

VARIACIÓN MORFOMÉTRICA EN POBLACIONES NATURALIZADAS Y DOMESTICADAS DE LA TILAPIA DEL NILO *OREOCHROMIS NILOTICUS* (TELEOSTEI: CICHLIDAE) EN EL NORTE DE COLOMBIA

por

Juan Carlos Narváez B.¹, Arturo Acero P.^{1,2} & Jacobo Blanco R.¹

Resumen

Narváez B., J.C., A. Acero & J. Blanco. Variación morfométrica en poblaciones naturalizadas y domesticadas de la tilapia del Nilo *Oreochromis niloticus* (Teleostei: Cichlidae) en el norte de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **29** (112): 383-394. 2005. ISSN 0370-3908.

Con el propósito de conocer la variación ecológica de la tilapia del Nilo *Oreochromis niloticus* en el norte de Colombia, se recolectaron 392 individuos en dos lagunas costeras, un embalse, dos ciénagas y tres centros piscícolas. El análisis discriminante canónico libre del efecto del tamaño (CDA-SF) de 21 medidas morfométricas entre 10 puntos anatómicos reveló discriminación entre las poblaciones naturalizadas y domesticadas. El CDA-SF también reveló variación morfométrica dentro de cada grupo. En las poblaciones naturalizadas se identificaron tres morfotipos, uno para cada categoría de sistema (dulceacuícola, estuarino y alcalino). Todos los resultados fueron atribuidos a las condiciones ambientales (salinidad, alcalinidad, temperatura y condiciones morfoedáficas), al tipo de alimento consumido por cada tipo de población en cada cuerpo de agua y al tipo de hábitat (silvestre y confinado).

Palabras clave: Caribe colombiano, especie exótica, morfometría, tilapia del Nilo, variación ecológica.

Abstract

In order to know the ecological variation of the Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in northern Colombia, 392 individuals were collected from two coastal lagoons, one dam, two marshes, and three fish farms. The canonical discriminant analysis size-free (CDA-SF) of 21 morphometric

¹ Programa de Valoración y Aprovechamiento de Recursos Marinos, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras "José Benito Vives de Andrés", Santa Marta. Fax: 5(54)-4315761. A.A. 1016. Correo electrónico: (JCNB) jnarvaez@invemar.org.co; (JBR) jblanco@invemar.org.co

² Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Fax: 5(54)-4315761. A.A. 1016. Correo electrónico: aacero@invemar.org.co

measurements between 10 anatomical landmarks revealed discrimination among naturalized and domesticated populations. The CDA-SF also revealed morphometric variation within each group. Three ecomorphotypes were determined, each one for a type of system (freshwater, estuarine, alkaline). These results are attributed to environmental conditions (salinity, alkalinity, temperature, and morphoedaphic conditions) and kind of foodstuff consumed by every population in each water body, and kind of habitat (wild or confined).

Key words: Colombia Caribbean, exotic species, Nile tilapia, truss morphometric, ecological variation.

Introducción

Las tilapias del género *Oreochromis* son las más comunes en la acuicultura mundial. Se han introducido en muchos países subtropicales y tropicales para desarrollar la acuicultura dulceacuícola (FAO, 2001). Aunque han solucionado problemas nutricionales, las tilapias han pasado a ser casi un problema. Se liberaron accidental o intencionalmente al medio natural en muchos lugares y debido a sus capacidades biológicas (Trewavas, 1983), ecológicas (Balirwa, 1998) y genéticas (Fuerst *et al.*, 2000) se naturalizaron en la mayoría de los cuerpos de agua afectando principalmente las comunidades nativas de peces (Bhagat & Dwivedi, 1990; Ogutu-Ohwayo, 1990; Iongh & VanZon, 1993; McKaye *et al.*, 1995).

En Colombia, se ha descrito la presencia de *O. niloticus* en ciénagas de las cuencas de los ríos Cauca, Magdalena, San Jorge y Sinú, como también en algunos embalses (Alvarado & Gutiérrez, 2002), producto de un programa de poblamiento desarrollado por el INDERENA a finales de la década 1970-1980 (Popma & Phelps, 1979). Se cree que su colonización en los sistemas no autorizados fue de forma intencional y en algunos casos, de manera accidental, posiblemente por los descuidos en el manejo de los cultivos que se llevaron a cabo *in situ* o *ex situ* (Wedler, 1996; Gutiérrez, 2001). Desde entonces, la tilapia *O. niloticus* se estableció naturalmente y se convirtió en el sustento para muchas comunidades de pescadores (INPA, 1994; CEA, 1996; INPA-URRA, 2001; INVEMAR, 2002). Aunque lo anterior es benéfico socialmente, desde el punto de vista ambiental poco se conoce sobre el impacto que haya causado (Alvarado & Gutiérrez, 2002) y mucho menos sobre cuáles factores biológicos, ecológicos y genéticos han permitido su adaptación en esos cuerpos de agua.

En peces, cada especie puede tener un alto rango de variación morfológica que se sobrepone con características de otras especies; sin embargo, las divergencias frecuentemente son más grandes entre individuos de la misma especie que entre individuos de especies cercanas de la

misma comunidad (Hoogerhoud *et al.*, 1983; Albertson & Kocher, 2001). Esa diferenciación morfológica está correlacionada con diferentes características fisiológicas, ecológicas y etológicas (Fermon & Cibert, 1998; Chan, 2001; McKaye *et al.*, 2002; Trapani, 2003). Sin embargo, poco se conoce del efecto de los factores ambientales sobre esa diferenciación en poblaciones de especies (Meyer, 1990; Fermon & Cibert, 1998; Ponton & Méricoux, 2000). Para este propósito, los caracteres morfométricos han sido utilizados para cuantificar la variación ecológica e identificar y explicar procesos adaptativos de especies y poblaciones (Strauss, 1985; Thorpe, 1987; Meyer, 1990; Rohlf, 1990; Riffel & Schreiber, 1998; Albertson & Kocher, 2001; McKaye *et al.*, 2002; Trapani, 2003). En este estudio, se utilizó por primera vez una red de medidas morfométricas para cuantificar la variación entre y dentro de las poblaciones naturalizadas y domesticadas de *O. niloticus* en el norte de Colombia y determinar si los niveles de variación pueden ser explicados por el tipo y las condiciones ambientales del hábitat de cada población donde se ha establecido.

Materiales y Métodos:

Área de estudio

El área de investigación comprendió cinco ciénagas del norte de Colombia y tres centros piscícolas. La primera es la *Ciénaga Grande de Santa Marta* (10°50' -11°05' N, 74° 15' -74° 52' W), constituida por un conjunto de ciénagas interconectadas que interactúa con el mar Caribe y recibe agua dulce de los ríos de la Sierra Nevada de Santa Marta y del río Magdalena, a través de los caños Clarín (Complejo de Salamanca Occidental), Aguas Negras (Complejo de Pajarales) y Renegado (Complejo de Santuario de Fauna y Flora) (Figura 1) (Botero & Salzwedel, 1999). La *Ciénaga del Totumo* (10° 42' N, 75° 09' W), anteriormente conectada con el mar, recibe aportes de las quebradas de la serranía de Piojó en época de lluvias, manteniendo la salinidad en cero. En época seca (enero-mayo, julio-septiembre), la salinidad puede incrementarse por evaporación hasta 15 UPS. La tempera-

