



El Colegio de la Frontera Sur

ECOMORFOLOGÍA DE LOS CÍCLIDOS EN LA SELVA
LACANDONA (REBIMA), CHIAPAS, MÉXICO

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Doctora en Ciencias en Ecología y Desarrollo Sustentable

por

Miriam Soria Barreto

2009

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por la beca otorgada para llevar a cabo los estudios doctorales durante el 1 de enero de 2006 al 31 de diciembre 2007 y por la beca del programa Apoyo Integral para la Formación de Doctores en Ciencias.

Al Colegio de la Frontera Sur, por la beca de estudios doctorales otorgada durante el año 2005 y por proporcionar la infraestructura para desarrollar el trabajo. A la línea de investigación de Sistemática, Ecología, Parasitología y Conservación del Necton, por el financiamiento brindando para la realización de la investigación.

A la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA), por el permiso de Pesca de Fomento No. DGOPA.07525.250706.3233.

A la Dra. Rocío Rodiles Hernández, por apoyarme en la realización de esta tesis, darme la oportunidad de trabajar en sitios tan preciosos en Chiapas, por la paciencia y ayuda brindada durante toda mi estancia en ECOSUR y por su amistad.

A los miembros de mi Consejo Tutelar: Dr. Everardo Barba Macías, Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto y Dr. Kirk O. Winemiller, gracias por dar seguimiento a mi investigación doctoral, apoyarme en los trámites del posgrado, por la revisión al manuscrito, las aportaciones y sugerencias realizadas al mismo.

A los revisores de la tesis, Dr. Adrián Felipe González Acosta y Dr. Edmundo Díaz Pardo, por las sugerencias y correcciones hechos al documento, la disposición y tiempo brindados para realizar los últimos trámites de titulación.

A Celedonio Chan-Sala, Manuel Lemus y Rodolfo Soria Velázquez por su ayuda en el trabajo de campo.

Al Dr. Alfonso Ángel González Díaz por ayuda en el trabajo de campo, determinación taxonómica de los peces, la toma de fotografías, los comentarios y sugerencias hechas a esta tesis.

A la Biól. Esmeralda Pérez Mora y la M. V. Z. Amelia Isabel Paredes Trujillo por la extracción de los estómagos y el aparato faríngeo de mis peces.

Al Ing. Jesús Carmona de la Torre, por brindarme las facilidades para acceder al equipo de laboratorio utilizado en parte del trabajo práctico.

Al M. C. Jesús Luna Cozar, por su ayuda en la determinación taxonómica de los invertebrados presentes en los contenidos estomacales de los peces.

Al Lic. Rodolfo Soria Barreto, por su ayuda en la digitalización y escaneo de las imágenes de los peces.

Al personal del Sistema de Información Bibliotecario de ECOSUR, por el apoyo y las facilidades en la búsqueda y obtención de la bibliografía empleada en esta tesis.

Al M. C. José Valdez Zenil, por la ayuda, tiempo y disposición en los trámites de titulación.

DEDICATORIAS

Dedico este trabajo a mis papás, Paula y Rodolfo, los cuales han sido un ejemplo de esfuerzo y tenacidad para salir adelante, gracias por sus consejos, apoyo y cariño que me han dado toda la vida, los quiero muchísimo.

A mis hermanos, Rodolfo y Marco Antonio, por acompañarme en este proceso.

A mi esposo Alfonso, por su ayuda, consejos, amor y apoyo en mi doctorado, sobretodo por tu enorme paciencia. Te amo.

A mi hijo Mauricio, eres como una estrella en mi camino, gracias acompañarme a pescar y acampar en la selva, apoyarme en mis múltiples pendientes y sobretodo porque mucho del tiempo que debíamos compartir, lo usé en mis estudios doctorales.

A mi hijo Miguel Ángel, eres mi mejor recuerdo chiapaneco, discúlpame porque dediqué parte de mi tiempo a mi tesis, cuando apenas eras un bebé.

A mis familiares y amigos que me apoyaron y animaron en mis momentos de desesperación y trauma, como Oli, Chaly, Atala, Isabel, Carlos, Seve, Nohema, Deya, Cynthia, Icoquih, Lauril, Laura, Amelia, Esmeralda, Ale, Luisa y José.

A todas aquellas personas que se preocuparon por mi trabajo doctoral, formaron parte de mi estancia en San Cristóbal e hicieron una oración por mí.

A ti, por dejarme vivir hasta el día con buena salud y rodeada por mi familia, al darme la oportunidad de conocer y disfrutar de las bellezas naturales de Chiapas, conocer y aprender un poco más de los peces, gracias Dios.

ÍNDICE

	Página
RESUMEN	
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	5
JUSTIFICACIÓN	10
HIPÓTESIS	13
OBJETIVO GENERAL	14
OBJETIVOS PARTICULARES	14
ÁREA DE ESTUDIO	15
MATERIALES Y MÉTODOS	17
RESULTADOS	
Análisis morfométrico	32
Uso del hábitat	51
Morfología y hábitat	58
Alimentación	64
Morfología y alimentación	83
Análisis ontogénico	85
DISCUSIÓN	98
CONCLUSIONES	130
RECOMENDACIONES	133
LITERATURA CITADA	135
ANEXO 1	148
ANEXO 2	151
ANEXO 3	154
ANEXO 4	155

RESUMEN

La diversidad morfológica en los cíclidos se ha asociado al uso diferencial de los recursos; es posible, que en la Selva Lacandona también manifiesten segregaciones en el alimento y espacio. En este sentido, el objetivo del trabajo fue conocer la morfología relacionada con la alimentación y uso de hábitat, que aunada a la segregación espacial y trófica permitan explicar la coexistencia y diversidad de estos peces.

Se utilizaron 16 especies de cíclidos procedentes del río Tzendales, río Lacanjá y lago Lacanjá, se realizó el análisis morfométrico a partir de 33 medidas tradicionales y 15 marcas en la morfometría geométrica. Se calculó el reparto trófico y espacial. La morfología se correlacionó con la dieta y el hábitat; además, se analizó la variación morfológica en la ontogenia de tres especies.

El análisis morfométrico indicó una diferenciación morfológica interespecífica, relacionada con el uso de macrohábitat y tipo de alimento consumido; este patrón morfológico fue semejante entre los sitios analizados. Los cíclidos del río Tzendales manifestaron un uso diferencial del hábitat, fuerte correlación entre la abundancia y el hábitat durante el estiaje y se obtuvo una importante superposición espacial entre cinco pares de especies.

El análisis trófico señaló que son especies herbívoras, carnívoras y omnívoras; la superposición trófica fue mayor entre las carnívoras y las especies del género *Vieja*. Sin

embargo, existe un reparto de recursos alimenticios y espaciales, lo cual constituye un posible mecanismo que explique la coexistencia de las especies.

La correlación entre la morfología y el hábitat fue muy débil, se presentó sólo en la época de estiaje. La correlación trófica fue mayor y permitió diferenciar los grupos tróficos, lo cual apoya la idea de la especialización por el tipo de alimento consumido en los cíclidos neotropicales y se considera que es un mecanismo importante en la diversificación del grupo.

PALABRAS CLAVE: Cichlidae, Peces, Morfología, Morfometría, Alimentación, Hábitat.

INTRODUCCIÓN

La familia Cichlidae es un grupo de peces tropicales representado por más de 1300 especies distribuidas en África, parte de Norteamérica, Centroamérica, Sudamérica, Madagascar, India y Sri Lanka; aunque la mayor parte de las especies se encuentran en África y se reconocen cerca de 450 taxones en el Neotrópico (Kullander 1998, 2003). Estos organismos habitan sistemas dulceacuícolas y algunas especies se localizan en aguas salobres, dado que toleran ciertos cambios en la salinidad y son capaces de atravesar ambientes mixohalinos (Moyle y Cech 2000).

Las especies de cíclidos de los lagos africanos Malawi, Victoria y Tanganyika han sido las más estudiadas desde los puntos de vista taxonómico, genético, alimentario y reproductivo, debido a que muestran una sorprendente variación morfológica, ecológica y etológica, así como por ser un ejemplo notable de procesos de especiación en periodos cortos. En estos ambientes lacustres, la familia Cichlidae constituye el grupo más abundante y diversificado; por ejemplo, en el lago Malawi representa el 90% de la ictiofauna (>450 especies) (Helfman et al. 1997, Lévêque 1997).

Estos cíclidos manifiestan una gran diversidad morfológica, entre las diferencias específicas se encuentran la diversidad corporal y de las estructuras relacionadas con la captura del alimento, como dentición, forma de la boca y branquiespinas, que permiten el uso diferenciado del alimento y del hábitat, así como por especializaciones en el comportamiento sexual y cuidado parental (Lowe-McConnell 1987). Las especializaciones morfológicas y etológicas, se han interpretado como adaptaciones

para la explotación diferencial de los recursos, que permiten la coexistencia de las especies al disminuir las interacciones competitivas (Meyer 1993).

En el Neotrópico, la familia Cichlidae constituye un grupo diverso, con cerca de 50 géneros y 450 especies distribuidas desde Uruguay hasta Texas, procedentes de ancestros sudamericanos presentes en la antigua Gondwana (Kullander 1998, Sparks 2003). Los cíclidos neotropicales principalmente habitan ambientes lóticos, en comparación con las escasas 100 especies de cíclidos encontradas en ríos africanos (Kullander 1998). Igualmente, estos peces neotropicales muestran diversas características en la forma del cuerpo y en la región cefálica relacionadas con la dieta, así como en el comportamiento y la preferencia de hábitat. Por ejemplo, se ha observado que los Geophaginae habitantes de ríos sudamericanos exhiben especializaciones ecomorfológicas como la posición de la boca, grado de expansión del hocico o la longitud del intestino que facilitan el reparto de recursos y su coexistencia (Winemiller et al. 1995, López-Hernández 2004).

La clasificación del género neotropical '*Cichlasoma*' (Regan 1903, 1905), estuvo basada en la ecología trófica de sus especies, agrupadas en siete u ocho secciones, que actualmente han sido elevadas a la categoría de géneros, aunque su taxonomía sigue modificándose debido a una inconclusa revisión del grupo (Kullander 2003). Los cambios taxonómicos continúan, como resultado de los análisis moleculares realizados en algunas especies que anteriormente eran ubicadas en '*Cichlasoma*' y actualmente reconocidas dentro de los géneros *Thorichthys*, *Amphilophus* y *Astatheros* (Roe et al. 1997), *Herichthys* (Hulsey et al. 2004) y a partir de los trabajos morfológicos donde se

les ubica en *Archocentrus*, *Cryptoheros*, *Hypsophrys* y los géneros nuevos *Amatitlania* y *Rocio* (Schmitter-Soto 2007).

El tiempo de divergencia de los cíclidos en Mesoamérica, respecto de sus ancestros sudamericanos, se estima en 15-18 millones de años; siendo uno de los primeros grupos de peces colonizadores del territorio mexicano, dada su capacidad para soportar condiciones salobres (Hulsey et al. 2004). En México, la familia Cichlidae es la segunda más diversa en la ictiofauna dulceacuícola, con 48 especies pertenecientes a 11 géneros (Miller et al. 2005). Junto con los pecílidos constituyen un grupo íctico con amplia diversificación regional, promovida por la complejidad geográfica, fisiográfica y climática de la República Mexicana, junto con el aislamiento de las cuencas hidrológicas; por ello se ha considerado a la cuenca del río Grijalva-Usumacinta como el segundo centro de endemismo en el país por la presencia de pecílidos y cíclidos (Miller 1986). Tal es el caso, de las especies recién descritas como *Vieja ufermanni* (Allgayer 2002) y *Rocio ocotal* (Schmitter-Soto 2007).

Un caso especial de la variación morfológica en los cíclidos mexicanos es *Herichthys minckleyi*, muy estudiado por presentar polimorfismo trófico (Sage y Selander 1975). Esta especie es endémica de Cuatro Ciénegas, Coahuila, en donde coexisten tres morfos con diferencias corporales, así como en la forma y disposición de los dientes faríngeos. Aunque manifiestan una conducta alimenticia similar como generalistas, los morfos se ubican en distintos microhábitats (sedimento suave y sustrato duro con algas) y tienen patrones de alimentación que difieren de manera espacial y temporal. En estudios experimentales, se documentó que las características de los morfos se

mantienen en condiciones de alopatria y simpatria; por consiguiente, la presencia de estos morfos se interpreta como una adaptación para el uso diferencial de recursos que resulta en una reducción de la competencia intraespecífica (Swanson et al. 2003, Cohen et al. 2005).

De este modo, es importante el estudio de la variación morfológica (corporal y trófica) en los cíclidos de la región Selva Lacandona, que han sido los menos estudiados, porque permitirá entender la diversidad de este grupo de peces, determinar su papel ecológico en las comunidades, esclarecer los mecanismos de reparto de recursos y la coexistencia de especies, así como la implicación de la relación entre la morfología y la segregación trófica como posible mecanismo en el proceso de diversificación del grupo.

ANTECEDENTES

La morfología refleja la influencia del ambiente en los organismos a través de la evolución por selección natural y deriva génica. El medio acuático puede ser un factor limitante en la expresión morfológica de los peces, debido a que el agua es un fluido altamente viscoso, se comprime muy poco y ofrece resistencia al movimiento de los organismos a través de la fricción y la presión (Matthews 1998). Por ello, la morfología de los peces permite reconocer las características del hábitat y el tipo de alimentación. Como ejemplos se puede mencionar: (a) la presencia de un cuerpo hidrodinámico se asocia con hábitat con alta velocidad y movimientos rápidos en el agua; (b) la boca en posición ventral está relacionada a un tipo de alimentación béntica; y (c) los dientes molariformes permiten la trituración de alimentos duros (Gatz 1979a).

La ecomorfología estudia las relaciones entre la morfología y el ambiente, propone interpretaciones sobre cómo funcionan los organismos en un contexto histórico y ecológico, intenta explicar la abundancia y distribución, la coexistencia de especies y determinar el papel que han jugado los procesos locales, regionales e históricos en el desarrollo de las comunidades (Wainwright y Reilly 1994).

El análisis inicialmente se efectúa para realizar inferencias ecológicas a través del reconocimiento de patrones morfológicos, así como para establecer la correlación entre determinadas características y sus funciones ecológicas (Ricklefs y Miles 1994). Este tipo de estudios se han efectuado en comunidades de diversos grupos taxonómicos, como aves, mamíferos y reptiles, con objeto de evaluar las condiciones que permiten la

coexistencia. Sin embargo, este tema fue materia de debate en los ochenta debido a que se fundamenta sobre la premisa de un mecanismo competitivo muy complicado, rara vez demostrado en condiciones de campo (Dunham 1980). Por ello, se desarrollaron investigaciones teóricas y trabajos experimentales encaminados a probar las inferencias y correlaciones morfológicas, a través de la evaluación de la eficiencia de los organismos (fecundidad o supervivencia: aptitud darwiniana), al poseer una determinada morfología funcional (Ricklefs y Miles 1994).

La ecomorfología constituye una herramienta comparativa utilizada a nivel intraespecífico para evaluar la variación ontogénica. En los peces se ha observado que al modificarse el tamaño corporal, desde el estado larval y juvenil hasta adulto se manifiestan cambios notables en la dieta y en el hábitat utilizado (Matthews 1998). Por ejemplo, durante el desarrollo ontogénico de *Amphilophus citrinellus* se evidencian cambios en la forma y proporciones del cráneo y mandíbula inferior, con una consecuente modificación de la morfología funcional de succionadores a mordedores (Gottfried 1986).

Asimismo, se han evaluado las variaciones morfológicas intraespecíficas en condiciones de alopatría y simpatría (Norton et al. 1995). Al respecto, estudios experimentales han probado la efectividad de las relaciones forma-función entre los morfos de *H. minckleyi*, estimando por medio de tasas de crecimiento corporal, que la presencia de variación morfológica minimiza la competencia entre las formas (Swanson et al. 2003) y que la forma de los dientes faríngeos influye en el desempeño alimentario

y la manipulación de las presas consumidas entre los morfos de la especie (Hulsey et al. 2005).

Inicialmente, la ecomorfología fue empleada para conocer patrones interespecíficos dentro de las comunidades. En un estudio se comparó la morfología entre la ictiofauna presente en tres ríos de Carolina del Norte con la finalidad de entender la organización de la comunidad mediante la presencia de patrones de similitud morfológica. A través del análisis de 56 medidas lineales se evidenció que, independientemente de la localidad, la ictiofauna mostraba un mismo patrón morfológico y se concluyó que la estructura comunitaria estaba regulada a través de procesos competitivos (Gatz 1979b).

Otros estudios que han intentado entender la diversidad en comunidades ícticas, relacionan los atributos morfológicos en peces de ambientes tropicales con la estructura trófica y espacial, para explicar la coexistencia de especies y el mantenimiento de la diversidad (Wikramanayake 1990). A través de estudios ecomorfológicos se ha evidenciado que las comunidades de ríos tropicales, específicamente en Centroamérica, presentan mayor variación morfológica que aquellas presentes en ambientes neárticos, lo anterior sugiere especializaciones relacionadas con el reparto de recursos (Winemiller 1991).

Al analizar la morfología de especies relacionadas estrechamente es más fácil distinguir el efecto ambiental; sin embargo, ello no es una condición necesaria, tal como sucedió al examinar las características morfológicas de los ciprínidos en Norteamérica y el uso del hábitat (Felley 1984). Lo contrario se encontró al comparar los conjuntos de cíclidos

en ríos de África, Centro y Sudamérica, cuyas características morfológicas sí permitieron explicar los patrones de diversificación y convergencia (Winemiller et al. 1995). Por ello, es importante seleccionar de manera apropiada los caracteres estudiados para que éstos se relacionen con una función ecológica.

Debido a que las relaciones ecomorfológicas tienen un componente evolutivo, es posible determinar patrones de convergencia de adaptaciones en la forma y función de los peces que habitan ambientes similares, pero que proceden de distintas regiones biogeográficas (Winemiller 1991); otros trabajos incorporan las hipótesis filogenéticas para describir los caracteres adaptativos, convergentes, divergentes y paralelos (Norton et al. 1995).

Los aspectos morfofuncionales son poco conocidos en la ictiofauna mexicana. En un estudio con los cíclidos heroínos se aplicó el modelo de cuatro barras (“four-bar linkage”) de la morfología mandibular. Se evidenció que la facilidad de capturar presas evasivas como peces y crustáceos, se relaciona con la expansión de la mandíbula; desde un contexto filogenético este mecanismo ha cambiado y pudo ser importante para la diversificación trófica en este grupo de peces (Hulsey y García de León 2005).

En estudios con las especies de *Menidia* (antes *Chirostoma*) del lago de Chapala, México, se encontraron diferencias morfológicas en el aparato bucal, asociadas con la alimentación, lo que sugiere la existencia de una serie de adaptaciones morfológicas asociadas al consumo de cierto tipo de alimento. Asimismo, estos atherinópsidos poseen adaptaciones corporales como la posición de las aletas y la forma del cuerpo, que se

pueden asociar con segregación espacial en el lago (Rodríguez Ruiz y Granado Lorencio 1988a, 1988b). El análisis morfométrico de las piezas óseas del aparato mandibular en especies de *Menidia* del lago de Pátzcuaro, México, mostró diferenciación morfológica entre las especies y apoya la idea de que la segregación trófica permite la coexistencia de las especies (Soria-Barreto y Paulo-Maya 2005).

A pesar de que existe interés en los estudios ecomorfológicos, por entender los patrones de diversidad morfológica en relación con la alimentación de los peces, y de que los cíclidos de los lagos africanos son uno de los grupos más estudiados, se ha considerado necesario enfocar los esfuerzos para analizar la morfología de la ictiofauna presente en ambientes poco estudiados y altamente diversos, como los ríos neotropicales (Norton et al. 1995), entre los que se pueden incluir los ríos del sureste de México.

JUSTIFICACIÓN

El estado de Chiapas tiene la mayor riqueza hidrológica de México y cuenta con una alta diversidad dulceacuícola caracterizada por la presencia de peces endémicos, principalmente localizados en la cuenca del Grijalva-Usumacinta (Velasco 1976, Miller 1986, Lozano-Vilano y Contreras-Balderas 1987, Werner y Stawikowski 1988, Allgayer 1989, 1991, 2002, Rodiles-Hernández et al. 2005a, Lozano-Vilano et al. 2007). Esta cuenca ocupa el 85% del territorio chiapaneco y alberga 111 especies pertenecientes a 52 géneros y 29 familias, siendo Cichlidae la mejor representada, con 33 especies (30%), seguida de Poeciliidae con 22 (16%) (Rodiles-Hernández 2005).

La región de la Selva Lacandona se distingue por poseer pocas especies introducidas (*Ctenopharygodon idella*, *Oreochromis aureus*, *Oreochromis mossambicus*, *Parachromis managuensis*); tiene una alta diversidad íctica, ejemplo ello, es la reciente descripción de una nueva familia de Siluriformes, los Lacantunidae (Rodiles-Hernández et al. 2005b). Los cíclidos se representan por 22 especies, cuatro de las cuales son endémicas, tres introducidas y 15 nativas de la cuenca del Grijalva-Usumacinta (Cuadro 1); se han llegado a registrar de tres a 13 especies que coexisten en un mismo hábitat (Rodiles-Hernández et al. 1999).

El conocimiento ictiológico de los cíclidos en Chiapas, incluye su taxonomía y sistemática (Hulsey et al. 2004), la elaboración de listas ictiofaunísticas (Lozano-Vilano y Contreras-Balderas 1987, Gaspar-Dillanes 1996, Santillán 1996, Rodiles-Hernández

et al. 2005a, Lozano-Vilano et al. 2007), y estudios a nivel comunitario sobre su distribución y abundancia en determinados ambientes (Rodiles-Hernández et al. 1999).

Cuadro 1. Especies de cíclidos registradas para la zona de la Selva Lacandona, Chiapas. * De la cuenca del Grijalva-Usumacinta.

GÉNERO	ESPECIE	CATEGORÍA*	Abreviatura
<i>Astatheros</i>	<i>nourissati</i> (Allgayer)	Nativa	<i>A. n.</i>
	<i>robertsoni</i> Regan	Nativa	<i>A. r.</i>
' <i>Cichlasoma</i> '	<i>salvini</i> (Günther)	Nativa	<i>C. s.</i>
	<i>urophthalmus</i> (Günther)	Nativa	<i>C. u.</i>
<i>Oreochromis</i>	<i>aureus</i> (Steindachner)	Introducida	<i>O. a.</i>
	<i>mossambicus</i> (Peters)	Introducida	<i>O. m.</i>
<i>Parachromis</i>	<i>friedrichsthalii</i> (Heckel)	Nativa	<i>P. f.</i>
	<i>managuensis</i> (Günther)	Introducida	<i>P. m.</i>
<i>Petenia</i>	<i>splendida</i> Günther	Nativa	<i>P. s.</i>
<i>Rocio</i>	<i>ocotal</i> Schmitter-Soto	Endémica	<i>R. oco.</i>
	<i>octofasciata</i> (Regan)	Nativa	<i>R. o.</i>
<i>Theraps</i>	<i>irregularis</i> (Günther)	Nativa	<i>T. i.</i>
	<i>lentiginosus</i> (Steindachner)	Endémica	<i>T. l.</i>
<i>Thorichthys</i>	<i>helleri</i> (Steindachner)	Nativa	<i>T. h.</i>
	<i>meekei</i> Brind	Nativa	<i>T. m.</i>
	<i>socolofi</i> (Miller y Taylor)	Nativa	<i>T. s.</i>
<i>Vieja</i>	<i>argentea</i> Allgayer	Endémica	<i>V. a.</i>
	<i>bifasciata</i> (Steindachner)	Nativa	<i>V. b.</i>
	<i>intermedia</i> (Günther)	Nativa	<i>V. i.</i>
	<i>pearsei</i> (Hubbs)	Nativa	<i>V. p.</i>
	<i>synspila</i> (Hubbs)	Nativa	<i>V. s.</i>
	<i>ufermanni</i> Allgayer	Endémica	<i>V. u.</i>

A la fecha, se tienen pocos estudios sobre alimentación realizados con '*Cichlasoma*' *urophthalmus* (Martínez-Palacios y Ross 1988); '*Cichlasoma*' *pearsei*, *Parachromis* *friedrichsthalii*, *Petenia* *splendida*, *Vieja* *intermedia* y *V. synspila* (Velázquez 1997); *Astatheros* *robertsoni*, *Rocio* *octofasciata*, '*Cichlasoma*' *salvini*, *P. splendida*, *Thorichthys* *meekei* y *Vieja* *synspila* (Valtierra-Vega y Schmitter-Soto 2000). Algunos

estudios sobre alimentación se refieren a especies cuya identidad taxonómica debe tomarse con cautela (Chávez-Lomelí et al. 1988).

Diversos autores (Roe et al. 1997, Swanson et al. 2003, Hulsey et al. 2004, López-Hernández 2004) consideran necesario, realizar estudios ecomorfológicos en los cíclidos neotropicales, para entender los patrones ecológicos de las especies coexistentes, conocer el funcionamiento y los mecanismos involucrados (como el reparto de recursos) en las comunidades de cíclidos, así como tener una mejor aproximación sobre los procesos que han favorecido el origen y diversificación de este grupo biológico.

Dicha información servirá de base para precisar algunas hipótesis sobre procesos evolutivos de algunas especies, particularmente aquellas con distribuciones amplias, para poder comparar la misma especie en distintos ambientes. Los resultados apoyarán estudios encaminados a probar la efectividad de las características morfológicas, sustentar los que traten de comprobar la variabilidad morfológica a nivel molecular e incluso proporcionar caracteres morfológicos útiles en estudios taxonómicos, que faciliten la diagnosis entre las especies difíciles de determinar. Además, la integración de la información generada en este trabajo con los de estudios ecofisiológicos o etológicos, permitirá entender las interacciones ambiente-organismo, las cuales sirven como indicadores de la salud y monitoreo del ecosistema (Soto-Galera et al. 1998); así como, predecir las modificaciones en la diversidad morfológica como resultado de las alteraciones naturales y antropogénicas.

HIPÓTESIS

Tomando en cuenta que los cíclidos manifiestan diferencias en la forma del cuerpo y las estructuras alimentarias, se espera que exista una relación de la morfología con el tipo de alimento consumido y con el hábitat empleado por los cíclidos de la Selva Lacandona.

Además, considerando que los cíclidos muestran diferencias morfológicas y en el tipo de alimento como respuesta a su preferencia en hábitat; es posible que cuando cohabiten especies con requerimientos similares manifiesten segregación en el hábitat y por tanto en el alimento consumido.

OBJETIVO

Conocer las características ecomorfológicas relacionadas con la alimentación y el uso de hábitat que permitan explicar la coexistencia y la diversidad de cíclidos en la Reserva de la Biosfera Montes Azules (REBIMA).

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Conocer y comparar las características morfológicas entre las especies de cíclidos.
2. Estimar el uso diferencial del hábitat mediante la evaluación del reparto espacial y temporal.
3. Relacionar las características morfológicas con el uso de hábitat.
4. Relacionar la morfología con la alimentación de las especies y estimar el reparto alimentario.
5. Examinar la variación morfológica debida a la ontogenia en especies de distinto grupo trófico.
6. Analizar e incorporar la información para apoyar las relaciones ecomorfológicas.

ÁREA DE ESTUDIO

La región de la Selva Lacandona está ubicada al este del estado de Chiapas y ocupa un área de 1'300,000 ha; en ella se encuentra la Reserva de la Biosfera Montes Azules (REBIMA), zona caracterizada por la presencia de ríos y lagos que forman parte de la región hidrológica Usumacinta (Wuest 1998), la más importante del país tanto por superficie como por volumen de escurrimiento (Athié 1987).

El trabajo se desarrolló en tres sistemas acuáticos: el río Tzendales y el lago Lacanjá, ubicados en la REBIMA y el río Lacanjá, el cual constituye el límite de la reserva, estos sistemas constituyen tributarios del río Lacantún, la cuenca más grande de esta región hidrológica, con una superficie de 1'252,600 ha. Es importante señalar que la totalidad de la REBIMA se ubica en la cuenca del río Lacantún y que el río Tzendales está localizado en la zona centro de la reserva (INE 2000), por lo cual este ambiente no presenta alteraciones antropogénicas considerables.

Desde el punto de vista geológico y fisiográfico, la zona de estudio pertenece a la región Montañas del Oriente y la subprovincia Sierra de Chiapas, predominan rocas calizas del Cretácico Medio y Superior. Los suelos tienen un alto contenido de carbonatos y el paisaje muestra un relieve accidentado, con grietas y crestas agudas, originado por la erosión química en terrenos calcáreos. El clima de la REBIMA es cálido-húmedo, con una precipitación total anual de 2230 mm, con temperatura media anual de 24-26 °C. La temporada de lluvias abundantes se presenta de junio a noviembre como resultado de su proximidad a la costa, de la influencia de vientos

húmedos y de los efectos de ciclones tropicales del Océano Pacífico y Golfo de México. Además, durante los meses de diciembre hasta abril tiene aporte de lluvia invernal (10 a 15% de la lluvia anual) debida a la presencia de los nortes (Wuest 1998, INE 2000).

MATERIAL Y MÉTODOS

TRABAJO DE CAMPO

El muestreo se efectuó durante la época de lluvias (diciembre 2005 y enero 2006) y en estiaje (febrero y mayo de 2006) en el río Tzendales. A lo largo del río se establecieron 27 localidades que representaron diferentes hábitat, como remansos, canales secundarios, zonas de pozas y rápidos, con y sin vegetación. Cada hábitat fue localizado geográfica y altitudinalmente mediante el uso de un geoposicionador GPS Garmin 12XL (Fig. 1).

