

## Estabilidad y diversidad de la composición de peces del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México

César A. Berlanga Robles, Arturo Ruiz Luna, Marta Rocío Nepita Villanueva<sup>1</sup> y Juan Madrid Vera<sup>2</sup>.

CIAD Unidad Mazatlán. Apartado Postal 711, Mazatlán Sinaloa, México. C.P. 82010.

Fax (69) 880159, e-mail: jmv@hp.fciencias.unam.mx

<sup>1</sup> CREDES-Pátzcuaro. Ibarra 28, Col Ibarra. Pátzcuaro, Michoacán, México. C.P. 61609

<sup>2</sup> CRIP-Manzanillo Apartado Postal 591, Manzanillo Colima, México.

Recibido 18-IV-1997. Corregido 3-IX-1997. Aceptado 30-IX-1997.

**Abstract:** Stability of fish assemblages of Patzcuaro's Lake was analyzed at several numerical resolution levels (absolute abundance and species importance range, diversity and similitude). An eight month survey (August 1990 to April 1991) of commercial fishery identified eight native species and four exotic species. In spite of natural and anthropogenic disturbance, it is possible to distinguish stability patterns for medium level scales in brief periods. The absolute abundance of species varied considerably, but the dominant groups change simultaneously and the importance ranges of most species were constant, Kendall's coefficient was 0.789, near the maximum rank correlation value. The fish composition showed low diversity, the values varied from 0.212 to 0.811 for the Shannon-Weaver's index ( $H'$ ), therefore there was a high dominance associated with the "charales group" (*Chirostoma grandocule*, *C. attenuatum* y *C. patzcuaro*). Diversity changes of diversity were minimal, the mean was 0.207 and the Stander's similitude index (SIMI) were closed to maximum. The ichthyofaunistic structure has remained stable, producing patterns that reflect species' common reactions to disturbances.

**Key words:** Stability, diversity, evenness, ichthyofauna, Patzcuaro, Michoacan.

La comunidad de peces del Lago de Pátzcuaro tiene un origen asociado a una serie de eventos tectónicos y volcánicos que se presentaron en la Mesa Central de México al final del Terciario y principios del Pleistoceno. Estos sucesos al modificar los patrones de drenaje de la región influyeron sobre los procesos de dispersión de distintos grupos de peces y junto con diferentes interacciones que se dieron entre las especies colonizadoras, generaron comunidades naturales que se caracterizan por presentar un gran número de especies endémicas de grupos tales como petromizónidos, ciprínidos, ictalúridos, poecílidos, godeidos y aterínidos (De Buen 1947, Barbour 1973a, 1973b, Barbour y Miller 1976).

Actualmente la asociación de peces de Pátz-

cuaro se encuentra lejos de su condición original ya que su estructura fue radicalmente modificada por la introducción de especies exóticas; la lobina negra (*Micropterus salmoides*) en 1933, ciprínidos de origen asiático y cíclidos de origen africano a mediados de la década de los 70's (Rosas 1976).

Los efectos que pueden tener las especies exóticas sobre la estructura de una comunidad, dependen de la etapa de desarrollo en que se encuentra la comunidad a la que son introducidas y del nivel trófico en que las nuevas especies se incorporan, pero, en términos generales, podría implicar el desplazamiento de una o varias especies nativas. Inclusive se podría llegar a la destrucción total de una comunidad con la pérdida tanto de las especies nativas como de

las exóticas. También se podrían generar equilibrios diferentes al de la condición original en los cuales las especies nativas y exóticas coexistirían. (Magnuson 1976, Pimm 1986).

En el caso de Pátzcuaro, varios autores han supuesto que la disminución de la abundancia de las poblaciones de especies nativas es consecuencia de los efectos negativos que las especies introducidas tienen sobre ellas (Solorzano 1961, Rosas, 1976, Lara 1980, Contreras y Escalante 1984, Toledo 1986), desdeñando los impactos que pudieran tener otras perturbaciones tales como la destrucción del hábitat y la sobreexplotación del recurso.

En Pátzcuaro la eutroficación antropogénica a provocado el aumento desmedido de la vegetación acuática, la cual genera pérdidas de agua por evaporación de 800 mm<sup>3</sup> al año (Barrera-Bassols, 1986). Por otra parte, la deforestación de la cuenca provoca arrastres de aproximadamente 85 000 m<sup>3</sup> de sedimentos por año, que provocan azolve en la cubeta del lago (Flores et al. 1992).