tura varía entre 25 y 31°C, la alcalinidad no supera los 100 mg L⁻¹ y los valores de conductividad se encuentran alrededor de los 800 mS cm⁻¹ (CEA, 1996). El *Embalse del Guájaro* (10° 30' N, 75° 07' W) depende del Canal del Dique en época de creciente. En época de estiaje su profundidad disminuye (0.7 m) y la temperatura se incrementa (>34°C). Además, por sus suelos carbonatados, la alcalinidad se incrementa por encima de los 100 mg L⁻¹ y la conductividad supera los 1000 mS cm⁻¹ (CEA, 1996) convirtiéndolo en un ambiente de aguas alcalinas. La *Ciénaga de Cotocá* (9° 13' N, 75° 51' W) y la *Ciénaga Grande de Lorica* (9° 14' N, 75° 41' W) son tributadas por el río Sinú. Se caracterizan por ser de aguas dulces, con alcalinidades que no superan los 100 mg L⁻¹ y conductividades por debajo de 480 mS cm⁻¹. La temperatura en época de lluvia está alrededor de 23°C y en época seca se incrementa hasta los 42°C (URRA S.A. E.S.P., 1999). Los

centros piscícolas fueron: (i) el Centro de Investigación Piscícola de Repelón, Repelón, Atlántico; (ii) el Centro Piscícola del SENA Agropecuario, Santa Marta, Magdalena; (iii) la Granja piscícola “La Katia”, vereda Calabazo, Santa Marta, Magdalena.

Muestréos

Los muestreos se realizaron durante el año 2002 y principio de 2003. En los sitios naturales, se realizaron faenas de pesca diurnas con pescadores nativos de cada sitio de muestreo utilizando atarrayas y trasmallos con tamaños de malla que oscilaron entre 2 y 4". En general, se recolectaron al azar 320 individuos. Con respecto a los tres centros piscícolas, se recolectaron 72 individuos igualmente al azar. En la tabla 1, se describe el número de individuos recolectados por cada sitio de muestreo.

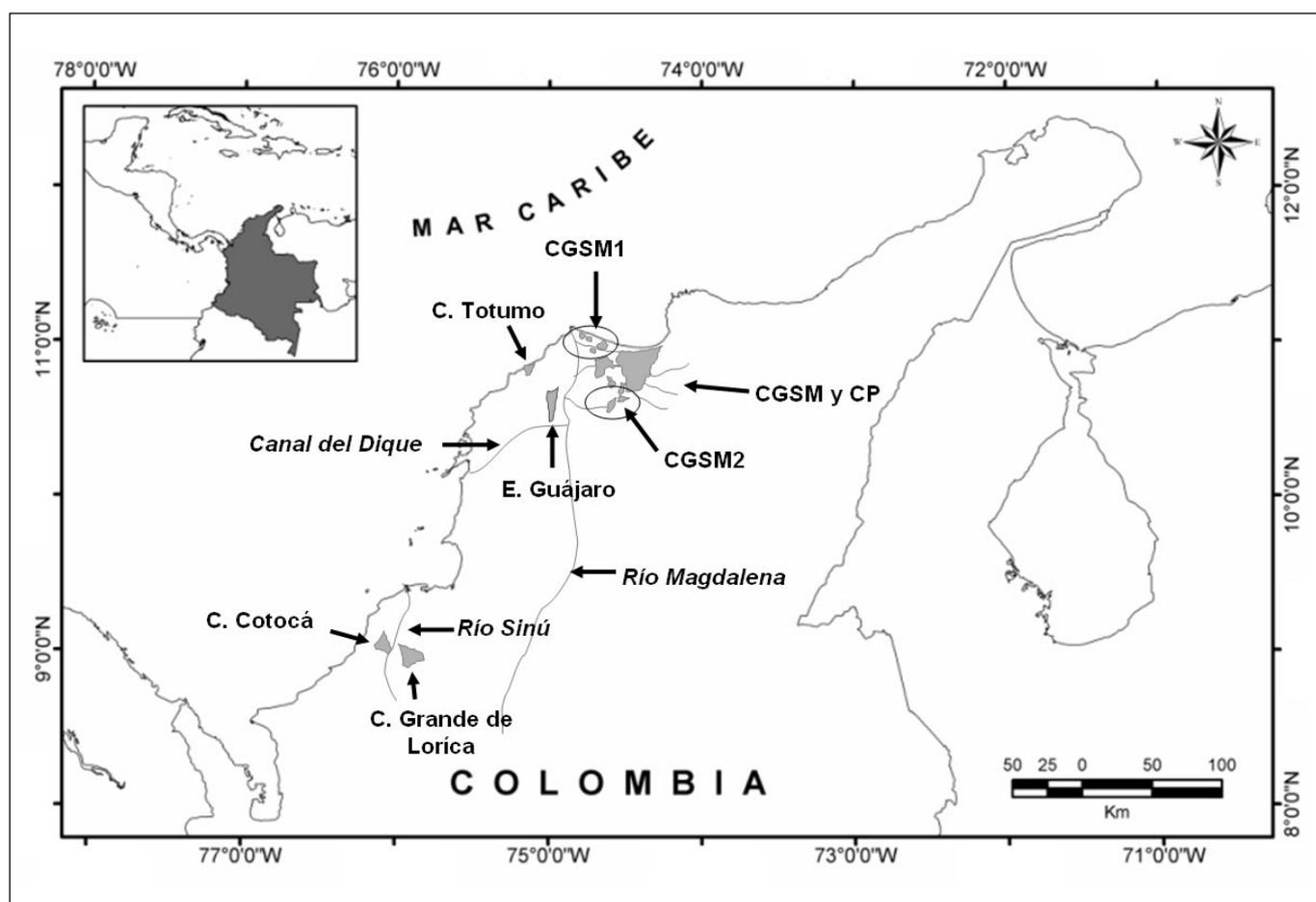


Figura 1. Área de estudio. Complejo de la Ciénaga Grande de Santa Marta y Pajarales (CGSM y CP) con sus respectivos sitios de muestreo: Complejo de Salamanca Occidental (CGSM1), y Complejo del Santuario Fauna y Flora (CGSM2); ciénaga del Totumo (C. Totumo); Embalse del Guájaro (E. Guájaro); y las del río Sinú: ciénagas de Cotocá (C. Cotocá) y Grande de Lorica (C. Grande de Lorica).

Tabla 1. Número de individuos recolectados en cada sitio de muestreo (n). El primer paréntesis describe la sigla del sitio y el siguiente, el departamento de cada sitio de muestreo.

Tipo de población	Tipo de Ambiente	Sitio de muestreo		n
Naturalizadas	Dulceacuícola	Ciénaga Grande de Santa Marta (CGSM) (Magdalena)	Complejo de Salamanca Occidental (CGSM1)	50
			Complejo del Santuario Fauna y Flora (CGSM2)	52
		Ciénaga Grande de Lorica (CGL) (Córdoba)		59
		Ciénaga de Cotocá (CC) (Córdoba)		60
	Aguas duras	Embalse de Guájaro (EG) (Atlántico)	61	
	Estuarino	Ciénaga de Totumo (CT) (Atlántico)	38	
Domesticadas		Centro de Investigación Piscícola de Repelón (CPR) (Atlántico)	23	
		Centro Piscícola del SENA Agropecuario (CPS) (Magdalena)	31	
		Granja piscícola "La Katia" (GPLK) (Magdalena)	18	
Total				392

Trabajo en laboratorio

Se utilizó la técnica morfométrica propuesta por **Strauss & Bookstein**, (1982), "truss protocol". Esta consiste en un sistema de medidas de distancias verticales, horizontales y oblicuas entre puntos anatómicos preseleccionados, los cuales están identificados sobre la base de caracteres morfológicos escogidos para dividir el cuerpo en unidades funcionales. Se construyó una red de 21 medidas basada en 10 puntos anatómicos sobre el plano lateral izquierdo, siguiendo el protocolo de **Strauss & Bookstein** (1982). Los puntos de referencia son: (1) comisura de la boca (CB); (2) borde del premaxilar (BP); (3) base de la aleta pélvica (BAP); (4) base de la primera espina de la aleta dorsal (PEAD); (5) base de la primera espina de la aleta anal (BEAA); (6) base de la décima espina de la aleta dorsal (BDEAD); (7) base del radio de la aleta anal (BRAA); (8) base del último radio de la aleta dorsal (BURAD); (9) extremo inferior del pedúnculo caudal (EIPC); (10) extremo superior del pedúnculo caudal (ESPC). Las mediciones fueron realizadas con la ayuda de un calibrador digital con 0.01 mm de precisión. La figura 2 presenta en detalle el trazo de cada medida.