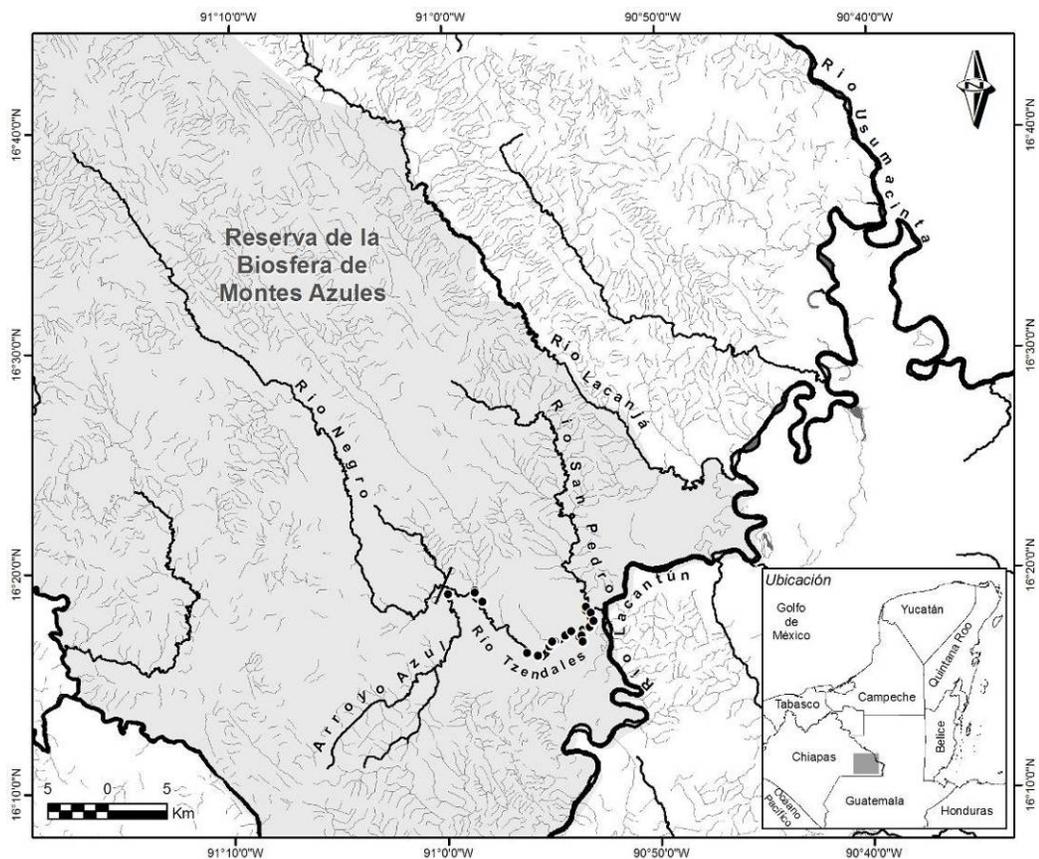


Figura 1. Ubicación de los sitios de muestreo en el Río Tzendales, Chiapas.

Se determinaron variables ambientales con la finalidad de caracterizar el hábitat (Simonson et al. 1993), como la profundidad media obtenida a partir de cinco tomas aleatorias en el sitio; la transparencia usando el disco de sechhi; la velocidad promedio fue medida con un flujómetro Flowatch; la temperatura, pH, conductividad y sólidos disueltos que fueron obtenidos con el equipo portátil de Hach. Se realizaron observaciones del fondo en un área de 1 m², para conocer el tipo de sustrato que fue categorizado en rocas, piedras, grava, arena y lodo. Además, se tomaron muestras de agua y se hicieron los análisis de turbidez y sólidos suspendidos empleando el espectrofotómetro Hach DR/2000.

Los peces fueron capturados con el uso de: (1) redes agalleras de 30 m de largo, 3 m de alto y 76 mm de luz de malla; (2) atarrayas de 2 m de diámetro y 25 mm de luz de malla y (3) anzuelos con carnada. Se procuró aplicar el mismo tiempo y esfuerzo de captura con el fin de obtener muestras comparables y capturar todas las especies de cíclidos presentes en los hábitat. Los peces fueron colocados con una solución de formalina al 10%, para matarlos y después los organismos de tallas grandes, se les inyectó con esta solución, para preservar el contenido alimenticio. En el laboratorio el material biológico se lavó y preservó en una solución de etanol al 70% y los peces fueron identificados con el uso de las claves de Miller et al. (2005), descripciones y fotografías de Konings (1989), Conkel (1993) y Allgayer (2002).

Los organismos fueron pesados, medidos, contados, registrados y depositados en la Colección Ictiológica del Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal de las Casas,

Chiapas con los siguientes números de catálogo: ECOSC 4673 al 4714, 4743 al 4750, 4716 al 4742, 4751 al 4756, 4804 al 4824; 4874 al 4894.

ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

Morfometría tradicional

El análisis morfométrico se realizó con los cíclidos presentes en tres sitios: río Tzendales (14 especies), río Lacanjá (15 especies) y lago Lacanjá (11 especies). El material biológico se obtuvo de la Colección Ictiológica de ECOSUR-San Cristóbal (ECOSC), excepto en el caso del río Tzendales, cuyo material fue obtenido de las colectas realizadas en este trabajo y complementado con el material depositado en dicha colección (Anexo 1).

Se utilizaron al menos 20 ejemplares por especie procedentes de cada sitio (Cuadro 2). Para minimizar las diferencias morfológicas producto de la ontogenia se trabajó sólo con organismos adultos; el criterio para considerar a los organismos como adultos fue la talla de primera madurez reportada por Chávez-Lomelí et al. (1988) y Konings (1989) o indicios de actividad reproductiva, como gónadas con huevos diferenciados.

Con el empleo de un vernier electrónico con precisión de 0.01 mm se tomaron las siguientes medidas corporales: (1) longitud patrón, (2) longitud cefálica, (3) altura máxima de la cabeza, (4) diámetro ocular, (5) longitud del hocico cerrado, (6) longitud de la mandíbula superior, (7) longitud de la mandíbula inferior, (8) abertura bucal, (9) altura de la mejilla, (10) ancho de la cabeza, (11) distancia interorbital, (12) distancia

predorsal, (13) altura máxima del cuerpo, (14) ancho del cuerpo, (15) distancia interpectoral, (16) altura del pedúnculo caudal, (17) longitud del pedúnculo caudal, (18) longitud de la aleta dorsal, (19) altura de la aleta dorsal, (20) longitud de la aleta anal, (21) altura de la aleta anal, (22) longitud de la aleta caudal, (23) altura de la aleta caudal, (24) longitud de la aleta pectoral, (25) longitud de la aleta pélvica, (26) posición del ojo, (27) longitud del hocico abierto, (28) ancho de la boca abierta, (29) ancho de la boca cerrada, (30) altura bajo la línea media, (31) ancho del pedúnculo caudal. Además se obtuvo el (32) ángulo formado por las mandíbulas y la (33) posición de la boca. Siguiendo el protocolo propuesto por Meyer (1987) y Winemiller (1991).

Las primeras 25 medidas fueron expresadas en proporción de la longitud patrón. La posición del ojo se obtuvo en proporción de la altura cefálica; la línea media fue dividida entre la altura corporal. Se obtuvo la proyección del hocico dividiendo la longitud del hocico abierto entre el hocico cerrado; así como la relación el ancho de la boca abierta y la boca cerrada. Se calculó el aplanamiento corporal al dividir la altura entre el ancho del cuerpo, así como el aplanamiento del pedúnculo al dividir la altura del pedúnculo en la parte media entre el ancho del mismo. Todas las medidas y los dos ángulos fueron transformados en logaritmo base 10 para reducir el posible efecto alométrico causado por las diferencias de tamaño entre los individuos (Crisci y López Armengol 1983).

Cuadro 2. Cíclidos utilizados en el análisis morfométrico, entre paréntesis se indica el intervalo de la longitud patrón en milímetros.

ESPECIE	Río Tzendales	Río Lacanjá	Lago Lacanjá
<i>A. nourissati</i>	20 (202.05 – 136.57)	20 (168.1 - 102.23)	
<i>C. salvini</i>	20 (118.48 – 71.99)	20 (104.93 – 71.88)	20 (94.95 – 64.61)
<i>C. urophthalmus</i>			17 (159.77 – 85.82)
<i>P. friedrichsthalii</i>	3 (193.79 - 115.31)	20 (166.86 - 104.74)	20 (173.54 - 113.82)
<i>P. splendida</i>	20 (232.49 - 109.41)	20 (229.35 - 166.93)	19 (233.82 – 138.02)
<i>R. octofasciata</i>		2 (73 – 66.25)	
<i>T. irregularis</i>	20 (179.42 – 112.89)	20 (156.63 – 85.69)	
<i>T. lentiginosus</i>	20 (138.31 – 91.33)	20 (165.74 – 75.54)	
<i>T. helleri</i>	20 (106.71 – 71.69)	20 (112.89 - 68.1)	20 (139.39 – 60.2)
<i>T. meeki</i>	9 (102.71 – 44.73)	20 (91.04 – 62.6)	19 (116.63 – 74.16)
<i>V. argentea</i>	20 (224.91 – 92.19)	20 (158.57 – 119.54)	
<i>V. bifasciata</i>	9 (192.9 – 87.33)	18 (185.56 – 77.01)	2 (132.46 – 128.45)
<i>V. intermedia</i>	20 (200.91 – 103.87)	20 (199.77 – 120.76)	7 (193.55 – 109.29)
<i>V. pearsei</i>	20 (236.71 – 111.26)	20 (192.54 – 118.59)	19 (171.47 – 117.85)
<i>V. synspila</i>	20 (182.02 – 142.5)	20 (158.4 – 103.88)	4 (155.97 – 137.32)
<i>V. ufermanni</i>	18 (208.01 – 107.22)	20 (175.19 – 108.39)	17 (153.87 – 104.24)

Con la finalidad de conocer y comparar la variación morfológica de los cíclidos, se realizó un análisis de componentes principales, considerando las especies en cada sitio y con la morfología promedio de los tres sitios, empleando el programa PCOrd Versión 4.01 (McCune y Mefford 1999).

Se realizó un análisis discriminante por sitio, con la finalidad de reconocer las medidas más importantes en la diferenciación de las especies y conocer los patrones de variación morfológica. Se calcularon las tres primeras funciones usando el programa Statistica Versión 7.0 (StatSoft 1995), se consideró como medidas importantes aquellas que sobrepasaron el valor absoluto 0.3 (Catena et al. 2003).

Para establecer las relaciones de similitud morfológica y las diferencias entre las especies se hizo un análisis de agrupamiento empleando las matrices de distancia cuadrática de Mahalanobis obtenidas de los análisis discriminantes y el método de unión promedio no ponderada (UPGMA) con el programa Statistica Versión 7.0 (StatSoft 1995).

Morfometría geométrica

Se usó la técnica de morfometría geométrica para comparar la forma del cuerpo de las 16 especies de cíclidos. Este análisis considera la morfología completa y la variación intraespecífica y disminuye la variación producto del tamaño corporal.

Se tomaron imágenes del lado izquierdo de todos los ejemplares por especie, excepto para *R. octofasciata* y *C. urophthalmus*, las cuales tuvieron 3 y 16 ejemplares, respectivamente. Los peces proceden de los ríos Tzendales y Lacanjá, excepto *C. urophthalmus* que proviene de la laguna Lacanjá. El criterio para seleccionar a los organismos fue considerarlos organismos adultos y que tuvieran la mejor condición de fijación, es decir que no estuvieran torcidos o con la boca abierta (Anexo 2).

Las imágenes se digitalizaron mediante el programa TPSdig y se ubicaron 15 “landmarks” o marcas (Fig. 2).

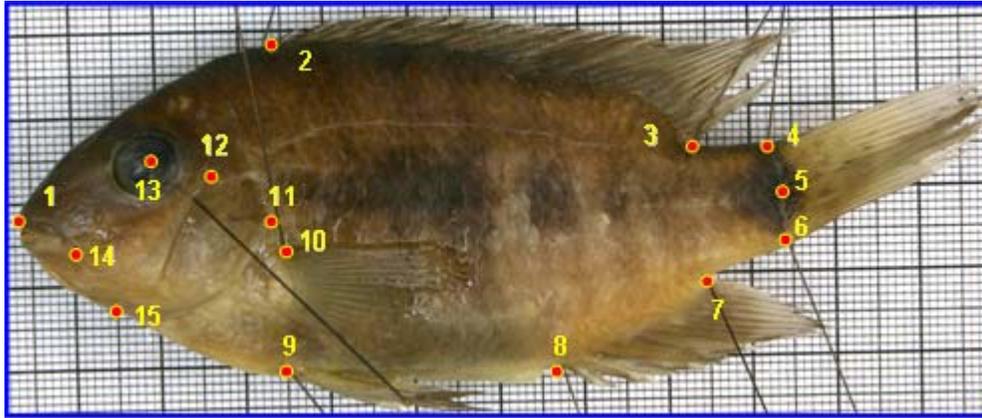


Figura 2. Ubicación de las marcas para la morfometría geométrica.

Los marcas fueron: (1) punta de la maxila superior, (2) inserción anterior de la aleta dorsal, (3) inserción posterior de la aleta dorsal, (4) inserción dorsal de la aleta caudal, (5) inserción media de la aleta caudal, (6) inserción ventral de la aleta caudal, (7) inserción posterior de la aleta anal, (8) inserción anterior de la aleta anal, (9) inserción anterior de la aleta pélvica, (10) inserción anterior de la aleta pectoral, (11) borde posterior del opérculo, (12) borde dorsal del preopérculo, (13) punto medio del ojo, (14) borde posterior del maxilar, (15) margen anterior del cleitro.

Las marcas de todos los organismos fueron alineadas y reescaladas mediante el análisis generalizado de Procrustes y la visualización de la forma del cuerpo entre las especies se realizó con un análisis de deformación o “thin-plate spline” con el programa IMP (Sheets 2001). A partir de las deformaciones parciales (“partial warps”) generadas

se realizó la comparación entre los taxones con un análisis de componentes principales y un análisis de discriminantes con los programas PCAGen6n y CVAGen6m del paquete de cómputo “Integrated Morphometric Package (IMP)” (Sheets 2001).

A partir del análisis de discriminantes se generaron las distancias cuadráticas de Mahalanobis; dicha información sirvió para elaborar un dendrograma utilizando el método de ligamiento UPGMA para establecer las relaciones de similitud entre las formas (Rohlf y Slice 1990, Rohlf 1999, StatSoft 1995).

USO DEL HÁBITAT

Para conocer si el reparto espacial y temporal es un mecanismo importante para mantener la coexistencia de los cíclidos, se realizó una comparación de la riqueza y diversidad de especies en diferentes hábitats presentes en el río Tzendales y entre las temporadas de lluvias y estiaje.

Los datos de captura se utilizaron para calcular la abundancia relativa, riqueza específica, equidad y diversidad mediante el índice de disimilitud de Shannon-Weiner (Krebs 1999). Estos cálculos se realizaron empleando el programa PCOrd Versión 4.01 (McCune y Mefford, 1999), los valores promedio de la riqueza, equidad y diversidad se compararon entre temporadas mediante una prueba de Mann-Whitney con el programa SPSS Versión 11.5 (SPSS 2002). Además, se obtuvo la amplitud de distribución de las especies mediante el cálculo de frecuencia de aparición para los sitios de muestreo.

Para reconocer los conjuntos ícticos se realizó un análisis de clasificación con la matriz de abundancias específicas, aplicando el índice disimilitud de Morisita, los resultados fueron expresados mediante la elaboración de un dendrograma empleando la técnica de unión promedio no ponderada (Krebs 1999), utilizando el programa ANACOM Versión 3.0 (de la Cruz 1994).

La información de las abundancias específicas por sitio de colecta, se usó para calcular la amplitud de nicho aplicando el índice estandarizado de Levins (1968), determinado por:

$$\hat{B} = 1 / \sum p_j^2$$

donde, p_j = proporción de individuos que usan el recurso j (Krebs 1999).

Una vez obtenido este valor, se calculó la medida de amplitud de nicho estandarizada de Levins (1978), dado por:

$$BA = (\hat{B} - 1) / (n - 1)$$

donde \hat{B} = índice de Levins y n = número total de recursos. El índice varía desde 0 a 1 y constituye una medida estandarizada (Krebs 1999).

Además, se calculó el reparto espacial mediante la aplicación del índice de superposición de nicho de Pianka:

$$O_{jk} = \frac{\sum n (p_{ij} * p_{ik})}{\sqrt{\sum p_{ij}^2 * p_{ik}^2}}$$

donde

p_{ij} = proporción del recurso i del total de recursos usados por la especie j

p_{ik} = proporción del recurso i del total de recursos usados por la especie k .

Los valores del índice van de 0, indicando que existe reparto completo del recurso, a 1, cuando la superposición es completa (Krebs 1999). Se consideró que los valores superiores a 0.80 fueron importantes en la superposición de las especies.

Finalmente, para conocer el efecto de los factores abióticos en la presencia y abundancia de cíclidos, se realizó el análisis de correspondencia canónicas por temporada, así, se asoció la presencia de las especies con los factores ambientales. Este análisis se realizó con las especies cuyas abundancias fueran mayores del 5% y con los parámetros no correlacionados, empleando el programa PCOrd Versión 4.01. Se hizo una prueba de Monte Carlo con 999 permutaciones para evaluar la significancia de los primeros componentes (McCune y Mefford 1999).

MORFOLOGÍA Y HÁBITAT

La correlación entre la forma del cuerpo y el hábitat en que viven los cíclidos se realizó sólo a partir de la información generada de los muestreos en el río Tzendales. Se emplearon las variables ambientales obtenidas en campo y las medidas de todos los ejemplares que se relacionan con el hábitat como: la longitud cefálica, diámetro ocular, distancia interorbital, distancia predorsal, altura corporal, ancho del cuerpo, altura y longitud del pedúnculo caudal, altura y longitud de la aleta dorsal, longitud y altura de la aleta caudal, longitud de la aleta pectoral, posición del ojo, altura de la línea medía, aplanamiento corporal, aplanamiento del pedúnculo caudal y la posición de la boca, expresadas en logaritmo.

Se realizó un análisis de correspondencia canónicas por temporada, empleando las medidas y los parámetros no correlacionados, con el programa PCOrd Versión 4.01.

ALIMENTACIÓN

Para determinar la dieta de las especies se revisaron al menos 30 organismos por especie (Anexo 3). Los componentes alimenticios se identificaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible en este caso familia, empleando las claves de Merritt y Cummins (1996) y Novelo-Gutiérrez (1997a, 1997b).

Se midió la longitud de todo el tracto digestivo de los ejemplares analizados y se anotó el grado de repleción. La dieta se examinó mediante el método de porcentaje de composición en número (que expresa la abundancia relativa de los componentes alimenticios), frecuencia de aparición y volumétrico (Windell y Bowen 1978). Con esta información se calculó el índice de importancia relativa (IRI) para expresar la dieta de los cíclidos, el cual considera los resultados del método de porcentaje de composición en número, frecuencia de aparición y gravimétrico (Cailliet et al. 1996).

Estos datos se emplearon para realizar un análisis de similitud y reconocer los grupos tróficos presentes en los cíclidos. Se utilizó el índice de distancia euclidiana y el agrupamiento no ponderado, con el programa Statistica Versión 7.0 (StatSoft 1995). También se calculó el reparto alimentario mediante la aplicación del índice de superposición de nicho de Pianka y la amplitud de nicho de Levins (Krebs 1999). Durante la revisión de la dieta se determinaron 26 categorías del alimento, pero en este

análisis fueron agrupadas en ocho: detritus, invertebrados acuáticos, vegetales, algas filamentosas, moluscos, materia orgánica, peces e invertebrados terrestres.

Se realizó una prueba de ji cuadrada para determinar las diferencias estadísticas entre las especies cuyo valor de superposición fuera mayor de 0.80, empleando el programa Statistica Versión 7.0 (StatSoft 1995).

MORFOLOGÍA Y ALIMENTACIÓN

De manera adicional, se extrajo el aparato branquial de 20 ejemplares por especie, se desarticularon las piezas óseas y se analizó la morfología, forma y disposición de los dientes faríngeos, los cuales están asociados al tipo de alimento consumido por las especies (Moyle y Cech 2000), se obtuvieron algunas medidas del quinto ceratobranquial, como ancho máximo, ancho máximo del área dentada, longitud máxima en la sínfisis y longitud máxima del área dentada en la sínfisis (Trapani 2003). También se obtuvo el primer arco branquial y algunas características de las branquiespinas como longitud, anchura y la distancia entre ellas. Los peces que fueron procesados siguiendo la técnica de transparentación y tinción de Hollister (1934).

Con una cámara clara se hicieron dibujos de los ceratobranquiales y el primer arco branquial, con su respectiva escala. Los dibujos fueron escaneados y digitalizados con el programa TPSDig2 Versión 2.05 (Rohlf 2004). Se tomaron 10 medidas de las branquiespinas por ejemplar, obteniendo un promedio que fue expresado en proporción de la longitud cefálica. También las medidas de los ceratobranquiales fueron

transformadas en proporción de la longitud cefálica. Todas estas medidas se convirtieron en logaritmo base 10 para reducir la dispersión de la distribución de los datos.

Se hizo un análisis de correlación canónica, con la finalidad de asociar la información alimenticia con las características morfológicas relacionadas con la obtención y procesamiento del alimento. Para realizar el análisis la dieta fue agrupada en ocho categorías: detritus, invertebrados acuáticos, vegetales, algas filamentosas, moluscos, materia orgánica, peces e invertebrados terrestres. Se utilizaron las siguientes medidas: ancho de la cabeza, diámetro ocular, longitud del hocico, longitud de las mandíbulas inferior y superior, altura de la boca abierta, altura de la mejilla, posición del ojo, protrusión del hocico, posición del ojo, relación de la boca, posición de la boca, longitud del intestino, así como las medidas de las branquiespinas y ceratobranquiales.

Cabe señalar que las medidas morfológicas proceden de 20 ejemplares por especie y para la obtención de la dieta se analizaron cerca de 30, de este modo, se procuró que los organismos analizados en ambos casos tuvieran tallas semejantes (Anexo 4).

El análisis se realizó con las medidas expresadas en logaritmo y sólo se utilizaron aquellas medidas que no estuvieran fuertemente correlacionadas entre sí, empleando el programa PCOrd Versión 4.01.

ANÁLISIS ONTOGÉNICO

El análisis ontogénico se realizó con tres especies: *Astatheros nourissati* con 76 organismos, cuya longitud patrón (LP) varió desde 70.51 hasta 202.05 mm, *Theraps lentiginosus* con 75 organismos y longitudes desde 52.24 a 165.74 mm LP y *Vieja ufermanni* con 76 organismos de 76.23 a 208.01 mm LP.

Los peces fueron fotografiados del lado izquierdo y a partir de dichas imágenes se siguieron dos procedimientos; por una parte se digitalizaron las 15 marcas anteriormente mencionadas (Fig. 2), se hizo la superimposición de las coordenadas a través del análisis generalizado de Procrustes y las coordenadas generadas se analizaron con el programa Regress6k del paquete IMP (Sheets 2001). En dicho programa se obtiene el cambio de la forma a partir del crecimiento en este caso el tamaño del centroide y a través de las gradillas de deformación se observaron cambios en la forma.

Por otra parte, se digitalizaron 18 marcas en cada ejemplar, que fueron superimpuestos con el análisis de Procrustes y con el uso el programa Tmorphgen6a (Sheets 2001) se obtuvieron 12 medidas lineales para cada especie: longitud patrón, longitud predorsal, longitud de la aleta dorsal, altura del pedúnculo caudal, longitud del pedúnculo, longitud de la aleta anal, pectoral y pélvica, longitud cefálica, diámetro ocular, longitud de la mandíbula superior y del hocico.

Las medidas fueron transformadas en proporción de la longitud patrón y después en logaritmo natural. Se obtuvo un análisis de regresión por especie para conocer el tipo de crecimiento de las medidas analizadas (Klingerberg 1996) se usó el programa Statistica Versión 7.0 (StatSoft 1995).

Así mismo, se obtuvo la relación entre la longitud patrón y el peso para conocer el tipo de crecimiento (Wootton 1990) y se aplicó una prueba de t con la finalidad de estimar si el coeficiente de alometría obtenido, presentaba diferencias significativas con la esperada de 3.0

En estos ejemplares se determinó la dieta con los métodos anteriormente mencionados. Los resultados se agruparon en clases de talla y se aplicó una prueba de ji cuadrada para determinar si existen diferencias significativas entre las dietas.

Finalmente, se realizó la integración de la información del análisis espacial y ontogénico junto con las correlaciones entre la morfología y dieta con la finalidad de obtener una mejor aproximación hacia la ecomorfología de los cíclidos.

RESULTADOS

ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

Morfometría tradicional

El análisis de componentes principales muestra una clara separación de las especies en los tres sitios analizados. Los tres primeros componentes explican casi el 70% de varianza (Cuadro 3), la mayor segregación se observó en el componente I donde se separan los ejemplares de *Petenia splendida*, los cuales tienen las mandíbulas superior e inferior más largas; en esta tendencia están *Parachromis friedrichsthalii* y '*Cichlasoma*' *salvini* (Fig. 3 y 5). Así como, *Astatheros nourissati*, *Vieja intermedia* y *Theraps irregularis* en el río Lacanjá (Fig. 4).

Cuadro 3. Porcentaje de varianza explicada en el análisis de componentes principales.

Sitio	Río Tzendales	Río Lacanjá	Lago Lacanjá	Juntos
Componente I	34	40	49.1	46
Componente II	25.3	21.3	13.9	23.1
Componente III	9.7	9.2	11.3	10.6
Sumatoria	69	70.5	74.3	79.7

En el análisis del río Tzendales el componente II muestra a *Thorichthys helleri*, *Thorichthys meeki*, *C. salvini* y *P. friedrichsthalii* hacia la parte positiva, separados por tener la aleta dorsal más alta; en el río Lacanjá además se incluyen en esa tendencia *A. nourissati*, *Vieja bifasciata* y *Vieja synspila*. En cambio, *Theraps irregularis*, seguida de *Theraps lentiginosus*, *V. ufermanni* y *V. intermedia*, principalmente se diferenciaron

hacia la región negativa del componente, por poseer el pedúnculo caudal más largo y la boca en posición ventral (Fig. 3 y 4).

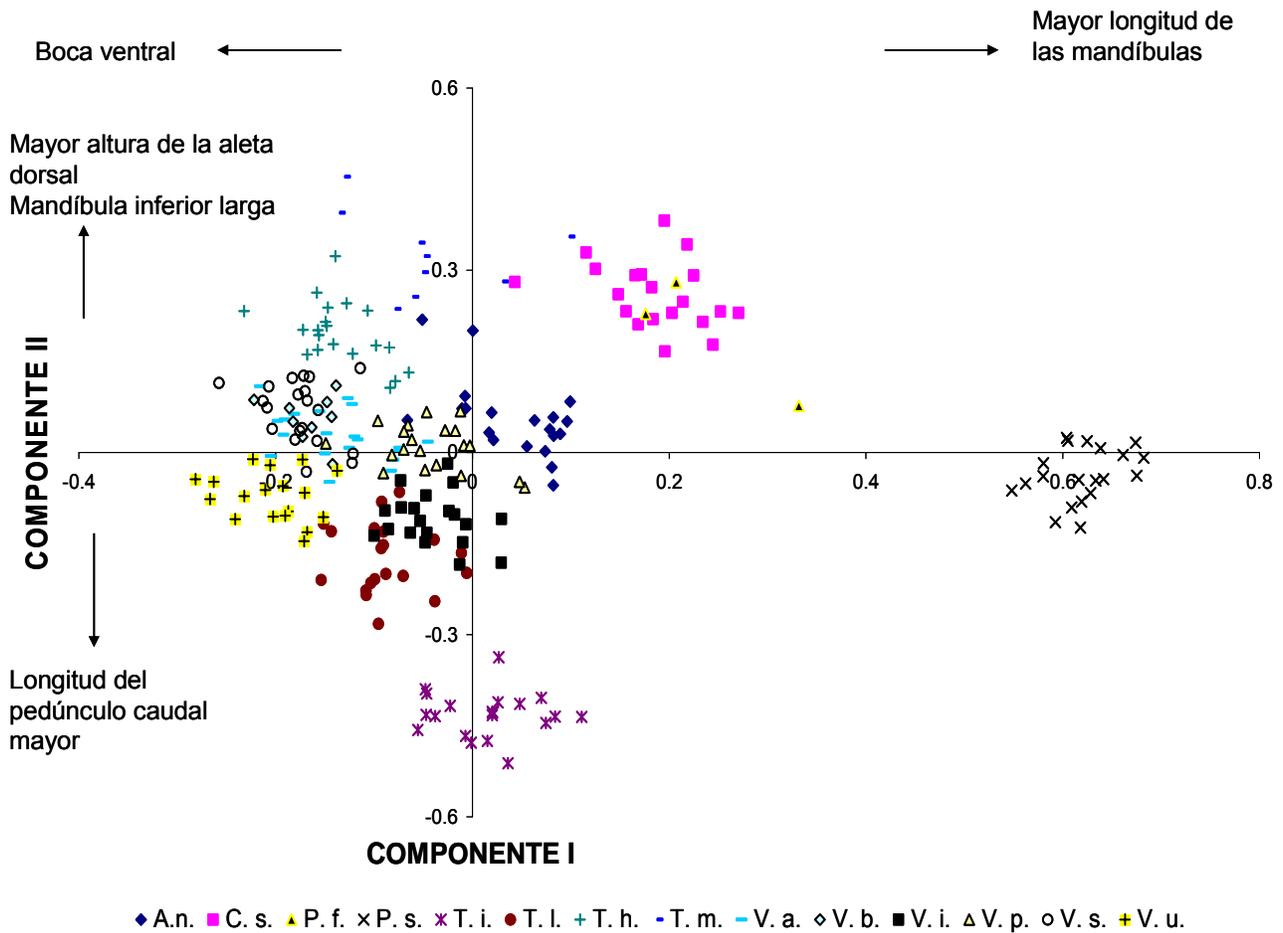


Figura 3. Análisis de componentes principales usando la morfología de los cíclidos en el río Tzendales.