A partir de 1984 el número de canoas y redes que operan en el lago aumentó considerablemente como resultado de diversos programas de promoción de la pesca realizados por dependencias gubernamentales y asociaciones civiles; hoy en día, el esfuerzo pesquero aplicado en el lago está por arriba del esfuerzo óptimo estimado por Berlanga (1993) y consecuentemente, el recurso se encuentra sobreexplotado.

Dado lo anterior y con el fin de conocer la situación en que se encuentra la asociación de peces del lago de Pátzcuaro, así como para ponderar los efectos de las diferentes perturbaciones a la que ha estado sujeta, en el presente trabajo se efectuó un estudio de la estabilidad de la comunidad, entendida ésta como un proceso que existe dentro de una estructura jerárquica que involucra diferentes escalas espaciales, temporales, taxonómicas y de la abundancia de las especies, por lo que su análisis debe incluir diferentes niveles de resolución numérica, es decir distintos análisis estadísticos utilizando datos de variada naturaleza: frecuencias absolutas y relativas, niveles o intervalos de abundancia, presencia o ausencia de especies, índices que describan algún parámetro de las comunidades, etc. (Grossman 1982, Rahel 1990). Es importante resaltar que la selección de una medida de la abundancia para analizar la estabilidad, no es tan sólo una consideración

estadística, más que eso representa un punto de vista dentro de una escala jerárquica en la cual la persistencia de las comunidades será evaluada y su interpretación debe ser dentro del marco que le impone dicha jerarquía.

## MATERIALES Y METODOS

El Lago de Pátzcuaro se localiza en la porción centro-norte del Estado de Michoacán (19°32'-19°42' N; 101°32' W) a una altura de 2035 msnm.

El cuerpo de agua se encuentra dentro de una cuenca endorreica que constituye una depresión tectónica con una área de 100 000 ha. El clima es del tipo Cb(W2)(W)eg que corresponde al templado subhúmedo con lluvias en verano, con temperaturas mínimas de 3 °C, máximas de 22 y promedio de entre 12 y 18 °C; la precipitación media anual oscila entre 996 y 1 043 mm (Toledo y Barrera-Bassols 1984).

El lago tiene una longitud máxima de 19.7 km, ancho máximo 10.9 km, área total de 130 km<sup>2</sup>, profundidad máxima de 12.2 m, profundidad promedio de 4.9 m y un volumen de 628.4 millones de m<sup>3</sup> (Chacón y Muzquiz 1991).

Con base en el análisis de la calidad del agua realizado por diversos autores se puede caracterizar al lago como tropical eutrófico y polimictico. Con respecto a la temperatura del agua la máxima se presenta durante la época de calentamiento que va de marzo a junio y es de 22 °C llegando a los 28 °C en la superficie y de 20 °C en el fondo. La temperatura mínima se presenta en enero y es de 14 °C en la superficie y de 12.5 °C en el fondo (Anónimo 1990, Chacón y Muzquiz 1991).

Los datos se obtuvieron a partir de ocho muestreos realizados de agosto de 1990 a abril de 1991, sobre la captura comercial practicada en el lago, con redes agalleras de diferentes tipos, con 1.18 a 11.62 cm de luz de malla, que en conjunto son selectivas para todas las especies presentes en el lago.

Durante los muestreos se contabilizó el número de individuos por especie. Los charales (aterínidos) fueron considerados como un grupo, que incluye a *Chirostoma grandocule*, *C. attenuatum* y *C. patzcuaro*. Los ejemplares se pesaron con balanza electrónica con  $\pm 0.5$  g de precisión para posteriormente estimar el número de individuos a través de una relación entre

el peso total de la captura, el peso promedio y número de individuos en la muestra.

Tomando en cuenta que las distintas especies están sujetas a esfuerzos de captura diferentes, antes de realizar los análisis se estandarizaron los datos en unidades de esfuerzo, dividiendo el número de individuos por especie entre el número de redes utilizadas para su captura.

Dada la naturaleza jerárquica de la estabilidad de las comunidades se efectuaron análisis a diferentes niveles de resolución (Rahel 1990). Con el número de individuos por especie se efectuó el análisis de la estabilidad al nivel de las abundancias absolutas a través de un Cuadro de contingencia con  $X^2$ .

