticio y sus variaciones de amplitud en las poblaciones. Después se relacionaron los hábitos alimenticios, con la estructura y funcionalidad del sistema digestivo de ambas especies. El intestino fue una de las estructuras más relevantes, ya que se relaciona con su plasticidad alimenticia. La dieta herbívora de *P. gracilis* está relacionada con un intestino largo y numerosas rotaciones; mientras que la dieta insectívora de *P. infans* está relacionada con un intestino corto y menor cantidad de rotaciones. Además, se identificaron dos secciones histológicas en el intestino relacionadas con la digestión y absorción. No se encontró estómago en ninguna de las especies. En su lugar, se encontraron mandíbulas faríngeas encargadas de hacer la digestión mecánica. Finalmente, se encontraron y describieron corpúsculos gustativos relacionados con la selección de alimentos, con mayor abundancia en la región posterior de la faringe, permitiendo a los peces evaluar los fluidos de los alimentos expuestos por la masticación de las mandíbulas faríngeas.

INTRODUCCIÓN

La familia de los poecílidos (Poeciliidae) cuenta con 22 géneros y 180 especies válidas, distribuidas en cuerpos de agua dulce, salada, o salobre de América y África; con la mayor diversificación de especies registrada en América central (Miller et al. 2009). Los poecílidos habitan zonas hostiles y marginales de los cuerpos de agua, generalmente inhabitables para otros peces debido a la poca profundidad, escasa disponibilidad de oxígeno, elevadas concentraciones de compuestos sulfurosos, y cambios drásticos y poco predecibles de las condiciones ambientales/ecológicas (Ghedotti et al. 2020).

Los poecílidos son peces vivíparos que poseen un conjunto de estructuras anatómicas complejas como el gonopodio de los machos (aleta anal modificada en la que los radios centrales forman un canal por el que se expulsan los espermatozoides; Rosen & Gordon, 1953) que permite la transferencia de espermatozoides dentro del tracto reproductor femenino y estructuras placentarias dentro del ovario de las hembras que favorecen el intercambio de nutrientes entre los embriones en desarrollo y su madre. Además, estos peces han evolucionado diversas estrategias de historia de vida encaminadas a garantizar su reproducción a pesar de las condiciones extremas de su ambiente. Por ejemplo, el desarrollo embrionario de algunas especies puede realizarse de forma asincrónica, en el cual se

desarrollan varias crías permitiendo que las hembras den a luz de forma continua a lo largo de su estación reproductora, en un fenómeno conocido como superfetación. Adicionalmente, estos peces son capaces de retener espermatozoides dentro de sus ovarios por largos periodos de tiempo, permitiendo “auto fecundarse” en ausencia de machos (Miller et al. 2009).

Los poecílidos suelen ser peces omnívoros, con hábitos alimenticios flexibles que puede incluir en su dieta insectos flotantes, larvas de quironómidos, zooplancton, ninfas de odonato, ácaros, moluscos, crustáceos, oligoquetos, vegetales, y hasta peces. Esta flexibilidad está relacionada con la enorme diversidad de ambientes altamente cambiantes, marginales y con condiciones hostiles que son capaces de colonizar (Trujillo-Jiménez & Viveros, 2006; Stockwell & Henkanathgedara, 2011).

El género *Poeciliopsis* está compuesto por 25 especies válidas, las cuales se caracterizan por su amplia tolerancia y plasticidad ecológica, habitando en diferentes entornos dulceacuícolas, como cuerpos de agua, ríos, arroyos, lagos y manantiales del centro y norte de América, de donde son nativos (Ward et al. 2022; Ghedotti et al. 2020). Sin embargo, son pocas las especies en las que ha sido documentada su alimentación. Por ejemplo, *P. occidentalis* está catalogada como una especie omnívoras-destructivas o ramoneadora, que presenta un intestino largo y dientes escapulados idóneos para extraer insectos y crustáceos de algas que cubren las rocas, e incluso para raspar algas (Ghedotti et al. 2020). Estas características les permite tener una dieta variada, volviéndolos adaptables e importantes colonizadores en distintos ecosistemas (Trujillo-Jiménez & Toledo, 2007), reflejándose también en la morfología de sus sistemas digestivos.

Las especies del género *Poeciliopsis* son sujetos de estudio ideales para conocer los patrones ecológicos de su alimentación ya que poseen una marcada capacidad de adaptación a diferentes condiciones ambientales en diferentes tipos de hábitat presentes a lo largo de su rango de distribución geográfica (Román-Palacios & Román-Valencia, 2015). Lo anterior permite responder preguntas como: ¿Cuál es el nicho trófico de algunas especies del género *Poeciliopsis* distribuidas en México? ¿El nicho trófico y su amplitud se modifican en función de la distribución geográfica de las poblaciones y las características de su hábitat? ¿Cómo es la relación funcional, si la hay, entre la morfología del sistema digestivo y la flexibilidad en los hábitos alimenticios observada en algunas especies del género *Poeciliopsis*?

Para dar respuesta a estas preguntas de investigación, relacionadas con la biología, ecología y por ende, con la conservación de algunas especies mexicanas del género *Poeciliopsis*, el objetivo de esta investigación es caracterizar intra- e inter-específicamente la morfo-ecología alimenticia de los teleósteos vivíparos machos de las especies *Poeciliopsis gracilis* y *P. infans* de varias poblaciones a lo largo de su distribución geográfica.

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN

Las especies del género *Poeciliopsis* tienen una enorme adaptabilidad a ambientes marginales poco tolerados por otras especies de peces. Esta condición les permite colonizar una gran variedad de ecosistemas con múltiples características ecológica y ambientales (Ghedotti et al. 2020). Con base en los anterior, esta investigación revelará los patrones alimenticios a lo largo de la distribución geográfica de *P. gracilis* y *P. infans*. Además, se estudiará la posible relación funcional, si existe, entre la morfología de su sistema digestivo a nivel histológico y sus patrones flexibles de alimentación. Por lo tanto, estudiar la morfo-ecología trófica de las especies se encuentra íntimamente relacionada con nuestra capacidad de conocer *i*) el lugar que tienen las especies en sus ecosistemas; *ii*) su grado de vulnerabilidad ante la modificación de sus ambientes, y *iii*) las fuerzas ecológicas relacionadas con sus patrones espacio-temporales (Varela-Romero & Hendrickson, 2010).

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar intra- e inter-específicamente la morfo-ecología alimenticia de los teleósteos vivíparos *Poeciliopsis gracilis* y *P. infans* del sexo masculino, a lo largo de su distribución geográfica.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Identificar los componentes de la dieta de ambas especies y sus variaciones poblacionales.
2. Determinar el gremio, nicho alimenticio y sus variaciones de amplitud en las poblaciones de ambas especies.
3. Describir histológica y anatómicamente el sistema digestivo de ambas especies y relacionarlo funcionalmente con sus hábitos alimenticios.

MARCO TEÓRICO

- Ecología alimenticia de *Poeciliopsis gracilis* y *P. infans*

Poeciliopsis gracilis es una especie que se distribuye en la vertiente del Atlántico, norte de Veracruz, y a través de la cuenca del río Papaloapan hasta la cuenca del río Coatzacoalcos. Es una especie descrita con alto grado de invasividad debido a que se encuentra en cuerpos de agua tanto lénticos como lóticos, tolerando perfectamente aguas perturbadas que incluyen elevados aportes de descarga urbana. Su éxito de invasión se le atribuye a su forma de reproducción ya que es una especie vivípara, por lo que las hembras se mantienen activas reproductivamente toda su vida, sin tener una temporalidad reproductiva definida. Se ha descrito que *Poeciliopsis gracilis* se encuentra en un nivel trófico bajo como omnívoro-detritívoro debido a que su capacidad de forrajear recursos de baja calidad suele ser favorable

para este tipo de peces que invaden medios lóticos (Miller et al. 2009; Contreras-MacBeath et al. 2014).

Por otra parte, *Poeciliopsis infans* es de una especie de amplia tolerancia ecológica nativa de los cuerpos de agua del altiplano del centro de México distribuyéndose por el vasto sistema Lerma-Santiago y en la Vertiente del Pacífico y ríos de Ameca, Armería, Coahuayana y Balsas. Esta especie tiene un papel ecológico significativo debido a su gran adaptabilidad, además de tener importancia en estudios de veterinaria, médica, económico (es utilizado como pez ornamental), pero primordialmente como controlador biológico de mosquitos vectores de enfermedades para el humano (Miller et al. 2009; Hernández et al. 2004).

Es importante el estudio de las características anatómicas e histológicas de tracto digestivo de *P. gracilis* y *P. infans*, dado que Serrano et al. (2014) menciona que la morfología del sistema digestivo proporciona información precisa, relacionada con los hábitos alimenticio de los peces, debido a que pueden presentar adaptaciones físicas de acuerdo con el conjunto de elementos ingeridos, lo cual se le conoce como régimen alimenticio. Asimismo, Espinoza (1987; citando en Rodríguez et al. 2004) menciona que la morfología del sistema digestivo es muy variable dependiendo la especie, la forma de vida y a sus hábitos alimenticios. Por ejemplo, las especies del género *Poeciliopsis* tienen dientes orales externos comprimidos los cuales les permite cortar y triturar algas o detritos; no tienen estómago. En su lugar, tienen una región intestinal abultada y la forma intestinal varía dependiendo de la dieta, ya que las especies que tienen una alta ingesta de algas tienen intestinos largos y enrollados (Ghedotti et al. 2020). Esta es la única información disponible al respecto, por lo que este trabajo es pionero en la comprensión de las relaciones morfo-ecológicas del sistema digestivo en dos especies mexicanas de *Poeciliopsis*.

Por otra parte, en el trabajo de Pokniak (1997) se describe que la importancia y relación de los hábitos alimenticios con el desempeño de los organismos radica en nutrientes y energía requeridos para su crecimiento (desarrollo ontogénico), reproducción y otras funciones fisiológicas, por lo que estos hábitos pueden determinar en última instancia, el éxito biológico de cada organismo y de sus poblaciones. Guevara et al. (2007) mencionan que los hábitos alimenticios tienen también íntima relación con el desarrollo ontogénico de los peces, ya que el aumento en la talla y la ingesta de alimento es directamente proporcional. Por lo tanto, la preferencia a ciertos alimentos en las poblaciones podrá depender de la disponibilidad, grado de conservación, grado de competencia con otras especies y con los factores físicos del agua (salinidad y temperatura) (Trujillo-Jiménez & Toledo, 2007).

La relación de la morfología con los hábitos alimenticios puede proporcionar un preliminar del gremio alimenticio, (grupo de peces que explota los mismos alimentos o recursos del su entorno de una manera similar; Pérez et al. 2022); y del nicho alimenticio (el cual se refiera al que, cómo, dónde y cuándo se alimentan; Smith & Smith, 2007), prediciendo la posición que ocupa cada especie dentro de la cadena trófica y el papel que desempeña en el ecosistema

que lo rodea. Cabe destacar que el gremio puede llegar a modificarse, debido a que las especies cambian el recurso explotado a causa de las alteraciones estacionales o climáticas (Koch et al. 2019); de la misma manera, el nicho alimenticio varía de acuerdo con las interacciones de las especies, ya sea por competencia por el alimento, la cantidad del recurso alimenticio, la restricción o prioridad del mismo (Smith & Smith, 2007).

En investigaciones sobre los hábitos alimenticios en poecílidos en diferentes áreas geográficas (Estado de México y Morelos), concluyen que las especies presentan diferencias significativas en su dieta. Por ejemplo, poblaciones de *P. infans* introducidas en el Estado de México consumieron predominantemente microalgas, identificándola como una especie con hábitos especialistas (Armendáriz et al. 2008). En otra población de la misma especie, situada en la misma área geográfica, Pérez et al. (2014) encontraron hábitos alimenticios mayormente herbívoros, con la presencia de gran cantidad de insectos terrestres y larvas acuáticas en las zonas bentónicas, catalogando a esta especie como generalistas.