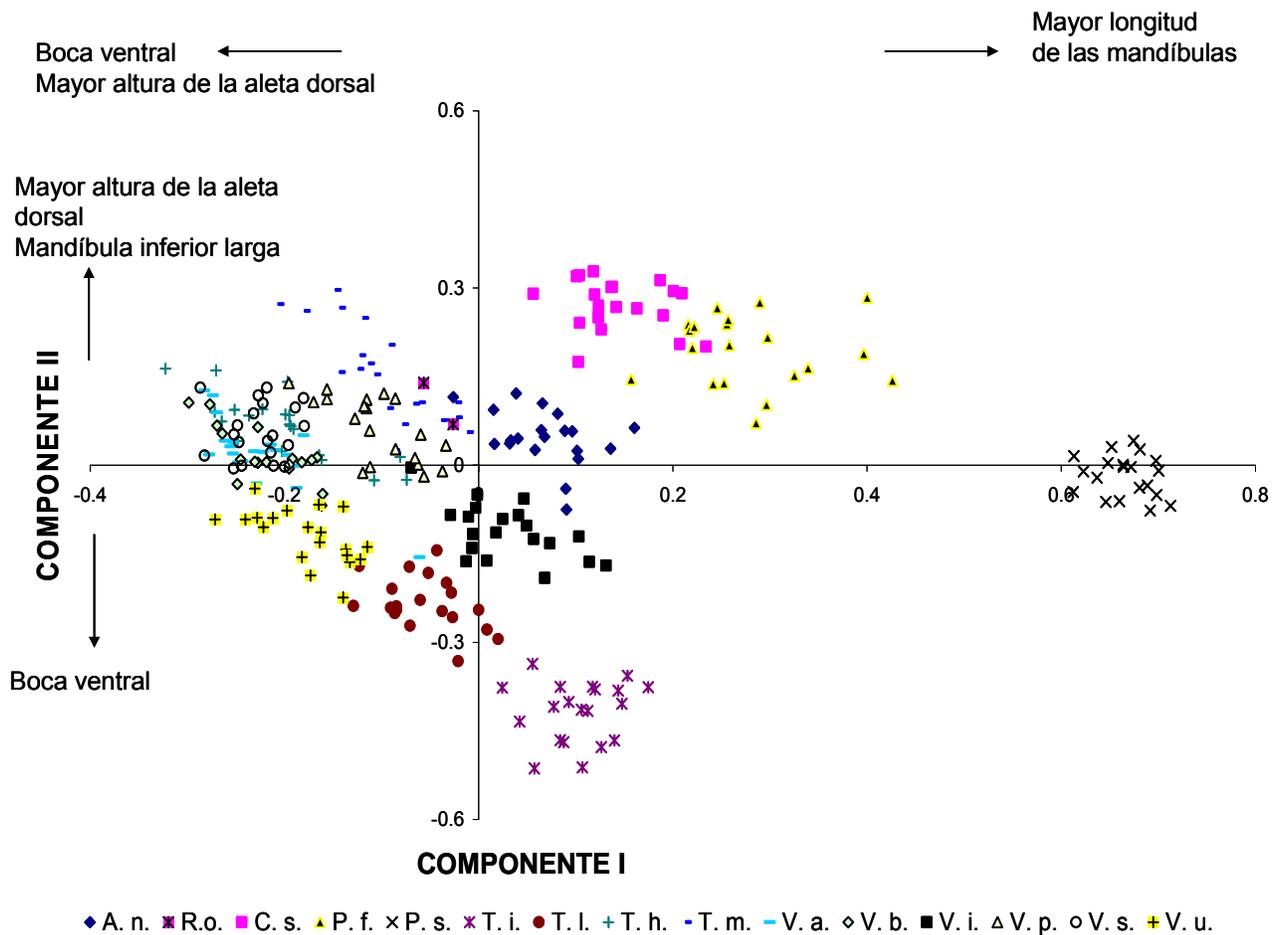


Figura 4. Análisis de componentes principales usando la morfología de los cíclidos en el río Lacanjá.

En el lago Lacanjá, el cual tiene menor número de cíclidos (Cuadro 2), mostró un comportamiento diferente: en el componente II *Cichlasoma urophthalmus*, *C. salvini* y *T. meeki* se agruparon hacia la parte positiva, por poseer un mayor aplanamiento del pedúnculo caudal y la aleta anal más larga. En cambio, las especies de *Vieja* y *T. helleri* se ubican hacia la parte negativa por tener más largo el pedúnculo caudal (Fig. 5).

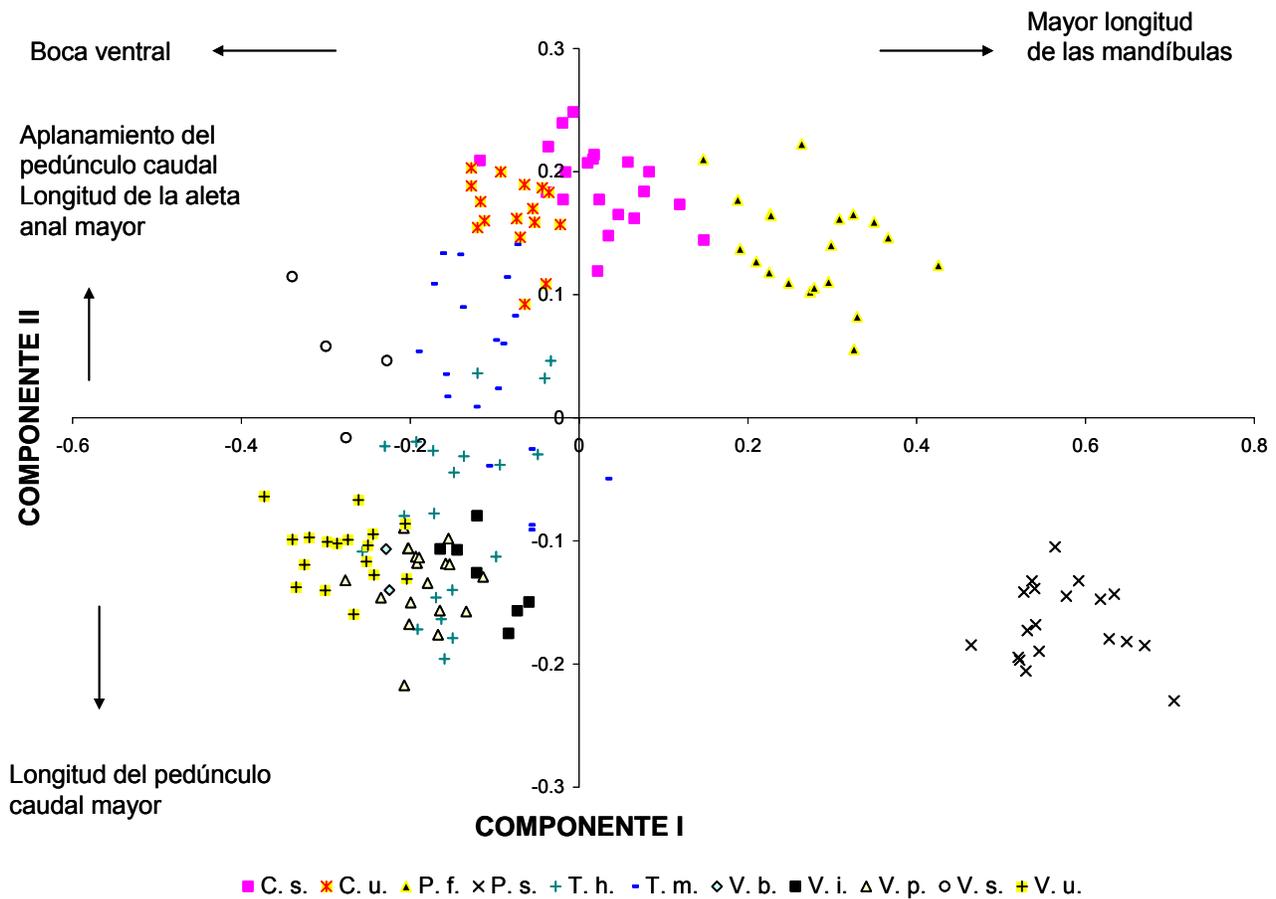


Figura 5. Análisis de componentes principales usando la morfología de los cíclidos en el lago Lacanjá.

El análisis con la morfología promedio de los cíclidos en los tres sitios, muestra un comportamiento semejante a los anteriores. El componente I explica la mayor variación (Cuadro 3), diferenciando aquellas especies con las mandíbulas más largas: *P. splendida*, *P. friedrichsthalii* y *C. salvini*. En la parte positiva del componente II se ubican las especies de *Thorichthys*, *C. salvini* y *P. friedrichsthalii*, las cuales tienen la aleta anal más larga y la dorsal más alta. En el eje negativo, están las especies de *Theraps*, *V. intermedia*, *V. ufermanni* diferenciadas por tener el pedúnculo caudal más largo. La

ubicación de los cíclidos en el espacio multivariado es semejante, aún más entre los ríos Tzendales y Lacanjá. Sólo *T. meeki*, *V. bifasciata* y *V. pearsei* mostraron una separación importante entre la morfología del lago Lacanjá y aquellas provenientes de los ríos (Fig. 6).

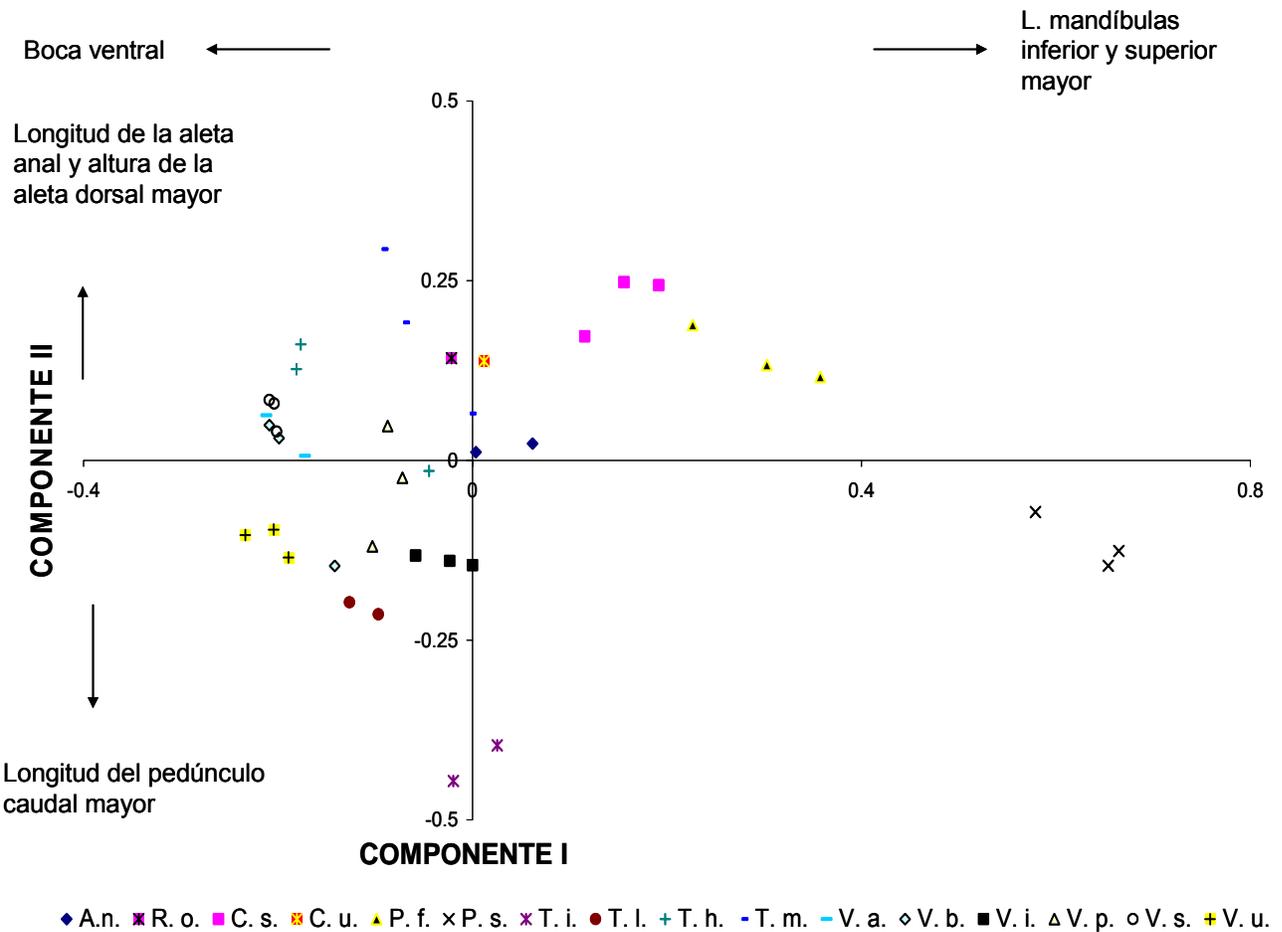


Figura 6. Análisis de componentes principales usando la morfología promedio de los cíclidos en los tres sitios.

El análisis de discriminantes del Río Tzendales, muestra que la primera función canónica diferencia en el extremo negativo a *P. splendida*, *P. friedrichsthalii* y *C. salvini* por tener valores altos de la longitud de las mandíbulas inferior y superior y la distancia predorsal. En la parte positiva de la segunda función, principalmente se separan las especies de *Thorichthys* al poseer las aletas pectoral y anal más largas, la altura cefálica mayor y el ojo en posición más dorsal, en esta tendencia están *V. argentea*, *V. bifasciata* y *V. synspila*; hacia la región negativa, se segregan las especies de *Theraps* con cuerpos más anchos y mayor longitud del pedúnculo caudal (Fig. 7).

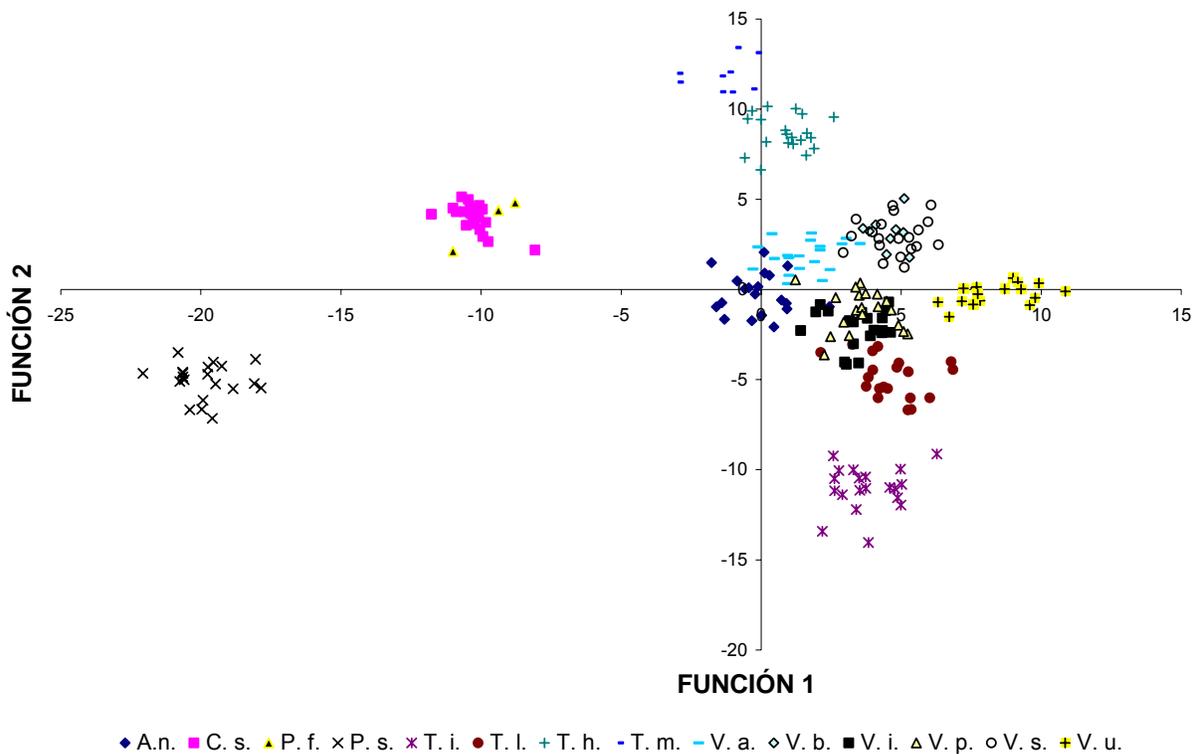


Figura 7. Gráfica de las primeras dos funciones canónicas obtenidas del análisis de discriminantes con las especies del río Tzendales.

La clasificación de las especies fue del 100% y las dos primeras funciones explicaron el 70.1% de la varianza (Cuadro 4). Se identificaron 13 medidas importantes: altura cefálica, longitud del hocico, mandíbula superior y mandíbula inferior, ancho de la cabeza, distancia predorsal, altura máxima corporal, ancho del cuerpo, longitud del pedúnculo caudal, longitud de la aleta anal y pectoral, la posición del ojo y de la boca (Cuadro 5).

Cuadro 4. Varianza explicada en el análisis de discriminantes y porcentaje de clasificación de los cíclidos analizados por cada sitio.

	Río Tzendales	Río Lacanjá	Lago Lacanjá
Variación Función 1	46.1%	48.8%	64.4%
Variación Función 2	24.0%	19.3%	17.1%
Lambda de Wilk's	0.00001	0.00001	0.00001
	F(403,2388)=24.577 *	F(434,3057)=33.322*	F(310,1191)=21.257*
Clasificación	100%	98.9%	99.4%

Cuadro 5. Matriz de coeficientes de los análisis de discriminantes en los cíclidos. En negritas se señalan los eigenvalores de las medidas más importantes.

MEDIDAS	Río Tzendales		Río Lacanjá		Lago Lacanjá	
	F 1	F 2	F 1	F 2	F 1	F 2
Longitud cefálica	-0.190	0.071	-0.327	0.171	-0.441	0.202
Altura cefálica	-0.212	0.366	0.065	0.357	0.030	0.191
Diámetro ocular	-0.161	0.191	0.156	0.294	0.169	0.372
Longitud del hocico	0.624	-0.165	0.359	0.242	0.647	-0.007
Longitud de la mandíbula superior	-0.382	-0.081	-0.225	-0.171	-0.618	-0.183
Longitud de la mandíbula inferior	-0.765	-0.044	-0.814	0.126	-0.755	-0.003
Altura de la boca	-0.005	0.189	-0.161	-0.133	-0.152	-0.003
Altura de la mejilla	-0.039	0.123	-0.113	0.109	0.120	0.183
Ancho de la cabeza	0.486	0.084	0.153	0.215	0.231	0.007
Distancia interorbital	0.250	0.082	0.145	-0.088	0.236	-0.518
Distancia predorsal	-0.398	0.034	-0.005	-0.203	-0.219	0.004
Altura corporal	0.351	0.287	0.123	-0.145	0.177	-0.019
Ancho del cuerpo	-0.095	-0.417	-0.005	-0.123	0.372	-0.143
Distancia interpectoral	-0.143	0.092	-0.099	-0.078	-0.436	0.141
Altura del pedúnculo caudal	-0.004	-0.019	-0.077	-0.038	0.390	-0.362
Longitud del pedúnculo caudal	0.108	-0.377	0.068	-0.060	-0.077	0.242
Longitud de la aleta dorsal	0.102	-0.109	0.104	0.079	-0.187	-0.174
Altura de la aleta dorsal	0.048	0.080	-0.043	0.141	-0.125	0.094
Longitud de la aleta anal	-0.229	0.617	-0.097	0.787	0.108	0.785
Altura de la aleta anal	-0.199	-0.169	-0.002	0.113	-0.271	0.506
Longitud de la aleta caudal	0.092	-0.010	0.159	-0.024	0.140	-0.193
Altura de la aleta caudal	0.064	-0.105	0.090	-0.159	0.004	-0.176
Longitud de la aleta pectoral	0.294	0.535	0.311	0.483	0.389	0.361
Longitud de la aleta pélvica	0.001	0.106	0.033	-0.244	-0.216	-0.245
Posición del ojo	-0.067	0.346	-0.074	0.160	-0.090	0.133
Protrusión del hocico	0.134	-0.122	0.201	-0.050	0.037	0.021
Relación de la anchura de la boca	0.030	-0.178	0.059	0.192	0.127	0.216
Altura bajo la línea media	0.156	-0.033	0.126	0.092	-0.126	-0.023
Aplanamiento del pedúnculo	0.223	-0.052	0.058	-0.023	0.406	-0.291
Ángulo de las mandíbulas	0.123	-0.012	0.273	0.082	0.258	-0.013
Posición de la boca	0.385	-0.065	0.307	0.027	-0.048	0.264

En el análisis del río Lacanjá la primera función canónica diferencia hacia la parte negativa a *P. splendida*, *P. friedrichsthalii* y *C. salvini* por tener grande la longitud de la mandíbula inferior y la cefálica, en esa misma tendencia se ubica *A. nourissati* y *R. octofasciata*; el resto de las especies se diferencian por la longitud del hocico, de la

aleta pectoral y la boca en posición más ventral. En la región positiva de la segunda función se separan las especies de *Thorichthys* al poseer las aletas pectoral y anal más largas, así como la cabeza alta; en menor grado *V. argentea*, *V. bifasciata* y *V. synspila* (Fig. 8).

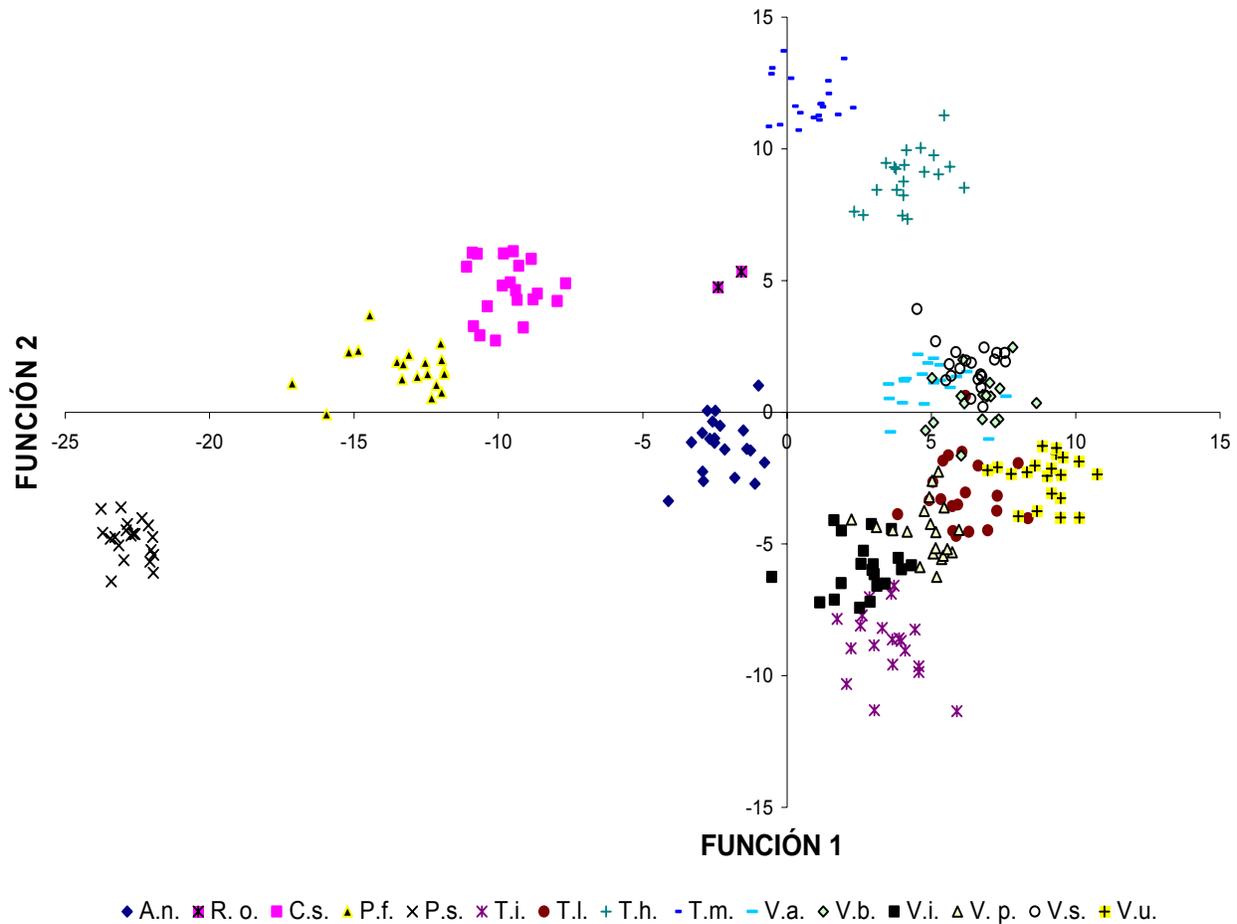


Figura 8. Gráfica de las primeras dos funciones canónicas obtenidas del análisis de discriminantes con las especies del río Lacanjá.

La matriz de clasificación mostró que el 98.9% de los organismos estuvo correctamente asignado a la especie correspondiente, sólo *V. bifasciata* tuvo dos y *V. synspila* un organismo mal clasificados; las dos primeras funciones explicaron el 68.1% de la

varianza (Cuadro 4). Se identificaron siete medidas importantes: longitud cefálica, altura cefálica, longitud del hocico y de la mandíbula inferior, longitud de la aleta anal y pectoral y la posición de la boca (Cuadro 5).

En el análisis de discriminantes del lago Lacanjá la primera función diferenció hacia la parte negativa a *P. splendida*, *P. friedrichsthalii* y *C. salvini* por su mayor longitud de la mandíbula superior, inferior y cefálica y la distancia interpectoral; el resto de las especies tuvieron el hocico largo, un mayor aplanamiento y altura del pedúnculo caudal, aletas pectorales largas y cuerpos anchos. En la región positiva de la segunda función se ubican las especies de *Thorichthys* y *C. salvini* al poseer las aletas pectorales largas, la aleta anal larga y alta, así como el diámetro ocular mayor. En cambio, hacia la negativa se ubican *C. urophthalmus* y las especies de *Vieja* con una mayor distancia interorbital y altura del pedúnculo caudal (Fig. 9).

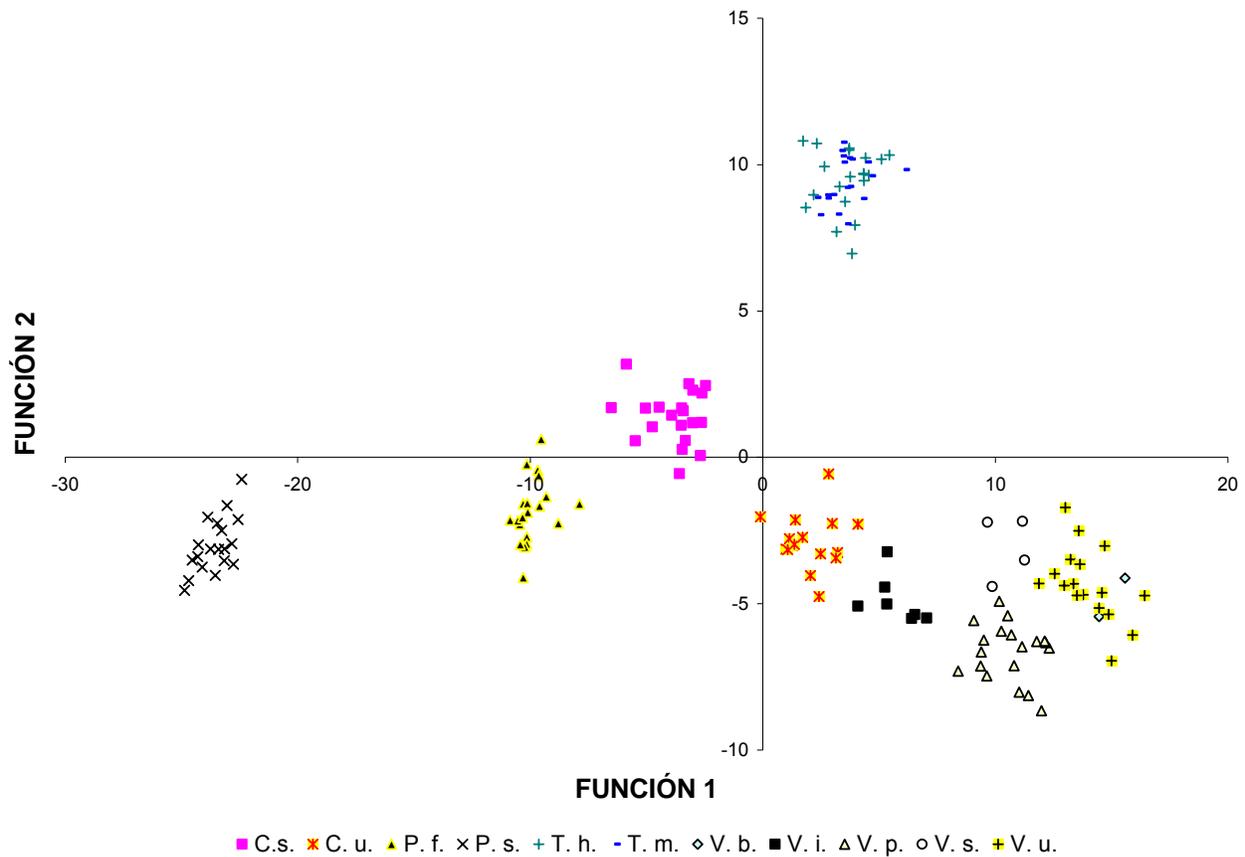


Figura 9. Gráfica de las primeras dos funciones canónicas obtenidas del análisis de discriminantes con las especies del lago Lacanjá.

Se clasificó el 99.4% de los organismos de manera correcta, sólo *T. meeki* tuvo un organismo mal clasificado y los dos primeros factores explicaron el 81.5% de la varianza (Cuadro 4). Se identificaron 13 medidas importantes: longitud cefálica, diámetro ocular, longitud del hocico, de la mandíbula superior e inferior, distancia predorsal, ancho del cuerpo, distancia interpectoral, altura del pedúnculo caudal, longitud y altura de la aleta anal, longitud de la aleta pectoral y aplanamiento del pedúnculo caudal (Cuadro 5).