Posteriormente las abundancias se ordenaron para obtener los intervalos de importancia de cada especie y la estabilidad se ponderó por medio del coeficiente de concordancia de Kendall (W) descrito en Sokal y Rohlf (1981). Para facilitar su interpretación, las desviaciones al cuadrado de los niveles de importancia ( $R_{ij}^2$ ) observadas se compararon por medio de una gráfica con las  $R_{ij}^2$  de un caso hipotético de máxima concordancia (sin variación de los niveles de importancia) en donde el valor de W sería igual a 1.0, pues la suma de las  $R_{ij}^2$  es igual al valor del denominador del cociente con que se calcula W y es denominada "suma máxima".

Para valorar los cambios temporales de la diversidad se calculó el índice de diversidad de Shannon-Weaver ( $H'$ ) con logaritmo natural y posteriormente se estimó la diferencia de ésta con respecto al tiempo ( $DH'$ ) siguiendo el método señalado por Elber y Schanz (1989). Finalmente la estabilidad se valoró con el índice de similitud (SIMI) de Stander (Johnson y Millie 1989, Elber y Schanz 1989).

## RESULTADOS

Se muestreó la captura de 8 385 redes, se contaron 14 679 organismos y se estimaron 89 370 para un total de 104 049 individuos pertenecientes a cinco familias y 12 especies. La familia Cyprinidae estuvo representada por *Algansea lacustris* y *Cyprinus carpio*, esta última introducida; la familia Goodeidae (endémica de México) por *Allophorus robustus*, *Goodea atripinis luitpoldi* y *Neophorus diazi*; la familia At-

herinidae por cuatro especies del género *Chirostoma*: *C. grandocule*, *C. attenuatum*, *C. patzcuaro* y *C. estor*; en tanto que la familia Centrarchidae y Cichlidae estuvieron representadas por especies introducidas, *Micropterus salmoides* la primera y *Oreochromis niloticus* y *Tilapia rendalli* la segunda.

Después de la estandarización resultaron 65 771 individuos. El grupo de los charales (*C. grandocule*, *C. attenuatum*, *C. patzcuaro*) fue el más abundante (91% de la muestra estandarizada), seguido de la acúmara *A. lacustris* (2.44%). Ambos presentaron variaciones importantes entre la época de lluvias y de estiaje, estando mejor representados en esta última, al contrario de la mojarra *O. niloticus* (2.3%) y el tiro *G. atripinis* (1.97%) que presentaron mayor número de individuos durante las lluvias. Especies como el pescado blanco *C. estor* y la chehua *A. robustus* presentaron poca variación a lo largo de los muestreos, las especies menos abundantes fueron la carpa *C. carpio* (0.11%), la lobina negra *M. salmoides* (0.14%) y el choromu *N. diazi* (0.19%), de la tilapia *T. rendalli* sólo se registró un individuo en agosto y por eso no se consideró en los análisis posteriores.

La  $X^2$  del Cuadro de contingencia resultó en 4 396.28, altamente significativa por lo que se rechazó la hipótesis nula ( $p < 0.05$ ) que implica que la comunidad no es estable en el nivel de organización de las abundancias absolutas.

Pese a presentar grandes variaciones entre lluvias y secas, los charales siempre ocuparon el primer lugar dentro de los nueve intervalos de importancia posibles; se registraron valores ligados (mismo nivel de importancia) entre la chehua y la carpa en el octavo lugar en agosto, el choromu y la carpa en el séptimo lugar en enero y la lobina negra y la carpa en el octavo lugar en febrero. En este nivel las especies con mayor variación fueron la chehua y la lobina negra, lo cual se puede apreciar en la Fig. 1, en donde las distancias entre los puntos que representan las  $R_{ij}^2$  del caso observado (real) y del caso hipotético de máxima concordancia son mayores para estas dos especies que para el resto. El coeficiente de concordancia de Kendall calculado fue de 0.789 próximo al valor de máxima concordancia (1.0). La  $X^2$  asociada al coeficiente con 56 grados de libertad fue de 74.468 por lo que se rechaza la hipótesis nula ( $p < 0.05$ ) y a este nivel de análisis la comunidad es persistente (Sokal y Rohlf 1981).