Por otra parte, la especie *P. sphenops* estudiada por Trujillo-Jiménez & Toledo (2007) en el estado de Morelos, consumía mayor cantidad de detritos; por lo que estos resultados pueden indicar que la dieta cambia a lo largo de la zona geográfica, sin embargo, como lo mencionan Trujillo-Jiménez & Toledo (2007) y Román-Palacios & Román-Valencia, (2015), los hábitos alimenticios pueden variar de acuerdo con la disponibilidad del alimento, tanto en abundancia como en diversidad. En este sentido, los recursos tróficos varían con respecto a los cambios de abundancia de presas, hábitat o sitios geográficos y son modelados bajo la teoría de forrajeo óptimo, condiciones que predicen el aumento de la amplitud de nicho (es un parámetro que cuantifica que tan especializada/generalista es la dieta de una especie dentro de un ambiente determinado, es decir, un organismo especialista se alimenta de uno o varios recursos alimenticios y por lo tanto su amplitud de nicho es menor que el de un generalista (Krebs, 1999, citado en Román-Palacios & Román-Valencia, 2015).

- Sistema digestivo de los peces óseos

El sistema digestivo de los peces óseos, en lo general, se constituye de la cavidad bucofaríngea y el tubo digestivo. El tubo digestivo está sub-dividido en esófago, estómago e intestino. Sin embargo, algunas estructuras (*e.g.* estómago) pueden estar ausentes, debido a la enorme diversidad de especies de peces teleósteos que existen. La estructura histológica del tracto gastrointestinal está conformada por una mucosa, submucosa y serosa (Mokhtar, 2017; Kobelkowsky & Figueroa, 2018). Existen diferencias histológicas del sistema gastrointestinal relacionadas con los hábitos alimenticios. Por ejemplo, el tracto intestinal de los herbívoros es de mayor longitud en comparación con las especies carnívoras (Mokhtar, 2017).

- Cavidad bucofaríngea.

La mayoría de las especies de peces vivíparos se alimentan mordiendo o picando su alimento de las algas o superficies, en lugar de succionarlo como lo realizan otras especies. Esto se debe a que estos peces cuentan con un ligamento premaxilomandibular que usan para mediar la protrusión premaxilar. En el caso de los peces del género *Poeciliopsis*, se ha documentado que tienen dientes orales externos comprimidos, lo cual suele estar relacionado con el consumo de algas y detritos (Ghedotti et al. 2020).

La faringe de los peces es una estructura tubular corta que conecta la cavidad bucal con el esófago, es una estructura anatómica muy dinámica que se conecta con las barras branquiales. Debido a esto, el agua entra por la boca hacia la faringe y sale por las hendiduras branquiales, pasando sobre las superficies branquiales dándose el intercambio de gases (Romer & Parsons, 1981).

- Esófago.

En una estructura tubular muscular de forma ovalada constituido histológicamente por cuatro capas: mucosa, submucosa, muscular y adventicia. El esófago de los teleósteos está formado por dos regiones: la anterior, que consta de pliegues paralelos complejos y alargados que se encuentran organizados longitudinalmente en secciones transversales, permitiendo su expansión en función de la cantidad de alimento ingerido (Mokhtar, 2017; Kobelkowsky & Figueroa, 2018). La región posterior del esófago está formada por un epitelio cilíndrico simple, el cual secreta una mucosidad relacionada con la digestión pregástrica; así mismo esta región actúa como un sitio de difusión iónica selectiva cumpliendo la función de osmorregulación, al igual que de absorción. Cabe mencionar que la mucosa esofágica en peces herbívoros es diferente, ya que produce moco para facilitar la deglución rápida. Además, el revestimiento epitelial del esófago está formado por células caliciformes redondeadas, las cuales secretan muco-polisacáridos ácidos y neutros, que lubrican a los alimentos y protegen a la mucosa en la deglución (Mokhtar, 2017).

- Estómago.

Se ha documentado que algunas especies del género *Poeciliopsis* no poseen estómago verdadero. En su lugar, presentan una dilatación en la parte anterior del intestino llamado bulbo intestinal, por lo que el intestino inicia a continuación del esófago (Ghedotti et al. 2020; Kobelkowsky & Figueroa, 2018). El bulbo está compuesto por numerosos pliegues en forma de zigzag, y el epitelio está formado por microvellosidades y células columnares simples, enteroendocrina y caliciformes. Las células mucosas secretan una sustancia llamada mucina, la cual mantiene húmedo y lubricado al alimento, facilita la digestión y protege a las células epiteliales de daños mecánicos (Mokhtar, 2017).

Los peces óseos que cuentan con estómago verdadero poseen diferente conformación dependiendo de los hábitos alimenticios y del desarrollo ontogénico (algunas especies de peces juveniles y adultos carecen de estómago). Se divide en tres regiones: *i*) región cardiaca, formada por tejido conductivo laxo; *ii*) la región fúndica, la cual contiene células epiteliales superficiales de tipo muco-secretor, estas pueden producir muco-sustancia neutras capaces de facilitar el movimiento de las partículas de alimentos de gran tamaño y mezclarlas con enzimas digestivas; y *iii*) la región pilórica que se caracteriza por la ausencia de glándulas gástricas y tejido de transición hacia el estómago (Mokhtar, 2017).

- Intestino.

Los peces herbívoros suelen tener un intestino largo, los omnívoros un intestino de longitud media y los carnívoros suelen tener un intestino corto (Mokhtar, 2017). El intestino suele formar un ángulo recto con el esófago (en el caso de los peces que carecen de estómago) y está conectado al conducto colédoco o biliar inmediatamente después del esófago (Kobelkowsky & Figueroa, 2018).

La parte interna del intestino tiene un aspecto finamente reticulado y se encuentra recubierta por papilas esbeltas (Kobelkowsky & Figueroa, 2018). El intestino se diferencia en tres regiones histológicas: anterior, media (posterior) y recto. La región anterior está constituida por numerosos pliegues con células caliciformes, que incrementan la superficie para la digestión de las sustancias usando los jugos gástricos y las sustancias mucosas secretadas por las células caliciformes. El intestino posterior tiene mayor proporción de células caliciformes que sirven para lubricar los alimentos no digeridos y dirigirlos hacia el recto. Por último, el recto está formado por epitelio simple de células columnares y con numerosas células caliciformes, lo cual responde a una mayor necesidad de lubricación relacionada con la expulsión de las heces. El recto presenta también una túnica muscular compuesta por una gruesa capa de fibras musculares lisas que contribuyen a la expulsión de materia fecal hacia el ano. Además, existe un cambio de fibras musculares lisas del intestino a estriadas cerca del ano que ayudan a la eliminación de la materia fecal (Mokhtar, 2017).

METODOLOGÍA

- Poblaciones a estudiar.

Se estudiaron peces de las especies *Poeciliopsis gracilis* y *P. infans* colectados en 11 poblaciones representativas de su distribución geográfica (Figura 1; Tabla 1). Los peces estudiados fueron colectados y conservados por el personal del Laboratorio de Ecología Evolutiva y Demografía Animal, de la Facultad de Ciencias de la UNAM, donde se realizaron algunas etapas de esta investigación.

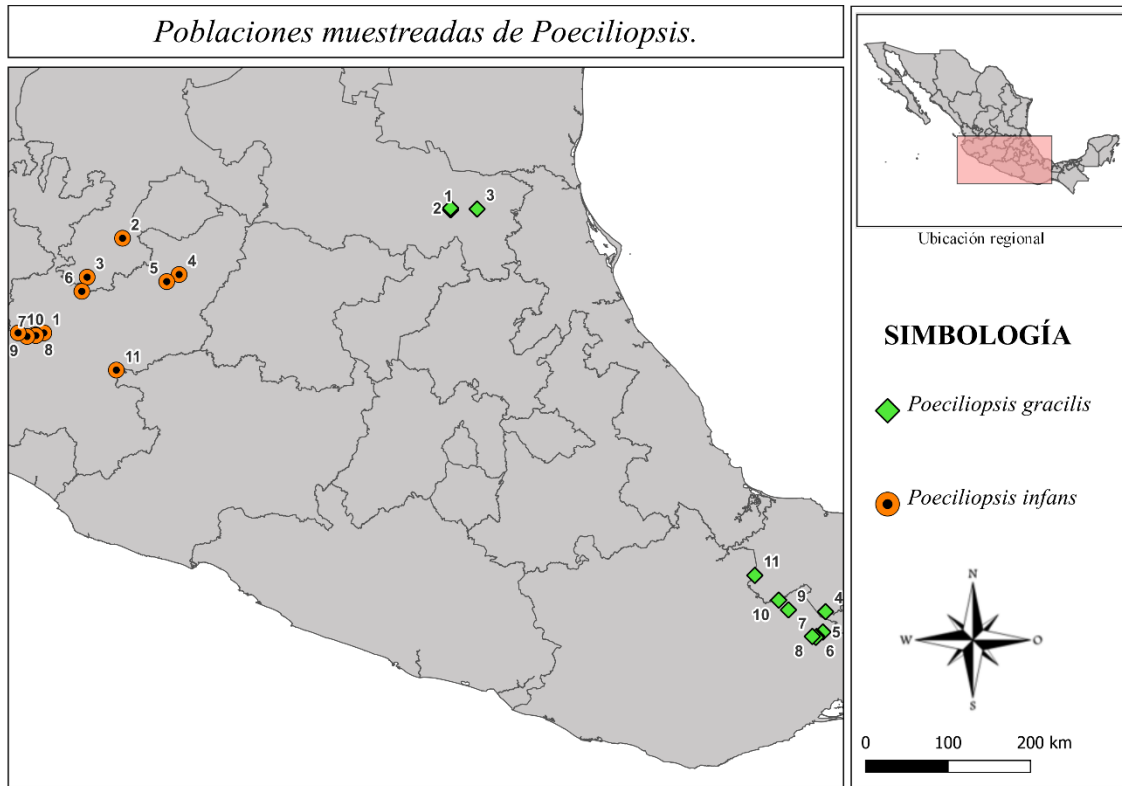


Figura 1. Ubicación geográfica de las poblaciones de *Poeciliopsis* estudiadas.

Tabla 1: Coordenadas geográficas de las poblaciones de *Poeciliopsis*.

<i>Poeciliopsis gracilis</i>		<i>Poeciliopsis infans</i>	
Población	Coordenadas geográficas	Población	Coordenadas geográficas
1	21°58' N	1	20°34' N
	99°15' W		103°51' W
2	21°59' N	2	21°39' N
	99°15' W		102°58' N
3	21°58' N	3	21°12' N
	98°57' W		103°22' W
4	17°25' N	4	21°14' N
	95°01' W		102°19' W
5	17°12' N	5	21°09' N
	95°03' W		102°28' W
6	17°09' N	6	21°03' N
	95°07' W		103°25' W

7	17°08' N	7	20°33' N
	95°07' W		103°57' W
8	17°09' N	8	20°33' N
	95°10' W		103°57' W
9	17°27' N	9	20°32' N
	95°26' W		104°03' W
10	17°33' N	10	20°34' N
	95°33' W		104°09' W
11	17°50' N	11	20°09' N
	95°49' W		103°02' W

- **Métodos de laboratorio.**

I) **Contenido intestinal.** – Se procesaron 10 peces por población de cada especie. Los peces fueron medidos (longitud estándar y altura máxima del cuerpo) con un calibrador Vernier ($\pm 0.01\text{cm}$) y pesados con una balanza analítica ($\pm 0.0001\text{g}$) para obtener sus morfometrías. Posteriormente, los peces se disectaron cuidadosamente para extraer sus tractos digestivos y pesarlos con y sin contenido. El contenido se clasificó y cuantificó en ítems alimenticios, identificando hasta el máximo nivel taxonómico posible (debido al grado de masticación/digestión), utilizando las guías de Haney et al. (2020) y Louw et al. (2020).

Se calculó la intensidad alimenticia de los peces de cada población/especie, basados en la relación entre el peso del contenido estomacal (tomando el peso del tracto digestivo lleno), y el peso total del individuo, de acuerdo con Zacharia (2017) (ecuación 1).

$$\text{Intensidad alimenticia} = \left(\frac{\text{Peso del contenido estomacal}}{\text{Peso del pez}} \right) 10,000 \quad (\text{ecuación 1})$$

Se realizó un Análisis de componentes principales, con la matriz de componentes de la dieta de cada individuo transformada en logaritmo natural para identificar los elementos principales de la dieta en cada especie. Además, se graficó un escalamiento multidimensional no paramétrico (nMDS) para determinar de forma exploratoria, las diferencias entre los hábitos alimenticios de cada población. La matriz se basó en el índice de Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957). Para determinar si las diferencias observadas entre los hábitos alimenticios de los peces de las diferentes poblaciones eran significativas, se realizó un Análisis de Varianza Multivariados con Permutaciones (PERMANOVA; Anderson, 2005). Los datos fueron transformados en logaritmo natural y el análisis se calculó basándose en las disimilitudes de Bray-Curtis, con 9999 permutaciones aleatorias. Adicionalmente, se realizó un análisis SIMPER para calcular el porcentaje de contribución de cada ítem alimenticio en las diferencias entre poblaciones. El análisis fue basado en la matriz de disimilitudes de Bray-Curtis de la composición de las dietas.