A partir de las distancias cuadráticas de Mahalanobis se encontraron diferencias significativas entre todas las especies del río Tzendales ($p < 0.001$). Las relaciones de similitud mostraron que existen cuatro grupos, el primero contiene dos subgrupos que corresponden a las especies de *Theraps* y *Vieja*, al cual se incorpora *A. nourissati* (I); a este grupo se une otro conformado por las especies de *Thorichthys* (II), el tercero contiene a *P. friedrichsthalii* y *C. salvini* (III), que a su vez se relaciona con *P. splendida* (IV) (Fig. 10).

En el río Lacanjá, también se encontraron diferencias significativas entre todas las especies ($p < 0.001$). El dendrograma muestra la presencia de cuatro grupos, el primero se conforma por un grupo muy compacto que contiene a las especies del género *Vieja*, al cual se incorporan *T. lentiginosus*, *A. nourissati* y *T. irregularis* (I); el segundo concentra a las especies de *Thorichthys* y se une al grupo anterior (II); el tercero contiene a *P. friedrichsthalii*, *C. salvini* y *R. octofasciata* (III). *P. splendida* se separa en un grupo independiente, resto de los cíclidos (IV) (Fig. 11).

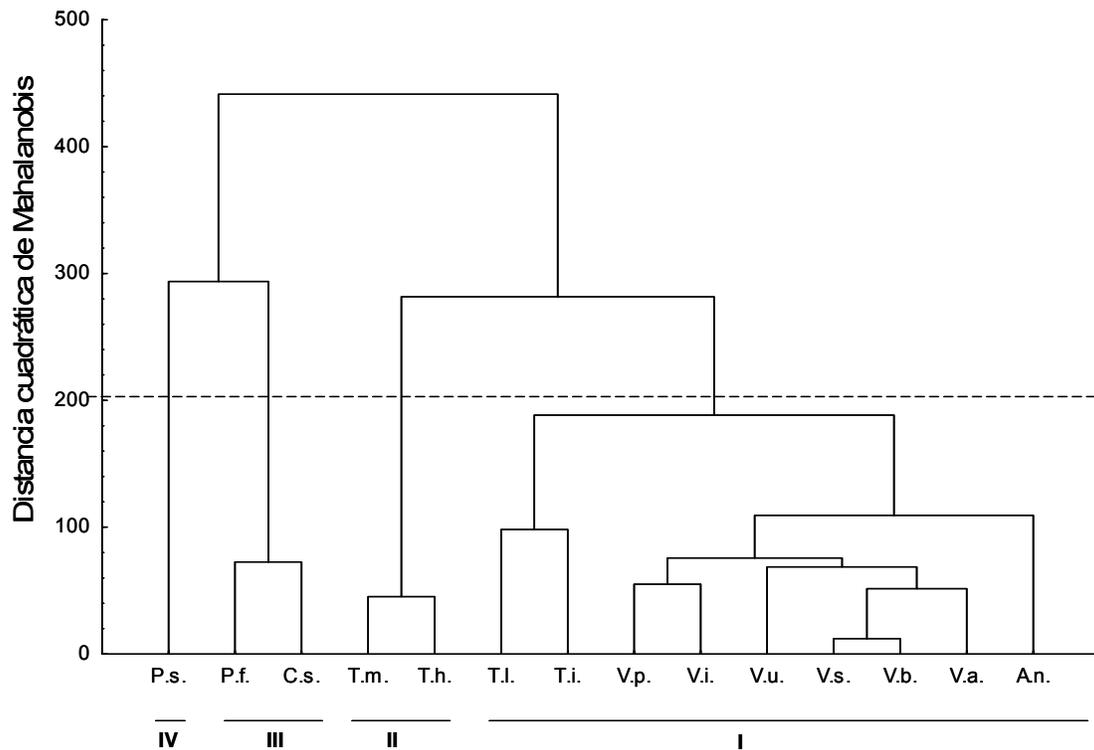


Figura 10. Dendrograma de los cíclidos del río Tzendales obtenido con las medidas tradicionales a partir del método de agrupamiento UPGMA.

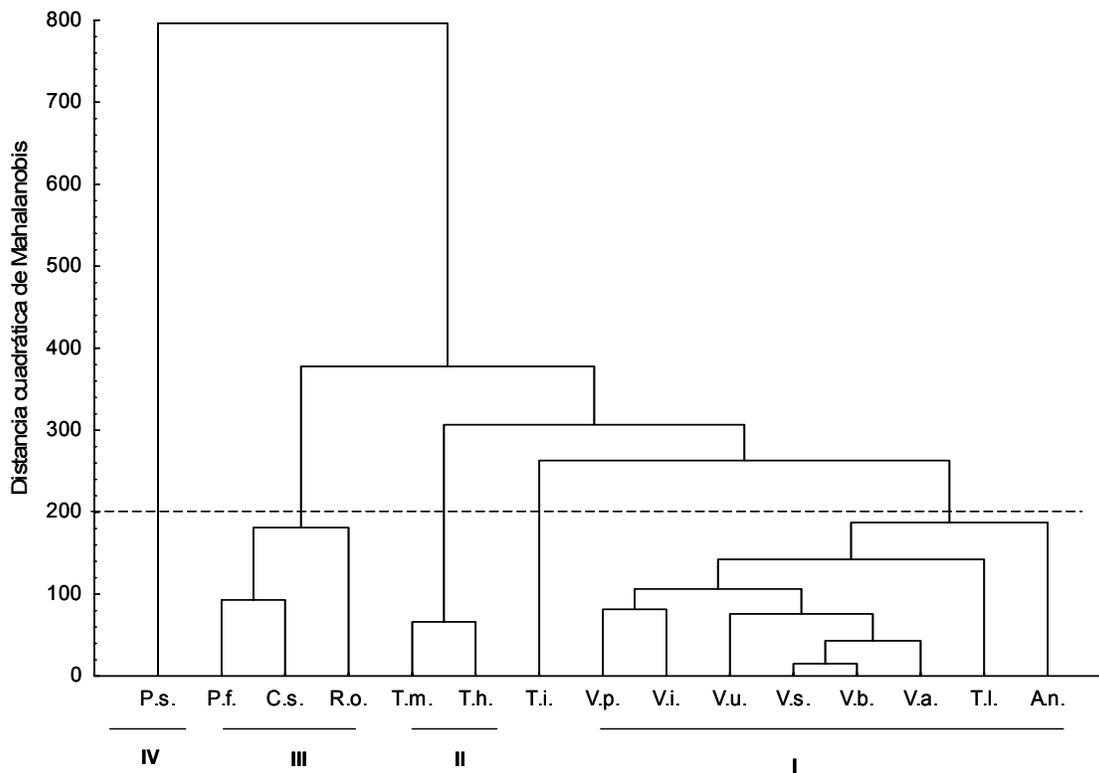


Figura 11. Dendrograma de los cíclidos del río Lacanjá obtenido con las medidas tradicionales.

En el caso del lago Lacanjá, existen diferencias significativas entre la mayoría de las especies ($p < 0.0001$), excepto para la relación entre *V. bifasciata* y *V. ufermanni* ($p = 0.923$).

Las relaciones de similitud nuevamente indican la segregación de *P. splendida* del resto de las especies. Existen cuatro grupos, uno está conformado por *C. urophthalmus*, *P. friedrichsthalii* y *C. salvini* (I); el segundo contiene las especies de *Thorichthys* (II), que a su vez se relacionan con las especies *Vieja* (III) y por último *P. splendida* (IV) (Fig. 12).

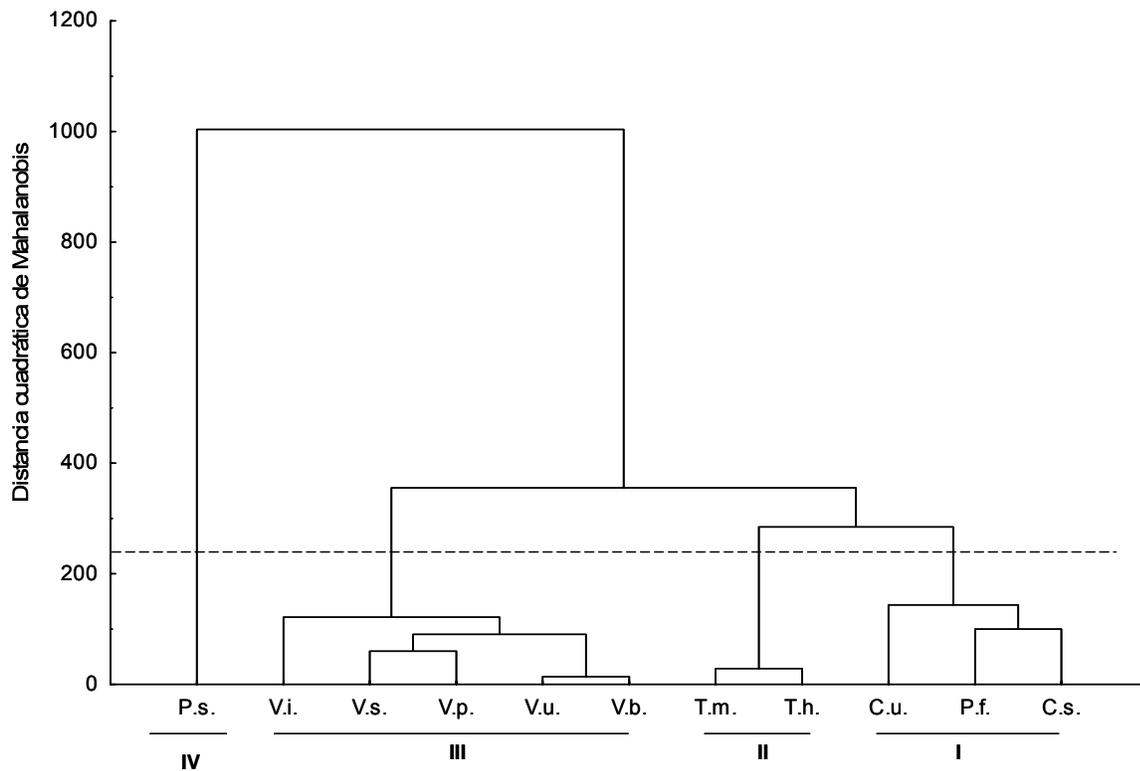


Figura 12. Dendrograma de los cíclidos del lago Lacanjá obtenido con las medidas tradicionales.

Morfometría geométrica

El análisis de componentes principales con las deformaciones parciales, muestra la separación de las especies; el primer componente explica el 32.6% de la varianza y el segundo el 23.9%. Hacia la parte positiva del componente I se ubican *T. helleri*, *T. meeki*, *P. friedrichsthalii*, *P. splendida*, *C. salvini* y *A. nourissati*; en la negativa el resto de las especies. En cambio, el componente II separa hacia la parte negativa a las especies de *Theraps* y *P. splendida* (Fig. 13).

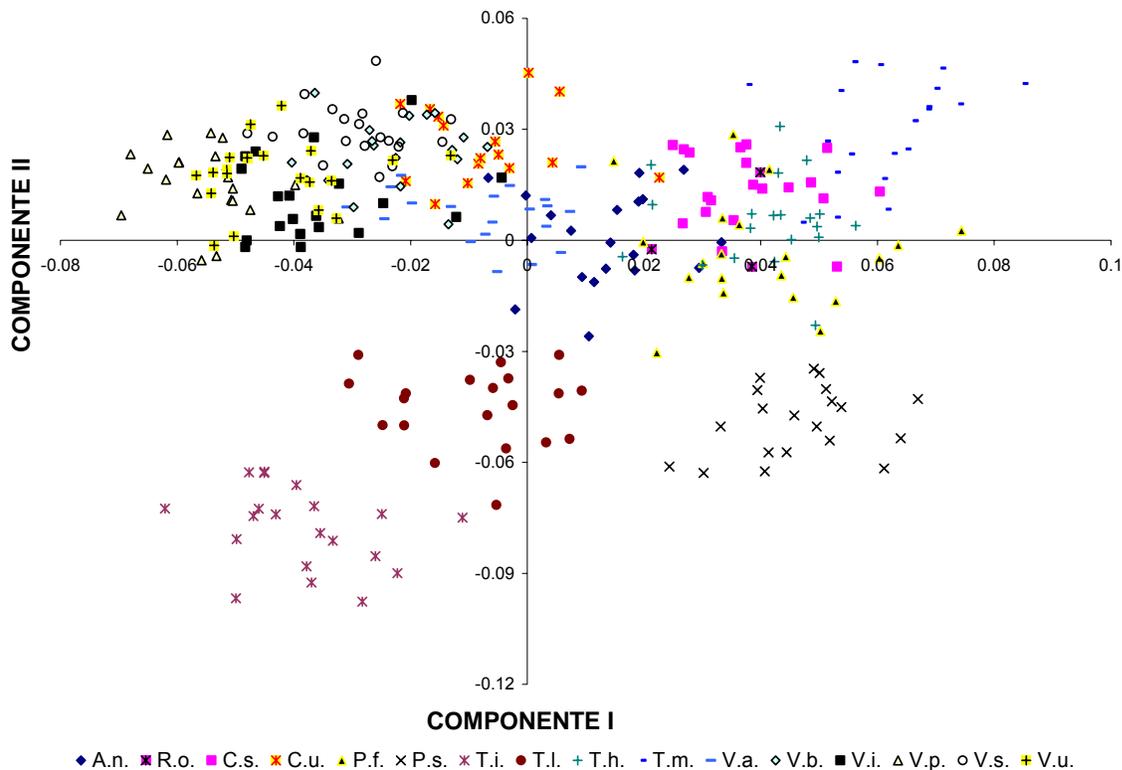


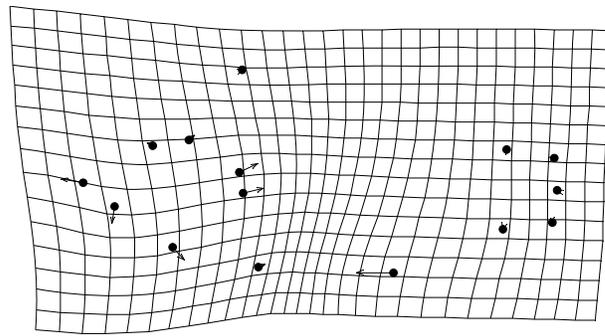
Figura 13. Análisis de componentes principales usando la morfología geométrica de los cíclidos.

Las gradillas de deformación del primer componente muestran un desplazamiento importante de los marcas de la cabeza (1, 10, 11, 14, 15) y de la inserción de la aleta

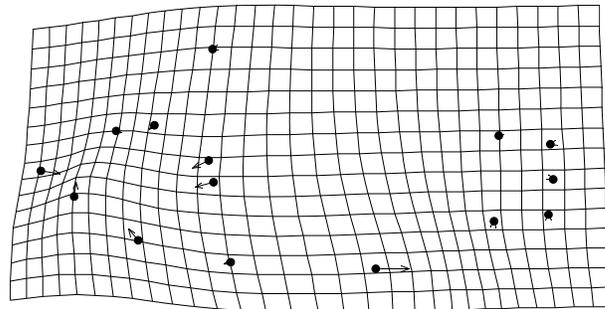
anal (8) (ver Figura 2); hacia la parte positiva están los organismos con la cabeza más larga y alta y la aleta anal más larga; en la negativa aquellos con la morfología contraria. Sobre el segundo componente se encontró la máxima deformación en el pedúnculo caudal (3, 4, 5, 6, 7) y en la altura del cuerpo (2, 8, 9); hacia la parte positiva se ubican los organismos con cuerpos altos y pedúnculo caudal corto y en la negativa aquellos con cuerpos comprimidos y con pedúnculo caudal largo (Fig. 14).

El análisis de discriminantes realizado a partir de las deformaciones parciales muestra que los dos primeros componentes son estadísticamente diferentes (Lambda de Wilk's=0.000001, $F(390,3414)=23.862$, $p<0.0001$). La primera función canónica explicó el 43% de la varianza, mientras que la segunda el 26.4%. El porcentaje de clasificación fue del 97.99% debido a que la morfología de un organismo de *T. meeki*, *V. argentea*, tres de *V. bifasciata* y uno de *V. synspila* estuvieron mal clasificados.

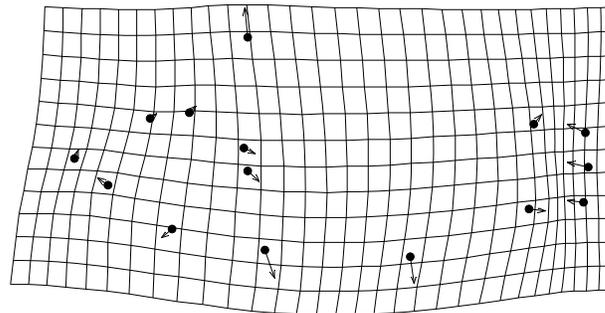
La gráfica muestra la separación de las especies. En la región positiva de la primera función se ubican las especies de *Theraps*, *Vieja* y *A. nourissati* y hacia la parte negativa el resto. En el extremo negativo de la segunda función se segrega *P. splendida*, las especies de *Theraps*, *V. intermedia*, *V. pearsei* y *A. nourissati* (Fig. 15).



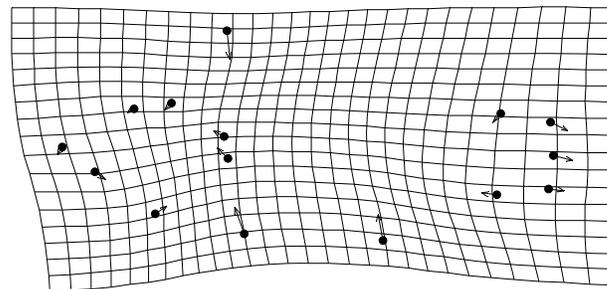
a) Componente I parte positiva



b) Componente I parte negativa



c) Componente II parte positiva



d) Componente II parte negativa

Figura 14. Gradillas de deformación de las especies de cíclidos a partir del análisis de componentes principales.

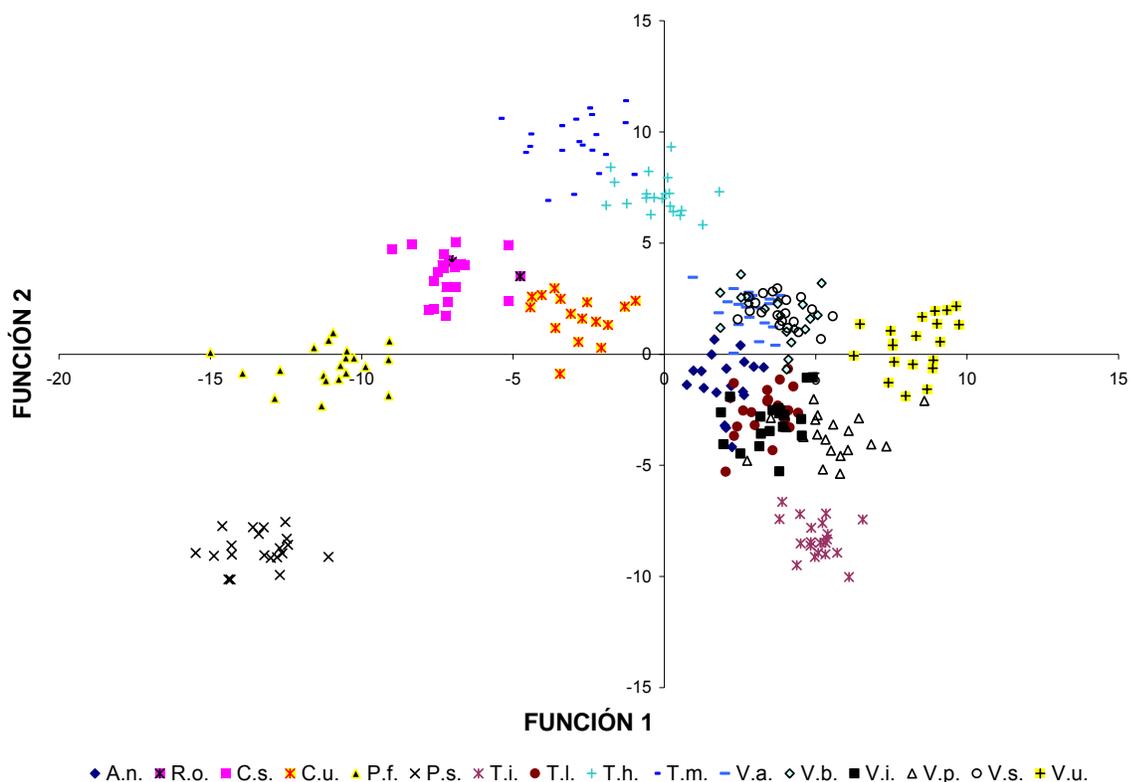


Figura 15. Análisis de discriminantes usando la morfología geométrica de los cíclidos.

Las distancias cuadráticas de Mahalanobis indican que existen diferencias significativas entre los cíclidos ($p < 0.0001$), y sólo se obtuvo un valor bajo para la relación entre *V. synspila* y *V. bifasciata* ($p = 0.013$). El dendrograma muestra la formación de tres grupos. El primero está formado por las especies de *Vieja*, al cual se le incorpora *T. lentiginosus*, *A. nourissati* y *T. irregularis* (I). El segundo forma dos subgrupos, uno conformado por *P. friedrichsthalii*, *C. urophthalmus*, *C. salvini* y *R. octofasciata* (II) y otro con las especies de *Thorichthys* (III), finalmente se encuentra *P. splendida* (IV) (Fig. 16).

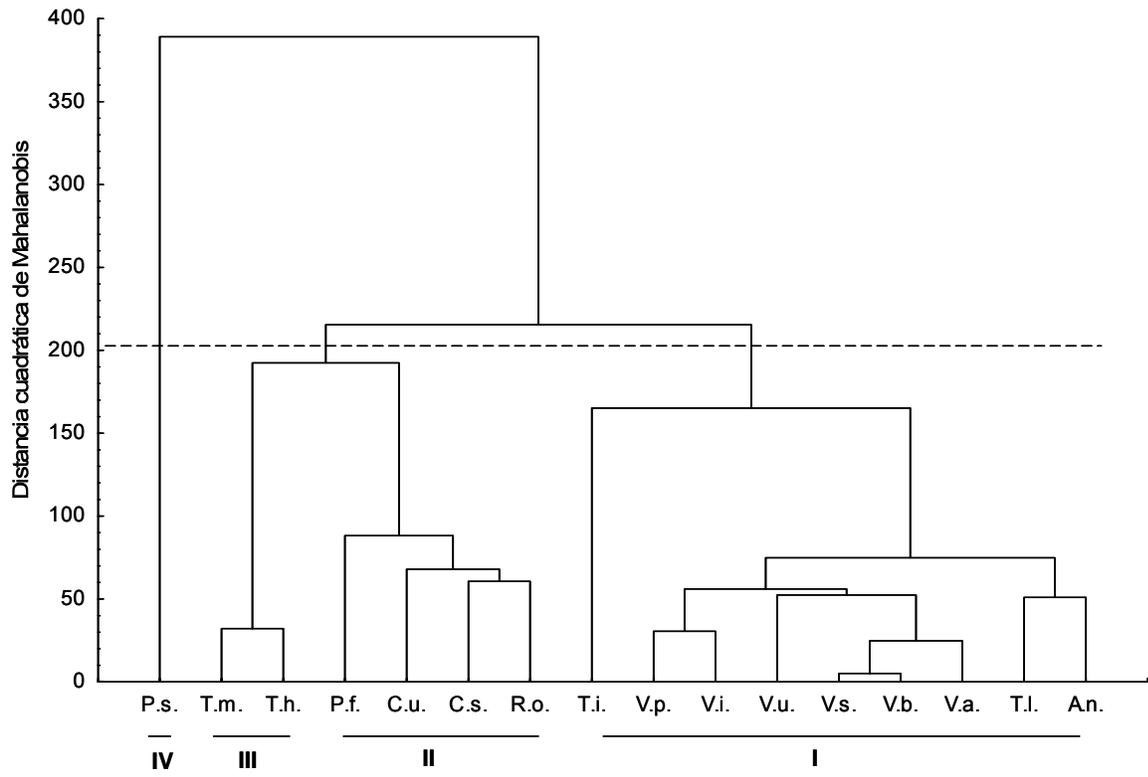


Figura 16. Dendrograma obtenido a partir de las distancias cuadráticas de Mahalanobis con las deformaciones parciales de la superimposición de los cíclidos.

USO DEL HÁBITAT

En el río Tzendales se colectaron 278 organismos pertenecientes a 14 especies y siete géneros, tres especies son endémicas y el resto nativas a la cuenca del Grijalva-Usumacinta. *Vieja intermedia*, *T. helleri*, *A. nourissati* y *T. lentiginosus* fueron las especies más abundantes; en cambio, las más escasas fueron *V. bifasciata*, *T. meeki* y *P. friedrichsthalii*. Aquellas con mayor frecuencia de aparición, esto es, que se colectaron en más del 40% de los sitios, fueron *V. argentea*, *V. intermedia* y *A. nourissati*; en cambio, las más localizadas fueron *T. irregularis*, *P. friedrichsthalii* y *T. meeki* (Cuadro 6).

Cuadro 6. Especies de cíclidos registradas para la zona del río Tzendales, Chiapas.

Especie	Categoría	Abundancia Relativa	Frecuencia de aparición
<i>Vieja intermedia</i>	Nativa	22.3	55.6
<i>Thorichthys helleri</i>	Nativa	11.5	37
<i>Astatheros nourissati</i>	Nativa	10.5	44.4
<i>Theraps lentiginosus</i>	Endémica	9.8	25.9
<i>Vieja synspila</i>	Nativa	8.8	37
<i>Vieja argentea</i>	Endémica	7.4	40.7
<i>Theraps irregularis</i>	Nativa	7.1	11.1
<i>Vieja pearsei</i>	Nativa	5.1	25.9
<i>Vieja ufermanni</i>	Endémica	4.7	25.9
<i>'Cichlasoma' salvini</i>	Nativa	4.1	18.5
<i>Petenia splendida</i>	Nativa	4.1	29.6
<i>Vieja bifasciata</i>	Nativa	3	25.9
<i>Thorichthys meeki</i>	Nativa	1	7.4
<i>Parachromis friedrichsthalii</i>	Nativa	0.7	7.4

La riqueza varió dependiendo de la época de muestreo; en lluvias se colectaron 12 especies, con excepción de *T. irregularis* y *P. friedrichsthalii*; en estiaje se obtuvo el total

de las especies; sin embargo, el valor de la riqueza promedio fue semejante. Los valores de la diversidad íctica y equidad variaron muy poco entre las temporadas y las diferencias no fueron estadísticamente significativas ($p>0.05$) (Cuadro 7).

Cuadro 7. Comparación de las características biológicas de los cíclidos del río Tzendales entre las épocas de muestreo, indicando el promedio y la variación en paréntesis.

Característica	Lluvias	Estiaje
Riqueza	12	14
Riqueza promedio	4 (1 - 9)	4 (2 - 10)
Diversidad promedio	1.087 (0 -2.098)	1.012 (.234 – 2.054)
Equidad promedio	0.775 (0 – 1)	0.786 (0.337 – 1)

Considerando la abundancia relativa de las especies por época de muestreo, *V. intermedia* se mantuvo como la especie más abundante tanto en estiaje como en lluvias. Además, en ésta época fueron abundantes *A. nourissati* y *V. synspila*, mientras que durante el estiaje *T. lentiginosus*, *T. irregularis* y *T. helleri* (Fig. 17).

La amplitud de distribución fue muy semejante entre las especies durante la época de lluvias, siendo *A. nourissati* y *T. helleri* las de mayor amplitud; en estiaje la especie más ampliamente distribuida fue *V. intermedia* (Fig. 18).

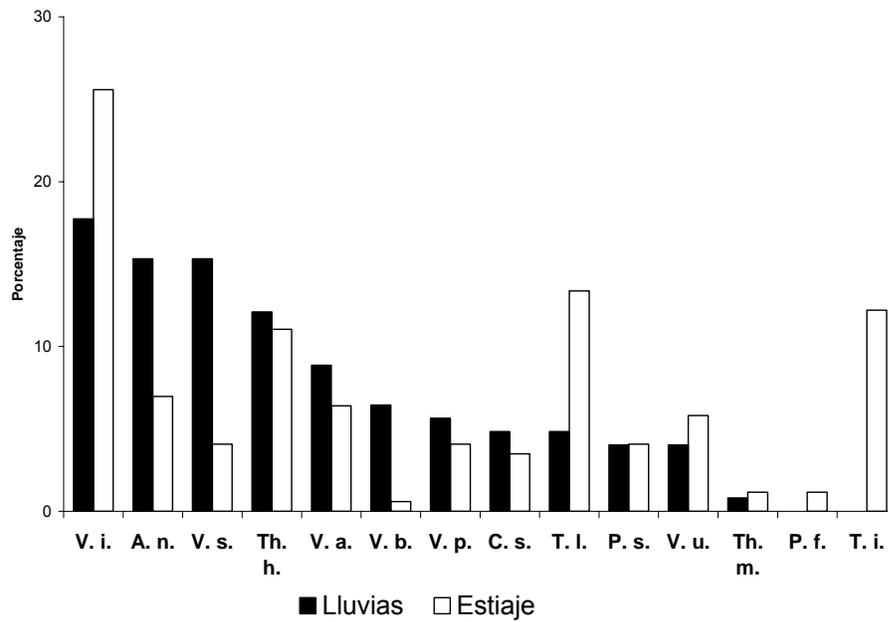


Figura 17. Abundancia relativa de los cíclidos entre temporadas en el río Tzendales, Chiapas.