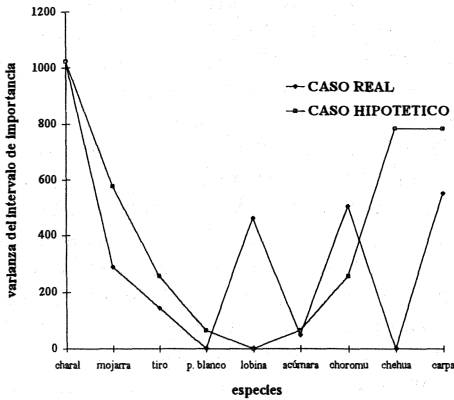


Fig. 1. Desviaciones al cuadrado de los niveles de importancia ( $R_{ij}^2$ ) en el caso real y en uno hipotético de máxima concordancia.

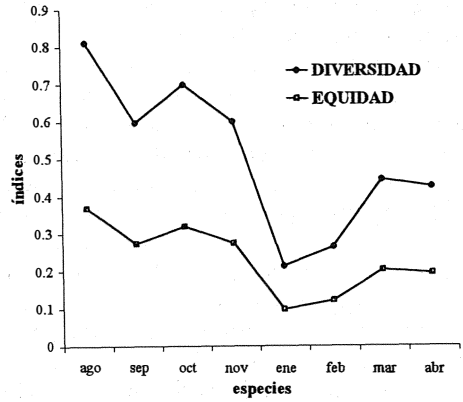


Fig. 2. Diversidad ( $H'$ ) y equidad de Shannon-Weaver.

El máximo valor del índice de diversidad fue de 0.811 y se registró en agosto, el mínimo de 0.212 y se presentó en febrero. En general para todos los meses se registra una baja diversidad y equidad (Fig. 2), consecuentemente, existe una alta dominancia que se asocia al grupo de los charales. Los valores de  $DH'$  fueron poco significativos a excepción de los correspondientes a la diferencia entre agosto con enero y de agosto con febrero (Cuadro 1); el promedio fue de 0.207 indicando poca variación de este parámetro. Los índices de similitud de Stander calculados para todas las combinaciones posibles siempre fueron cercanos a uno, valor que corresponde al de máxima similitud (Cuadro 2), lo anterior apoya la idea de un comportamiento estable de la diversidad en el corto plazo.

CUADRO 1

Cambios en la diversidad de Shannon-Weaver ( $DH'$ )

	Ago	Sep	Oct	Nov	Ene	Feb	Mar	Abr
Ago	0							
Sep	0.214	0						
Oct	0.113	0.101	0					
Nov	0.211	-0.003	0.098	0				
Ene	0.599	0.385	0.486	0.388	0			
Feb	0.548	0.334	0.435	0.337	0.051	0		
Mar	0.367	0.153	0.254	0.156	0.232	0.181	0	
Abr	0.386	0.172	0.273	0.175	0.213	0.162	0.019	0

DISCUSION

La asociación de peces del lago de Pátzcuaro antes de la introducción de especies estaba integrada por diez especies, de las cuales dos godeidos: *Skifia lermæ* y *Allotoca dugesi* están extintas en el sistema, además se dio la introducción fallida de la carpa herbívora *Ctenopharyngodon idellus*. Considerando el periodo en que se efectuaron los muestreos y que la tilapia sólo se registró con un individuo, es muy probable que ya no exista más en Pátzcuaro y

CUADRO 2

Índice de similitud (SIMI) de Stander.

	Ago	Sep	Oct	Nov	Ene	Feb	Mar	Abr
Ago	1							
Sep	0.99684	1						
Oct	0.99724	0.99962	1					
Nov	0.99547	0.99956	0.99946	1				
Ene	0.9902	0.99744	0.99661	0.99848	1			
Feb	0.9904	0.99761	0.99683	0.9986	0.9999	1		
Mar	0.99139	0.99752	0.99713	0.99852	0.99952	0.99964	1	
Abr	0.9917	0.99759	0.99742	0.99856	0.99943	0.99954	0.9999	1

actualmente la asociación de peces esté conformada por ocho especies nativas y tres introducidas.

Si una comunidad es estable al nivel de las abundancias absolutas las poblaciones que la integran deben mostrar variaciones mínimas a través del tiempo (Begon *et al.* 1988). Esto no sucede en Pátzcuaro pues las poblaciones de charal, acúmara y mojarra presentaron variaciones de consideración entre la época de lluvias y secas por lo que se rechazó la hipótesis nula (inestabilidad) en el análisis de Cuadro de contingencia con  $X^2$ .