Para conocer el nicho alimenticio de los peces de cada población/especie, y su amplitud, se calculó el índice de Levins (1968) (ecuación 2) que asume valores que van de 0 a 1. Valores cercanos a 0 indicaron hábitos alimenticios especialistas con preferencia por ciertos alimentos; mientras que valores cercanos a 1, indicaron hábitos con tendencia generalista.

$$B = \frac{1}{\sum P_i^2} \quad (\text{ecuación 2})$$

donde P_i es la proporción de individuos encontrado usando el recurso i .

Adicionalmente, el índice de similitud de Morisita (Morisita, 1959) fue calculado para agrupar gráficamente las poblaciones con hábitos alimenticios similares. Finalmente, se realizó un Análisis de correspondencia para identificar el gremio alimenticio de cada población/especie (Ray & Sunquist, 2001).

II) Técnica histológica. – Se procesaron los sistemas digestivos de cinco peces de cada especie. Los sistemas digestivos fueron deshidratados en concentraciones crecientes de alcohol. Posteriormente los tejidos se incluyeron en parafina Paraplast®, con punto de fusión de 56°C; cortados a 6µm de grosor con un microtomo rotatorio Leica® y teñidos con Hematoxilina-Eosina, basándose en la técnica propuesta por Aguilar-Morales et al. (1996). La descripción anatómica, histológica, y su relación funcional con los hábitos alimenticios se realizó bajo los criterios propuestos por Estrada-Flores & Uribe (2009), y Mokhtar (2017).

Los procedimientos histológicos fueron realizados en el Laboratorio de Bioquímica de la Reproducción de la UAM-X.

RESULTADOS

Ecología alimenticia

- *Poeciliopsis gracilis*.

En el contenido del tracto digestivo de *Poeciliopsis gracilis* se identificaron 11 ítems alimenticios: **materia vegetal**, microalgas (**diatomea** y **euglena**), **algas filamentosas**, **polen**, **Insectos (resto de insectos no identificados)**, insectos del orden Díptera, Odonata, Trichoptera y Plecoptera), **escama de pez**, crustáceos (clase **Ostrácoda** y **Copepoda**) y **detritus** (Tabla 2). Los ítems alimenticios presentes en los peces de todas las poblaciones estudiadas fueron: detritus, materia vegetal, diatomeas y polen. Por otra parte, los ítems que se encontraron en una sola población fueron las escamas de peces (población 1) y microcrustáceos de la clase Copepoda (población 3). Adicionalmente, se encontró en todas las poblaciones la presencia de diversos sustratos inorgánicos como arena y pequeños guijarros que no representan ítems alimenticios. En promedio, la cantidad de sustratos inorgánicos en las poblaciones fue de 242.33±312.17 unidades. La mayor cantidad se encontró en la población número 11 (600.5±397.78) y la menor en la población 5 (36.7±39.22). Las

diferencias en el contenido de las dietas de *P. gracilis* en las diferentes poblaciones fueron visualmente detectables (Figura 2A); y estadísticamente significativas (PERMANOVA Pseudo- $F=6.67$; $p=0.0001$).

Tabla 2. Clasificación y cantidad de alimento obtenido del contenido intestinal de *Poeciliopsis gracilis*.

			Poblaciones										
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Insectos		Plecoptera ^b	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Trichoptera ^b	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Odonata ^b	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Diptera ^b	94	-	-	-	-	13	1	-	-	3	-
	Restos de insectos	363	9	8	1	-	6	1	-	3	1	-	
Microalgas	Ditomea	Synedra ^c	165	124	3	46	91	3260	1874	10	190	543	3606
		Navicula ^c	246	1550	639	664	346	1662	284	34	1269	1030	892
		Euglena ^c	4	3	8	25	-	-	1	1	-	1	13
Crustáceos		Ostracoda ^a	9	12	3	-	-	5	-	3	3	47	-
		Copopeda ^a	-	1	2	-	-	1	-	-	-	1	-
	Algas filamentosas	Clasterium ^c	7	44	23	14	4	40	-	-	4	25	9
		Spirogyra ^c	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	-
	Materia vegetal	402	393	338	449	208	179	137	54	540	317	412	
	Polen	51	417	139	161	7	21	10	12	148	225	49	
	Escamas	3	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	
	Detritus	296	1125	1139	1589	527	233	697	184	1466	1679	1307	
	Total de ítems alimenticios	11	9	9	7	6	9	8	6	8	10	5	

^a Clase

^b Orden

^c Género

Con base en el ACP, el primer eje (eigenvalor: 2.84; varianza: 36.8%), identifico al polen (0.58) y los detritus (0.055) como los principales ítems alimenticios de *P. gracilis* entre las poblaciones. El segundo eje (eigenvalor: 1.88; varianza: 24.4%), solo identificó a las diatomeas (-0.84) como el principal ítem alimenticio. Con el análisis SIMPER se calculó una disimilitud entre los hábitos alimenticio de los peces de las distintas poblaciones estudiadas del 25.7%, con las diatomeas (23.4%), el polen (19.9%) y detritus (19.4%), como principales contribuyentes a esta disimilitud. El análisis de correspondencia reveló que *P. gracilis* es una especie de hábitos alimenticios omnívoros; sin embargo, los peces de diferente población ocupan diferentes gremios alimenticios: la población 1 tiende a hábitos insectívoros, las poblaciones 5, 6, 7, 8, 9 y 11 tienden a una alimentación detritívora y fitófaga; y las poblaciones 2, 3, 4 y 10 tienden a ser planctófagas (Figura 2B).

Por otro lado, el índice de similitud agrupó a las poblaciones de acuerdo a sus hábitos alimenticios en cuatro categorías (Figura 2C): *i*) la población 8 se caracterizó por tener hábitos detritívoros con una baja diversidad en el consumo de sus ítems alimenticios; *ii*) la

población 1 se caracterizó por hábitos insectívoros, y la presencia de escamas en su tracto digestivo; *iii*) las poblaciones 5, 6 y 7 estuvieron caracterizadas por hábitos detritívoros y una diversidad media en el consumo de alimenticio a comparación de la población 8, y *iv*) el resto de las poblaciones (2, 3, 4, 9, 10 y 11) se caracterizan por sus hábitos detritívoros, fitófaga y planctófagas, siendo las poblaciones que mayor cantidad de alimento registraron.

Finalmente, se calculó una amplitud de nicho promedio para la especie de 0.43 ± 0.17 , siendo la población 6 la que presentó la mayor amplitud (0.83) y la población 1, la menor amplitud (0.20) (Tabla 3).

Tabla 3. Amplitud de nicho alimenticio de las poblaciones de cada especie estudiada, estando resaltadas las de mayor y menor amplitud.

	Poblaciones										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>P. gracilis</i>	0.2046	0.3251	0.3479	0.3746	0.3659	0.8277	0.5712	0.4376	0.3494	0.3632	0.5593
<i>P. infans</i>	0.8741	0.3798	0.2478	0.3416	0.4347	0.3545	0.4244	0.3337	0.3157	0.2765	-

- *Poeciliopsis infans*.

Se identificaron 12 ítems alimenticios en las poblaciones de *P. infans*, clasificados en: **materia vegetal**, microalgas (**diatomea** y **euglena**), **algas filamentosas**, **insectos (restos de insectos no identificados**, insectos del orden Díptera y Plecoptera), **escamas de peces**, crustáceos (clases **Ostrácoda**, **Copepoda**, y **Branchiopoda**) y **detritus** (Tabla 4). Los ítems alimenticios presentes en todas las poblaciones fueron los detritus, materia vegetal y diatomeas. Por otra parte, el ítem presente solo en una población fue de la clase Branchiopoda (población 1). Además, se encontró la presencia de diversos sustratos no orgánicos como arena y pequeños guijarros que no representan ítems alimenticios. En promedio, la cantidad de sustrato inorgánico en las poblaciones fue de 9.60 ± 15.23 unidades. En la población 7 se encontró la mayor cantidad de sustrato (29.5 ± 29.23) y la menor cantidad fue contabilizada en la población 6 (0.10 ± 0.31). Las diferencias en la composición de la dieta de *P. infans* entre las poblaciones estudiadas fue visualmente detectable (Figura 2D); y estadísticamente significativas (PERMANOVA Pseudo- $F=4.524$; $p=0.0001$).

El primer eje del ACP (eigenvalor: 4.43; varianza: 58.48%), identifico a las diatomeas (0.85) como el principal ítem alimenticio que explica la varianza entre las poblaciones de *P. infans*. El segundo eje (eigenvalor: 1.15; varianza: 15.23%) identificó al detritus (0.75) como el principal ítem alimenticio al que se le atribuye la varianza entre poblaciones. Con base en el análisis SIMPER, se obtuvo una disimilitud del 42.01% entre los hábitos alimenticios de los peces de las distintas poblaciones. Los principales contribuyentes a la disimilitud fueron las diatomeas (29.9%), los detritus (22.19%), la materia vegetal (12.54%) y los restos de insectos (10.25%). El análisis de correspondencia reveló que los hábitos alimenticios de la especie *P.*

infans son omnívoros. Sin embargo, los peces en las diferentes poblaciones difieren en su gremio alimenticio: la población 1 tendió a tener hábitos planctófagos; las poblaciones 2 y 4 tendieron a hábitos insectívoros; la población 5 a una alimentación fitófaga; las poblaciones 3, 8, 9 y 10 tendieron a ser insectívoras, fitófaga y planctófagas; y las poblaciones 6 y 7 tendieron a presentar una alimentación detritívora (Figure 2E).

Tabla 4. Clasificación y número de ítems alimenticios cuantificados en el sistema digestivo de *Poeciliopsis infans*.

			Poblaciones									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Insectos		Plecoptera ^b	-	-	4	1	-	-	-	-	-	-
		Diptera ^b	-	8	28	41	-	-	-	5	-	-
	Restos de insectos		-	18	48	22	7	8	10	3	12	87
Microalgas	Diatomea	Synedra ^c	-	-	3	8	-	-	59	-	-	115
		Navicula ^c	1342	54	215	44	361	369	1155	274	134	136
		Euglena ^c	-	2	5	-	1	9	12	4	-	-
Crustáceos		Ostracoda ^a	-	-	30	-	7	-	-	10	-	-
		Copepoda ^a	-	-	9	-	5	-	-	1	-	-
		Branchiopoda ^a	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Alga filamentosa	Clasterium ^c	5	8	26	2	1	2	1	43	-	-
	Materia vegetal		52	155	74	139	121	171	194	223	139	196
	Escama		-	2	-	-	-	-	1	-	-	-
	Detritus		36	278	239	257	91	404	1031	63	123	199
	Total de ítems alimenticios		5	8	10	6	8	6	7	8	4	4

^a Clase

^b Orden

^c Género

El índice de similitud agrupó a las poblaciones de *P. infans* en cuatro categorías (Figura 2F): *i*) la población 1 se caracterizó por tener hábitos planctófagos con una baja diversidad en el consumo de sus ítems alimenticios; *ii*) las poblaciones 2 y 4 se caracterizaron por sus hábitos insectívoros y la presencia de escamas de peces en su tracto digestivo; *iii*) las poblaciones 5 y 8 están caracterizadas por sus hábitos fitófagos; y *iv*) el resto de las poblaciones (3, 6, 7, 9, y 10) se caracterizaron por sus hábitos detritívoros, fitófaga y planctófagos.

Finalmente, se encontró una amplitud de nicho promedio de 0.39 ± 0.16 considerando todas las poblaciones de *P. infans* estudiadas; de las cuales, la población 1 obtuvo la mayor amplitud (0.87), y la población 3 la menor (0.24) (Tabla 3).