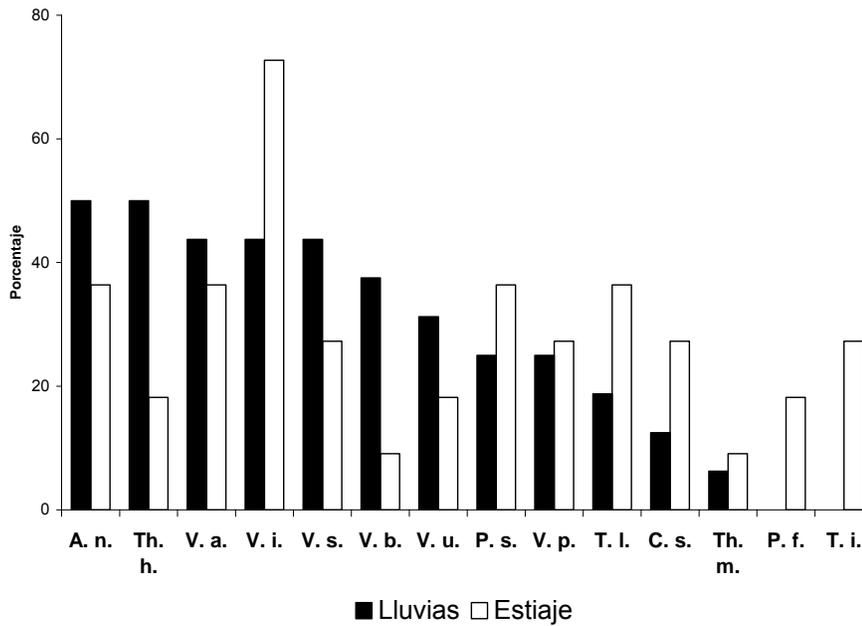


Figura 18. Frecuencia de aparición de los cíclidos entre temporadas en el río Tzendales, Chiapas.

El análisis de agrupamiento que considera la abundancia relativa, muestra la presencia de tres grupos: el primero formado por *A. nourissati*, *P. splendida* y las especies de *Vieja* (I); otro con '*C.*' *salvini* y *P. friedrichsthalii* (II); el último con las especies de *Thorichthys* (III), las especies de *Theraps* aparecen formando grupos independientes (Fig. 19).

La amplitud de nicho espacial indica que *V. intermedia* es la especie con mayor amplitud (0.27), seguida por *P. splendida* (0.21). Los valores más bajos de amplitud de nicho corresponden a especies menos abundantes como *T. meeki* (0.03) y *P. friedrichsthalii* (0.04) (Cuadro 8).

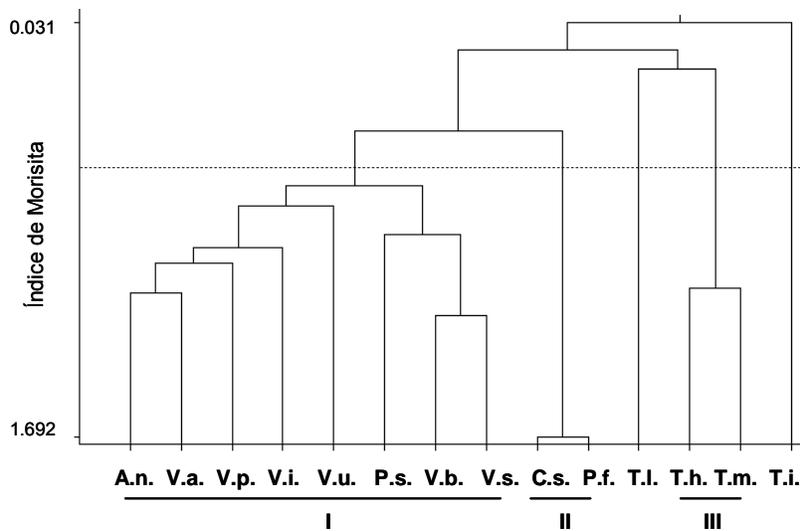


Figura 19. Conjuntos ícticos en los cíclidos el río Tzendales.

Cuadro 8. Amplitud de nicho espacial de los cíclidos en el río Tzendales.

Espece	Amplitud de nicho
<i>Vieja intermedia</i>	0.27
<i>Petenia splendida</i>	0.21
<i>Vieja synspila</i>	0.20
<i>Astatheros nourissati</i>	0.18
<i>Vieja argentea</i>	0.18
<i>Vieja bifasciata</i>	0.17
<i>Vieja pearsei</i>	0.14
<i>Thorichthys helleri</i>	0.12
' <i>Cichlasoma</i> ' <i>salvini</i>	0.11
<i>Vieja ufermanni</i>	0.11
<i>Theraps lentiginosus</i>	0.08
<i>Parachromis friedrichsthalii</i>	0.04
<i>Theraps irregularis</i>	0.03
<i>Thorichthys meeki</i>	0.03

Se registraron de dos a diez especies en un mismo hábitat, pero el análisis de superposición de nicho definió cinco asociaciones importantes: *A. nourissati* con *V. argentea*; *Astatheros nourissati* y *V. synspila*; *Vieja argentea* con *V. intermedia*; *Vieja argentea* y *V. pearsei*; así como las especies de *Thorichthys* (Cuadro 9). Cabe señalar que *T. irregularis* y *T. lentiginosus*, aunque son especies características de zonas de rápidos, muestran una baja superposición de nicho ($O_{jk} = 0.06$).

Cuadro 9. Valores de superposición espacial entre los cíclidos del río Tzendales, indicando en negritas los valores significativos.

	<i>A. n.</i>	<i>C. s.</i>	<i>P. f.</i>	<i>P. s.</i>	<i>T. i.</i>	<i>T. l.</i>	<i>T. h.</i>	<i>T. m.</i>	<i>V. a.</i>	<i>V. b.</i>	<i>V. i.</i>	<i>V. p.</i>	<i>V. s.</i>	<i>V. u.</i>
<i>A. n.</i>	0.61	0.05	0.39	0.00	0.21	0.18	0.00	0.00	0.90	0.58	0.75	0.70	0.89	0.55
<i>C. s.</i>		0.46	0.31	0.00	0.09	0.06	0.15	0.15	0.54	0.59	0.37	0.33	0.70	0.17
<i>P. f.</i>			0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.09	0.00	0.13	0.00
<i>P. s.</i>				0.00	0.18	0.10	0.00	0.00	0.46	0.55	0.36	0.39	0.39	0.59
<i>T. i.</i>					0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.23	0.14	0.00	0.00
<i>T. l.</i>						0.20	0.16	0.16	0.26	0.09	0.22	0.27	0.15	0.31
<i>T. h.</i>							0.83	0.22	0.06	0.22	0.22	0.22	0.16	0.22
<i>T. m.</i>								0.00	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06
<i>V. a.</i>									0.50	0.85	0.82	0.79	0.61	
<i>V. b.</i>										0.25	0.32	0.74	0.24	
<i>V. i.</i>											0.75	0.60	0.60	
<i>V. p.</i>												0.56	0.72	
<i>V. s.</i>														0.37
<i>V. u.</i>														

El análisis de correspondencia canónica en la época de lluvias, no mostró asociaciones significativas entre la abundancia de las especies y los parámetros ambientales. Pero durante el estiaje, los factores abióticos si determinaron la distribución espacial y abundancia de los taxones. De este modo, *A. nourissati*, *C. salvini*, *P. splendida*, *V. argentea*, *V. synspila* y *V. ufermanni* forman asociaciones en ambientes de mayor profundidad, mientras que los organismos de *T. irregularis* se encuentra preferentemente asociado con zonas someras, que tienen mayor velocidad de corriente y sustratos pedregosos (Cuadro 10, Fig. 20).

Cuadro 10. Valores del análisis de correspondencia canónica para las dos primeras funciones en la temporada de estiaje con los cíclidos del río Tzendales.

Variable ambiental	Función 1	Función 2
Temperatura	0.164	-0.168
Velocidad de corriente	-0.467	0.654
Conductividad	-0.065	0.486
Profundidad	0.077	-0.929
Porcentaje de rocas	-0.485	0.478
Porcentaje de grava	-0.259	-0.216
Porcentaje de arena	0.098	-0.050
Sólidos suspendidos	0.194	-0.050
Varianza	27.8	25.8
Probabilidad	0.07	0.01

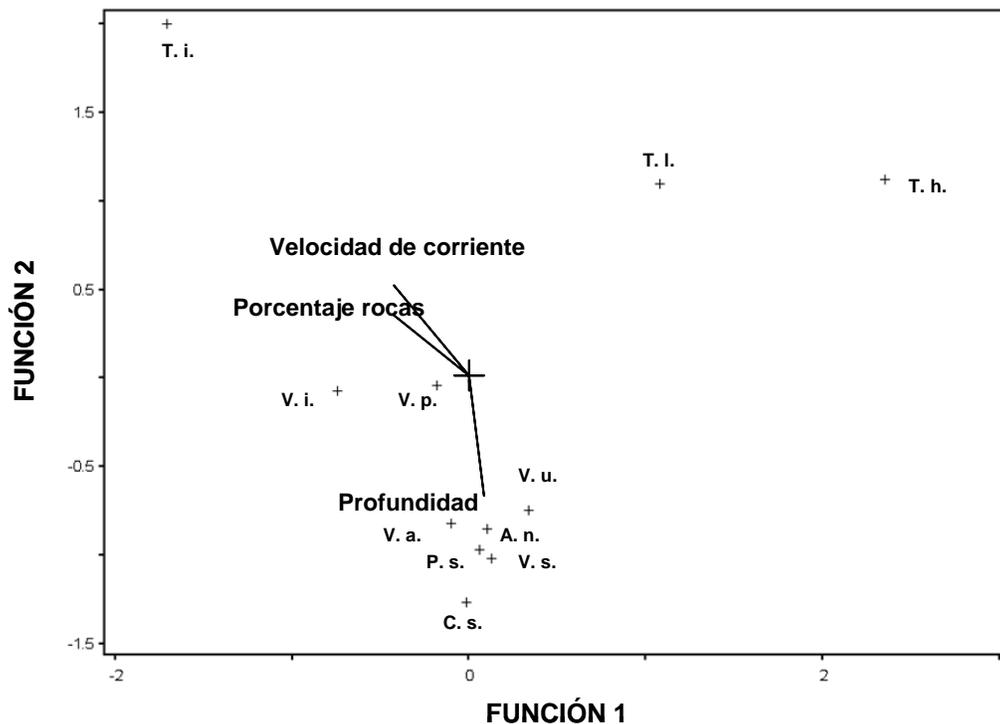


Figura 20. Análisis de correspondencia canónica para la época de estiaje en el río Tzendales.

MORFOLOGÍA Y HÁBITAT

Las primeras dos funciones del análisis de correspondencia canónica, mostraron que los cíclidos en la época de lluvias se mantienen juntos. Hacia la parte positiva de la primera función, se tienden a ubicar las especies de *T. lentiginosus*, *C. salvini* y *P. splendida* relacionadas con hábitat de sustrato arenoso y caracterizadas por tener mayor longitud y aplanamiento del pedúnculo caudal, longitud de la aleta pélvica y el ojo en posición más ventral. En cambio, el resto de las especies se ubican hacia la parte centro y negativa de la función 1, asociadas a fondos lodosos y caracterizadas por tener un cuerpo más ancho y la aleta caudal alta (Cuadro 11, Fig. 21, 22).

Cuadro 11. Valores del análisis de correspondencia canónica que asocia la morfología y el hábitat de los cíclidos durante la época de lluvias en el río Tzendales.

Variable morfológica	Función 1	Función 2
Altura	-0.433	-0.063
Ancho del cuerpo	-0.501	-0.396
Altura del pedúnculo caudal	-0.120	0.002
Longitud del pedúnculo caudal	0.476	0.073
Longitud de la aleta dorsal	-0.355	0.045
Longitud de la aleta caudal	0.220	0.277
Altura de la aleta caudal	-0.260	0.479
Longitud de la aleta pectoral	0.133	0.227
Longitud de la aleta pélvica	0.119	0.490
Posición del ojo	0.565	-0.236
Línea media	0.064	-0.285
Aplanamiento del pedúnculo caudal	0.416	0.346
Posición de la boca	-0.095	0.113
Porcentaje de varianza	35.0	1.5
Probabilidad	0.001	0.278

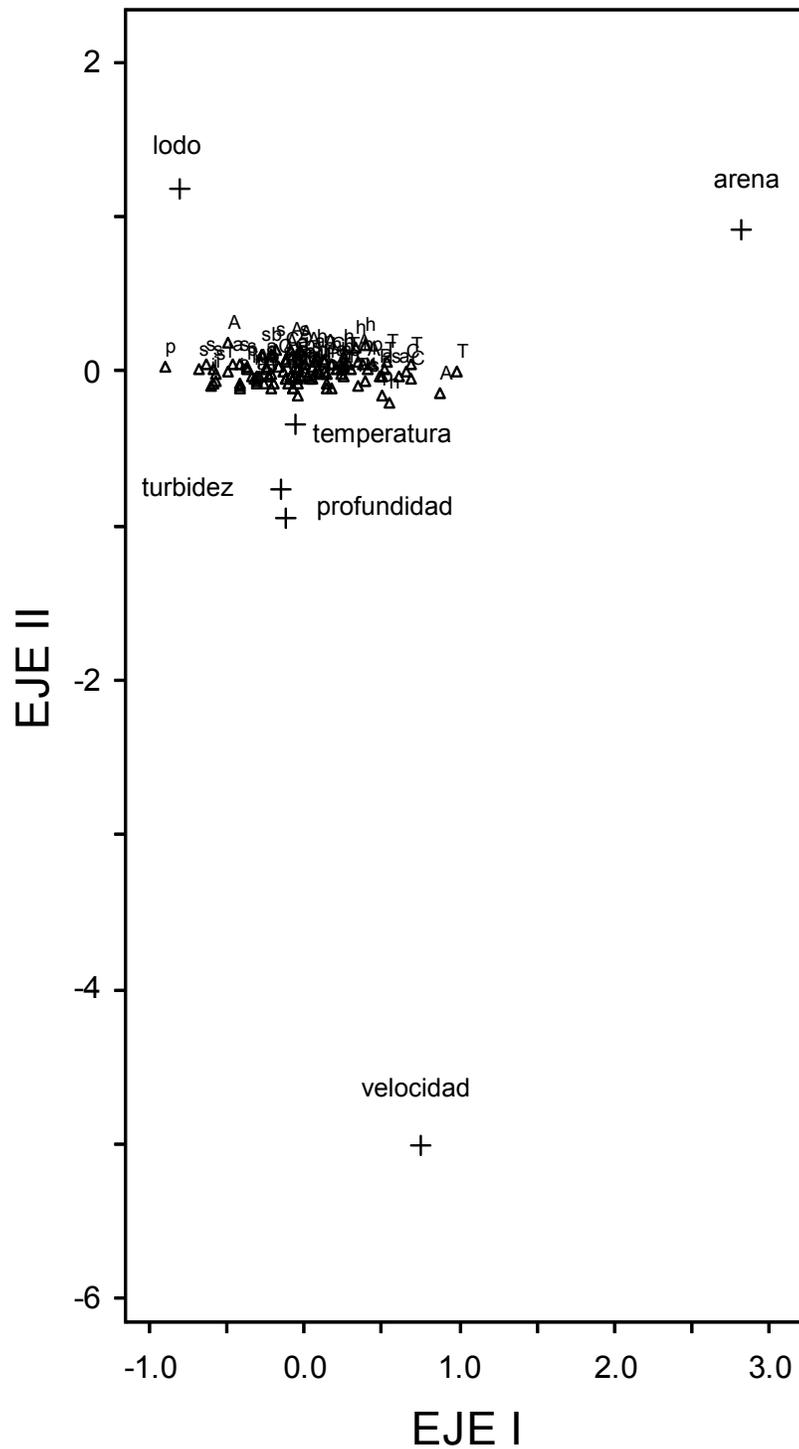


Figura 21. Análisis de correspondencia canónica entre la morfología y el hábitat de los cíclidos en la época de lluvias en el río Tzendales. A= *A. nourissati*, C= *C. salvini*, Ps= *P. splendida*, T= *T. lentiginosus*, h= *T. helleri*, m= *T. meeki*, a= *V. argentea*, b= *V. bifasciata*, i= *V. intermedia*, p= *V. pearsei*, s= *V. synspila*, u= *V. ufermanni*.

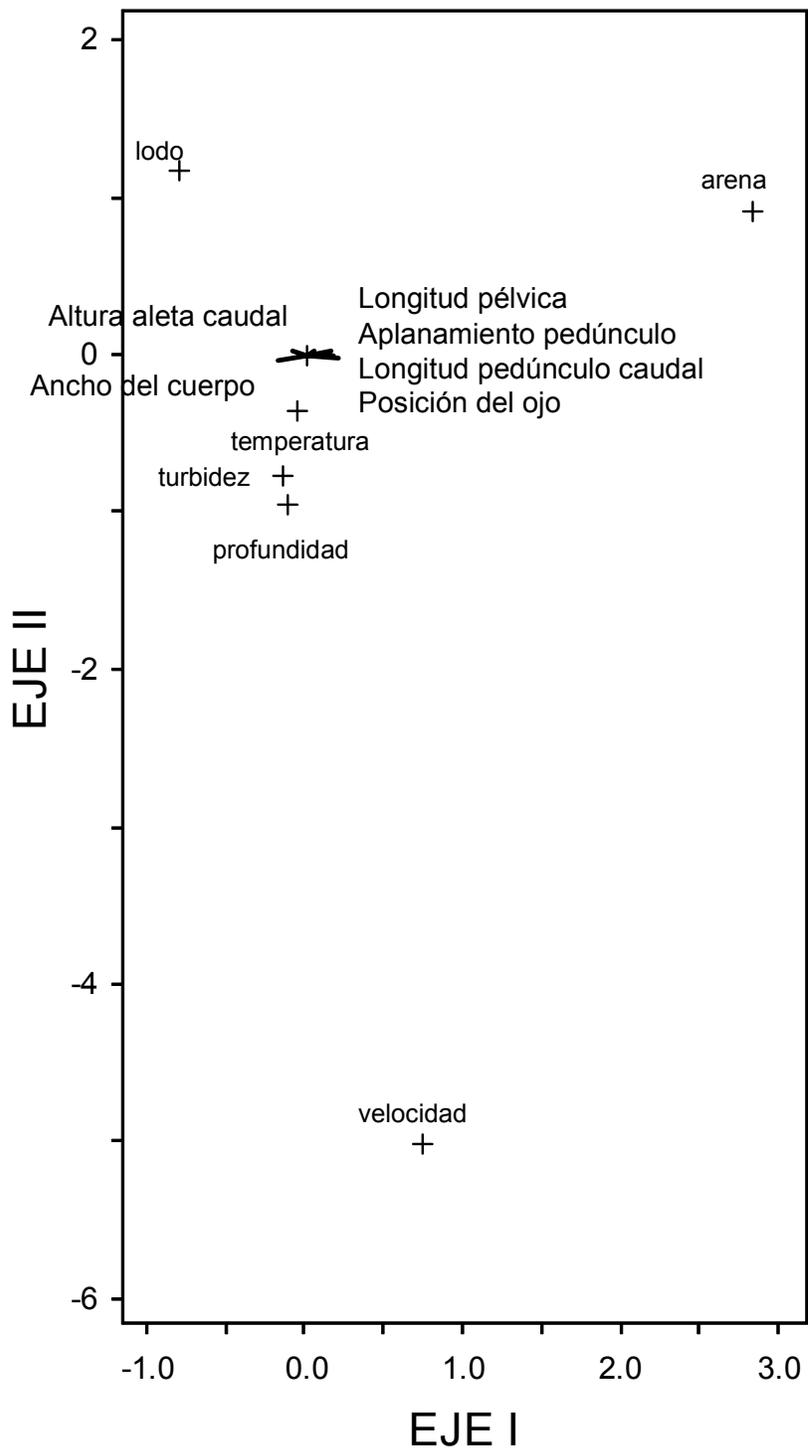


Figura 22. Análisis de correspondencia canónica entre la morfología y el hábitat de los cíclidos en la época de lluvias en el río Tzendales.

Para la época de estiaje, el análisis de correspondencias muestra una mayor dispersión de las especies. Hacia la parte negativa de la función I, se ubican las especies de *Theraps* relacionadas con ambientes con sustrato rocoso y mayor velocidad; caracterizadas por tener mayor longitud del pedúnculo caudal y el ojo en posición más ventral (mostradas en el círculo de la figura 23). El resto de las especies están hacia la región positiva, se asocian con fondo lodoso y son caracterizadas por tener mayor la altura del cuerpo, longitud de las aletas pélvica, caudal, pectoral, anal y dorsal y la altura del pedúnculo caudal (Cuadro 12, Fig. 23, 24).

Cuadro 12. Valores del análisis de correspondencia canónica que asocia la morfología y el hábitat de los cíclidos durante la época de estiaje en el río Tzendales.

Variable morfológica	Función 1	Función 2
Altura	0.776	-0.195
Ancho del cuerpo	0.348	-0.559
Altura del pedúnculo caudal	0.697	-0.330
Longitud del pedúnculo caudal	-0.730	0.349
Longitud de la aleta dorsal	0.731	-0.099
Longitud de la aleta caudal	0.768	0.278
Altura de la aleta caudal	-0.388	-0.413
Longitud de la aleta pectoral	0.677	0.192
Longitud de la aleta pélvica	0.567	0.130
Posición del ojo	-0.615	0.300
Línea media	-0.517	-0.136
Aplanamiento del pedúnculo caudal	0.325	-0.080
Posición de la boca	-0.152	0.289
Porcentaje de varianza	34.0	12.1
Probabilidad	0.001	0.001

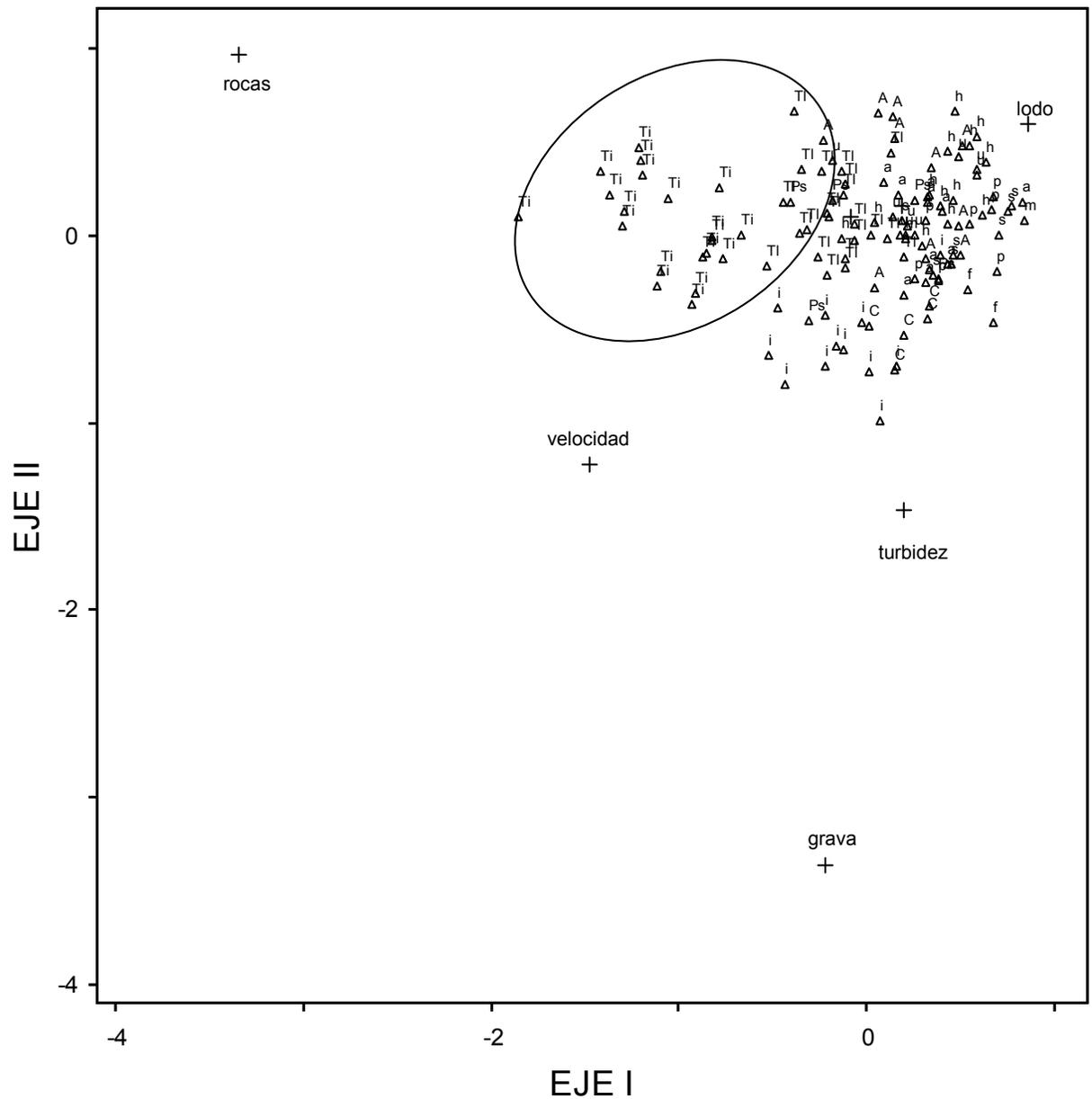


Figura 23. Análisis de correspondencia canónica entre la morfología y el hábitat de los cíclidos en la época de estiaje en el río Tzendales. A= *A. nourissati*, C= *C. salvini*, f= *P. friedrichsthalii*, Ps= *P. splendida*, Ti= *T. irregularis*, TI= *T. lentiginosus*, h= *T. helleri*, m= *T. meeki*, a= *V. argentea*, b= *V. bifasciata*, i= *V. intermedia*, p= *V. pearsei*, s= *V. synspila*, u= *V. ufermanni*. Mostrando en el ovalo la separación de *T. lentiginosus*.

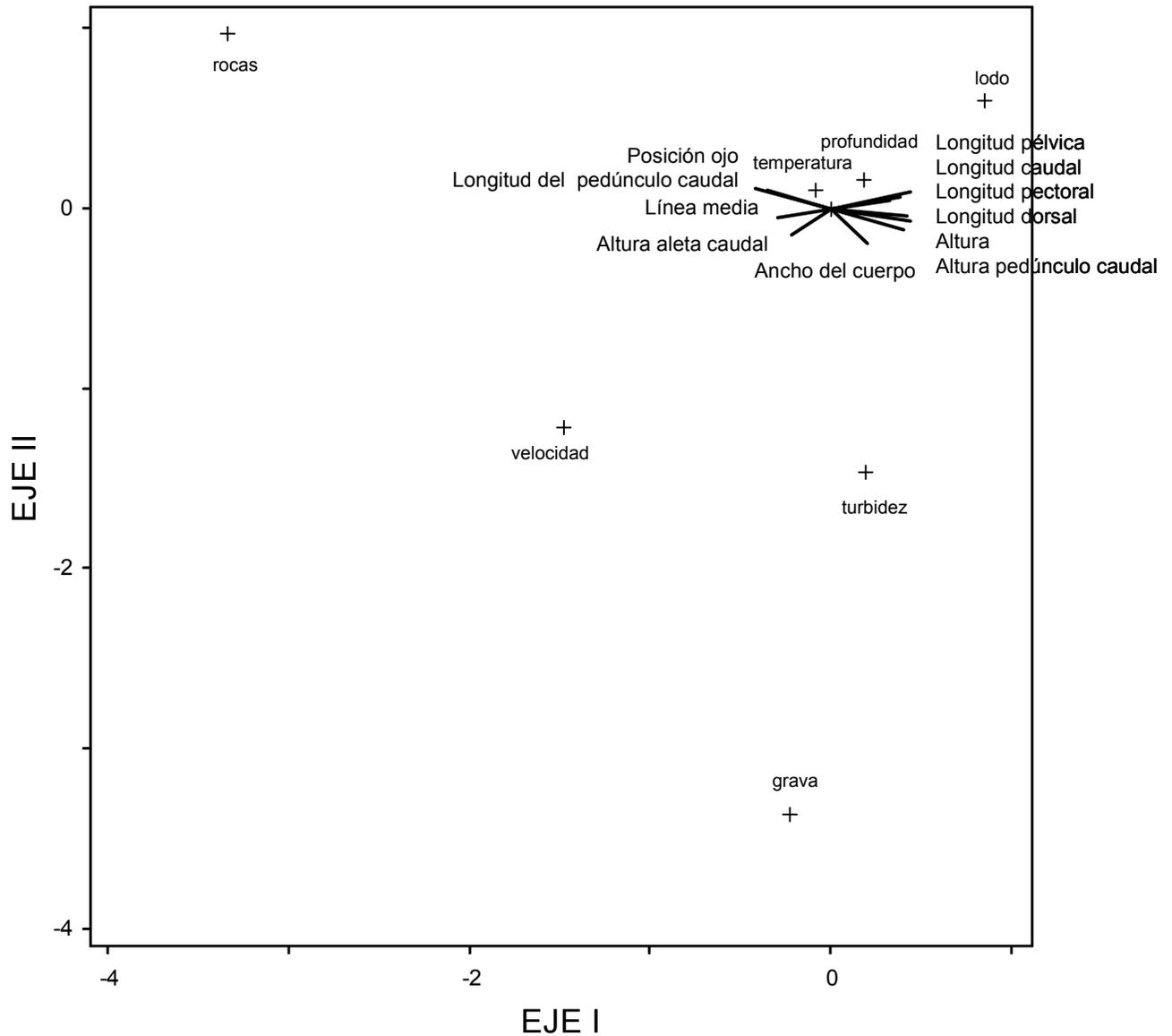


Figura 24. Análisis de correspondencia canónica entre la morfología y el hábitat de los cíclidos en la época de estiaje en el río Tzendales.

ALIMENTACIÓN

Se revisaron un total de 581 estómagos, pertenecientes a las 16 especies de cíclidos. Cerca del 25% estaban vacíos, de este modo la información de la dieta, procede de la revisión de los estómagos que tuvieron contenido (Anexo 3). A continuación, se describe la dieta por especie, donde L = alimento es larva y A = adulto.

Astatheros nourissati

Es una especie omnívora, consume vegetales en mayor proporción, insectos acuáticos que no pudieron ser determinados, además miriápodos y tricópteros de la familia Limnephilidae, gasterópodos, detritus y se determinó la presencia de Formicidae como componente terrestre (Fig. 25).