Análisis de los datos

Para el tratamiento de la información, cada grupo de individuos colectados por sitio de muestreo fue considerado *a priori* como un grupo discreto. Se realizó un análisis

de varianza a una vía (ANOVA) con cada una de las medidas morfométricas transformadas a logaritmo para determinar diferencias univariadas entre sitios de muestreos. Todos los individuos de *O. niloticus* muestreados tuvieron longitudes estándar (LS) entre 119.58 y 229.86 mm. Las diferencias de tamaño entre los sitios de muestreo fueron significativas (ANOVA: $F_{8,376}=19,43$, $p < 0.05$) (Tabla 3), siendo los individuos de CG los más grandes en promedio con 190.9 mm y los de CC los más pequeños con 158.1 mm. Dentro de los sitios de muestreo se presentó un amplio rango de tamaño de los individuos (Tabla 2). Esa variación

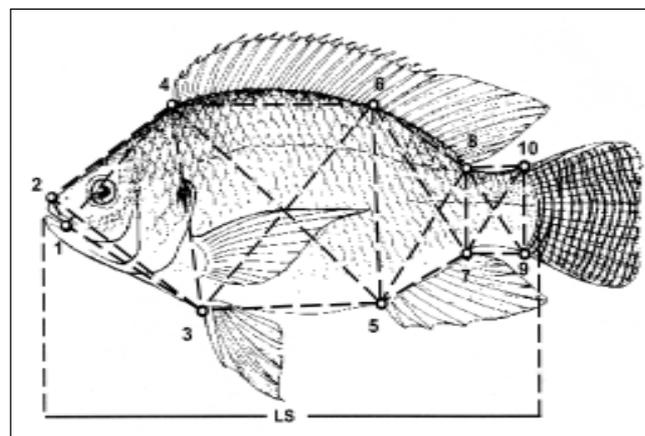


Figura 2. Puntos homólogos de referencia y la red de medidas propuestas para *O. niloticus*. LS = longitud estándar.

Tabla 2. Media (valor superior) y error estándar (valor inferior) de cada una de las observaciones originales de cada medida morfométrica en cada sitio de muestreo; en paréntesis se presenta el tamaño de la muestra. (**) Valores de *p* altamente significativos y (*) significativos.

Medidas morfométricas		Sitios de Muestreo									Global (392)	<i>F</i> _(8, 376)
		CC (n=60)	CGL (59)	CGSM1 (50)	CGSM2 (52)	CT (38)	EG (61)	CPR (23)	CPS (31)	GPLK (18)		
LS	Media	160,2	190,9	163,8	163,0	164,3	172,3	163,3	162,2	168,4	168,3	19,43**
	E.E.	1,4	2,7	2,3	1,2	2,3	1,8	4,6	2,6	2,2	0,9	
D 1-2		16,5	22,7	17,6	17,8	16,9	18,3	18,2	18,2	18,7	18,4	18,30**
		0,3	0,6	0,3	0,4	0,3	0,4	0,7	0,5	0,2	0,2	
D 1-3		54,3	68,8	55,2	53,0	53,2	57,5	51,1	49,7	52,7	56,2	7,92**
		0,7	1,2	0,6	0,8	0,8	0,5	1,7	1,0	1,0	0,4	
D 1-4		57,1	74,0	59,8	59,1	59,4	63,6	57,6	56,0	60,0	61,6	4,50**
		0,6	1,4	0,4	1,0	0,9	0,7	1,6	1,1	0,9	0,4	
D 2-3		69,5	88,2	71,4	68,6	69,0	74,4	65,7	65,8	69,8	72,7	8,94**
		0,8	1,6	0,7	1,1	1,1	0,8	2,2	1,1	1,2	0,5	
D 2-4		57,8	76,3	59,8	59,4	60,3	66,3	60,7	58,2	63,2	63,1	15,92**
		0,8	1,5	0,5	1,0	1,0	0,7	1,8	1,1	1,0	0,5	
D 3-4		71,8	92,1	72,5	72,1	70,9	78,6	67,8	65,5	66,9	75,0	21,02**
		0,7	1,6	0,7	1,1	1,2	1,0	2,5	1,2	1,1	0,6	
D 3-5		63,9	77,6	66,1	64,2	59,6	67,0	66,5	63,1	64,3	66,4	12,17**
		0,7	1,3	0,8	1,2	1,2	0,8	2,3	1,3	1,1	0,5	
D 3-6		79,4	100,5	81,9	80,6	77,4	85,9	74,9	71,1	72,0	82,6	21,76**
		0,8	1,7	0,8	1,4	1,3	1,1	3,0	1,5	1,2	0,6	
D 4-5		105,5	127,8 ²	108,3	104,5	105,3	113,1	97,2	95,7	99,8	108,4	34,04**
		0,9	2,1	1,0	1,7	1,7	1,4	3,6	1,9	1,7	0,7	
D 4-6		43,2	53,7	45,1	43,0	42,0	46,4	37,9	38,9	40,1	44,6	22,94**
		0,5	0,9	0,5	0,8	0,8	0,6	1,5	0,8	0,7	0,3	
Medidas morfométricas		Sitios de Muestreo									Global (392)	<i>F</i> _(8, 376)
		CC (n=60)	CGL (59)	CGSM1 (50)	CGSM2 (52)	CT (38)	EG (61)	CPR (23)	CPS (31)	GPLK (18)		
D 5-6	Media	81,6	103,0	84,8	81,9	80,5	88,0	73,8	72,1	74,7	84,6	36,78**
	E.E.	0,7	1,8	0,9	1,4	1,4	1,2	3,2	1,6	1,2	0,7	
D 5-7		34,0	42,8	34,7	35,1	36,1	36,6	32,3	32,1	34,0	35,9	6,24**
		0,5	0,8	0,5	0,6	0,8	0,7	1,5	0,8	0,8	0,3	
D 5-8		55,8	70,5	58,0	58,2	58,1	59,8	52,6	51,3	53,3	58,8	19,99**
		0,6	1,3	0,6	1,0	1,0	1,0	2,4	1,0	1,1	0,5	
D 6-7		82,9	103,5	82,9	82,8	84,3	87,5	76,4	76,7	79,8	85,8	12,95**
		0,9	2,0	0,8	1,3	1,4	1,2	3,2	1,6	1,4	0,6	
D 6-8		66,7	84,0	65,4	65,5	68,3	69,3	62,8	62,2	65,7	68,9	8,04**
		0,6	1,7	0,8	1,1	1,4	1,0	2,6	1,3	1,3	0,5	
D 7-8		28,9	36,4	30,3	30,6	30,5	31,1	27,0	26,8	28,5	30,6	13,68**
		0,3	0,7	0,3	0,5	0,6	0,6	1,1	0,5	0,6	0,2	
D 7-9		17,7	22,3	16,6	19,1	19,5	21,5	20,0	18,5	19,3	19,5	16,90**
		0,4	0,5	0,4	0,5	0,4	0,4	0,7	0,6	0,7	0,2	
D 7-10		32,8	42,4	33,5	34,6	34,7	36,6	33,5	32,7	33,8	35,4	3,17*
		0,4	0,8	0,6	0,6	0,7	0,6	1,3	0,7	0,8	0,3	
D 8-9		30,7	40,1	31,4	32,2	33,4	33,6	31,2	31,3	33,8	33,3	7,58**
		0,4	0,8	0,3	0,6	0,6	0,7	1,1	0,6	0,8	0,3	
D 8-10		16,4	22,4	15,6	15,9	18,3	20,5	18,2	18,0	18,8	18,3	21,45**
		0,3	0,6	0,3	0,4	0,3	0,5	0,6	0,5	0,5	0,2	
D 9-10		25,2	32,7	26,3	26,4	27,0	27,6	25,6	26,1	27,5	27,4	7,54**
		0,3	0,7	0,3	0,5	0,5	0,4	1,0	0,5	0,5	0,2	