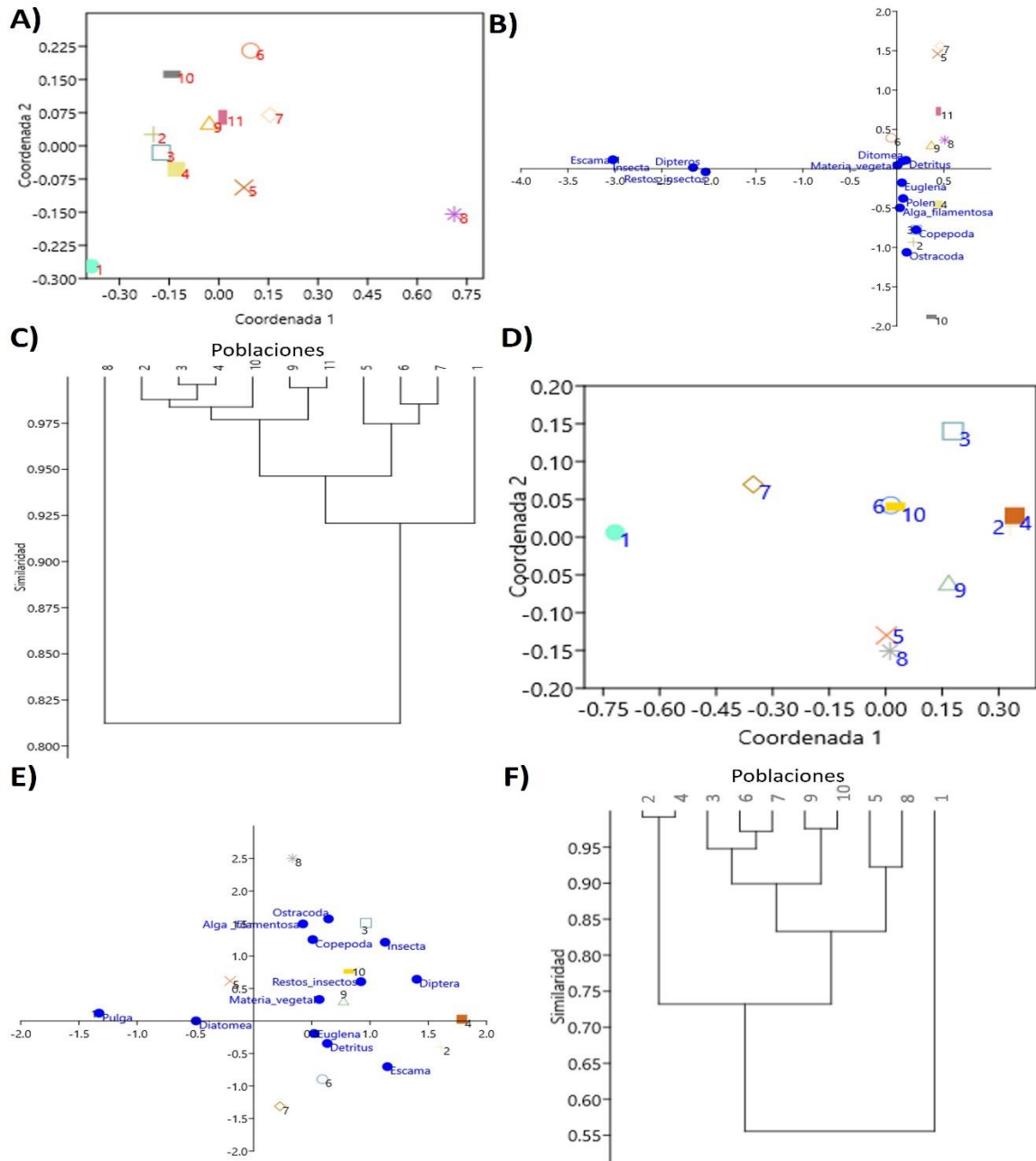


Figura 2. **A)** Proyección multidimensional de la diferencia entre los hábitos alimenticios en las poblaciones de la especie *P. gracilis*, de acuerdo con el análisis nMDS basado en el índice de Bray-Curtis. **B)** Análisis de correspondencia que permite asumir el gremio alimenticio de las poblaciones de *P. gracilis* (los símbolos diferentes indican poblaciones): población 1- fitófaga; poblaciones 2, 3, 4 y 10 planctófagas; y poblaciones 5, 6, 7, 8, 9 y 11- detritívora y fitófaga. **C)** Poblaciones de *P. gracilis* agrupadas (índice de Morisita) en cuatro categorías de acuerdo con sus hábitos alimenticios: población 8- detritívoro; población 1- insectívora; poblaciones 5, 6, 7- detritívoras; y poblaciones 2, 3, 4, 9, 10 y 11- detritívoro, fitófagas y planctófagas. **D)** Proyección multidimensional de la diferencia entre los hábitos alimenticios en las poblaciones de las especies *P. infans*, de acuerdo con el análisis nMDS basado en el índice de Bray-Curtis. **E)** Análisis de correspondencia que permite asumir el gremio alimenticio de las poblaciones de *P. infans* (los símbolos diferentes indican poblaciones): población 1- planctófaga; población 5- fitófaga; poblaciones 2 y 4- insectívoros; poblaciones 6 y 7- detritívoras; y las poblaciones 3, 8, 9 y 10- insectívoros, fitófaga y planctófagas. **F)** Poblaciones de *P. infans* agrupadas (índice de Morisita) en cuatro categorías de acuerdo con sus hábitos alimenticios: población 1- planctófaga, poblaciones 2 y 4- insectívora, 5 y 8- fitófagas y las poblaciones 3, 6, 7, 9 y 10- detritívoros, fitófaga y planctófagas.

Descripción histológica del sistema digestivo de *P. gracilis* y *P. infans*

El sistema digestivo de *P. gracilis* y *P. infans* está integrado por (i) cavidad oral, (ii) faringe, (iii) esófago, e (iv) intestino. El intestino de ambas especies mostró diferencias morfológicas asociadas a las regiones anterior y posterior. No se encontró evidencia de estómago en ninguna de las especies.

Cavidad oral

La cavidad oral de ambas especies es una estructura protráctil de tipo terminar y prognata que comunica a la faringe con el exterior del cuerpo (Figura 3A). Los dientes de ambas especies son de tipo villiforme dispuestos en la región inferior y superior de la mandíbula. En esta cavidad se encuentran también estructuras labiales hacia el exterior, los huesos premaxilar y maxilar en la región superior, y el dentario en la región inferior. En estos huesos se disponen los dientes orales con una ligera inclinación hacia atrás. La cavidad oral de ambas especies se encontró cubierta por tejido epitelial escamoso estratificado (Figura 3A y B). Además, se observó la presencia de algunas células caliciformes y corpúsculos gustativos (Figura 3C y D) dispersos en los epitelios de toda esta región. Las células caliciformes se observaron dispuestos de forma irregular, con forma de copa en la región apical, y con la presencia de microvellosidades hacia la luz de la cavidad. En su interior, se observaron gránulos acidófilos. Los corpúsculos gustativos (Figura 3E) están constituidos por 4-6 células columnares con el núcleo dispuesto en la base, y citoplasma hialino. En la región apical de los corpúsculos se observaron estructuras acidófilas que forman un poro que se encuentra en contacto con la luz de la cavidad. Estas estructuras se hicieron más abundantes en dirección hacia la faringe.

Faringe

La faringe de *P. gracilis* y *P. infans* es una estructura abierta hacia el exterior del pez que conecta la cavidad oral con el esófago. El epitelio que cubre la faringe es de tipo estratificado y se encuentra conformado por células de morfología escamosa (Figura 4A). Este epitelio también recubre la región basal de las branquias. El epitelio de la faringe se encuentra dispuesto sobre una capa de tejido conjuntivo laxo, y una capa de tejido muscular orientado en dirección longitudinal y transversal.

En el epitelio de la faringe también se observaron (i) corpúsculos gustativos en mayor cantidad que los de la cavidad oral (Figura 4C y D); (ii) células caliciformes de las mismas características que en la cavidad oral (Figura 4B), y (iii) dientes faríngeos (Figura 4F). Los dientes faríngeos se observaron dispuestos en la región superior e inferior de la faringe posterior, y al igual que la dentadura bucal, presentaron morfología villiforme. Sin embargo, su tamaño es menor.

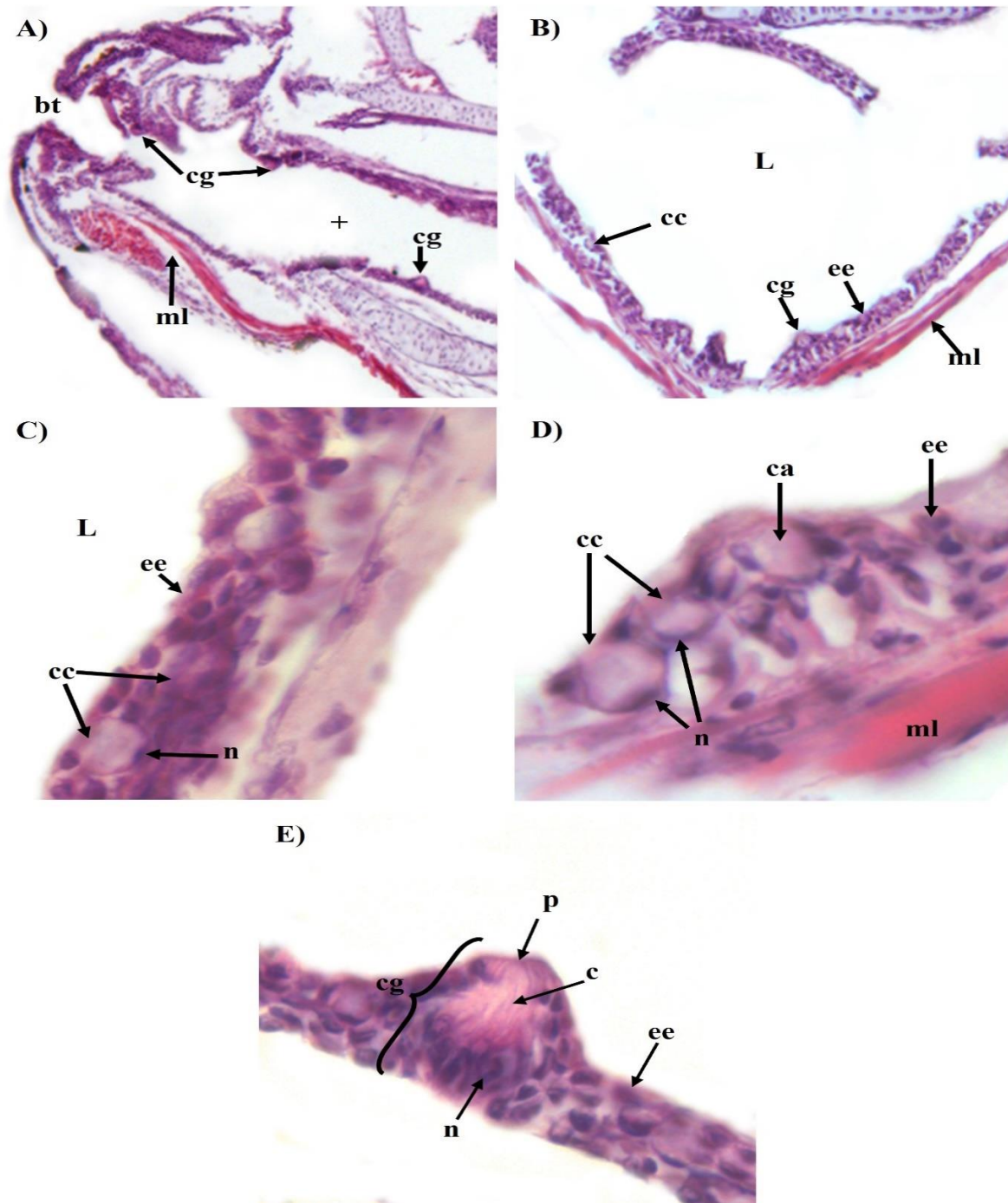


Figura 3. Cavidad oral de *Poeciliopsis*. **A)** Corte longitudinal de la cavidad oral de *P. gracilis*, en el que se muestra la boca terminal (bt) cubierta de tejido epitelial estratificado con morfología escamosa (ee), y la parte superior de la cavidad con una ligera capa de músculos estriado dispuesto longitudinalmente (ml). Así mismo, se muestran algunos crepúsculos gustativos (cg) siendo más abundantes en dirección a la faringe (conexión de la boca con la faringe). **B)** Corte transversal de la cavidad oral de *P. infans*. Se observa tejido epitelial estratificado con morfología escamosa (ee), y una capa delgada de tejido muscular estriado dispuesto longitudinalmente (ml), con células caliciformes dispersas sobre el tejido epitelial. **C)** Detalle del tejido epitelial de *P. gracilis*, y **D)** *P. infans*. El tejido epitelial es estratificado con morfología escamosa y células caliciformes (cc) dispersas. Las células caliciformes presentan un núcleo basal (n) y citoplasma acidófilo (ca). **E)** Detalle de un crepúsculo gustativo. El crepúsculo gustativo se encuentra formado por células columnares (c) y núcleo basal (n). En la región apical presentan el poro (p) que se proyecta hacia la luz de la cavidad (L).