Las variaciones en el número de individuos posiblemente estén asociadas a cambios ambientales. Berlanga (1993) reporta patrones de correlación significativos entre la abundancia de estas especies y la temperatura del agua. La pesca pudiera también jugar un papel importante para que las poblaciones fluctúen en el tiempo. Como se mencionó anteriormente las poblaciones de Pátzcuaro están sobreexplotadas, además la época de mayor actividad pesquera (de febrero a abril) coincide con el umbral reproductivo de casi todas las especies y la abundancia de reproductores sufre mermas significativas; por otro lado, algunas redes que operan en el lago tales como los chinchorros, son de baja selectividad y los juveniles de las diferentes especies son vulnerables a este arte y en un momento dado podría provocar fallas en el reclutamiento.

Durante los muestreos los charales fueron el grupo más abundante, ocupando siempre el primer lugar dentro de los intervalos de importancia. A este nivel de análisis la mayoría de las especies presentaron poca variación y en el análisis de  $X^2$  asociada a  $W$  se rechazó la hipótesis nula de no concordancia, lo que aunado al comportamiento constante de la diversidad como lo indican los valores de  $DH'$  y  $SIMI$  obtenidos, permiten identificar procesos determinísticos en la regulación de la estructura de la asociación de peces de Pátzcuaro a escalas medias de abundancia y taxonómicas en periodos de tiempo muy cortos.

Berlanga (1993) efectuó un análisis al nivel de los intervalos de importancia con los registros de la captura comercial proporcionados por la Oficina de Pesca de Pátzcuaro para el año de 1984 y de 1980 a 1987, en ambos casos obtuvo valores de  $W$  próximos al de máxima concordancia y en el análisis de  $X^2$  asociada rechazó

$H_0$  ( $p < 0.05$ ). Si bien las capturas comerciales involucran aspectos sociales y económicos y no sólo dependen de factores biológicos (la abundancia de las diferentes especies en las capturas no necesariamente refleja la composición de la comunidad) estos resultados apoyan la idea de estabilidad a escalas medias para periodos de tiempo mayor.

Al parecer los peces de Pátzcuaro conforman un conjunto que evolucionó en condiciones ambientales constantes y sin disturbios por un largo periodo de tiempo, lo cual dio oportunidad para que se desarrollara una fuerte estructura interna. La estabilidad observada a niveles medios de resolución quizá se debe a la similitud de las respuestas que las especies presentan a las perturbaciones (Rahel 1990), cabe mencionar que los charales y la acúmara, las especies más abundantes, tienen patrones de variación similares y presentan mayor abundancia en la época de secas, cuando el agua inicia el proceso de calentamiento y ambas especies se encuentran en el umbral reproductivo (Berlanga 1993).

La baja diversidad y alta dominancia del grupo de los charales, así como la regularidad de los niveles de importancia de las especies y la diversidad permiten caracterizar a la asociación de peces de Pátzcuaro como un *ensamble* que se encuentra en una etapa de sucesión muy avanzada y en un nuevo equilibrio (con respecto a la situación original) en el cual las especies nativas y exóticas coexisten.

Disturbios provocados por la pesca y la destrucción del hábitat podrían considerarse como recientes y afectan tanto a las especies nativas como a las exóticas; tal vez sean este tipo de impactos los que provocaron la extinción de las especies de godeidos y la baja abundancia de las especies introducidas, por lo cual la conservación del recurso implica el mejoramiento de las condiciones del cuerpo de agua y la cuenca, así como la disminución y regulación del esfuerzo pesquero.

#### AGRADECIMIENTOS.

Los autores agradecen a Araceli Orbe y Javier Acevedo por el apoyo brindado para la obtención de los datos.

## RESUMEN

La estabilidad de la estructura ictiofaunística del Lago de Pátzcuaro se evaluó a diferentes niveles de resolución numérica (abundancia absoluta y nivel de importancia de las especies, diversidad y similitud). En ocho muestreos mensuales de la captura comercial (agosto de 1990 a abril de 1991) se identificaron ocho especies nativas y cuatro exóticas. A pesar de las perturbaciones naturales y antropogénicas es posible distinguir patrones de estabilidad en la composición de peces a escalas medias de resolución numérica y en periodos de tiempo cortos. Las abundancias absolutas variaron considerablemente, pero los grupos dominantes cambian simultáneamente y los intervalos de importancia de la mayoría de las especies se mantuvieron constantes, el coeficiente de concordancia de Kendall fue de 0.789, próximo al de máxima concordancia.