fue causada por la recolección de individuos en diferentes estadios. A eso se le sumaron aspectos como el crecimiento indeterminado, típico en peces, y al dimorfismo sexual (Thorpe, 1987), típico en tilapias (Trewavas, 1983). Por lo tanto, para que la posible variación entre las muestras no resultara de un error de muestreo, se controló la fuente de variación en tamaño dentro de cada grupo discreto (dos Reis *et al.*, 1990). Para comprobar y eliminar el efecto del tamaño se tuvieron en cuenta los procedimientos presentados por Strauss (1985) y dos Reis *et al.* (1990). Lo primero, consistió en realizar un análisis de componentes principales con todos los datos transformados logarítmicamente de la red de medidas de todos los sitios de muestreo (ACP total). Como se esperaba, el primer componente (CP-1) se interpretó como una medida multivariada del tamaño, ya que contribuyó en un 78% de la variación total y todas las medidas morfométricas fueron significativa y positivamente correlacionadas con este componente (Strauss, 1985). Por lo tanto, siguiendo los criterios de dos Reis *et al.* (1990), todas las medidas morfométricas fueron sometidas a regresión con el CP-1 y los residuos obtenidos de esas regresiones, que expresan la variación en la red de medidas libre del efecto del tamaño dentro de los sitios de muestreo, fueron utilizados para los análisis estadísticos posteriores.

Se usó el análisis discriminante paso a paso (AD step-wise) para analizar los patrones discriminantes y la variación morfométrica entre y dentro de cada sitio de muestreo. Este análisis permitió determinar cuáles variables caracterizaron cada grupo discriminado. El estadístico lambda de Wilk's se usó para evaluar si las funciones discriminantes canónicas contribuyeron significativamente en la discriminación de los grupos. La discriminación fue observada gráficamente, teniendo en cuenta las funciones canónicas variadas libre del efecto del tamaño (FCV-SF). Para validar la clasificación de los especímenes en cada grupo, basada en las funciones canónicas, se utilizó la prueba de clasificación "Jackknife". Para identificar patrones morfométricos se utilizó la Distancia de Mahalanobis entre los centroides de los grupos promedio. La matriz triangular resultante fue representada en un dendrograma, utilizando el promedio aritmético no ponderado como método de agrupamiento (UPGMA).

Resultados

En la tabla 2 se resume la media y error estándar de los datos originales por medida morfométrica y sitio de muestreo y el estimado global. Desde el punto de vista univariado, todos los datos morfométricos presentaron diferencias significativas entre sitios (ver valores de F en la tabla 2).

Variación entre las poblaciones naturalizadas y domesticadas

Las dos primeras funciones canónicas variadas libres del efecto del tamaño (FCV-SF) del análisis discriminante paso a paso (AD step-wise) representaron el 66.8% de la variación entre los sitios de muestreo, siendo la primera función el 45.8% de la variación y la segunda el 21%. La primera función canónica variada discriminó a los individuos domesticados de los naturalizados (Lambda de Wilks = 0.071, $p < 0.0001$), mientras que la segunda no discriminó ningún grupo (Figura 3a). Las funciones discriminantes seleccionaron 12 medidas para caracterizar a los grupos discriminados ($F = 12.36$, $p < 0.001$), cinco medidas de la cabeza (1-2, 1-3, 2-3, 2-4 y 3-4), cinco de la mitad del cuerpo (3-5, 4-5, 4-6, 5-6 y 6-8) y las dos que miden el largo del pedúnculo (7-9 y 8-10) (Figura 3b).

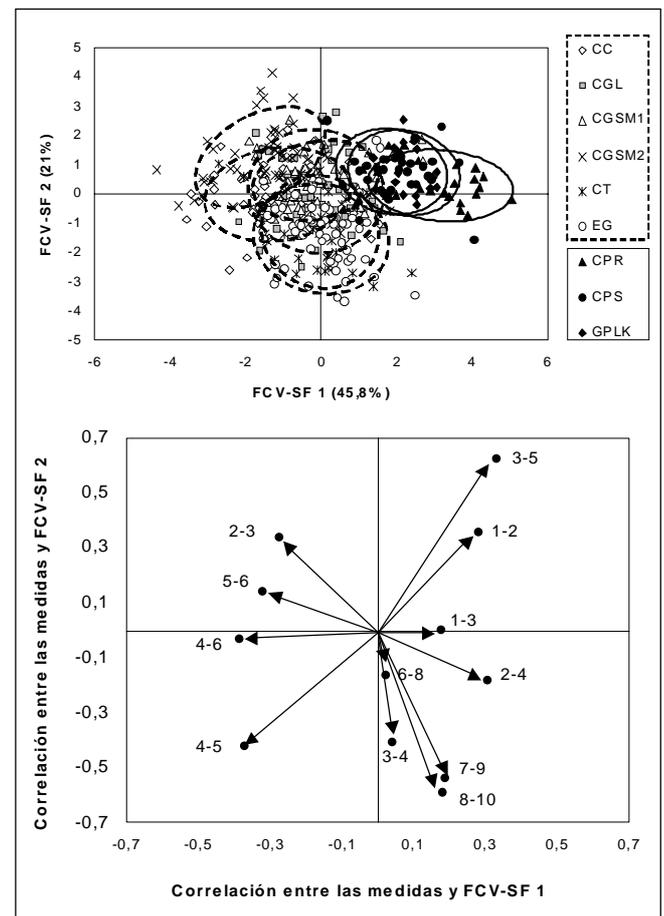


Figura 3. a. Gráfica bivariada con elipsoides al 95% de confianza de la proyección de los puntajes de los individuos de *O. niloticus* de los nueve sitios de muestreo (naturales y domésticos) sobre las dos primeras FCV-SF. **b.** Gráfica bivariada de la proyección de los puntajes estandarizados de las medidas morfométricas correlacionadas con las dos primeras FCV-SF.

Todos los individuos de *O. niloticus* examinados fueron clasificados correctamente en un 59% (Tabla 3). De los sitios naturales, los individuos que mejor se clasificaron fueron de CT, CGSM2, EG y CGSM1, con 74, 71, 67 y 64%, respectivamente. Mientras que los de CC y CGL presentaron los valores más bajos de clasificación, con 42 y 33%, respectivamente. Para los centros piscícolas, GPLK presentó el porcentaje más alto de clasificación con el 78% de los individuos clasificados, seguido por CPR con 61%. Mientras que CPS presentó el valor más bajo entre ellos, con el 55%.