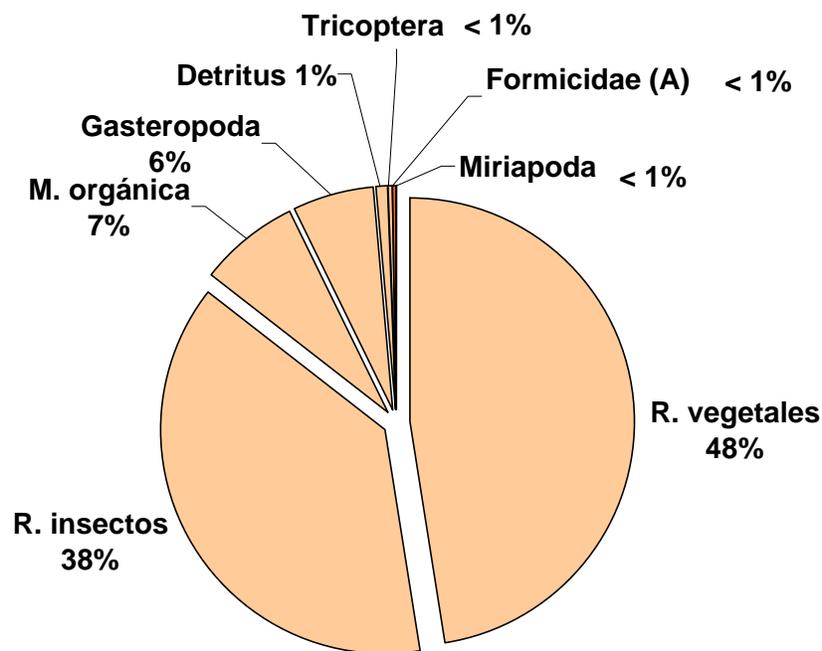


Figura 25. Dieta de *Astatheros nourissati*, proporción basada en el índice de importancia relativa, n=30.

'Cichlasoma' salvini

Especie carnívora, se alimenta en un alto porcentaje de insectos acuáticos que no pudieron ser determinados (75%) y tricópteros de la familia Limnephilidae. Consume peces, la mayoría estaban completos y eran carácidos; además, se hallaron larvas, huevos de peces y escamas (Fig. 26).

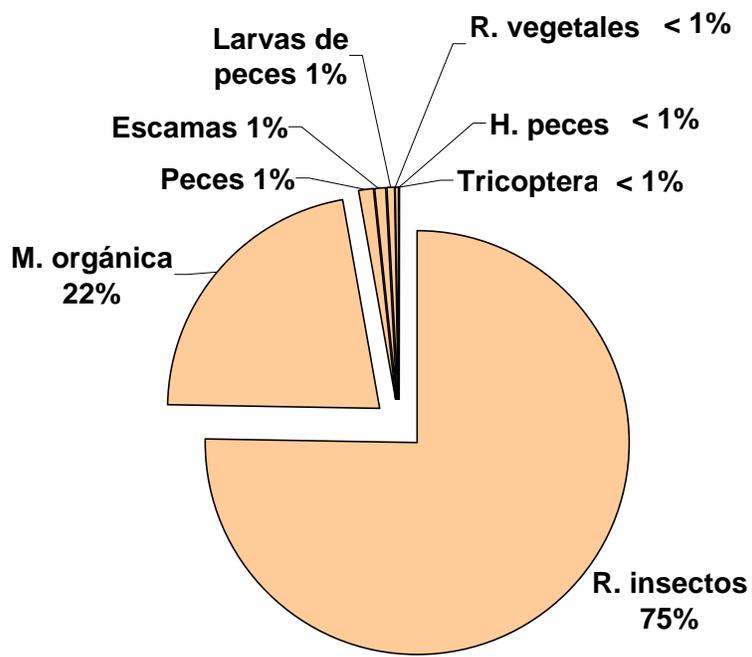


Figura 26. Dieta de '*Cichlasoma' salvini*, proporción basada en el índice de importancia relativa, n=29.

'Cichlasoma' urophthalmus

Es una especie carnívora que principalmente se alimenta de moluscos gasterópodos en un 69%, en menor proporción consume insectos acuáticos que no pudieron determinarse y tricópteros de la familia Limnephilidae; además, se encontraron fragmentos y huesos de peces, escamas y en menor proporción restos vegetales (Fig. 27).

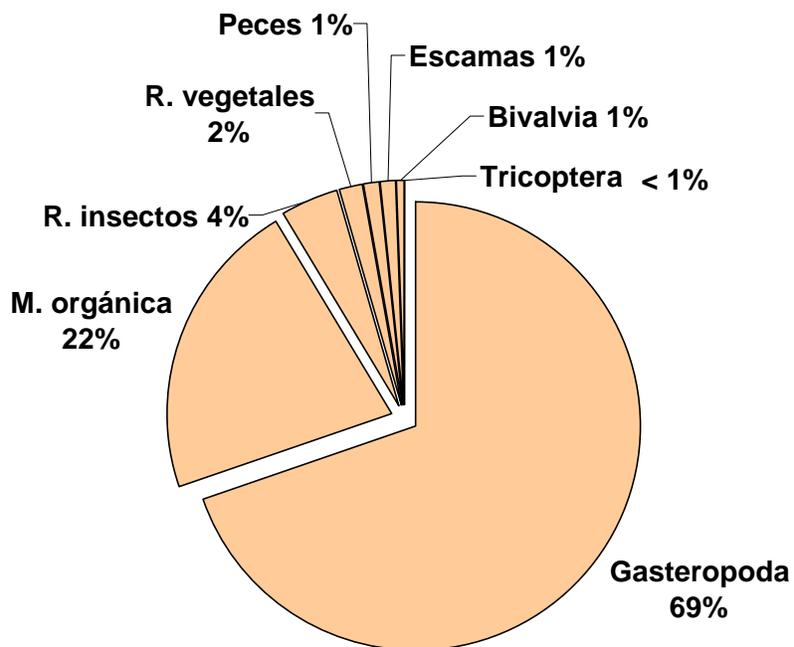


Figura 27. Dieta de '*Cichlasoma' urophthalmus*, proporción basada en el índice de importancia relativa, n=11.

Parachromis friedrichsthalii

Cíclido carnívoro, se alimenta principalmente de insectos acuáticos no determinados (72%). Su dieta incluye peces, tanto en fragmentos y escamas; gasterópodos; componentes terrestres como arañas y escarabajos adultos y en menor proporción está el detritus, restos vegetales y tricópteros de la familia Limnephilidae (Fig. 28).

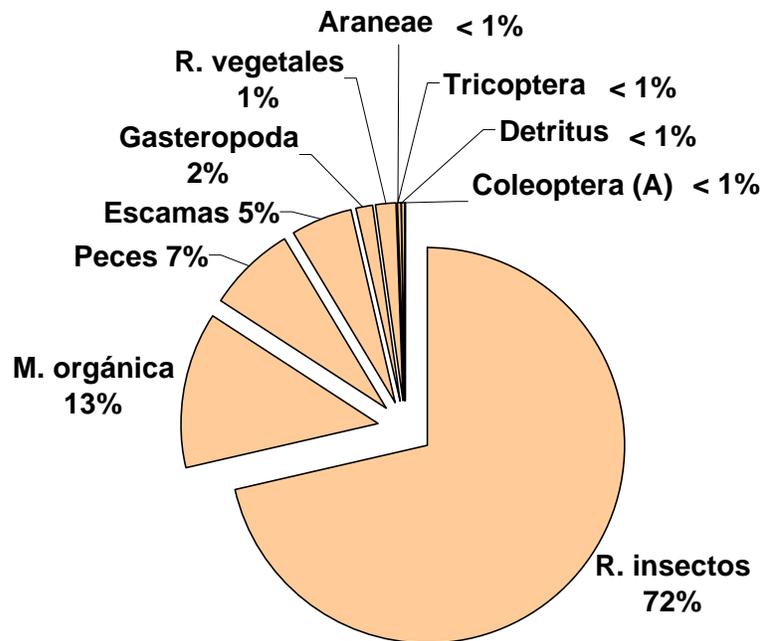


Figura 28. Dieta de *Parachromis friedrichsthalii*, proporción basada en el índice de importancia relativa, n=28.

Petenia splendida

Especie piscívora, cuya dieta está basada en el consumo de peces (93%), se encontraron pecílidos y carácidos, fragmentos y huesos; en muy bajo porcentaje restos de insectos acuáticos y materia orgánica cuyo origen no pudo ser determinado (Fig. 29).

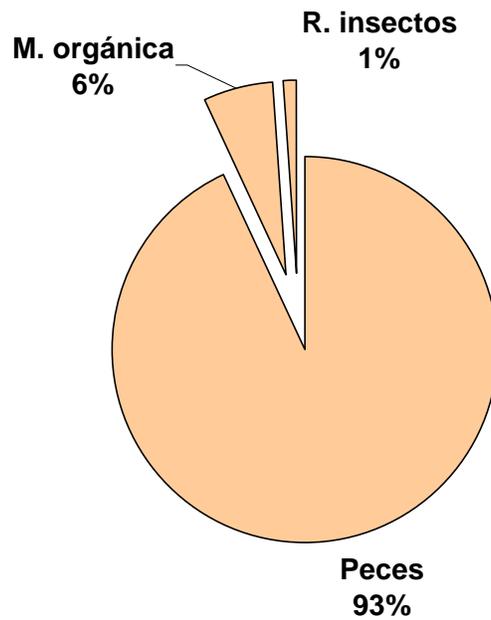


Figura 29. Dieta de *Petenia splendida*, proporción basada en el índice de importancia relativa, n=29.

Rocio octofasciata

Durante la revisión se encontró más del 50% del contenido era materia orgánica que no pudo ser determinada. Considerando el resto de los componentes se puede determinar a este cíclido como omnívoro, cuya dieta se basa en el consumo de detritus, insectos acuáticos, gasterópodos y bivalvos (Fig. 30).

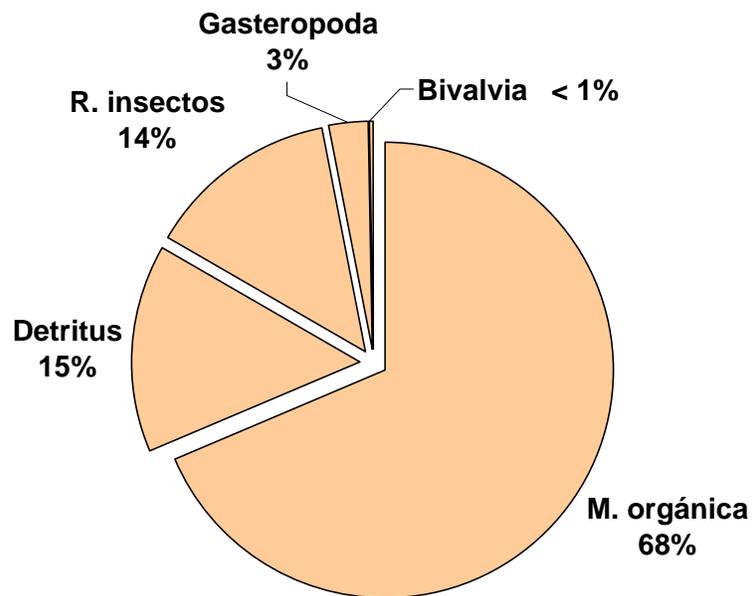


Figura 30. Dieta de *Rocio octofasciata*, proporción basada en el índice de importancia relativa, n=21.

Theraps irregularis

Cíclido carnívoro, cuya dieta está compuesta de nueve artículos alimenticios; se alimenta en un 70% de insectos acuáticos, también se hallaron larvas de hemípteros y coleópteros, odonatos de la familia Libellulidae, coleópteros de la familia Gyrinidae; tricópteros de la familia Limnephilidae y restos que no pudieron ser determinados. Como componente terrestre se encontraron escarabajos adultos. También restos vegetales, algas filamentosas y materia orgánica (Fig. 31).

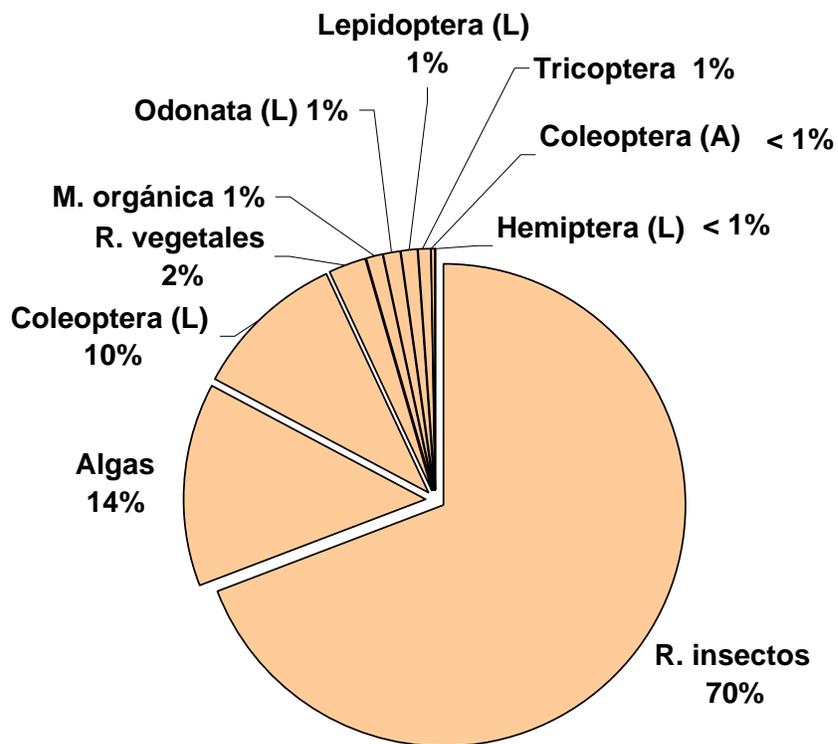


Figura 31. Dieta de *Theraps irregularis*, proporción basada en el índice de importancia relativa, n=17.

Theraps lentiginosus

Cíclido carnívoro, cuya dieta principalmente se compone de gasterópodos e insectos acuáticos como larvas de odonatos, lepidópteros, tricópteros de la familia Limephilidae y restos sin determinar; se determinó detritus y en menor proporción restos vegetales y adultos de hemípteros de la familia Nauroridae (Fig. 32).

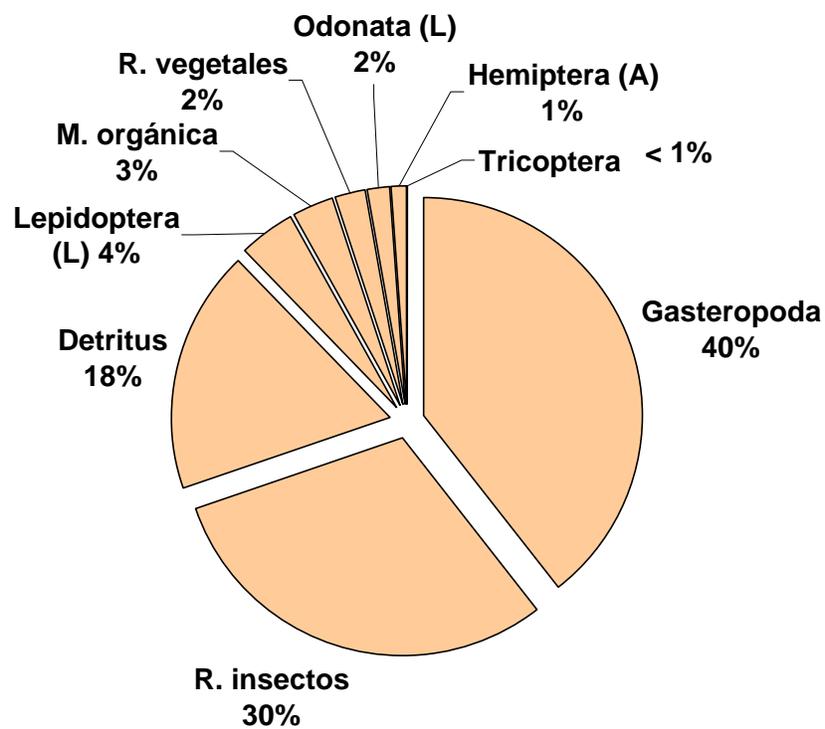


Figura 32. Dieta de *Theraps lentiginosus*, proporción basada en el índice de importancia relativa, n=30.

Thorichthys helleri

El contenido estomacal tuvo una gran proporción de detritus (63 %); sin embargo también consume gasterópodos; en menor proporción insectos acuáticos como larvas de dípteros, coleópteros, odonatos de la familia Gomphidae, tricópteros de la familia Limnephilidae, huevos de insectos e isópodos; restos vegetales y algas filamentosas. La ingesta de detritus pudiera ser incidental, debido a su forma de alimentación; siendo así, este cíclido puede considerarse como una especie omnívora con tendencias carnívoras (Fig. 33).

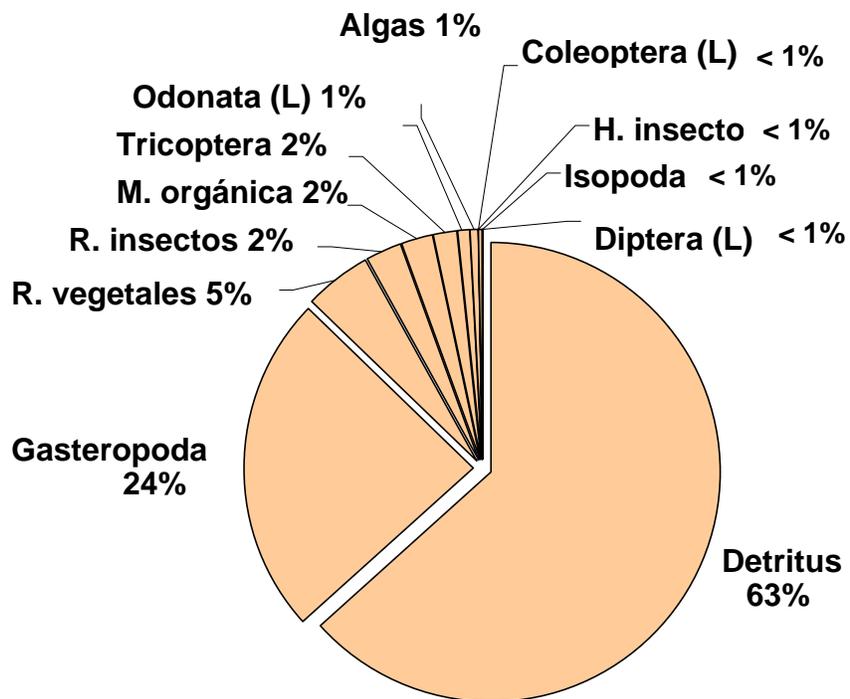


Figura 33. Dieta de *Thorichthys helleri*, basada en el índice de importancia relativa, n=29.

Thorichthys meeki

La revisión del contenido estomacal, indica un alto porcentaje de detritus (89%), el resto de la dieta se compone por los organismos asociados al fondo como gasterópodos, insectos acuáticos sin determinar y larvas de coleópteros de la familia Hydrophilidae; en menor proporción se encontraron algas filamentosas, restos vegetales y fragmentos de peces (Fig. 34). Considerando al detritus como un alimento incidental, pero que tiene un alto porcentaje en la dieta, la especie se ubica como omnívora con tendencias detritívoras.

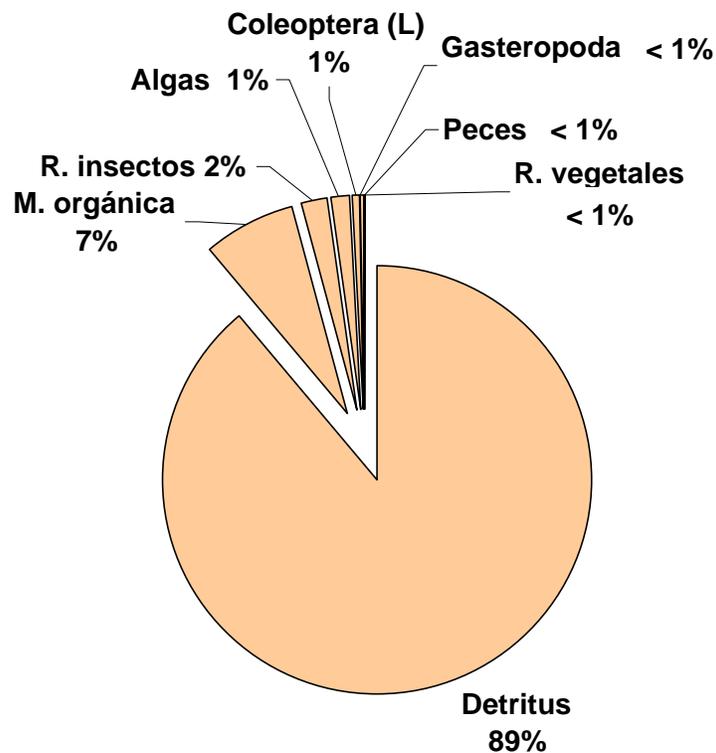


Figura 34. Dieta de *Thorichthys meeki*, proporciones basada en el índice de importancia relativa, n=30.

Vieja argentea

Especie omnívora, cuya alimentación se compone de alimento de origen vegetal como restos vegetales y semillas; invertebrados acuáticos como restos de insectos, gasterópodos, bivalvos y moluscos que no pudieron ser determinados; en menor proporción se encontró detritus, huevos de peces, huesos de peces, escamas y materia orgánica (Fig. 35).

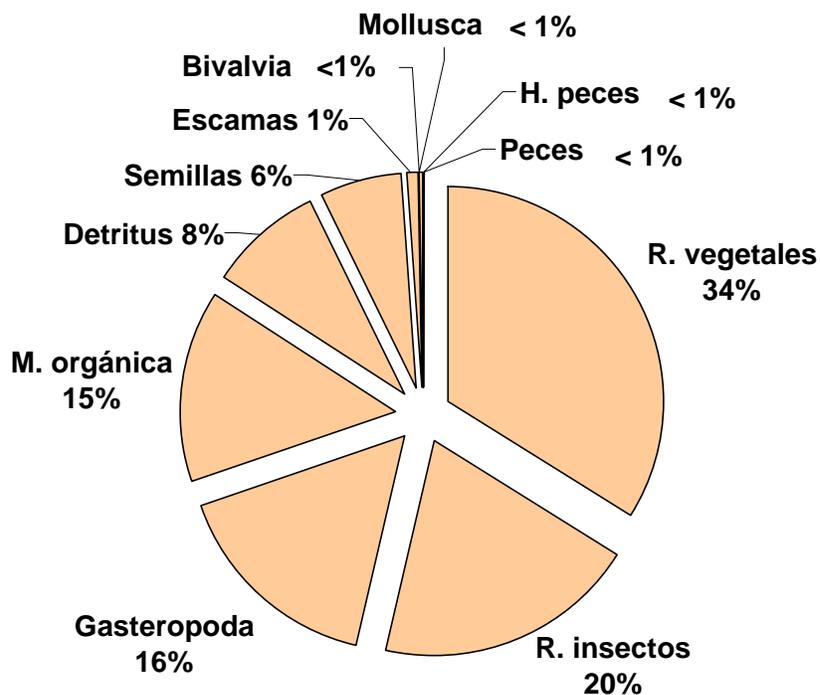


Figura 35. Dieta de *Vieja argentea*, proporciones basadas en el índice de importancia relativa, n=29.

Vieja bifasciata

Especie omnívora con tendencias herbívoras, su alimentación se basa en el consumo de restos vegetales, algas filamentosas y semillas; detritus y en menor proporción se determinaron restos de insectos acuáticos y larvas de coleópteros, huesos de peces y escamas (Fig. 36).

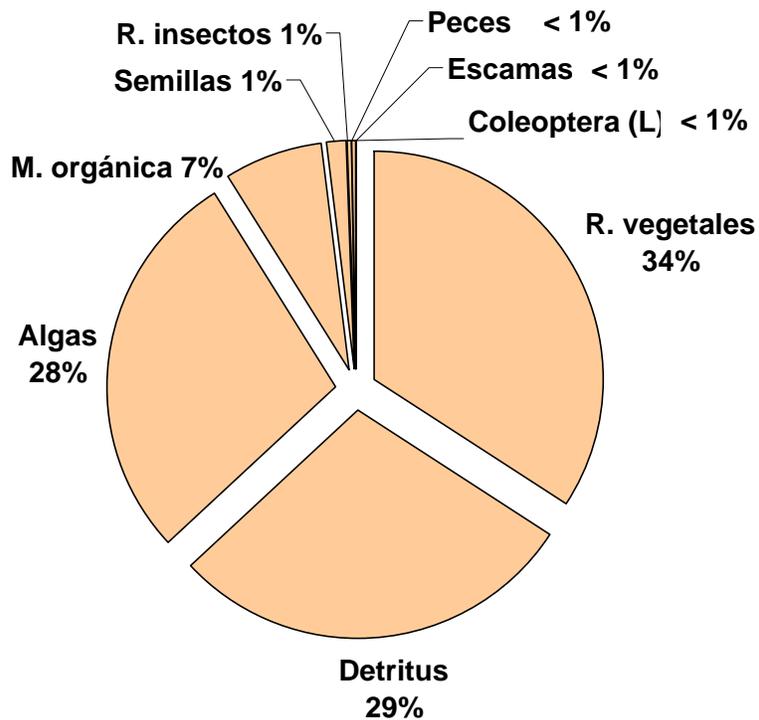


Figura 36. Dieta de *Vieja bifasciata*, proporciones basada en el índice de importancia relativa, n=29.

Vieja intermedia

Cíclido herbívoro, cuya dieta está basada en el consumo de vegetales (81 %), también se determinó la presencia de detritus y en menor proporción restos de insectos acuáticos, tricópteros, fragmentos y huesos de peces; además de materia orgánica (Fig. 37).

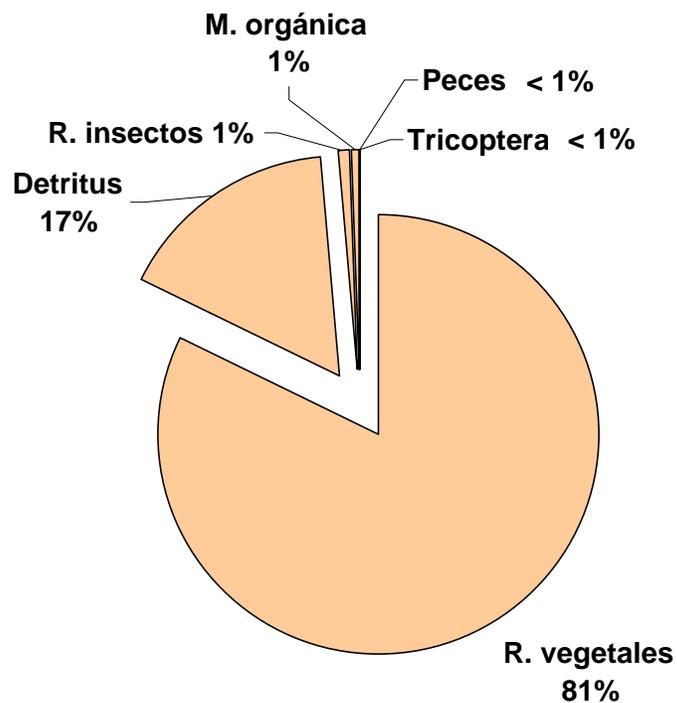


Figura 37. Dieta de *Vieja intermedia*, proporciones basadas en el índice de importancia relativa, n=30.

Vieja pearsei

Especie herbívora que se principalmente se alimenta de componentes vegetales (95%); se determinó la presencia en baja proporción de detritus, semillas, restos de insectos acuáticos, larvas de lepidópteros, huesos y fragmentos de peces (Fig. 38).

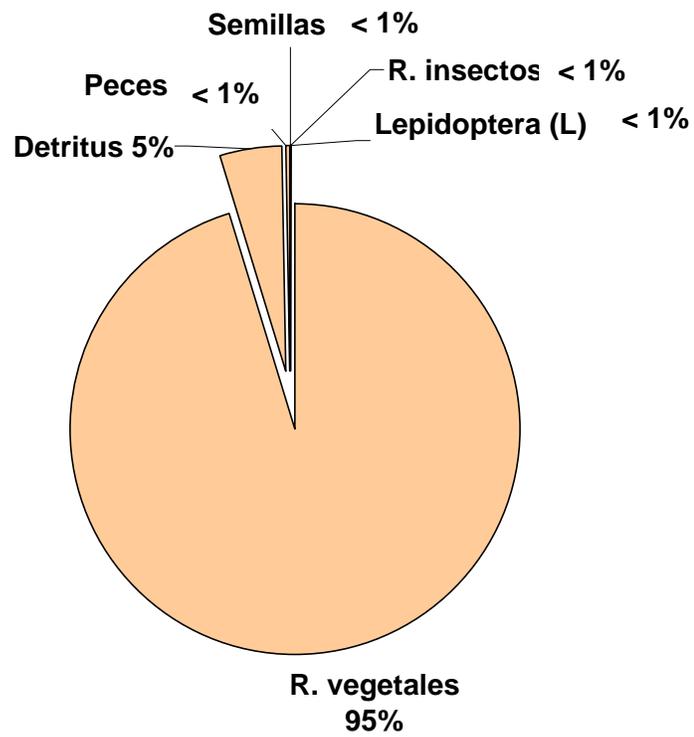


Figura 38. Dieta de *Vieja pearsei*, proporciones basadas en el índice de importancia relativa, n=30.

Vieja synspila

Cíclido herbívoro con tendencias detritívoras, cuya dieta se basa en el consumo de alimento de origen vegetal, semillas, algas filamentosas, detritus y en menor proporción se determinaron restos de insectos acuáticos, larvas de lepidópteros, huesos y fragmentos de peces (Fig. 39).