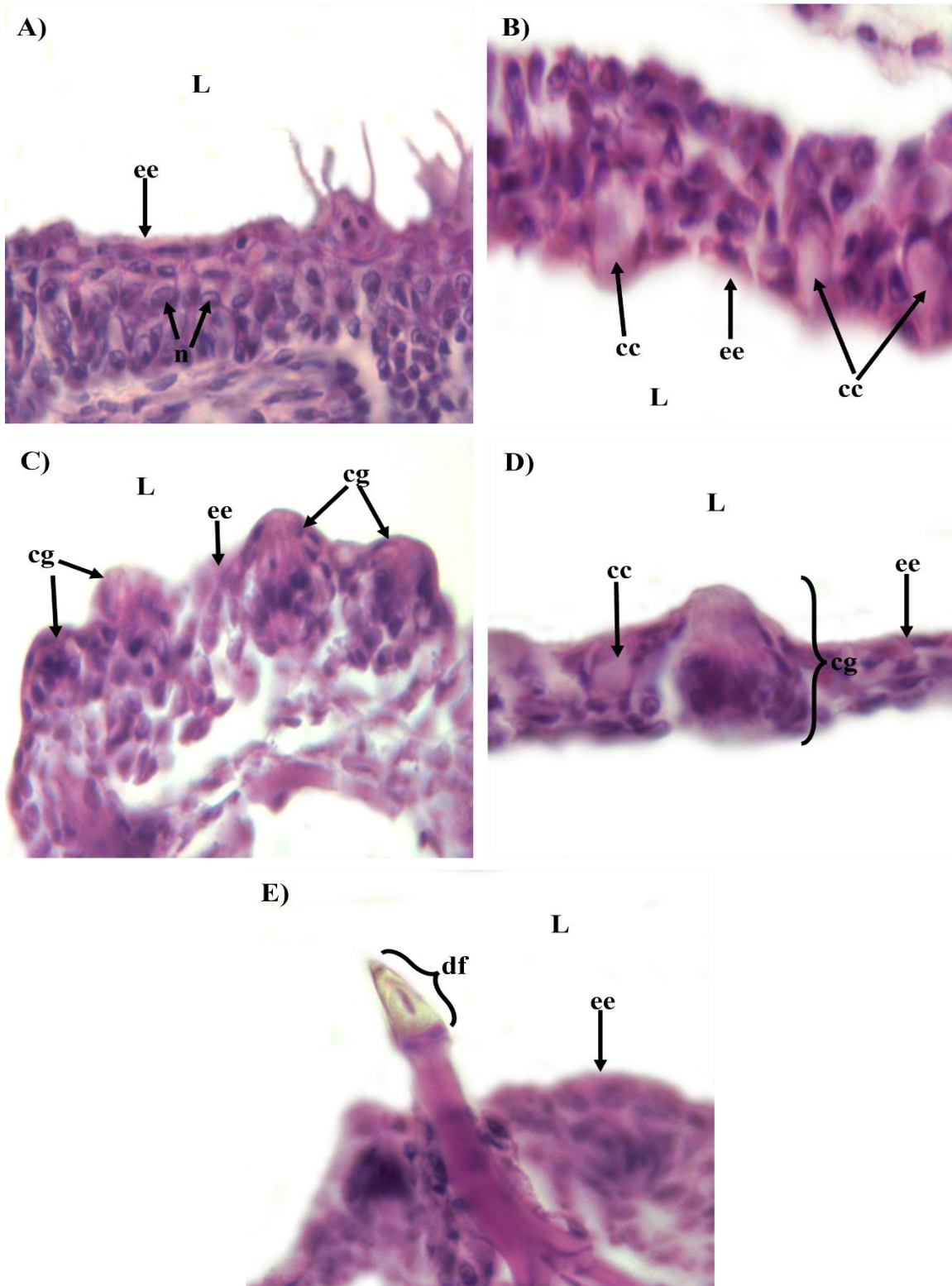


Figura 4. Faringe de *Poeciliopsis*. **A)** Tejido epitelial de *P. gracilis* y **B)** *P. infans*. Se muestra un tejido epitelial estratificado-escamoso (ee), con células caliciformes (cc) en contacto el lumen faríngeo (L). **C)** Crepúsculos gustativos en *P. gracilis* y **D)** en *P. infans*. En la faringe se observa mayor cantidad de crepúsculos gustativos (cg) en comparación con la cavidad oral. **E)** Diente faríngeo de *P. gracilis*. los dientes faríngeos (df) son villiformes de menor tamaño que los observados en cavidad oral, y se encuentran dispuesto hacia el lumen faríngeo (L).

Esófago

El esófago de ambas especies es una estructura tubular corta y plegada que conecta a la faringe con el intestino. Los pliegues se proyectan hacia la luz del esófago de forma irregular (Figura 5A y B).

El epitelio del esófago de *P. gracilis* mostró variaciones morfológicas en dirección anterior-posterior: (i) en la región anterior se observaron epitelios estratificados con células caliciformes dispersas (Figura 5C); mientras que, (ii) en las regiones media y posterior del esófago se observaron epitelios simples, compuestos por células cuboidales o columnares con núcleo dispuesto en la región media y abundantes células caliciformes dispuestas irregularmente con contenido acidófilo granular (Figura 5D). En contraste, el esófago de *P. infans* mostró epitelios estratificados o pseudo-estratificados (Figura 5E y F) en toda su estructura. Solo se observaron epitelios simples en la región basal de los pliegues, con morfología escamosa (Figura 5F). Es interesante señalar que se observó una cantidad menor de células caliciformes en comparación con las observadas en *P. gracilis* y un mayor diámetro aparente de esta estructura.

Intestino

El intestino de ambas especies es una estructura tubular larga que conecta al esófago con el recto, girando alrededor del hígado. En ambas especies se identificaron dos regiones distintas: i) anterior, y ii) posterior (Figura 6C). El intestino de *P. gracilis* presenta tres rotaciones completas alrededor del hígado y dos adicionales incompletas en forma de U en la región media y posterior (Figura 6A). Su longitud fue de 2.66 ± 0.32 (Tabla 5). En contraste, el intestino de *P. infans* es ligeramente más corto (Tabla 5), y presenta solo dos rotaciones completas y una incompleta en forma de U, en la región posterior (Figura 6B).

Tabla 5. Promedio y desviación estándar de las mediciones del tejido epitelial (μm) y longitud intestinal (cm) de cada especie estudiada.

	<i>P. gracilis</i>	<i>P. infans</i>
Cavidad bucal	8.67 \pm 0.94	12.95 \pm 1.09
Faringe	19.40 \pm 3.51	13.62 \pm 1.74
Esófago	16.99 \pm 3.99	15.04 \pm 2.30
Intestino		
Long. Intestinal	2.66 \pm 0.32	1.65 \pm 0.07
Región anterior	16.69 \pm 2.76	16.51 \pm 2.55
Microvellosidades	1.84 \pm 0.10	1.60 \pm 0.24
Región posterior	14.38 \pm 1.76	9.58 \pm 0.68
Microvellosidades	1.53 \pm 0.15	1.07 \pm 0.32

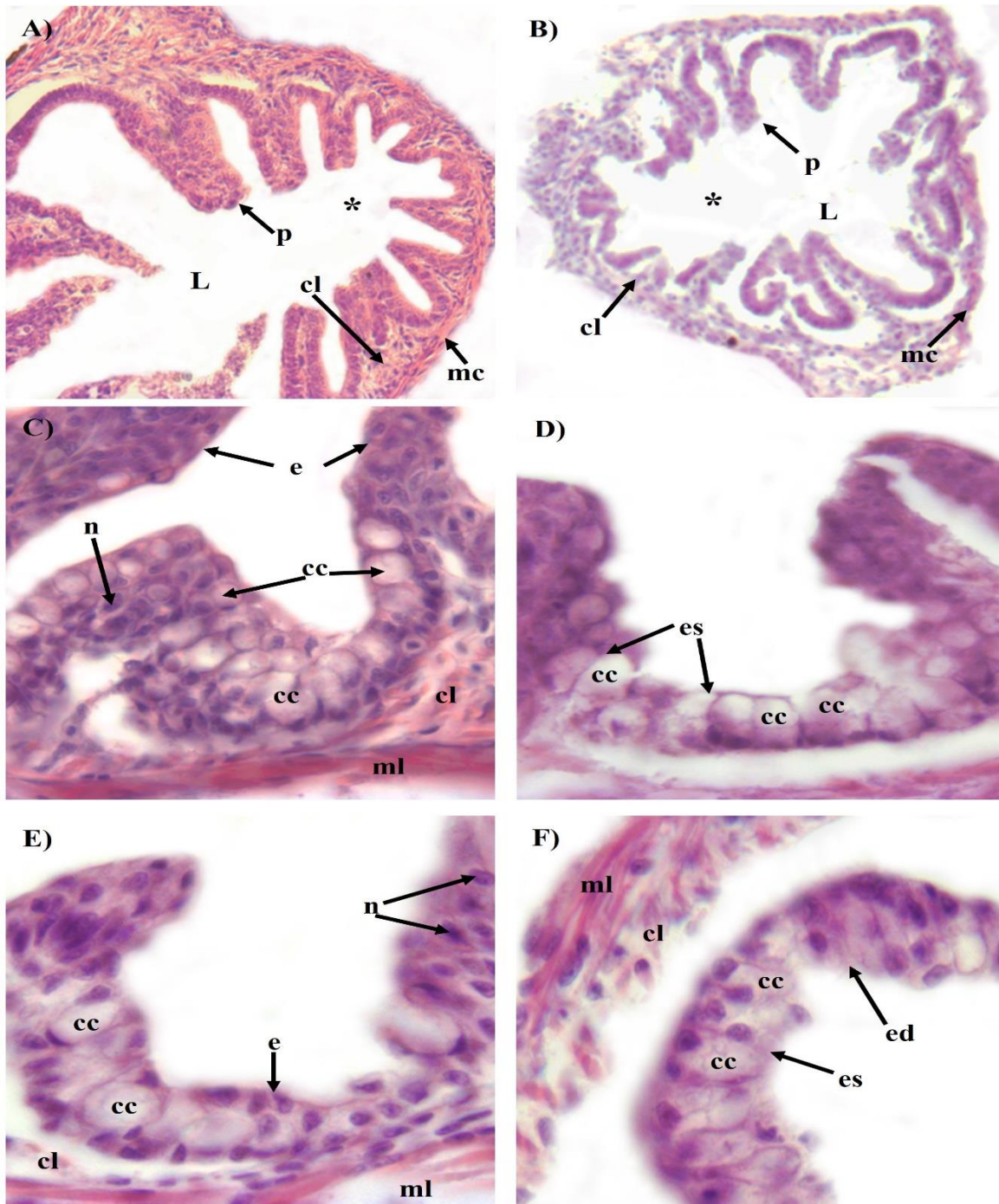


Figura 5. Estructura histológica del esófago de *Poeciliopsis*. **A)** El esófago de *P. gracilis* y de **B)** *P. infans*, muestra un epitelio plegado (p) que se proyectan hacia la luz (L). El epitelio descansa sobre tejido conectivo laxo (cl) y músculo estriado (mc). El * señala la transición del esófago a intestino. **C)** Detalle de la región anterior del esófago en *P. gracilis*. El epitelio se muestra estratificado (e) con células caliciformes (cc) dispersas. **D)** Región posterior del esófago. El epitelio es de tipo simple con morfología cuboidal o columnar (es), y cuenta con mayor cantidad de células caliciformes (cc). **E)** El epitelio de la región anterior y **F)** posterior del esófago en *P. infans* tiene epitelio estratificado o pseudo-estratificado (ed). Así mismo, se observa en menor medida un epitelio simple en la región basal de los pliegues. En ambas regiones se observan células caliciformes (cc) dispersas. Las células que conforma el epitelio de ambas especies presentan un núcleo (n) dispuesto en la región media de la célula.