En general, cuando se analizaron las Distancias de Mahalanobis entre los centroides del grupo de las tilapias domesticadas y los de las naturalizadas, se observó que son mayores que las distancias entre los centroides dentro de cada grupo discriminado. La mayor distancia entre centroides se registró entre: CGSM2 y cada centro piscícola; CC y cada centro piscícola; EG y cada centro piscícola; CT y cada centro piscícola; CGSM2 y CT; CGSM2 y EG. La menor distancia se presentó entre: cada centro piscícola (GPLK y CPR, GPLK y CPS, CPR y CPS); CGL y CC; CGSM1 y CGL. En la figura 4 se presenta el dendrograma de clasificación jerárquica de la matriz de disimilaridad calculada a partir de la Distancia de Mahalanobis. Se corrobora lo descrito por el análisis discriminante y se aprecia la clasificación de dos grupos, uno conformado por los sitios naturales y otro por los centros piscícolas.

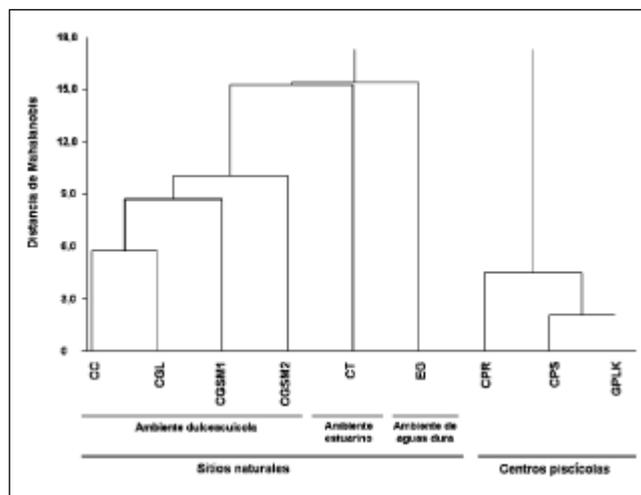


Figura 4. Dendrograma de clasificación jerárquica de sitios de muestreo calculado a partir de la Distancia de Mahalanobis entre los centroides obtenidos del análisis discriminante libre del efecto del tamaño. El método de agrupamiento fue el promedio aritmético no ponderado (UPGMA).

Variación entre y dentro de las poblaciones naturalizadas

Las dos primeras FCV-SF del AD paso a paso representaron el 73.4% de la variación entre los sitios naturales. La primera función aportó con el 44.3% de la variación y la segunda con el 29.1%. En la figura 5a, se presentan los

Tabla 3. Matriz de clasificación de los individuos de *O. niloticus* en cada sitio de muestreo basada en el análisis de Jackknife. Los porcentajes resaltados en negrita indican los valores más altos. Los números entre paréntesis presentan el tamaño de la muestra para cada sitio de muestreo.

Sitios de muestreo	Sitios predicho									% correcto de clasificación
	Naturales						Domesticados			
	CC	CGL	CGSM1	CGSM2	CT	EG	CPR	CPS	GPLK	
CC (n=60)	25	11	4	10	5	3		1	1	42
CGL (52)	6	17	2	4	1	15	1	6		33
CGSM1 (50)	1	3	32	6	2			2	4	64
CGSM2 (52)	6	2	7	37						71
CT (38)	4		2		28	2			2	74
EG (61)	1	4	6	1	6	41	1	1		67
CPR (23)		1	1			1	14	4	2	61
CPS (31)		3	2	1			3	17	5	55
GPLK (18)								4	14	78
Total (385)	43	41	56	59	42	62	19	35	28	58

puntajes de los individuos de cada sitio sobre las dos FCV-SF. Analizando la FCV-SF 1, se observa con mayor claridad la discriminación del sitio CGSM2 de EG y CT, aunque también, pero levemente CT y CGL de EG y CT (Lambda de Wilks = 0.175, $p < 0.0001$). Con respecto a la FCV-SF 2, se observa que muy levemente se discriminan los sitios CT y EG. Las funciones canónicas seleccionaron 10 variables que caracterizan a los grupos discriminados ($F = 12.68$, $p < 0.001$). Entre ellas están tres medidas de la cabeza (2-3, 2-4 y 3-4), cinco de la mitad del cuerpo (3-5, 4-5, 4-6, 5-6 y 6-8) y las dos que miden el largo del pedúnculo (7-8 y 8-10) (Figura 5b).

En general, los individuos de *O. niloticus* naturalizados se clasificaron correctamente en un 58% (Tabla 4). Los individuos mejor clasificados fueron de EG y CGSM2, con el 70 y 69% respectivamente. Los de CGL y CC fueron los peor clasificados, con el 31 y 43% respectivamente. En el dendrograma de la figura 4 se observa que la mayor distancia entre centroides resultó estar entre EG con CGSM2, CC, CGSM1 y CT. La menor distancia resultó estar entre CGL y CC, CGSM1 y CGSM2.

Variación entre y dentro de las poblaciones domesticadas

La primera FCV-SF contó con el 83% de la variación entre los sitios. En ella se observa que se discriminó el sitio CPR de GPLK con una sobreposición de los individuos de CPS entre ambos (Lambda de Wilks = 0.272, $p < 0.001$) (Figura 6a). Observando la segunda FCV-SF que contó con el restante de la variación, los sitios no se discriminaron. En este caso, las funciones discriminantes seleccionaron siete variables ($F = 9.77$, $p < 0.001$) que permitieron caracterizar a cada centro

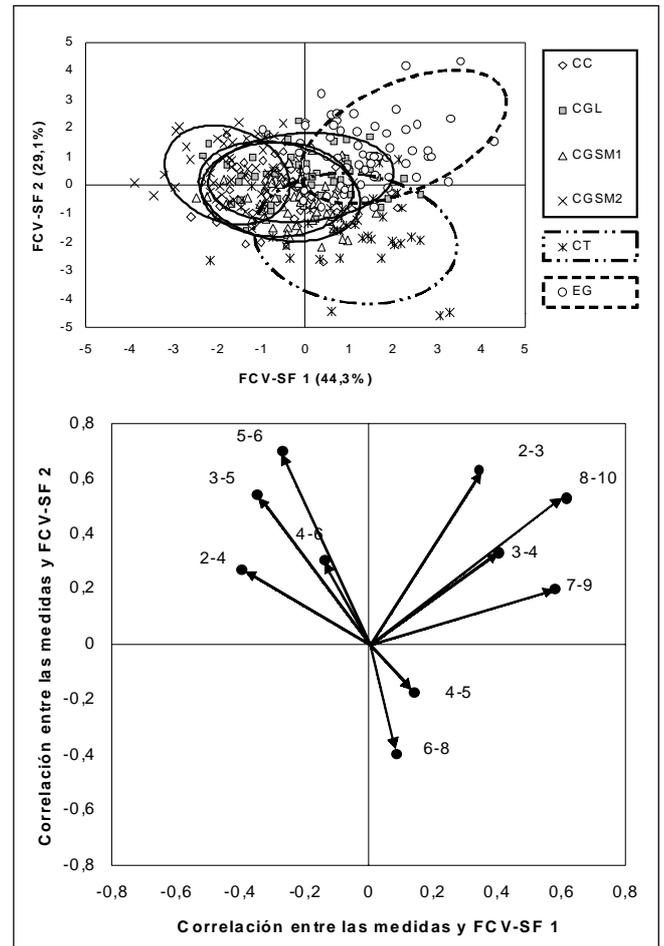


Figura 5. a. Gráfica bivariada con elipsoides al 95% de confianza de la proyección de los puntajes de los individuos de *O. niloticus* de los seis sitios naturales sobre las dos primeras FCV-SF. **b.** Gráfica bivariada de la proyección de los puntajes estandarizados de las medidas morfométricas correlacionadas con las dos primeras FCV-SF.