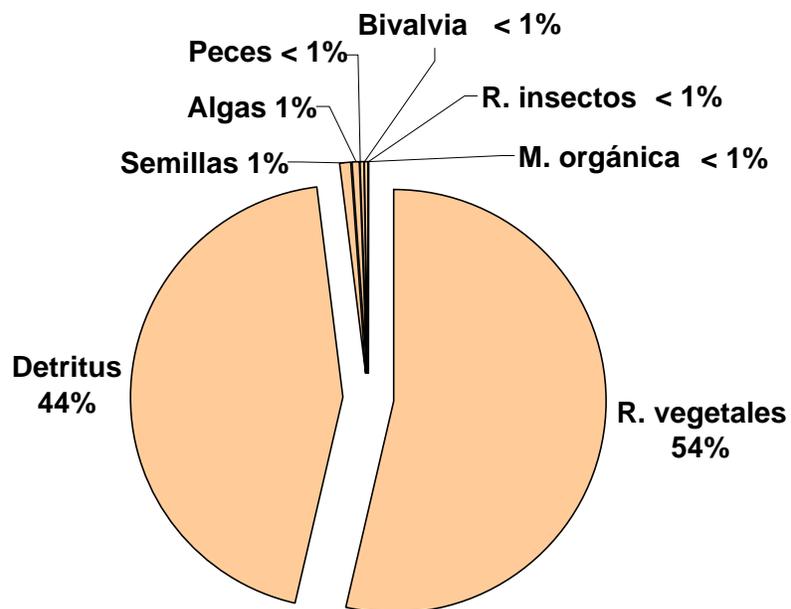


Figura 39. Dieta de *Vieja synspila*, proporciones basadas en el índice de importancia relativa, n=30.

Vieja ufermanni

Especie onmívora con tendencias detritofagas, la dieta principalmente se compone de detritus, restos vegetales, algas filamentosas, fragmentos y huesos de peces, así como materia orgánica sin determinar (Fig. 40).

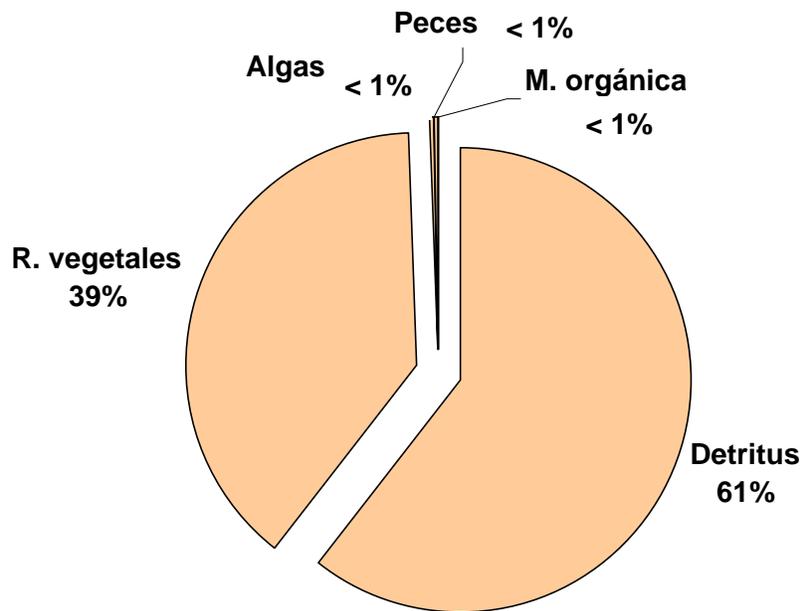


Figura 40. Dieta de *Vieja ufermanni*, proporciones basadas en el índice de importancia relativa, n=30.

El análisis de similitud con base en la dieta muestra la presencia de cuatro grupos tróficos, el primero queda conformado por las especies de *Vieja*, que en su mayoría son omnívoras con tendencias herbívoras (I), el segundo por los *Thorichthys* que son detritívoros con tendencias carnívoras (II), después la agrupación que corresponde a las especies carnívoras (III) y el grupo de *P. splendida* por su consumo de peces (IV) (Fig. 41).

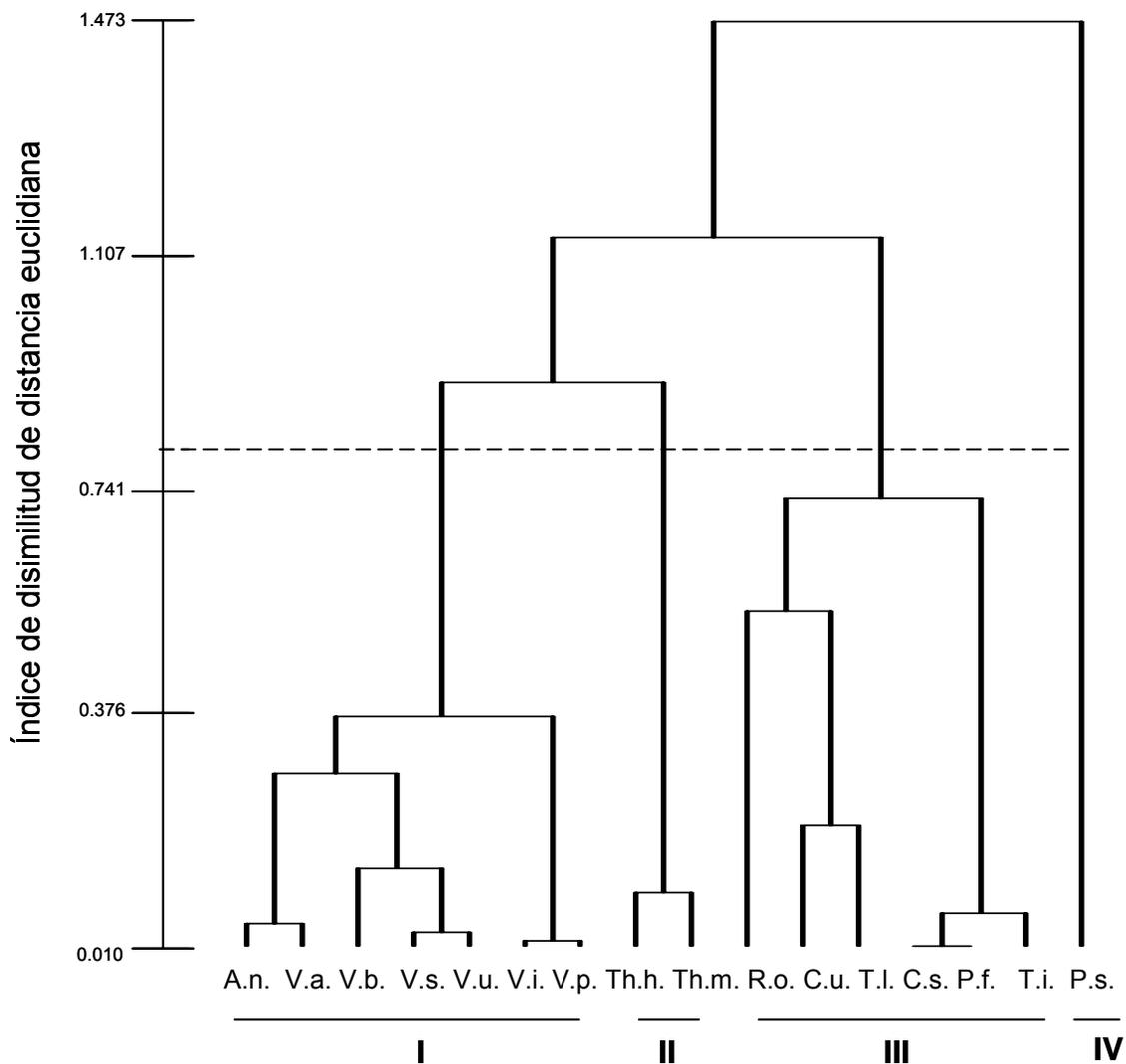


Fig. 41 Dendrograma de la similitud en la dieta de los cíclidos.

REPARTO TRÓFICO

La amplitud de nicho trófico, indica que las especies omnívoras que tuvieron los valores más altos son generalistas y consumieron diversos tipos de alimento, *V. argentea* (0.42) y *V. bifasciata* (0.35). Los valores más bajos de amplitud de nicho, corresponden a los cíclidos más especialistas en el consumo de alimento como *V. pearsei* (0.01) y *P. splendida* (0.02) (Cuadro 13).

Cuadro 13. Amplitud de nicho trófico de los cíclidos.

Especie	Amplitud de nicho
<i>Vieja argentea</i>	0.42
<i>Vieja bifasciata</i>	0.35
<i>Theraps lentiginosus</i>	0.30
<i>Vieja ufermanni</i>	0.24
<i>Astatheros nourissati</i>	0.23
<i>Thorichthys helleri</i>	0.17
<i>Vieja synspila</i>	0.15
<i>Rocio octofasciata</i>	0.14
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	0.12
<i>Parachromis friedrichsthalii</i>	0.12
<i>Cichlasoma salvini</i>	0.09
<i>Theraps irregularis</i>	0.06
<i>Vieja intermedia</i>	0.06
<i>Thorichthys meeki</i>	0.04
<i>Petenia splendida</i>	0.02
<i>Vieja pearsei</i>	0.01

El análisis de superposición de nicho definió 15 relaciones importantes en el consumo de alimento (Cuadro 14); sin embargo, el análisis de ji cuadrada mostró que casi todas manifiestan diferencias significativas excepto en la relación de *C. salvini* con *P. friedrichsthalii* ($p < 0.02$) y *V. intermedia* con *V. pearsei* ($p < 0.1$).

Cuadro 14. Valores de superposición trófica entre los cíclidos, indicando en negritas los valores significativos.

	<i>A. n.</i>	<i>C. s.</i>	<i>C. u.</i>	<i>P. f.</i>	<i>P. s.</i>	<i>R. o.</i>	<i>T. i.</i>	<i>T. l.</i>	<i>T. h.</i>	<i>T. m.</i>	<i>V. a.</i>	<i>V. b.</i>	<i>V. i.</i>	<i>V. p.</i>	<i>V. s.</i>	<i>V. u.</i>
<i>A. n.</i>	0.63	0.18	0.64	0.01	0.24	0.63	0.50	0.15	0.04	0.92	0.54	0.77	0.77	0.61	0.43	
<i>C. s.</i>		0.14	0.99	0.06	0.45	0.95	0.63	0.08	0.05	0.46	0.05	0.01	0.00	0.00	0.00	
<i>C. u.</i>			0.13	0.05	0.33	0.06	0.71	0.35	0.03	0.43	0.05	0.02	0.02	0.02	0.01	
<i>P. f.</i>				0.19	0.35	0.96	0.65	0.09	0.04	0.46	0.05	0.03	0.02	0.02	0.01	
<i>P. s.</i>					0.06	0.01	0.01	0.00	0.01	0.04	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	
<i>R. o.</i>						0.20	0.27	0.25	0.28	0.40	0.24	0.05	0.01	0.13	0.17	
<i>T. i.</i>							0.64	0.08	0.03	0.42	0.11	0.04	0.03	0.02	0.02	
<i>T. l.</i>								0.59	0.34	0.57	0.21	0.11	0.05	0.23	0.29	
<i>T. h.</i>									0.93	0.36	0.55	0.25	0.12	0.64	0.82	
<i>T. m.</i>										0.20	0.55	0.20	0.05	0.63	0.84	
<i>V. a.</i>											0.65	0.82	0.80	0.72	0.57	
<i>V. b.</i>												0.75	0.68	0.85	0.81	
<i>V. i.</i>													0.99	0.89	0.69	
<i>V. p.</i>														0.81	0.58	
<i>V. s.</i>															0.95	
<i>V. u.</i>																

MORFOLOGÍA Y ALIMENTACIÓN

Las dos primeras funciones del análisis de correspondencias canónicas explicaron el 55.8% de la varianza. Hacia la parte positiva de la primera función 1 y negativa de la segunda están las especies carnívoras *P. splendida*, *C. salvini*, *P. friedrichsthalii*, las cuales se segregan por el consumo de peces y por poseer valores más grandes de la abertura bucal y la expansibilidad del hocico. Hacia la parte negativa de las funciones 1 y 2 se ubican las especies herbívoras *V. bifasciata*, *V. intermedia*, *V. pearsei*, *V. synspila* y *V. ufermanni*, todas ellas relacionadas con el consumo de vegetales, algas filamentosas y detritus; caracterizadas además, por tener el intestino más largo y la placa de dientes del ceratobranquial más ancha. Hacia la región positiva de ambos ejes se ubican el resto de las especies, asociadas con el consumo de moluscos, invertebrados terrestres y acuáticos; caracterizadas por tener los ojos más grandes (Cuadro 15, Fig. 42).

Cuadro 15. Valores de los análisis de correspondencias canónicas que asocia la morfología y la dieta en los cíclidos.

Variable morfológica	Función 1	Función 2
Diámetro ocular	0.155	0.526
Longitud del hocico	-0.314	-0.035
Abertura bucal	0.500	-0.276
Expansión del hocico	0.813	0.175
Posición de la boca	-0.658	0.453
Distancia entre las branquiespinas	-0.318	-0.096
Ancho del área dentada del ceratobranquial	-0.687	0.145
Longitud del intestino	-0.741	-0.588
Porcentaje de varianza	37.0	18.8
Probabilidad	0.005	0.039

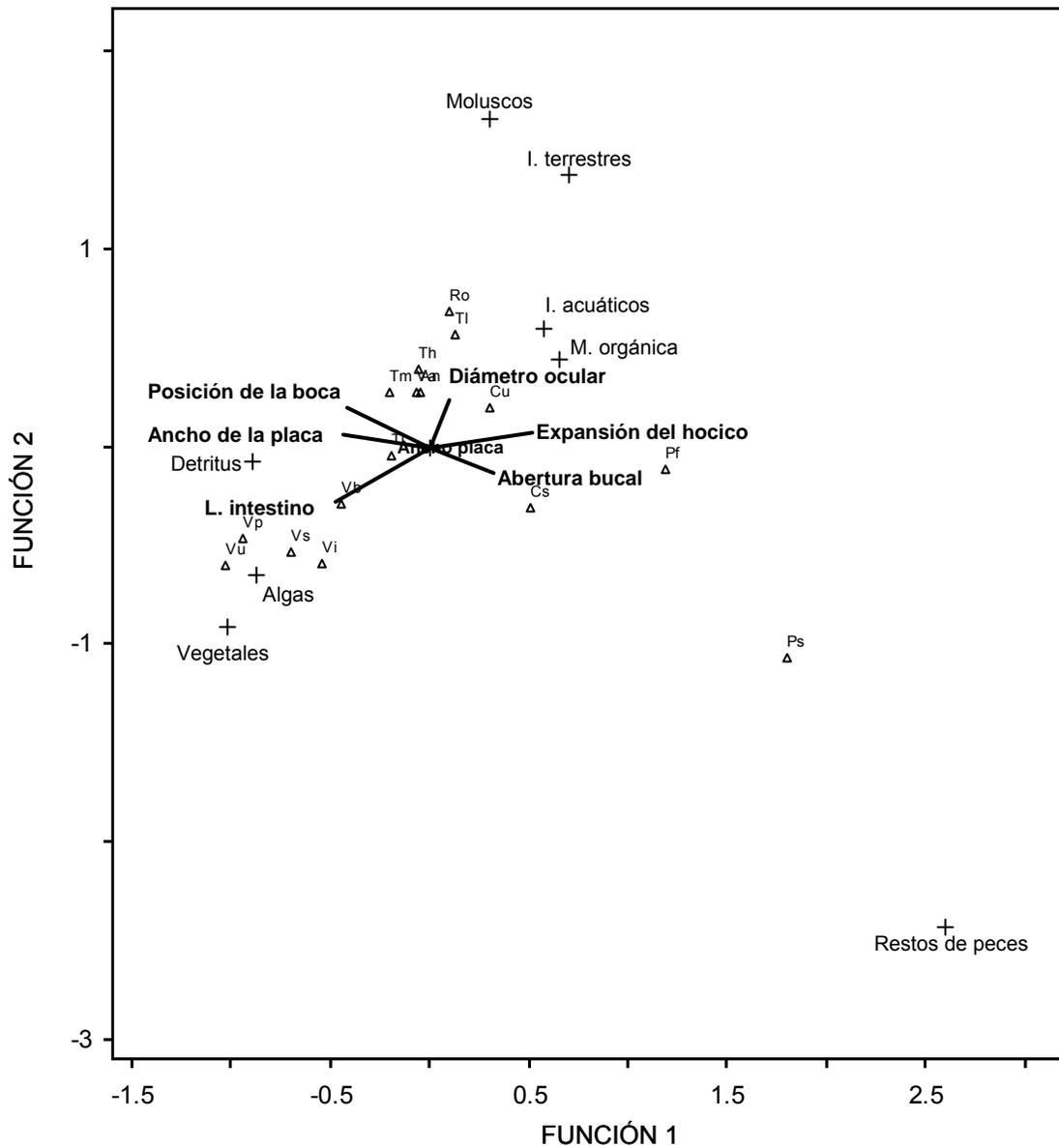


Figura 42. Análisis de correspondencia canónica entre la morfología y la alimentación de los cíclidos. An= *A. nourissati*, Cs= *C. salvini*, Pf= *P. friedrichsthalii*, Ps= *P. splendida*, Ti= *T. irregularis*, TI= *T. lentiginosus*, Th= *T. helleri*, Tm= *T. meeki*, Ro= *R. octofasciata*, Va= *V. argentea*, Vb= *V. bifasciata*, Vi= *V. intermedia*, Vp= *V. pearsei*, Vs= *V. synspila*, Vu= *V. ufermanni*.

ANÁLISIS ONTOGÉNICO

Astatheros nourissati

El análisis de morfometría geométrica, mostró que la deformación desde el espécimen más pequeño al más grande, se encuentra en la posición del ojo, el cual se desplaza hacia la parte dorsal y posterior; existe un incremento en la altura corporal, en un grado menor la boca se ubica en posición más ventral y disminuye el tamaño de la cabeza (Fig. 43). El análisis de regresión de las deformaciones parciales con el logaritmo del tamaño del centroide fue estadísticamente significativo ($F= 10.727$, $\text{Lambda Wilk's} = 0.135$, $df_1=28$, $df_2=47$, $p<0.001$, $\text{varianza explicada } 86.47\%$).

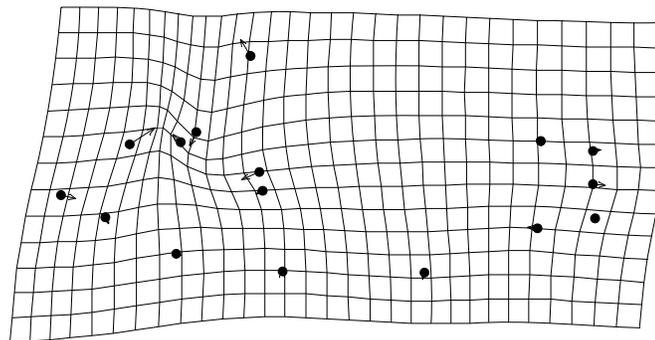


Fig. 43. Gradilla de deformación del análisis ontogénico de *A. nourissati*.

La relación de la longitud y el peso, indica que este cíclido tiene un crecimiento isométrico (Cuadro 16).

Cuadro 16. Valores del coeficiente de crecimiento, su intervalo y resultado de la prueba de t, con $p < 0.05$.

Especie	Valor del coeficiente y su intervalo de confianza	t	gl.	t calculada	Crecimiento
<i>Astatheros nourissati</i>	2.995 (2.919 - 3.072)	-0.122	76	1.993	Isométrico
<i>Theraps lentiginosus</i>	2.984 (2.918 – 3.050)	-0.483	75	1.993	Isométrico
<i>Vieja ufermanni</i>	3.096 (2.969 – 3.222)	1.510	76	1.993	isométrico

El análisis de las medidas morfológicas muestra que la longitud del hocico y del pedúnculo caudal tienen crecimiento alométrico positivo; es isométrico para la longitud de la aleta pélvica, altura del pedúnculo caudal y la longitud de la aleta dorsal. El resto de las medidas presentan un crecimiento alométrico negativo (Cuadro 17, Fig. 44).

Cuadro 17. Resultados de la regresión entre las variables morfológicas y la longitud patrón de *A. nourissati*.

MEDIDAS	Coeficiente de regresión (a)	Coeficiente alométrico (b)
Longitud del hocico	0.935	1.104
Longitud del pedúnculo caudal	0.966	1.103
Longitud de la aleta pélvica	0.898	1.041
Altura del pedúnculo caudal	0.977	1.025
Longitud de la aleta dorsal	0.987	1.018
Longitud de la aleta anal	0.963	0.986
Longitud predorsal	0.987	0.984
Longitud de la aleta pectoral	0.963	0.972
Longitud de la mandíbula superior	0.685	0.934
Longitud cefálica	0.960	0.926
Diámetro ocular	0.791	0.646

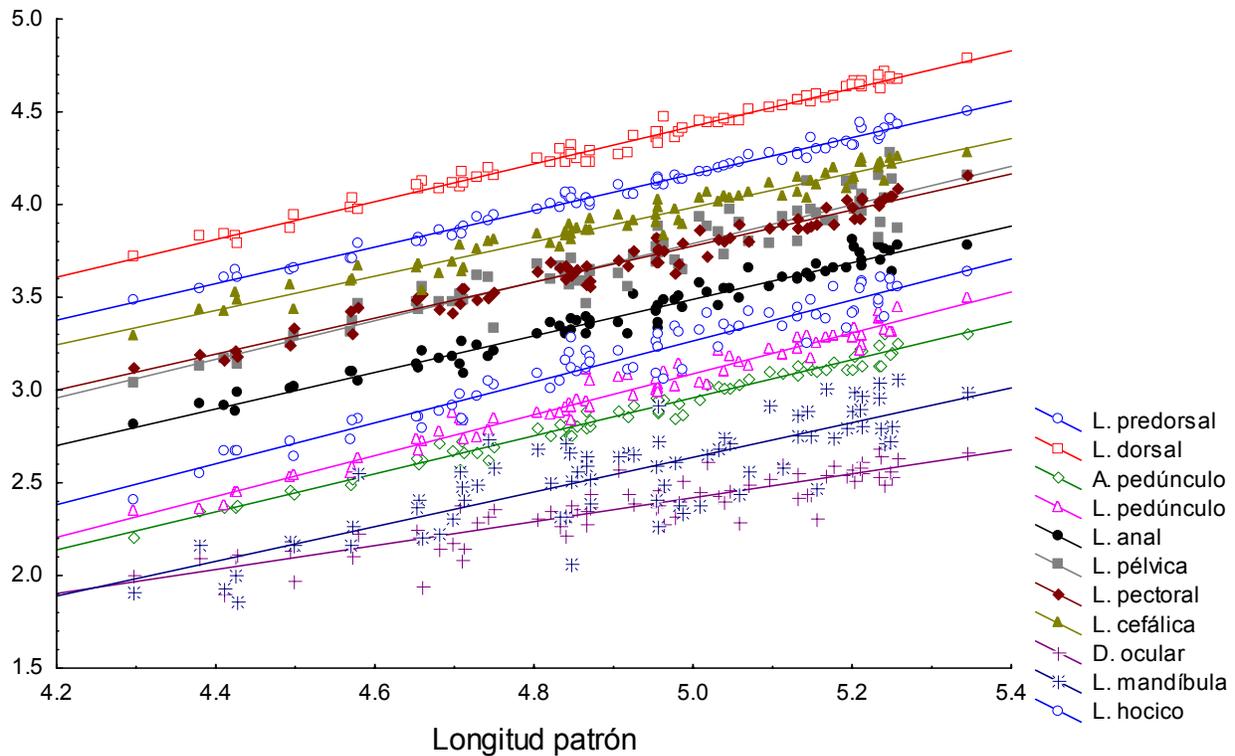


Figura 44. Regresiones entre la longitud patrón y las medidas de *A. nourissati*, medidas expresadas en logaritmo natural.

La información obtenida de la dieta expresada en el valor de índice de importancia relativa se comparó entre tres clases de talla, la primera comprendió los peces de 70.51 a 112.49 mm de longitud patrón (LP), caracterizados por el consumo de invertebrados acuáticos (restos de insectos y larvas de coleópteros) y gasterópodos como el segundo alimento en importancia.

En la segunda clase, comprendida en el intervalo de 115.54 a 156.21 mm LP se determinó un alto porcentaje y diversidad de invertebrados acuáticos como restos de insectos, miriápodos, larvas de tricópteros, coleópteros, efemerópteros e isópteros. En comparación con la primera clase, se incrementó el consumo de vegetales y semillas;

además, se registró la presencia de hormigas y escamas aunque en baja abundancia. El análisis de ji cuadrada en la dieta de ambas clases indica que si existen diferencias significativas en la dieta (ji cuadrada = 61.072, df = 6, $p < 0.00001$).

Los organismos pertenecientes a la tercera clase de talla, comprendidos en los intervalos de 164.35 a 202.05 mm LP, tuvieron un menor consumo de invertebrados acuáticos y gasterópodos; se observó un incremento en el consumo de vegetales y semillas. Al comparar la segunda y la tercera clase de talla, se obtuvieron diferencias significativas en las proporciones de alimento consumido (ji cuadrada = 59.210, df = 6 $p < 0.00001$) (Fig. 45).

De este modo, los juveniles de *A. nourissati* se comportan como una especie carnívora de invertebrados acuáticos y moluscos; organismos más grandes tienen una dieta onmívora.

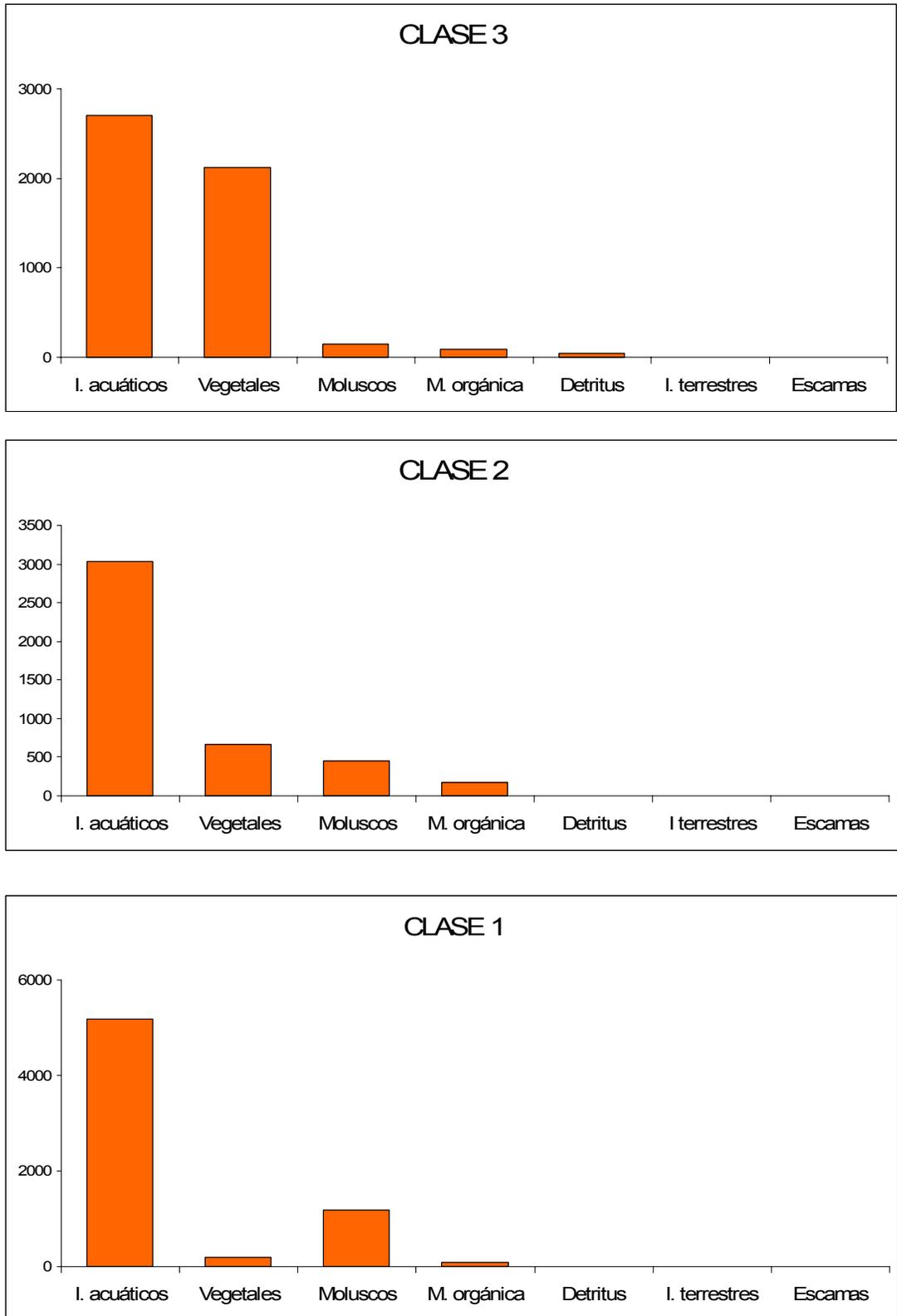


Figura 45. Dieta de *A. nourissati* expresada en índice de importancia relativa en las tres clases de talla. Clase 1 = 70.51 – 112.49; Clase 2 = 115.54 – 156.21; Clase 3 = 164.35 - 202.05 mm LP.

Theraps lentiginosus

La gradilla de deformación del análisis ontogénico, indica que los peces se modifican hacia la región cefálica conforme van creciendo; los más grandes tienen el ojo en posición más dorsal y posterior, el origen de la aleta dorsal más adelantado y el origen de la aleta pélvica más ventral (Fig. 46). La regresión de las deformaciones parciales con el logaritmo del tamaño del centroide fue estadísticamente significativa ($F= 19.895$ Lambda Wilk's = 0.076, $df1=28$, $df2=46$, $p<0.0001$, varianza explicada 92.37%).