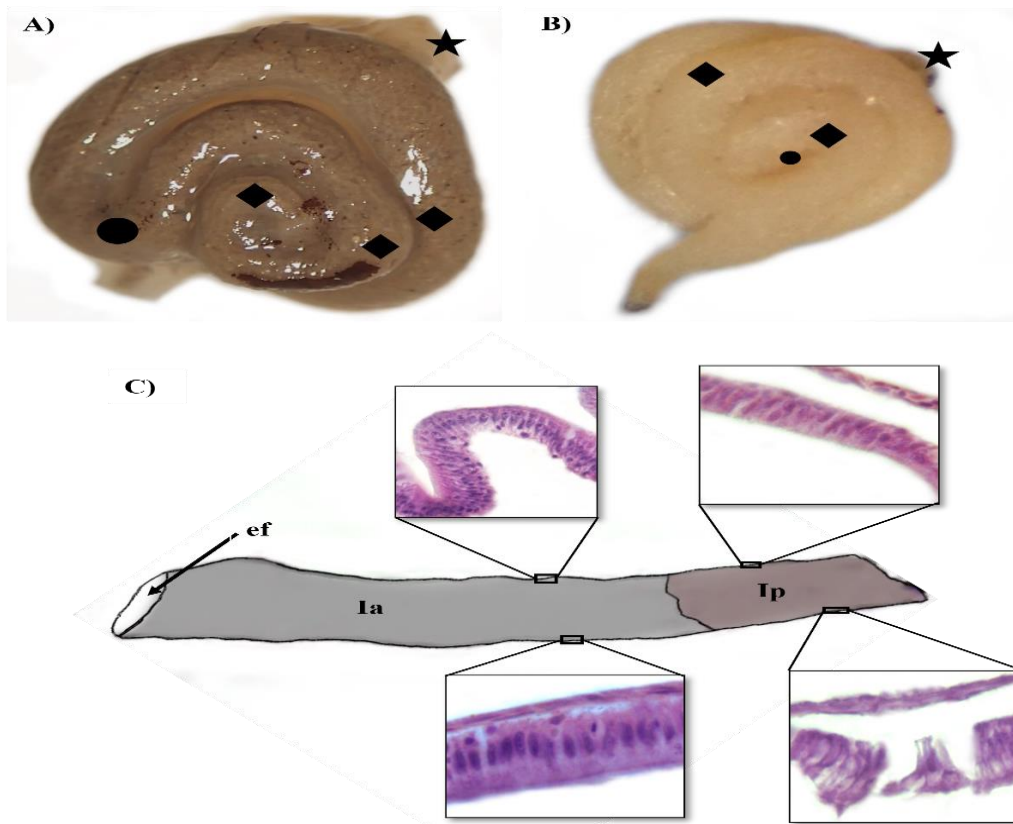


Figura 6. Anatomía del intestino de *Poeciliopsis*. **A)** El intestino de *P. gracilis* es una estructura tubular larga con tres rotaciones completas (◆) y dos adicionales incompletas en forma de U (●) en la región anterior y posterior. **B)** El intestino de *P. infans* se observa ligeramente más corto de longitud, presenta dos rotaciones completas (◆) y una incompleta en la región posterior (●). La estrella muestra la conexión del esófago con la región anterior del intestino. **C)** Esquema en el que se muestran algunas regiones histológicas del sistema digestivo: esófago (ef), intestino anterior (Ia) e intestino posterior (Ip).

i) *Región anterior del intestino*

La región anterior de ambas especies presenta pliegues de menor tamaño que los observados en el esófago. En esta región se observó la conexión con la vesícula biliar y el páncreas mediante dos conductos. El epitelio de esta región es de tipo columnar. Los enterocitos se observaron con núcleos dispuestos en la base, y en el citoplasma se observaron vesículas con contenido acidófilo y hialino. En la región apical de estas células se observaron microvellosidades que están en contacto con la luz del intestino. Además de los enterocitos, se observaron células caliciformes de las mismas características observadas en el esófago, pero de menor tamaño. En ambas especies, la capa de tejido conjuntivo laxo y la de músculo liso es de menor grosor que la observada en el esófago (Figura 7A y B).

ii) *Región posterior del intestino*

En la región posterior del intestino de ambas especies se observó que los pliegues son de menor tamaño y su forma es más regular. Los enterocitos se observaron columnares, con menor cantidad de vesículas hialinas, restringidas a su región apical. Se observaron además,

microvellosidades en la región apical de los enterocitos en contacto con el lumen. La altura del epitelio de *P. gracilis* fue mayor a la observada en *P. infans*. Además, se observó menor cantidad de células caliciformes en el intestino posterior de *P. infans* (Figura 7C y D).

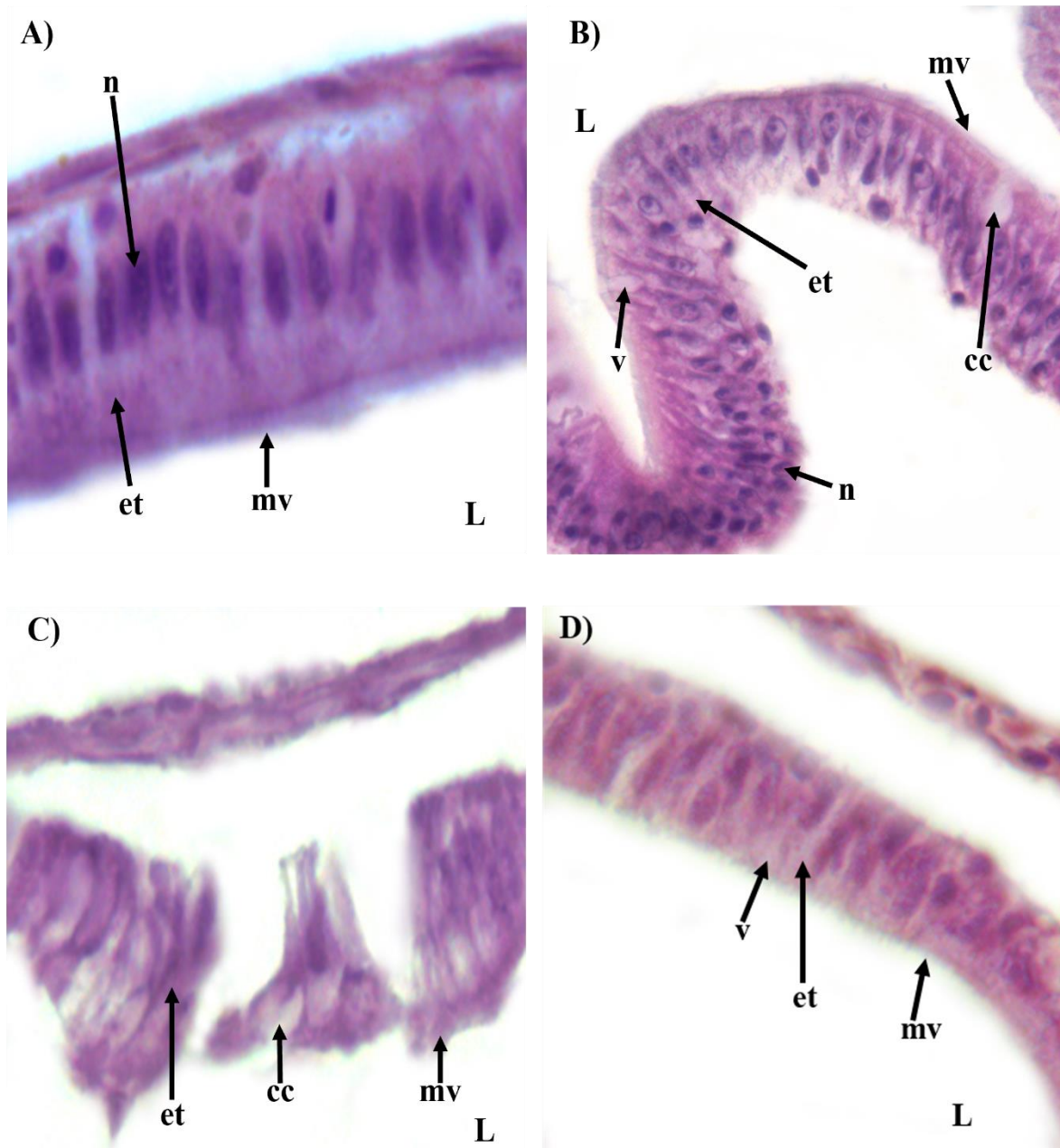


Figura 7. Estructura histológica del intestino de *Poeciliopsis*. **A)** Región anterior del intestino de *P. gracilis* y **B)** *P. infans*. Los enterocitos (et) son columnares, con núcleos ovalados (n) en la región basal y en la región apical se encuentra las microvellosidades (mv) en contacto con el lumen. Se observa gran cantidad de vesículas (v) con contenido acidófilo y menor cantidad de células caliciformes (cc). **C)** Región posterior del intestino de *P. gracilis* y **D)** *P. infans*. Los enterocitos se observan columnares (et) y en la región apical se observan las microvellosidades (mv). Se aprecia menor cantidad de vesículas (v) en el citoplasma y menos cantidad de células caliciformes (cc) con respecto a la región anterior.

DISCUSIÓN

En el presente trabajo se describió la morfo-ecología alimenticia de *Poeciliopsis gracilis* y *P. infans*. Se documentó que ambas especies tienen hábitos alimenticios omnívoros, con tenencia hacia alimentarse con detritus y microalgas en el caso de *P. gracilis*; e insectos y detritus en *P. infans*. En ambas especies se describieron hábitos alimenticios flexibles, con poblaciones con una mayor tendencia hacia la especialización, mientras que otras presentaron características generalistas. Por otro lado, se documentó que ambas especies tienen sistemas digestivos largos, con varias rotaciones del intestino, la presencia de dientes faríngeos, y la ausencia de estómago.

En esta investigación se documentó que ambas especies de *Poeciliopsis* estudiadas presentaron hábitos alimenticios diferentes en las poblaciones estudiadas. Esto significa que estas especies pueden ocupar diferentes niveles tróficos en las redes ecológicas de sus ambientes, aprovechando diferentes elementos alimenticios de sus ecosistemas bajo diferentes circunstancias ecológicas (Trujillo-Jimnez & Toledo, 2007; Vadeboncoeur et al., 2005). Sin embargo, ¿las variaciones observadas pueden atribuirse a las diferencias en escasas/abundancia de recursos, o a condiciones variables de competencia inter- o intra-específica en las poblaciones? Los resultados no permiten contestar a esta pregunta con certeza.

La disponibilidad de alimento, la fase del ciclo reproductor, riesgo de depredación y competencia inter- e intra-específica son factores que pueden influenciar la variabilidad alimenticia (Trujillo-Jiménez y Toledo, 2007; Kolluru et al., 2007). Por ejemplo, bajo condiciones de mayor riesgo de depredación, los peces generalmente se alimentan de la parte baja de la columna de agua; mientras que en poblaciones con bajo riesgo, los hábitos alimenticios cambian hacia zonas pelágicas. Sin embargo, los patrones son complejos, ya que, si en la zona pelágica no hay suficientes elementos alimenticios, los peces tienden a buscar recursos en las zonas bentónicas. Otros factores que pueden incidir en la disponibilidad de alimento, pueden ser la estacionalidad o la región geográfica donde se encuentre el hábitat (Kolluru et. al., 2007; Ramírez-Herrejón et al., 2013). Los peces usados en esta investigación fueron recolectados en la misma estación, por lo que, las variaciones pueden ser atribuidas a las condiciones ecológicas o geográficas.

En esta investigación también se documentaron diferencias en la amplitud del nicho alimenticio en ambas especies. Estas diferencias se explican por condiciones diferentes de competencia alimenticia intra- o inter-específica en las poblaciones estudiadas (Smith & Smith, 2007). Si bien la confirmación de estas relaciones ecológicas escapa al alcance de los objetivos de este trabajo, es importante señalar que se ha documentado que las especies de *Poeciliopsis* poseen una amplia plasticidad fenotípica que les permite adaptarse a condiciones de competencia cambiantes, explotando diferentes recursos con el fin de evitar la competencia (Chávez-López et. al., 2015; Kolluru et. al., 2007). Entonces, ¿de qué manera se manifiesta esta plasticidad alimenticia en la morfología del sistema digestivo de *P. gracilis*

y *P. infans*? El tamaño del intestino es un factor clave. De acuerdo con Trujillo-Jiménez y Toledo (2007), los intestinos largos son típicos de especies omnívoras-herbívoras; mientras que los de menor longitud están presentes en especies omnívoras-insectívoras. Esto se debe a que los elementos vegetales de la dieta tienden a llevar más tiempo y dificultad para su digestión. Por ejemplo, el intestino de las especies herbívoras difícilmente digiere la celulosa que contiene la materia vegetal, por lo que requieren que la peristalsis y el tránsito sea lento; en contraste, las especies omnívoras-insectívoras presentan intestinos más cortos, ya que la digestión del tejido animal es más sencilla (Al-Hussani, 1949; Ribble & Smith, 1983). Esto explica por qué *P. infans*, que tiende a consumir más insectos que *P. gracilis*, tiene el intestino más corto.