Tabla 4. Matriz de clasificación de los individuos de *O. niloticus* en cada sitio natural basada en el análisis de Jackknife. Los porcentajes resaltados en negrita indican los valores más altos. Los números entre paréntesis presentan el tamaño de la muestra para cada sitio de muestreo.

Sitios de muestreo	Sitios predicho						% correcto de clasificación
	CC	CGL	CGSM1	CGSM2	CT	EG	
CC (n=60)	26	13	4	11	4	2	43
CGL (52)	7	16	5	5	4	15	31
CGSM1 (52)	1	4	34	6	3	2	68
CGSM2 (50)	5	5	6	36			69
CT (38)	3	1	4		25	5	66
EG (61)	1	6	8	1	2	43	70
Total (313)	43	45	61	59	38	67	58

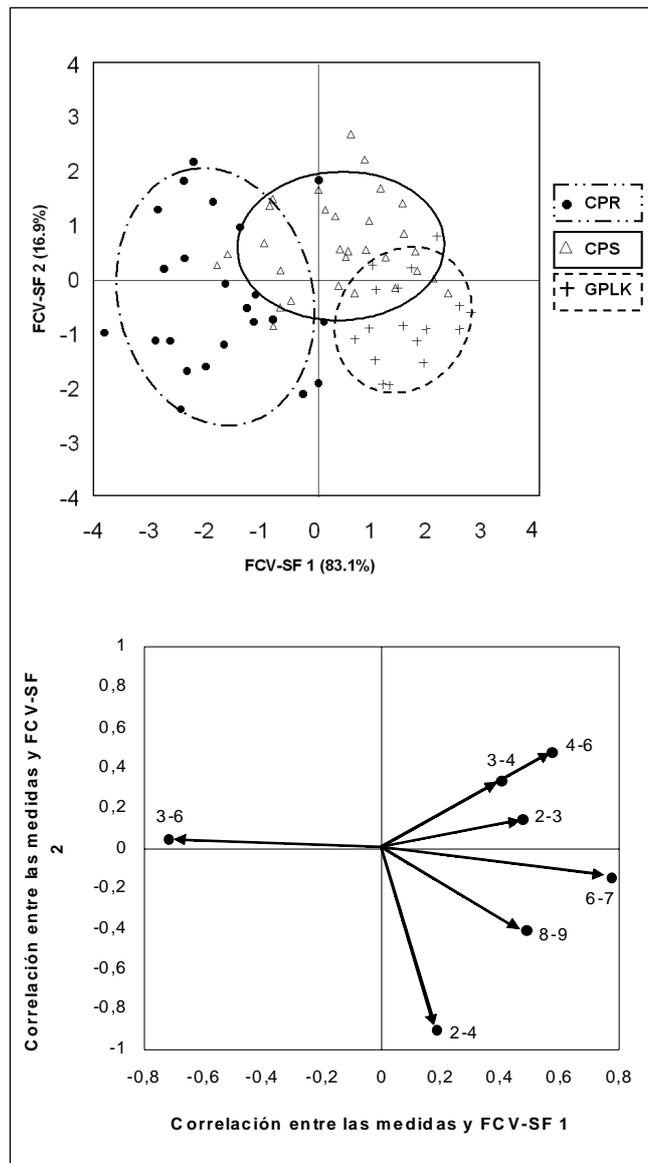


Figura 6. a. Gráfica bivariada con elipsoides al 95% de confianza de la proyección de los puntajes de los individuos de *O. niloticus* pertenecientes a los 3 centros piscícolas sobre las dos primeras FCV-SF. b. Gráfica bivariada de la proyección de los puntajes estandarizados de las medidas morfométricas correlacionadas con las dos primeras FCV-SF.

piscícola. Entre ellas están tres de la cabeza (2-3, 2-4 y 3-4), tres de la mitad del cuerpo (3-6, 4-6 y 6-7) y una de la parte posterior (8-9) (Figura 6b). Los individuos mejor clasificados fueron los de CPR y GPLK, con el 83% cada uno; mientras que los individuos de CPS se clasificaron correctamente en un 53%, distribuyéndose el resto de individuos mal clasificados entre los otros dos centros piscícolas.

Discusión

Variación entre poblaciones domesticadas y naturalizadas

A través del AD paso a paso, se encontró que los individuos domesticados y naturalizados de la introducida tilapia *O. niloticus* en el norte de Colombia se discriminan morfométricamente. Los individuos domesticados se caracterizaron por tener la cabeza más aguzada y el premaxilar más largo que los individuos naturalizados; mientras que estos últimos, se caracterizaron por tener la mitad del cuerpo más corta y baja, indicando ser menos robustos que los individuos domesticados.

Si la variación de la morfología de las poblaciones de peces, tanto confinadas como de vida silvestre, está explicada por la adaptación a su hábitat (Winemiller, 1991; Vreven *et al.*, 1998; Ponton & Mérigoux, 2000; Chan, 2001; Hjelm, 2001; Trapani, 2003), este trabajo sugiere que las diferencias en la forma del cuerpo de individuos naturalizados y domesticados de *O. niloticus* en el norte de Colombia pueden ser atribuidas a las mismas razones. Por ejemplo, el confinamiento de los individuos domesticados afecta su tasa de crecimiento (Vreven *et al.*, 1998) sin permitirles alargar el cuerpo. Por el contrario, los individuos naturalizados en su hábitat libre, por competir por alimento, huir de sus depredadores y buscar mejores condiciones, tienden a mejorar su tasa de crecimiento y presentar un mejor desempeño del cuerpo (Vreven *et al.*, 1998). Por su parte, las diferencias en la forma de la cabeza pueden ser atribuidas al tipo de alimento que consume cada individuo (naturalizado y domesticado); por ejemplo, el tamaño del premaxilar en los individuos domesticados puede ser explicado por el concentrado que consumen, ya que cuando están en estado juvenil éste se lo suministran entero; caso contrario de los naturalizados que consumen organismos planctónicos (Trewavas 1983; Balirwa, 1998) y el esfuerzo bucal para consumirlos es mínimo, ya que para ingerirlos solo necesitan filtrarlos y retenerlos en la cavidad bucofaringeal (Sanderson *et al.*, 1996).

En otros estudios con *O. niloticus* se han encontrado resultados similares. Velascos *et al.* (1996), Vreven *et al.* (1998) y Barriga-Sosa *et al.* (2004) analizaron datos morfométricos para cuantificar la variación entre y dentro de las poblaciones naturales y domesticadas de *O. niloticus* en África, Asia y América. Ellos informaron diferencias morfológicas entre las poblaciones naturales y domesticadas. Al igual como en este estudio, Vreven *et al.* (1998) y Barriga-Sosa *et al.* (2004) le atribuyeron esas diferencias a la forma de la cabeza, a la de la mitad

del cuerpo y a la longitud del pedúnculo. De otro lado, no se encontró una relación entre los sitios naturales y su respectiva cepa ancestral representada en los centros piscícolas estudiados, algo ya documentado en otros estudios (Velasco *et al.*, 1996).