La composición de peces de lago resultó ser de baja diversidad, los valores variaron de 0.212 a 0.811 para el índice de Shannon-Weaver ( $H'$ ). Consecuentemente existe una alta dominancia asociada al grupo de los "charales", aterínidos de las especies *Chirostoma grandocule*, *C. attenuatum* y *C. patzcuaro*. Los cambios en la diversidad fueron mínimos, el valor promedio de las diferencias de  $H'$  fue de 0.207 y los índices de similitud de Stander (SIMI) fueron muy cercanos al máximo. La estructura ictiofaunística se ha mantenido estable produciendo patrones de variación que reflejan respuestas comunes de las especies a las perturbaciones.

## REFERENCIAS

- Anónimo. 1990. Rendimiento pesquero potencial de grandes embalses. BIOTECs Siglo 21, México. 190 p.
- Barbour, C.D. 1973a. A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): a species flock from Mexican plateau. *Copeia* 3: 533-556.
- Barbour, C.D. 1973b. The systematics and evolution of genus *Chirostoma Swainson* (Pisces: Atherinidae). *Tulane Stud. Zool. Bot.* 18: 97-141.
- Barbour, C.D. & R.R. Miller. 1976. A revision of the Mexican Cyprinid fish genus *Algansea*. *Misce. Pub. Mus. Zool. Univ. Michigan* 155: 1-72.
- Barrera-Bassols, N. 1986. La cuenca del Lago de Pátzcuaro, Michoacán: aproximación al análisis multivariado de una región natural. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend. 1988. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Omega, Barcelona. 886 p.
- Berlanga, R.C. 1993. Contribución al conocimiento de las comunidades de peces del Lago de Pátzcuaro, Michoacán. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Buen, De F. 1947. Investigaciones sobre ictiología mexicana. I. Catálogo de peces de la Región Neártica en suelo mexicano. *An. Inst. Biol. Mex.* 18: 257-348.
- Contreras, B.S. & M.A. Escalante. 1984. Distribution and know impacts of exotic fishes in México p. 102-130. In J.R. Stauffer (ed.). *Distribution, biology and management of exotic fishes*. John Hopkins. Londres.
- Chacón, T.A. & I.E. Muzquiz. 1991. Síntesis Limnológica del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. *Biología Acuática* 1. Univ. Mich. de San Nicolás de Hidalgo, México. 48 p.
- Elber, F. & F. Schanz. 1989. The causes of change in the diversity and stability of phytoplankton communities in small lakes. *Freshwat. Biol.* 21: 237-251.
- Flores, R.V., Magallanes & V.E. Mestre. 1992. Evaluación de las técnicas para el control de la erosión. Comisión Nacional del Agua, SARH, México. 127 p.
- Grossman, G.D. 1982. Dynamics and organization of rocky intertidal fish assemblage: the persistence and resilience of taxocene structure. *Am. Nat.* 119: 611-637.
- Johnson, B.E. & D.F. Millie. 1982. The estimation and applicability of confidence intervals for Stander's similarity index (SIMI) in algal assemblage comparisons. *Hydrobiologia* 89: 3-8.
- Magnuson, J.J. 1976. Managing with exotics - A game of chance. *Trans. Am. Fish. Soc.* 105: 1-9.
- Pimm, S.L. 1986. Community stability and structure, p. 309-329. In M.E. Soulé (ed.) *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sunderland, Massachusetts.
- Rahel, F.J. 1990. The hierarchical nature of community persistence: a problem of scale. *Am. Nat.* 136: 328-344.
- Rosas, M.M. 1976. Datos biológicos de la ictiofauna del Lago de Pátzcuaro, con especial énfasis en la alimentación de sus especies. *Memorias del Simposio sobre Pesquerías en Aguas Continentales, México*. p. 299-366
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. Freeman, San Francisco. 859 p.
- Solorzano, P.A. 1961. Contribución al conocimiento de la biología del charal prieto del Lago de Pátzcuaro, Mich. (*Chirostoma bartoni* Jordan y Evermann, 1986). Tesis de Licenciatura, Instituto Politécnico Nacional, México. México.
- Toledo, M.P. 1986. Consumo de aterínidos por la lobina negra (*Micropterus salmoides*) en el Lago de Pátzcuaro, Mich., México. *CRIP-Pátzcuaro, México*. 131 p.
- Toledo, V.M. & N. Barrera-Bassols. 1984. *Ecología y desarrollo rural en Pátzcuaro*. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F. 224 p.