Por otro lado, se documentó que ambas especies tienen varias rotaciones en sus intestinos. Esto responde a la ausencia del estómago, ya que las rotaciones incrementan el área superficial y el tiempo en que permanecen los ítems alimenticios en el intestino, haciendo más eficiente la absorción de nutrientes de una dieta basada en vegetales difícil de digerir (Johnson & Clements, 2021; Norland et al. 2022).

En las especies del género *Poeciliopsis*, el tamaño de la boca está relacionada con el tamaño de los elementos alimenticios ingeridos. En este sentido, la dieta de *P. gracilis* y *P. infans* se integra por elementos muy pequeños (detritus, diatomeas, materia vegetal, larvas de insecto o micro crustáceos), lo que sugiere que algunos pueden ser obtenidos activamente (*e.g.* micro-crustáceos) por los peces, mientras que otros son de ingestión secundaria (*e.g.* diatomeas). Al ser elementos tan pequeños, es necesario que los peces consuman una gran cantidad para mantener una ingesta suficiente con respecto a sus requerimientos diarios, explicando por qué no se encontraron intestinos vacíos (Aiyala et al. 2022; Horn y Ferry-Graham, 2006).

En el caso de los ítems alimenticios que son cazados activamente, la boca protráctil permite que los peces extiendan su alcance al intentar alcanzar presas o partículas de comida (Aiyala et al. 2022; Horn & Ferry-Graham, 2006). El hecho de que ambas especies tengan la boca localizada terminalmente les permite aprovechar potenciales elementos alimenticios suspendidos en la columna de agua y en los sustratos. Por otro lado, los dientes con morfología villiformes con una ligera curvatura hacia atrás en la región apical evolucionan en los peces para ramonear, extrayendo alimento de múltiples fuentes, como de los sustratos o algas filamentosas (Gómez et al. 2010). Además, la curvatura evita que las presas puedan escapar (Tibbetts et al., 2008; Manjakasy et al., 2009). Este es un elemento clave que permite a estas especies conseguir alimentos de múltiples fuentes ante condiciones de competencia.

Por otro lado, se describieron múltiples corpúsculos gustativos en la cavidad oral de ambas especies. Estas estructuras fundamentales para la percepción/evaluación de sabores son elementales para la selectividad de alimenticios (San Miguel, 1976). Además, se describieron células productoras de moco a lo largo de la cavidad, las cuales lubrican el paso de los ítems y protegen a los epitelios estratificados de daño mecánico producido por las presas (*e.g.*

mordidas defensivas o heridas producidas por exoesqueletos rotos por la masticación) y otros elementos ingeridos (Faccioli et al., 2014).

Un elemento muy importante en la morfo-ecología de *Poeciliopsis* es la ausencia de estómago, la cual es una condición compartida en todos los órdenes que integran el grupo de los peces Atherinomorfos (Cyprinodontiformes, Atheriniformes, Beloniformes; Parenti, 2005), lo que sugiere un ancestro común sin estomago (Nelson, 2006; Setiamarga et al., 2008). En su lugar, estas especies evolucionaron mandíbulas faríngeas para realizar la digestión mecánica antes de que los alimentos lleguen al intestino. Las mandíbulas faríngeas permiten romper los elementos vegetales y los exoesqueletos de insectos o micro-invertebrados para que una vez en el intestino, las enzimas puedan penetrar para comenzar la digestión química (Bakke al., 2010). Esta ruptura de los elementos alimenticios explica porque es la región donde se encontraron más corpúsculos gustativos, ya que la masticación faríngea permite la extracción de los elementos internos de los alimentos y, por lo tanto, los corpúsculos evalúen su sabor (Konishi & Zotterman, 1963). Lo anterior permite sugerir que la mandíbula oral está destinada principalmente para la captura y muerte de las presas animales, así como el ramoneo de las vegetales; mientras que las faríngeas para la trituración de los ítems alimenticios en un proceso de digestión mecánica (Manjakasy et al., 2009).

Por otro lado, el esófago de ambas especies es una estructura muy plegada con una capa muscular muy gruesa, permitiendo su distensión durante el paso de alimentos (Rodrigues & Cargnin-Ferreira, 2017; Rust, 2003). Esta sección del sistema digestivo es la que presentó la mayor cantidad de células caliciformes, las cuales producen moco para lubricar el paso del alimento hacia el intestino y protegiendo a los epitelios (Faccioli et al., 2014). De forma interesante, el esófago de *P. infans* mostró epitelios estratificados o pseudoestratificados en toda su estructura y un mayor diámetro, lo cual puede estar asociado a su dieta, compuesta por más insecto y micro-crustáceos, los cuales pueden lesionar los epitelios por sus exoesqueletos rotos por las mandíbulas faríngeas.

El intestino de ambas especies se encuentra diferenciado en dos regiones histológicas. La primera región no mostró estructuras que puedan ser asociadas con la digestión o absorción, por lo que se sugiere que es una estructura de conexión con el esófago mediante la cual se transporta el alimento hacia la segunda sección. Sin embargo, en la segunda sección del intestino de ambas especies se documentaron células epiteliales columnares con la presencia de vesículas hialinas en sus citoplasmas. En esta sección inicia poco antes de la comunicación entre el intestino con el páncreas e hígado/vesícula biliar. Ha sido documentado que el páncreas secreta lipasas con la función de hidrolizar ceras y triacilglicérols, formando pequeñas moléculas que pueden ser absorbidos por los enterocitos (Bakke al., 2010; Xiong et al., 2011). Por su parte, las sales biliares producidas por los hepatocitos del hígado se relacionan principalmente con la digestión de lípidos, grasas solubles y vitaminas presentes en las dietas (Bakke et al., 2010; Solovyev et al., 2014). Por lo tanto, la segunda sección del

intestino es la encargada de realizar la digestión y absorción de nutrientes (Kaptaner et al, 2020; Kebelkowsky & Figueroa, 2018)

En ambas especies se observó una gran cantidad de células caliciformes. Hur et al. (2016) menciona que las especies que carecen de estómago presentan gran cantidad de células caliciformes en la región posterior del intestino y el recto. Pues las células caliciformes además de lubricar y proteger la región de la mucosa, facilita la absorción de nutrientes y ayuda a la expulsión de la materia fecal (Ramírez-Espitia et al., 2020; Baglolle et al., 1997; Zambonino-Infante et al., 2008). En esta investigación se observaron variaciones en el tamaño de los pliegues a lo largo de la segunda región del intestino. Si bien comparten las características histológicas, es necesario llevar a cabo un estudio que permita determinar las tasas de digestión para asignar funciones específicas.

CONCLUSIÓN

Los resultados obtenidos, permiten concluir que las especies de *Poeciliopsis* presenta una gran plasticidad en la ecología alimentaria, pues la especie puede ocupar distintos niveles tróficos, que van desde los hábitos herbívoros hasta insectívoros; incluso aprovechan la materia en descomposición (detritus).

Es importante mencionar que cada región del sistema digestivo tiene una relación funcional de acuerdo con el tipo de elementos alimenticios ingeridos. La boca pequeña, protráctil y con dientes villiformes que presentan ambas especies, se relaciona con tamaño de alimento ya sea obtenido activa o accidentalmente. Por otra parte, la presencia de dietas faríngeas en ambas especies está relacionada con la trituración de los elementos ingeridos, permitiendo degustar y absorber los nutrientes en el intestino. El esófago presentó mayor cantidad de células caliciformes y células columnares o pseudo-estratificados relacionada con la protección mecánica y lubricación del tejido, especialmente en *P. infans* pues los exoesqueletos de los insectos y micro-invertebrados pueden causar daños en el tejido epitelial.

El intestino es una de las estructuras de mayor relevancia con relación a la plasticidad alimenticia. En *P. gracilis* el intestino es largo con mayor cantidad de rotaciones asociado a una dieta herbívora; por otra parte *P. infans* presentó un intestino de menor longitud y menor cantidad de rotaciones asociado a una dieta insectívora, ambas especies sin presencia de estómago. Las rotaciones completas e incompletas que presentaron se relacionan con la transición lenta del alimento que permite mejor la digestión y absorción de nutrientes. La morfología histológica de ambas especies mostró dos regiones: anterior y posterior, siendo la región posterior la de mayor actividad de la digestión y absorción de los nutrientes debido a la comunicación del páncreas e hígado/vesícula biliar.

Por lo tanto, se concluye que la morfología del sistema digestivo de las especies estudiadas está positivamente relacionada con la dieta tal y como lo mencionan en otras investigaciones (Aiyala et al. 2022, Trujillo-Jiménez & Toledo 2007). Finalmente, es importante mencionar

que la gran diversidad de nichos alimenticios que pueden ocupar estas especies las convierte en especies con un potencial importante de invasión a ecosistemas nuevos. La plasticidad alimenticia que se documentó en este trabajo también sugiere una amplia capacidad competitiva con especies endémicas, denotando la necesidad de evitar su introducción a ambientes nuevos.

Referencias bibliográficas.

Aguilar-Morales, M., Coutiño B. B. & Rosales, S. P. (1996). Manual general de Técnicas Histológicas y Citoquímicas. Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F

Aiyala, R., Senarat, S., Kettratad, J., Angsujinda, K., Jiraungkoorskul, W., Kong-oh, S., Kaneko G., Mongkolchaichana E. & To-orn, N. (2022). Morphological characterization of the digestive system and health status of the invasive shortfin molly *Poecilia mexicana* Steindachner, 1863, in Thailand. *Songklanakarin Journal of Science & Technology*, 44(1), 281-288.

Al-Hussani, A. H. (1949). On the fictional morphology of the alimentary tract of some fishes in relation to differences in their feeding habits, *Anatomy History. Quarterly Journal of Microscopical Science*, 92, 190-240.

Anderson, J. M. (2005). PERMANOVA, Permutational multivariate análisis of variance. A computer program. Department of Statistics, University of Auckland.

Armendáriz, M.A., Navarrete, N.E., Fernández, E., Vázquez, G. & Urrieta, E. S. (2008). Relaciones tróficas de los peces del embalse San Miguel Arco, de Soyaniquilpan, Estado de México. *Rev. Chapingo Ser. Cienc.* 14: 33-38.

Baglolle, C. J., Murray, H. M., Goff, G. P. & Wright, G. M. (1997). Ontogeny of the digestive tract during larval development of yellowtail flounder: a light microscopic and mucous histochemical study. *Journal of fish Biology*, 51(1), 120-134.

Bakke, A. M., Glover, G. & Krogdahl, A. (2010). Feeding, digestion and absorption of nutrients. In M. Grosell, A. P. Farrell, C. J. Brauner (Eds.), *The multifunctional gut of fish. Fish Physiology*, 30, 57-110.

Bray, J. R., & Curtis, T. J. (1957). An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27, 325–349. <https://doi.org/10.2307/1942268>

Chávez-López, R., Rocha-Ramírez, A. & Cortés-Garrido H. (2015) Some Ecology Features of *Poecilia mexicana* Steindachner, 1863 (Osteichthyes: Poeciliidae) from Alvarado Lagoonal System, Veracruz, Mexico. *American Journal of Life Sciences*, 3(2), 76-84.

Contreras-MacBeath, T., Gaspar-Dillanes, M.T., Huidobro-Campos, L. & Mejía-Mojica, H. (2014). Peces invasores en el centro de México. En: Mendoza, R. & Koleff, P. (Eds), Especies acuáticas invasoras en México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. pp 413-424.

Estrada-Flores, E. & Uribe, A. C. (2009). Atlas de histología de vertebrados. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

Faccioli, C. K., Chedid, R. A., do Amaral, A. C., Franceschini-Vicentini, I. B. & Vicentini, C. A. (2014). Morphology and histochemistry of the digestive tract in carnivorous freshwater Hemisorubim platyrhynchos (Siluriformes: Pimelodidae). *Micron*, 64, 10–19.