Variación entre y dentro de las poblaciones naturalizadas

Cuando se analizaron únicamente los individuos de *O. niloticus* naturalizados, se encontraron diferencias morfométricas entre poblaciones de diferentes ambientes, distinguiéndose tres ecomorfotipos (Figura 4): (i) representado por los individuos de ambientes dulceacuícolas (CC, CGL, CGSM1 y CGSM2), los cuales se distinguen de los otros por presentar la mitad del cuerpo y el rostro más largo; (ii) por los individuos recolectados en un ambiente estuarino (CT), los cuales presentan el cuerpo más alto; (iii) y por los recolectados en un ambiente de aguas duras (EG), que se caracterizan por presentar el pedúnculo más largo y la cabeza más robusta. Aunque posiblemente la mayoría de estas poblaciones provienen de una misma fuente, la variación del ambiente sobre la diferenciación morfométrica es evidente. Un probable origen de esa variación pudo ocurrir durante el desarrollo ontogénico de los individuos o en su estado juvenil (Thorpe, 1987; Pepin & Carr, 1992; Ponton & Mérigoux, 2000) como respuesta a la adaptación en diferentes aspectos tróficos, biológicos o del hábitat (Meyer, 1990; Chan, 2001; McKaye *et al.*, 2002; Langerhans *et al.*, 2003; Trapani, 2003).

Poco se ha documentado sobre la morfometría de las poblaciones naturalizadas de *O. niloticus* para cuantificar su variación. Sin embargo, Barriga-Sosa *et al.* (2004) realizaron un estudio en México que les permitió concluir que la diferenciación entre poblaciones naturalizadas se debió principalmente a una influencia directa del ambiente, siendo la forma de la cabeza la principal variación.

Para aquellas poblaciones que originalmente habitan en su ambiente natural (Oeste y Norte de África) (Vreven *et al.*, 1998), las diferencias morfométricas fueron atribuidas a la variación del ambiente. Las poblaciones se diferenciaron en la longitud del pedúnculo y en la altura y ancho del hueso dentado faringeal, siendo esta estructura anatómica utilizada como una forma indirecta para evaluar la variación de los hábitos alimentarios de cada población y especie (Meyer, 1990; McKaye *et al.*, 2002; Trapani, 2003). En los integrantes de la familia Cichlidae, la forma de esta estructura se modifica cuando se han adaptado para consumir un tipo de alimento específico y en consecuencia, la forma de la cabeza resulta también modificada (Meyer, 1990; McKaye *et al.*, 2002; Trapani, 2003).

Variación entre y dentro de las poblaciones domesticadas

Se ha documentado que entre 1985 y 1995 se introdujeron en Colombia tres cepas de *O. niloticus*, cada una procedente de diferentes países (Alvarado & Gutiérrez, 2002). Desde el inicio, en el Norte de Colombia fueron criadas en CPR. Posteriormente, los centros CPS y GPLK adquirieron padrotes para fines experimentales y extensión acuícola. Aunque se desconoce de cuales de las tres cepas se obtuvieron padrotes, CPS obtuvo nuevos padrotes entre 1995 y 1996 de una cepa distinta para el mejoramiento de la ya existente. Mientras tanto, en 1997 el CPR sufrió problemas de sequías en los estanques y terminaron mezclando las tres cepas originales. Teniendo en cuenta lo anterior, las diferencias morfométricas determinadas aquí pueden ser atribuidas a: (i) posiblemente a la historia de vida de los individuos criados en cada centro piscícola. Cada uno representa la mezcla de tres cepas en el caso de CPS, de dos para CPS y la conservación de una en el caso de GPLK. (ii) probablemente al tipo de tratamiento que hayan recibido en cada centro, por ejemplo el tipo, cantidad y periodicidad del alimento artificial o a las condiciones del agua, como se ha documentado en otros trabajos (Eknath *et al.*, 1991); y (iii) al proceso de selección que se da en esos centros para el mejoramiento del desempeño en el crecimiento de los individuos (Eknath *et al.*, 1993).

En conclusión, este trabajo sugiere que los individuos de *O. niloticus* naturalizados en las ciénagas del norte de Colombia se han adaptado fácilmente a tres tipos de ambientes, permitiendo confirmar lo discutido por otros autores sobre la plasticidad fenotípica de los cíclidos para adaptarse a un nuevo hábitat (Meyer, 1990; Kaufman, 1992; Balirwa, 1998; Ponton & Mérigoux, 2000). Hasta ahora se puede afirmar que la causa principal de la variación morfométrica de *O. niloticus* en Colombia se debe principalmente a las condiciones ambientales de cada ciénaga y en los centros piscícolas, a lo discutido anteriormente. Faltan por concretarse estudios que involucren aspectos tróficos y genéticos de estas poblaciones para conocer que tanto influyen en esa variación.

Agradecimientos

Este trabajo hizo parte de la tesis de maestría en Biología Marina del primer autor, convenio Universidad Nacional de Colombia-INVEMAR, financiado por INVEMAR, programa de Valoración y Aprovechamiento de Recursos Marinos y por COLCIENCIAS, con una beca de "Joven Investigador". Los autores agradecen a las comu-

nidades de pescadores de las localidades mencionadas y a A. Arroyo y F. Quiñónez, CVS, por el apoyo en los muestreos en el río Sinú. Igualmente, a J. Vallecía y N. Rojas, CPR; R. Rosado y A. Daza, CPS; E. Wedler, GPLK, por los individuos domesticados.