Ghedotti, M. J., Davis, M. P., & Echelle, A. A. (2020). Poeciliidae: Livebearers. In: Ross, S.T., Kuhajda, B. R., Echelle, A. A., Tomelleri, J. R., Burr, B. M., Warren, Jr. & Melvin, L. (Eds.) *Freshwater Fishes of North America*. Vol 2. Project MUSE. pp 674-738.

Gómez, E., Tovar M. O., Obando M. J. & Hurtado H. (2010). Estudio histológico del tracto digestivo del pez *Ariopsis seemanni* (Ariidae). *Revista Facultad de Ciencias Básicas*, 6(2), 216-225.

Guevara, E., Álvarez, H., Mascaró, M., Rosas, C. & Sánchez, A. (2007). Hábitos alimenticios y ecología trófica del pez *Lutjanus griseus* (Pisces: Lutjanidae) asociado a la vegetación sumergida en la Laguna de Términos, Campeche, México. *Revista de Biología Tropical*, 55 (3-4), 989-1004.

Haney, J. F., Aliberti, A. M., Allan, E., Allard, S., Bauer, J. D., Beagen, W., Bradt, R. S., Carlson, B., Carlson, C. S., Doan, U. M., Dufresne, J., Godkin, T. W., Greene, S., Haney, F. J., Kaplan, A., Maroni, A., Melillo, A., Murby, L. A., Smith, L. J., ... Ortman, B. (2020). *An-Image- Based Key to the Zooplankton of North America version 5.0 released 2013*. University of New Hampshire Center for Freshwater Biology <cfb.unh.edu>.

Hernández, N., Díaz, M., Mendiola, J., Báez, J. A. & García, I. (2004). Ingestión de larvas de *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae), por *Girardinus metallicus* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Revista Cubana de Medicina Tropical*, 56(2), 152-155.

Horn, M. & Ferry-Graham, L. (2006). Feeding Mechanisms and Trophic Interactions. In: Allen, L.G., Pondella, D.J. & Horn M.H. (Eds). *The ecology of marine fishes: California and adjacent waters*. University of California Press, Berkeley, California, USA. 387-410.

Hur, S. W., Kim, S. K., Kim, D. J., Lee, B. I., Park, S. J., Hwang, H. G., Jun, J. C., Myeong, J. I., Lee, C. H. & Lee, Y. D. (2016). Digestive Physiological Characteristics of the Gobiidae: Characteristics of CCK-producing Cells and Mucus-secreting Goblet Cells of Stomach Fish and Stomachless Fish. *Development & reproduction*, 20(3), 207–217.

- Johnson, K. S. & Clements, K. D. (2021). Histology and ultrastructure of the gastrointestinal tract in four temperate marine herbivorous fishes. *Journal of Morphology*, 283(1), 16– 34. <https://doi.org/10.1002/jmor.21424>
- Kaptaner, B., Aykut, H. & Dogan, E. (2020). A Histological and Histochemical Study on the Gallbladder of the *Alburnus tarichi* (Güldenstädt, 1814)(Cyprinidae). *International Journal of Morphology*, 38(4).
- Kobelkowsky, A. & Figueroa, G. (2018). Anatomía del sistema digestivo del pescado blanco *Chirostoma humboldtianum* (Teleostei: Atherinopsidae). *Hidrobiológica*, 28(1), 37-50.
- Koch, E., Castaño-Meneses, G. & Delabie, J. H. (2019). El concepto de gremio: del feudalismo a la ecología de comunidades. *Acta biológica colombiana*, 24(2), 224-231.
- Kolluru, G. R., Grether, G. F. & Contreras, H. (2007). Environmental and Genetic Influences on Mating Strategies along a Replicated Food Availability Gradient in Guppies (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(5), 689–701.
- Konishi, J. & Zotterman, Y. (1963). Taste functions in the carp *Cyprinus carpio*, an electrophysiological study on the gustator fibres. *Acta Physiologica Scandinavica*, 52(2), 150-161.
- Levins, R. (1968). Evolution in changing environments: some theoretical explorations (No. 2). Princeton University Press. pp 120.
- Louw, M., Roberts, J., Bartley, C., Crowley, K., Morse, J., Wenzel, J., Kautz, A., Kerlin, S., Muenz, T., O'Leary, R. & Deal, A. (2020). *Atlas of common freshwater macroinvertebrates of Eastern North America*. Carnegie Mellon University, Clemson University, Carnegie Museum of Natural History, Stroud Water Research Center <macroinvertebrates.org>.
- Manjakasy, J. M., Day, R. D., Kemp, A. & Tibbetts, I. R. (2009). Functional morphology of digestion in the stomachless, piscivorous Needlefishes *Tylosurus gavialoides* and *Strongylura leiura ferox* (Teleostei: Beloniformes). *Journal of Morphology*, 270, 1155–1165.
- Miller, R. R., Minckley, W. L. & Norris, S. M. (2009). Peces dulceacuícolas de México. CONABIO, SIMAC, ECOSUR, Consejo de Peces del Desierto, México D.F., México.
- Mokhtar, D. M. (2017). Fish histology. From cells to organs. Canada; Apple Academic Press. 246 p.
- Morisita, M. (1959). Measuring of the dispersion and analysis of distribution patterns. *Memoires of the Faculty of Science, Kyushu University, Series E. Biology*, 2, 215–235.
- Nelson, J. S. (2006) *Fishes of the World*. John Wiley & Sons. pp. 601

Norland, S., Saele, O. & Ronnestad, I. (2022). Developmental stages of the ballan wrasse from first feeding through metamorphosis: Cranial ossification and the digestive system. *Journal of Anatomy*, 241(2), 337–357.

Parenti, L. R. (2005). The phylogeny of atherinomorphs: evolution of a novel fish reproductive system. In: Uribe, M. C. & Grier H. J. (Eds.) *Viviparous Fishes: Proceedings of the I and II International Symposia on Livebearing Fishes*. New Life Publications, FL. pp. 13–30

Pérez, A., Galicia, M. A. & Olivos, A. (2022). *Estudios marinos y pesqueros en el Pacífico mexicano*. COL. (Colima). Universidad de Colima. 233 p.

Pérez, I. N., Navarrete, N. A. & Solis, K. (2014) Contenido del tracto digestivo en hembras y machos de *Poeciliopsis infans* en el Estanque JF ubicado en Soyaniquilpan de Juárez, Estado de México. *Revista de Zoología*, 25: 1-9

Pokniak, R. J. (1997). Nutrición de peces. *TECNO VET*, 3(2). Recuperado el 5 de febrero del 2023 en: <https://acortar.link/vHRbuM>

Ramírez-Espitia, E. J., Hurtado-Giraldo, H. & Gómez-Ramírez, E. (2020). Anatomía general, histología y morfometría del sistema digestivo del pez *Pterophyllum scalare* (Perciformes: Cichlidae). *Revista de Biología Tropical*, 68 (4), 1371-1383.

Ramírez-Herrejón, J. P., Castañeda-Sam, L-S., Moncayo-Estrada, R., Caraveo-Patiño, J. & Balart, E.F. (2013). Ecología trófica del exótico vivívido de Lerma *Poeciliopsis infans* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) en el Lago de Pátzcuaro, Centro de México. *Revista de Biología Tropical*, 61(3), 1289-1300.

Ray, J. C. & Sunquist, M. E. (2001). Trophic relations in a community of African rainforest carnivores. *Oecologia*, 127, 395–408.

Ribble, D. O. & Smith, M. H. (1983). Relative intestine length and feeding ecology of freshwater fishes. *Growth*, 47, 292-300.

Rodrigues, A. P. O. & Cargnin-Ferreira, E. (2017). Morphology and histology of the Pirarucu (*Arapaima gigas*) digestive tract. *International Journal of Morphology*, 35(3), 950–957.

Rodríguez, J., González, E., Hernández, N., Capó, V. & García, I. (2004). Comparación morfológica e histológica del tubo digestivo de *Gambusia puncticulata* y *Girardinus metallicus* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae), peces utilizados en el control biológico de mosquitos. *Revista Cubana de Medicina Tropical*, 56(1), 73-76.

- Román-Palacios, C. & Román-Valencia, C. (2015). Hábitos tróficos de dos especies sintópicas de carácidos en una quebrada de alta montaña de los Andes colombianos. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86 (3), 782-788.
- Romer, A. S. & Parsons T. S. (1981). Anatomía comparada. 5ta ed. D.F (MEX); Nueva Editorial Interamericana. 428 p.
- Rosen, D. & Gordon, M. (1953). Functional anatomy and evolution of male genitalia in Poeciliid fishes. *Biology*, 43:44.
- Rust, M. B. (2003). Nutritional Physiology. Fish Nutrition. Academic Press. pp. 367–452. <https://doi.org/10.1016/B978-012319652-1/50008-2>
- San Miguel, A. (1997). La vida del pez acuario. En: Zoo Revista del parque ecológico de Barcelona. Zoo de Barcelona. pp. 15-17. <https://acortar.link/Ihl2GE>
- Serrano, E., Leiva, C., Lonza, C., Sánchez, J. C., Wacyk, J., Zegers, T. & Godoy, M. (2014). Caracterización Histológica y Morfológica del Tracto Digestivo de la Merluza Austral (*Merluccius australis*). *International Journal of Morphology*, 32(3), 1079-1084.
- Setiamarga, D. H. E., Miya, M., Yamanouse. Y., et al. (2008). Interrelationships of Atherinomorpha (medakas, flyingfishes, killifishes, silversides, and their relatives): the first evidence based on whole mitogenomes sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49, 598-606.
- Smith T. M., & Smith R. L. (2007). Ecología. Madrid (ESP): Pearson Educación. 776 p.
- Solovyev, M. M., Kashinskaya, E. N., Izvekova, G. I., Gisbert, E. & Glupov, V. V. (2014). Feeding habits and ontogenic changes in digestive enzyme patterns in five freshwater teleosts. *Journal of Fish Biology*, 85, 1395–1412.
- Stockwell, C. A. & Henkanaththegedara, S. M. (2011). Evolutionary conservation biology. In: Evans, J. P., Pilastro, A. & Schlupp, I. (Eds.). Ecology and evolution of poeciliid fishes. University of Chicago Press. pp. 128-141.
- Tibbetts, I. R., Day, R. D., & Carseldine, L. (2008). Development of the pharyngeal dentition of two herbivorous halfbeaks (Teleostei: Hemiramphidae) and implications for the hemiramphid ontogenetic trophic shift. *Marine and Freshwater Research*, 59, 17–124.
- Trujillo-Jiménez, P. & Toledo B. H. (2007). Alimentación de los peces dulceacuícolas tropicales *Heterandria bimaculata* y *Poecilia sphenops* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Revista de Biología Tropical*, 55(2), 603-615.

- Trujillo-Jiménez, P. & Viveros, E. E. (2006). La ecología alimentaria del pez endémico *Girardinichthys multiradiatus* (Cyprinodontiformes: Goodeidae), en el Parque Nacional Lagunas de Zempoala, México. *Revista de biología Tropical*, 54, 1247-1255.
- Vadeboncoeur, Y., McCann, K. S., Zanden, M. J. V. & Rasmussen, J. B. (2005). Effects of multi-chain omnivory on the strength of trophic control in lakes. *Ecosystems*, 8, 682-693.
- Varela-Romero, A. & Hendrickson, D. A. (2010). Peces Dulceacuícolas. En: Molina-Freaner F. E. & Van Devender T. R. (Eds). *Diversidad biológica de Sonora*. UNAM, México, pp. 339-356.
- Ward, S. J., McMahan, C. D., Khakurel, B., Wright, A. M. & Piller, K. R. (2022). Genomic data support the taxonomic validity of Middle American livebearers *Poeciliopsis gracilis* and *Poeciliopsis pleurospilus* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Plos one*, 17(1).
- Xiong, D. M., Xie, C. X., Zhang, H. J. & Liu, H. P. (2011). Digestive enzymes along digestive tract of a carnivorous fish *Glyptosternum maculatum* (Sisoridae, Siluriformes). *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 95, 56–64.
- Zacharia, P. U. (2017). Trophic levels and methods for stomach content analysis of fishes. In: *Course Manual Summer School on Advanced Methods for Fish Stock Assessment and Fisheries Management*. Lecture Note Series, 2. Kochi: CMFRI, pp. 278–288.
- Zambonino-Infante, J. L., Gisbert, E., Sarasquete, C., Navarro, I., Gutiérrez, J. & Cahu, C. L. (2008). Ontogeny and physiology of the digestive system of marine fish larvae. *Feeding and digestive functions of fishes*, 281-348.