Bibliografía

- Albertson, R.C. & Kocher T.D.**, 2001. Assessing morphological differences in an adaptive trait: a landmark-based morphometric approach. *J. Exp. Zoo.* **289**(6): 385-403.
- Balirwa, J.S.**, 1998. Lake Victoria wetlands and the ecology of the Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* Linné. A.A. Balkema Publishers. Rotterdam Netherlands. 260p.
- Barriga-Sosa, I.D.L.A., M.D.L. Jiménez-Badillo, A.L. Ibáñez & J.L. Arredondo-Figueroa**, 2004. Variability of tilapias (*Oreochromis* spp.) introduced in Mexico: morphometric, meristic and genetic characters. *J. Appl. Ichthyol.* **20**: 7-14.
- Bhagat, M.L. & S.N. Dwivedi**, 1990. Impact of the exotic fish, *Oreochromis mossambicus* on the indigenous fishery of Powai Lake, Bombay. *J. Ind. Fish. Assoc.* **18**: 511-515.
- Botero, L. & H. Salzwedel**, 1999. Rehabilitation of the Ciénaga Grande de Santa Marta, a mangrove-estuarine system in the Caribbean coast of Colombia. *Ocean. Coast. Manag.* **42**: 243-256.
- CEA**, 1996. Estudio limnológico y pesquero de las ciénagas del Totumo, Tocama, Luruaco, departamento del Atlántico. Gobernación del Atlántico – Centro de Estudios Ambientales (CEA), Universidad del Magdalena. Santa Marta. 111 p.
- Chan, M.D.**, 2001. Fish ecomorphology: predicting habitat preferences of stream fishes from their body shape. PhD Thesis. Faculty of the Virginia Polytechnic Institute and State University, 269 p.
- dos Reis, S.F., L.M. Pessoa & R.E. Strauss**, 1990. Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographic differentiation. *Brazil J. Genet* **13**: 509-520.
- Eknath, A.E., J.M. Macaranas, L.Q. Agustin, R.R. Velasco, M.C.A. Ablan, M.J.R. Pante & R.S.V. Pullin**, 1991. Biochemical and Morphometric Approaches to Characterize Farmed Tilapias. *Naga* **5**: 7-9.
- _____. **M.M. Tayamen, M.S. Palada-de Vera, J.C. Danting & R.A. Reyes**, 1993. Genetic improvement of farmed tilapias: the growth performance of eight strains of *Oreochromis niloticus* tested in different farm environments. *Aquaculture* **111**: 171-188.
- FAO**, 2001. Yearbook, Fishery statistics, Aquaculture production. Vol 92/2. FAO, Rome.
- Fermon, Y. & C. Cibert**, 1998. Ecomorphological individual variation in a population of *Haplochromis nyererei* from the Tanzanian part of Lake Victoria. *J. Fish Biol.* **53**: 66-83.
- Fuerst, P.A., W.W. Mwanja & L. Kaufman**, 2000. The Genetic History of the Introduced Nile Tilapia of Lake Victoria (Uganda-E. Africa): The Population Structure of *Oreochromis niloticus* (Pisces: Cichlidae) Revealed by DNA Microsatellite Markers. In Abstracts and papers submitted to ISTA 5. Rio de Janeiro, Brazil (September 3-7, 2000).
- Gutiérrez, F.** 2001. La introducción de especies como un fenómeno global y las especies hidrobiológicas continentales introducidas y/o trasplantadas en Colombia. *Medio Ambiente* **14**: 3-32.
- Hjelm, J.**, 2001. What effects have habitat and food resources on perch morphology?. In: *Chinese Freshwater Fishes: Research Priorities in Fish Biology and Informatics at the Aquatic Frontier* (ed. Kullander, S.O.). Proceedings of an INCO-DEV Workshop convened Beijing, China, 7-11 December 2000. Brussels, ACP-EU Fish. Res. Rep. **9** : 63-76.
- Hoogerhoud, R.J.C., F. Witte & C.D.N. Barel**, 1983. Ecological diverentiation of two closely resembling haplochromine species of Lake Victoria (*H. iris* and *H. hiatus*; Pisces: Cichlidae). *Netherlands Journal of Zoology* **33**: 337-341.
- INPA**, 1994. Memoria del taller sobre aprovechamiento y ordenamiento pesquero y acuícola de embalses. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura. Neiva, 43 p.
- INPA-URRA S.A. E.S.P.**, 2001. Monitoreo y estadística pesquera en la cuenca del Río Sinú con participación comunitaria. Informe Final, marzo de 2000 a febrero de 2001. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura. Montería, 55 p.
- INVEMAR**, 2002. Monitoreo de las condiciones ambientales y los cambios estructurales y funcionales de las comunidades vegetales y de los recursos pesqueros durante la rehabilitación de la Ciénaga Grande de Santa Marta: un enfoque de manejo adaptativo. Informe final, INVEMAR – BID – MinAmbiente – CORPAMAG – UAESPNN. Santa Marta, 232 p + Anexos.
- Iongh, H.H. & J.C.J. VanZon**, 1993. Assessment of impact of the introduction of exotic fish species in north-east Thailand. *Aquaculture Fish. Man.* **24**(3): 279-289.
- Kaufman, L.**, 1992. Catastrophic change in species-rich freshwater ecosystems: The lessons of Lake Victoria. *BioScience* **42**(11): 846-858.
- Langerhans, R.B., C.A. Layman, A.K. Langerhans & T.J. Dewitt**, 2003. Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biological Journal of the Linnean Society* **80**(4): 689-698.
- McKaye, K.R., J.D. Ryan, J.R. Stauffer Jr., L.J. López, G.I. Vega & E.P. van den Berghe**, 1995. African tilapia in lake Nicaragua, ecosystem in transition. *BioScience* **45**(6): 406-411.
- _____. **J.R. Stauffer Jr., E.P. van den Berghe, R. Vivas, L.J. López Pérez, J.K. McCrary, R. Waid, A. Konings, W.J. Lee & T.D. Kocher**, 2002. Behavioral, morphological and genetic evidence of divergence of the Midas Cichlid species complex in two Nicaraguan Crater Lakes. *Cuadernos de Investigación de la U.C.A.* **12**: 19-47.
- Meyer, A.**, 1990. Ecological and evolutionary consequences of the trophic polymorphisms in *Cichlasoma citrinellum*. *Biological Journal Linnean Society* **39**: 279-299.
- Ogotu-Ohwayo, R.** 1990. The decline of the native fishes of lakes Victoria and Kyoga (East Africa) and the impact of introduced species, especially the Nile perch, *Lates niloticus*, and the Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Environ. Biol. Fish.* **27**: 81-96.

- Pepin, P. & S.M. Carr**, 1992. Morphological, meristic and genetic analysis of stock structure in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*) from the Newfoundland Shelf. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**: 1924-1955.
- Ponton D. & S. Mérigoux**, 2000. Comparative morphology and diet of young cichlids in the dammed Sinnamary river, French Guiana, South America. *J. Fish Biol.* **56**: 87-102.
- Popma, T. & R. Phelps**, 1979. Sustentación de la introducción de *Tilapia nilotica* en Colombia con fines experimentales. Informe Técnico. Inderena, Bogotá. 5 p.
- Riffel, M. & A. Schreiber**, 1998. Morphometric differentiation in populations of the Central European sculpin *Cottus gobio* L., a fish with deeply divergent genetic lineages. *Can. J. Zool.* **76**: 876-885.
- Rohlf, F.J.**, 1990. Morphometrics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **21**: 299-316.
- Sanderson, S.L., M.C. Stebar, K.L. Ackermann, S.H. Jones, I.E. Batjakas & L. Kaufman**, 1996. Mucus entrapment of particles by a suspension-feeding tilapia (Pisces: Cichlidae). *J. Exp. Biol.* **199**: 1743-1756.
- Strauss, R.E. & F.L. Bookstein**, 1982. The truss: body form reconstruction in morphometrics. *Syst. Zool.* **31**:113-135.
- . 1985. Evolutionary allometry and variation in body form in the South American catfish genus *Corydoras* (Callichthyidae). *Syst. Zool.* **34**: 381-396.
- Thorpe, R.S.**, 1987. Geographic variation: a synthesis of cause, data, pattern and congruence in relation to subspecies, multivariate analysis and phylogenesis. *Boll. Zool.* **54**: 3-11.
- Trapani, J.** 2003. Morphological variability in *Cichlasoma minckleyi*, the Cuatro Ciénegas cichlid. *J. Fish Biol.* **62**: 276-298.
- Trewavas, E.**, 1983. Tilapiine fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakilia*. Cornell. Ithaca, New York, 583 p.
- URRA S.A. E.S.P.**, 1999. Análisis limnológico actualizado del río Sinú y ciénagas anexas a partir de la zona de presa, durante la fase de operación. Informe Final, Montería. 131 p.
- Velasco, R.R., M.J.R. Pante, J.M. Macaranas, C.C. Janagap & A.E. Eknath**, 1996. Truss morphometric characterization of eight strains of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*), p. 415-425. In R.S.V. Pullin, J. Lazard, M. Legendre, J.B. Amon Kothias y D. Pauly (eds.) The Third International Symposium on Tilapia in Aquaculture. ICLARM Conf. Proc. 41, 575 p.
- Vreven, E.J., B. Adèpo-Gourène, J.F. Agnèsè & G.G. Teugels**, 1998. Morphometric and allozyme in populations and cultured strains of the Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (Teleostei, Cichlidae). *Belg. J. Zool.* **128**: 23-34.
- Wedler, E.**, 1996. El cultivo de la tilapia roja en lagunas costeras bajo condiciones de salinidad fluctuante: Experimentos de engorde intensivo en jaulas en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. En Curso y Seminario Internacional de Acuicultura (1: Mayo 8-31 de 1996: Santa Marta). Universidad del Magdalena, Santa Marta, pp. 21-30.
- Winemiller, K.O.**, 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs* **61**: 343-365.

Recibido el 22 de noviembre de 2004.

Aceptado para su publicación el 21 de junio de 2005.