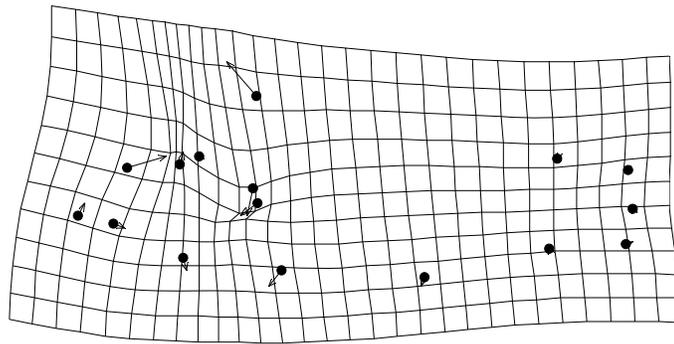


Fig. 46. Gradilla de deformación del análisis ontogénico de *T. lentiginosus*.

La relación longitud-peso indica un crecimiento isométrico (Cuadro 16). El análisis de las medidas morfológicas muestra que las longitudes del hocico, mandíbula superior y aleta dorsal, tienen crecimiento alométrico positivo. Por el contrario las longitudes cefálica, predorsal y diámetro ocular presentan un crecimiento alométrico negativo. Las cinco medidas restantes manifiestan un crecimiento isométrico (Cuadro 18, Fig. 47).

Cuadro 18. Resultados de la regresión entre las variables morfológicas y la longitud patrón de *T. lentiginosus*..

MEDIDAS	Coefficiente de regresión (a)	Coefficiente alométrico (b)
Longitud del hocico	0.964	1.138
Longitud de la mandíbula superior	0.814	1.127
Longitud de la aleta dorsal	0.989	1.052
Longitud de la aleta anal	0.982	1.025
Altura del pedúnculo caudal	0.976	1.023
Longitud de la aleta pectoral	0.860	1.015
Longitud de la aleta pélvica	0.955	1.015
Longitud del pedúnculo caudal	0.968	1.011
Longitud cefálica	0.948	0.974
Longitud predorsal	0.992	0.974
Diámetro ocular	0.844	0.653

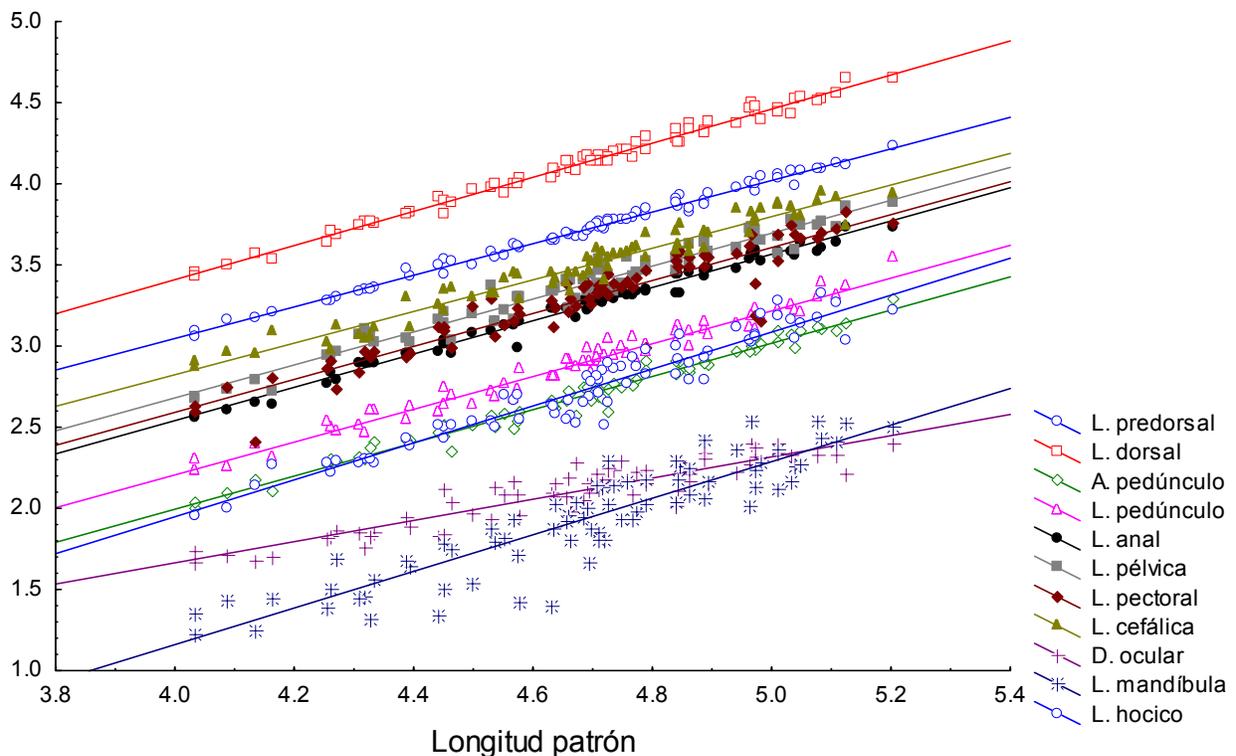


Figura 47. Regresiones entre la longitud patrón y las medidas de *T. lentiginosus*, expresadas en logaritmo natural.

La dieta de la primer clase de talla que comprende los organismos desde los 52.24 a 87.68 mm LP, esencialmente se alimentan de invertebrados acuáticos conformados por restos de insectos, larvas de tricópteros y lepidópteros; el segundo alimento en importancia son los gasterópodos. En la segunda clase de talla de los 88.3 a 120.92 mm LP, continua el consumo de invertebrados acuáticos: larvas de odonatos, tricópteros, lepidópteros, coleópteros y restos de insectos; comen además gasterópodos y se registra un incremento del detritus en la dieta y el consumo de hemípteros adultos. El análisis de ji cuadrada entre la dieta de ambas clases indica que si existen diferencias significativas en la alimentación (ji cuadrada = 161.051, df = 5, $p < 0.00001$).

Los peces de la tercera clase de talla (123.22 a 158.56 mm LP), muestran un consumo muy elevado de invertebrados acuáticos que incluyó restos de insectos, larvas de odonatos y coleópteros; comparado con la segunda clase, manifiestan una disminución en la cantidad de gasterópodos y un incremento en los vegetales y semillas. La comparación entre los componentes de la segunda y tercera clase fue estadísticamente significativa (ji cuadrada = 34.362, df = 5, $p < 0.000002$) (Fig. 48).

Considerando lo anterior, *T. lentiginosus* es un cíclido que se alimenta sobre del fondo, en tallas pequeñas consume una proporción similar de gasterópodos e insectos acuáticos; conforme crece se vuelve casi exclusivamente carnívoro con el consumo de insectos acuáticos.

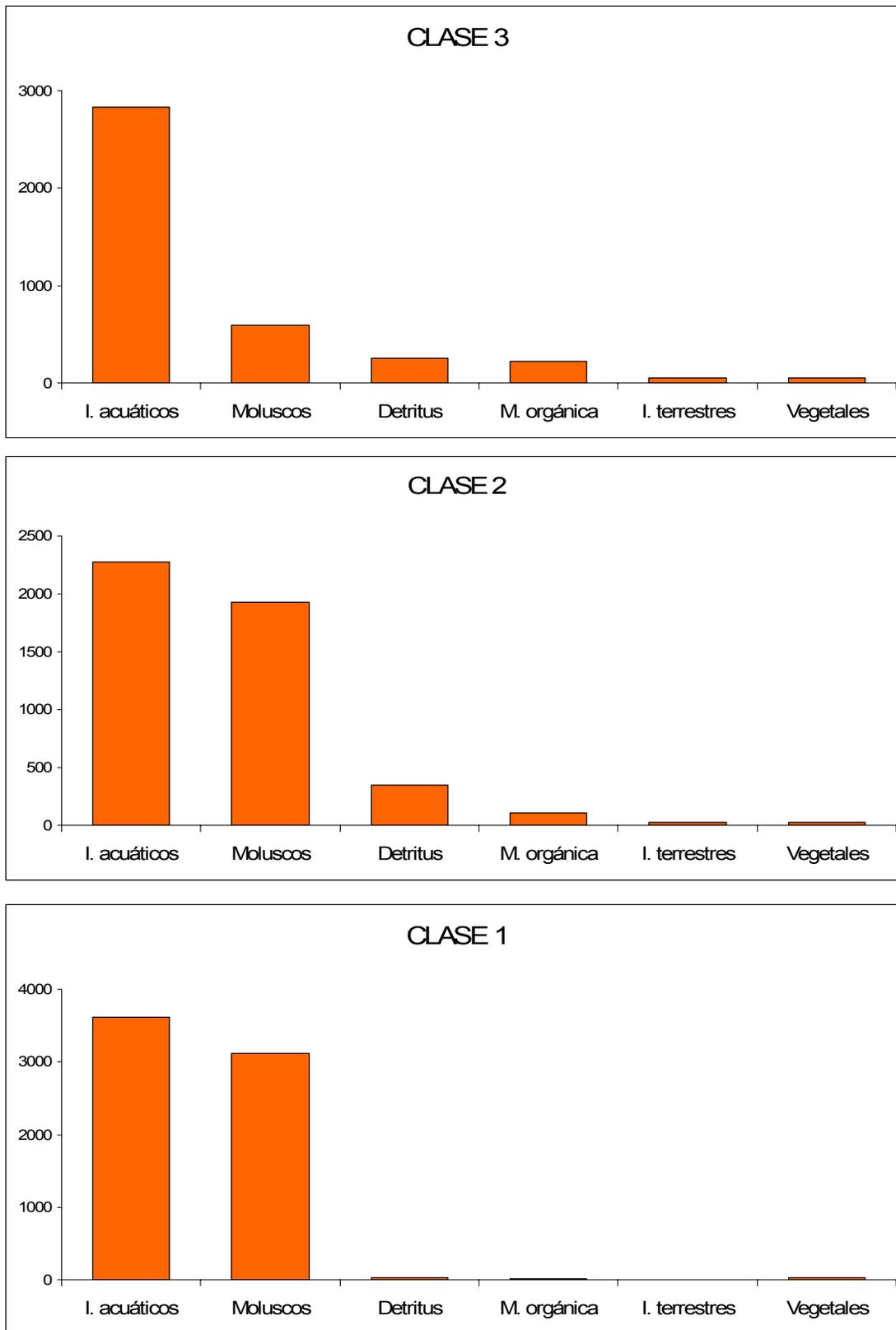


Figura 48. Dieta de *T. lentiginosus* expresada en índice de importancia relativa en las tres clases de talla. Clase 1 = 52-24 – 84.68; Clase 2 = 88.3 – 120.92; Clase 3 = 123.22 - 158.56 mm LP.

Vieja ufermanni

El análisis de morfometría geométrica mostró cambios importantes durante el crecimiento, en la posición de la boca hacia la parte ventral; el ojo que se desplaza hacia la parte posterior, así mismo, hay un incremento en la altura corporal y la disminución de la longitud cefálica (Fig. 49). El análisis de regresión de las deformaciones parciales con el logaritmo del tamaño del centroide fue estadísticamente significativo ($F= 17.377$, $\text{Lambda Wilk's} = 0.088$, $df1=28$, $df2=47$, $p<0.00001$, $\text{varianza explicada } 91.19\%$).

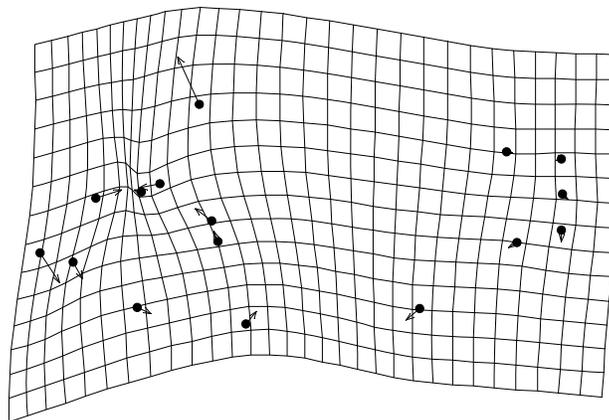


Fig. 49. Gradilla de deformación del análisis ontogénico de *V. ufermanni*.

La relación de la longitud y el peso indica que la especie tiene un crecimiento isométrico (Cuadro 16). En cuanto a las medidas morfológicas, sólo las longitudes de las aletas anal, pélvica y pectoral tienen crecimiento isométrico; para el diámetro ocular, la longitud de la mandíbula superior y la longitud cefálica es alométrico negativo y para las cinco medidas restantes es alométrico positivo (Cuadro 19, Fig. 50).

Cuadro 19. Resultados de la regresión morfológica de *V. ufermanni*.

MEDIDAS	Coefficiente de regresión (a)	Coefficiente alométrico (b)
Longitud del hocico	0.914	1.221
Altura del pedúnculo caudal	0.975	1.079
Longitud del pedúnculo caudal	0.946	1.074
Longitud predorsal	0.977	1.073
Longitud de la aleta dorsal	0.988	1.058
Longitud de la aleta anal	0.943	1.039
Longitud de la aleta pélvica	0.889	1.014
Longitud de la aleta pectoral	0.822	1.013
Longitud cefálica	0.922	0.947
Longitud de la mandíbula superior	0.539	0.792
Diámetro ocular	0.681	0.608

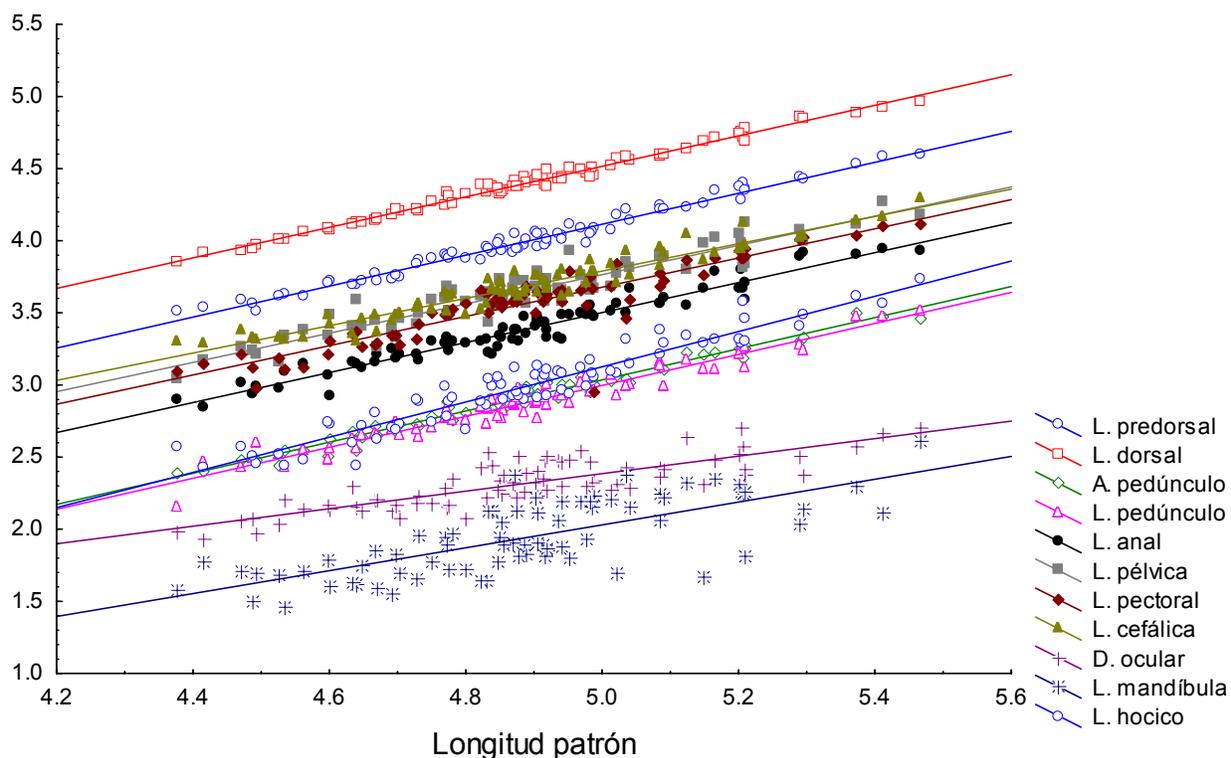


Figura 50. Regresiones entre la longitud patrón y las medidas de *V. ufermanni*, expresadas en logaritmo natural.

La dieta de la primera clase de talla comprendida de los 82.81 a los 123.13 mm LP, principalmente consume detritus, en menor proporción vegetales y se registraron huesos, fragmentos y escamas de peces en muy baja cantidad. La segunda clase de 125.52 a 166.12 mm disminuye la cantidad de detritus en un 50% e incrementa la ingesta de vegetales. El análisis de ji cuadrada entre la dieta de ambas clases indica que si existen diferencias significativas en la dieta (ji cuadrada = 255.043, df = 4, $p < 0.00001$).

La tercera clase de talla de 169.4 a 208.01 mm LP, incrementa el consumo de vegetales y algas filamentosas y disminuye la cantidad de detritus. La comparación entre la segunda y tercera clase de talla muestra diferencias significativas (ji cuadrada = 10.254, df = 4, $p < 0.036$); (Fig. 51).

Considerando la información generada, se observó que las tallas pequeñas de *V. ufermanni* son peces detritívoros que conforme en su longitud crecen su dieta cambia y se vuelven peces con tendencia herbívora.

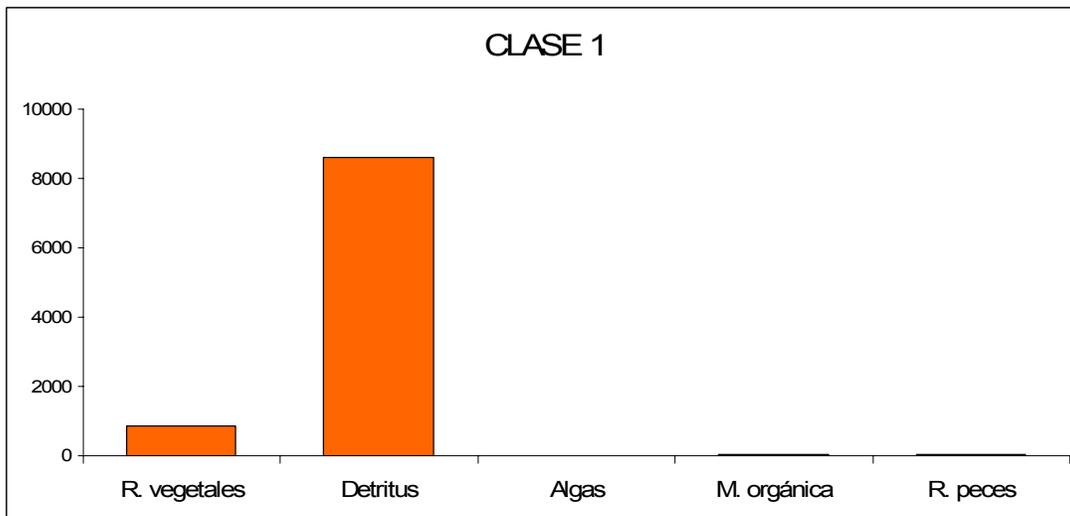
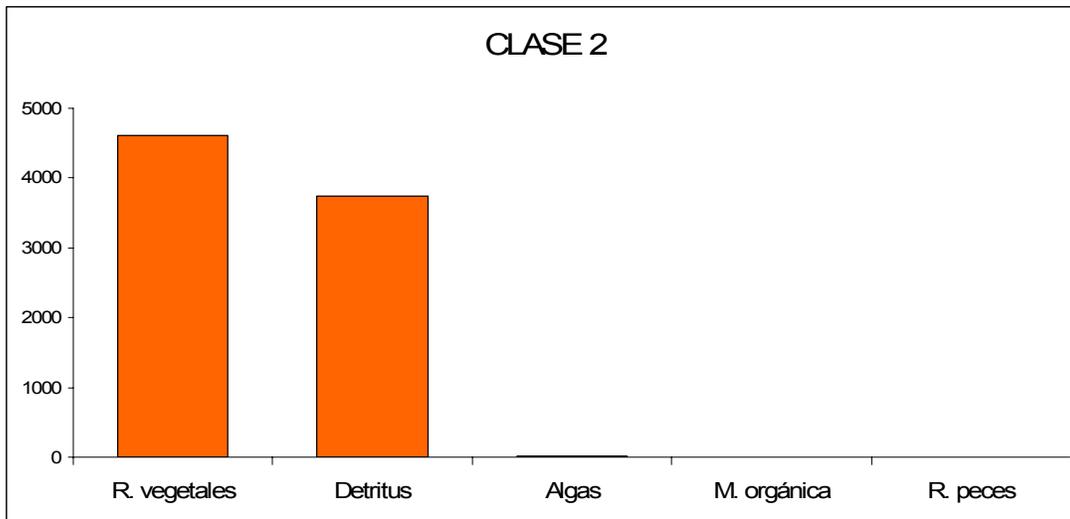
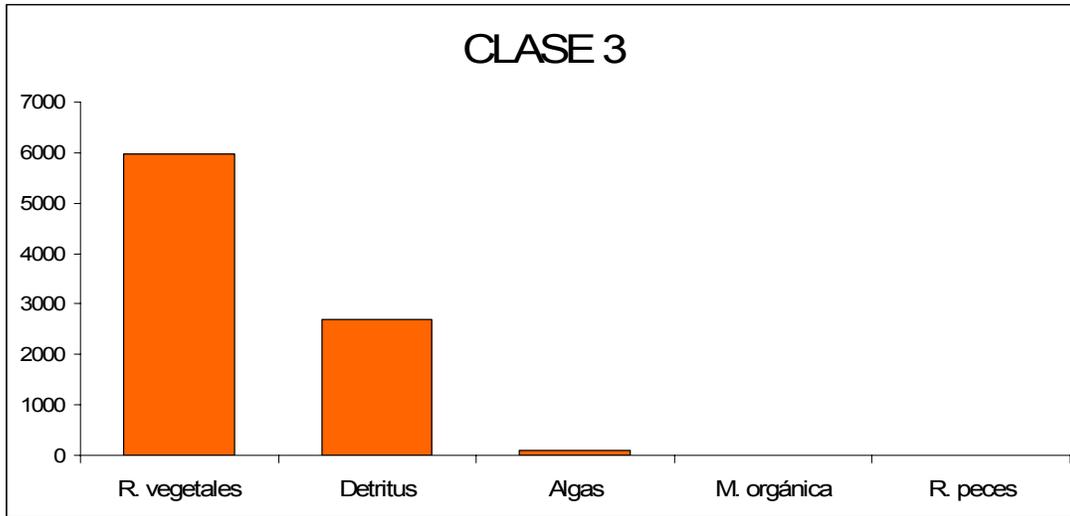


Figura 51. Dieta de *V. ufermanni* expresada en índice de importancia relativa en las tres clases de talla. Clase 1 = 82.81 – 123.13; Clase 2 = 125.52 – 166.12; Clase 3 = 169.4 - 208.01 mm LP.

DISCUSIÓN

ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

Un paso inicial de la ecomorfología es buscar patrones morfológicos, y relacionarlos con los patrones ecológicos (Motta y Kotrschal 1992); en este trabajo inicialmente se describen la morfología de los cíclidos en tres sitios de la reserva, más adelante se detallarán las relaciones encontradas entre la morfología y el uso del hábitat, así como el tipo de alimentación de los peces.

Morfometría tradicional

Los resultados del análisis de componentes principales de los tres sitios indican que los cíclidos muestran un patrón morfológico similar, dicho comportamiento es semejante en los ríos Lacanjá y Tzendales. La principal diferenciación de las especies se debe a las medidas de las mandíbulas y medidas relacionadas con el uso de hábitat como la longitud del pedúnculo caudal o la altura de las aletas.

Debido a que las medidas utilizadas tienen interpretaciones funcionales, es decir están relacionadas con la obtención del alimento, el tipo de hábitat y la locomoción de los peces, estos resultados pueden ser utilizados para explicar aspectos sobre la organización de la comunidad (Gatz 1979a). En este caso, los cíclidos cubren un amplio espectro morfológico, la segregación más importante es la trófica dada por la longitud de las mandíbulas, que permite diferenciar a *P. splendida*, *P. friedrichsthalii* y *C. salvini*.

Estudios morfológicos han relacionado la longitud de las mandíbulas con la alimentación por succión en cíclidos piscívoros; además, se ha reportado que una mayor longitud de la mandíbula inferior permite mayor proyección del hocico (Barel 1983). Al respecto, se reconoce que estos peces tienen una dieta carnívora con tendencias piscívoras, en especial *P. splendida* (Chávez-Lomelí et al. 1988, Conkel 1993), lo cual apoya la relación funcional, entre la morfología de la mandíbula y la dieta de estos organismos. En un análisis experimental evidenció que *P. splendida* muestra una expansión del hocico del 55% de la longitud cefálica, lo que le confiere una mejor habilidad y velocidad para atacar a presas evasivas; aunque la especie no tuvo el mejor desempeño para succionar el alimento (Waltzek y Wainwright 2003).

La posición de la boca está relacionada con la ubicación del alimento consumido por los peces (Gatz 1979b). La mayoría de las especies analizadas presentaron la boca terminal; *Petenia splendida*, *P. friedrichsthalii* y *C. salvini* poseen la boca terminal. Ambas posiciones se relacionan con el consumo de alimento superficial o proveniente de la parte media de la columna de agua (Keast y Webb 1966). Las especies de *Theraps* y en menor grado *V. argentea* y *V. ufermanni* tienen boca en una posición más ventral, que se asocia una dieta bentónica (Keast y Webb 1966).

Los cíclidos mostraron una segregación debida al hábitat empleado, de modo particular, las especies de *Theraps* se diferenciaron por la longitud del pedúnculo caudal. Se conoce que los peces de este género, habitan en zonas de rápidos de ríos (Miller et al. 2005, Soria-Barreto y Rodiles-Hernández 2008a) y manifiestan características morfológicas que les permiten mantenerse en dichas zonas como una mayor longitud

del pedúnculo caudal, cuya característica está asociada con una mejor habilidad para el nado (Gatz 1979b). Poseen cuerpos aplanados dorso-ventralmente, como lo manifiestan otros cíclidos reofilicos de Sudamérica y África (Lowe-McConnell 1991), tienen aletas pectorales engrosadas que les permite realizar movimientos en contracorriente y mantenerse hacia el fondo.

Por su parte, las especies de *Thorichthys*, *C. salvini* y *P. friedrichsthalii* se diferenciaron por tener una mayor altura de la aleta dorsal. Desde el punto de vista funcional se había considerado que la aleta dorsal estaba relacionada con un papel pasivo en la locomoción, para mantener a un pez en un punto de la columna de agua y en movimientos de maniobra (Webb 1984). Sin embargo, estudios experimentales realizados en *Oncorhynchus mykiss* mencionan que la aleta dorsal tiene una función locomotora más activa, que influye en el desplazamiento de los peces y tiene una fuerte relación con la propulsión de los mismos (Drucker y Lauder 2005), aunque no se menciona si la función de movimiento se ve afectada por la altura de las aletas.

Los cíclidos del lago Lacanjá manifestaron una segregación morfológica diferente, *C. urophthalmus*, *C. salvini*, *P. friedrichsthalii* y *T. meeki* se diferenciaron por tener mayor aplanamiento del pedúnculo caudal y la longitud de la aleta anal; mientras que el resto de las especies tener el pedúnculo caudal alargado. La interpretación funcional de este resultado, indica una segregación en el espacio, por una parte los peces pedúnculos de mayor longitud tienen capacidad de nado en aguas turbulentas (Gatz 1979b). En cambio, valores altos de compresión del pedúnculo, indican que son organismos con pedúnculos altos, nadadores menos activos y pueden habitar ambientes de baja

velocidad (Watson y Balon 1984), los cuales además poseen aletas anales largas, cuya función se asocia a un nado lento y movimientos de maniobra (Webb 1984), como las especies de *Thorichthys*.

En los sistemas lénticos, la ictiofauna no tiene que enfrentarse a las modificaciones temporales de la corriente; se manifiestan condiciones hidrodinámicas más estables, de modo tal que la morfología se puede relacionar con el tipo de hábitat en que se encuentran. Por ejemplo, en la zona litoral los peces manifiestan dos formas: peces altos con aletas pectorales y pélvicas bien desarrolladas, como en *Lepomis*; cuerpos alargados, adaptados a la rápida aceleración, como *Esox lucius*. En las aguas pelágicas los peces tienen una forma hidrodinámica con pedúnculos delgados y colas bifurcadas; en cambio en aguas profundas los peces cuentan con cabezas grandes y aplanadas y cuerpo alargado (Wootton 1992). También se observa de manera intraespecífica, *Coregonus autumnalis migratorius* manifiesta tres morfotipos: la forma de aguas profundas tiene la cabeza más pequeña y el pedúnculo caudal más alto; la pelágica se diferenció por tener la longitud del pedúnculo caudal y aleta anal mayor; mientras que la litoral al poseer la cabeza pequeña (Bronte et al. 1999).

En este sentido, a partir de la morfología se esperaba que *T. meeki*, *C. salvini*, *P. friedrichsthalii* y *C. urophthalmus* habitarán en zonas estables con poco movimiento, como el litoral; en cambio, el resto de los cíclidos en el lago constituyen elementos pelágicos del lago Lacanjá. Esta distribución se apoya a través de observaciones realizadas en el lago, en 2002 y 2007, se observó que los organismos de *C. salvini*, *P. friedrichsthalii*, *C. urophthalmus* y especies de *Thorichthys* fueron en la zona litoral con

vegetación sumergida; mientras que en la zona pelágica se encontraban habitando especies de *Vieja* y *P. splendida*.

La anterior constituye una primera aproximación sobre el conocimiento de los patrones de distribución de los cíclidos en el Lago Lacanjá. Es necesario, un estudio más detallado de la zona debido a la diversidad de hábitat que pudieron reconocerse en campo, como manantiales profundos con fuerte velocidad de corriente, zonas arenosas y rocosas en el litoral, vegetación y troncos sumergidos. Algunas especies que no pudieron colectarse en este ecosistema fueron: *A. nourissati* y *Theraps lengitinosus*; así mismo, se colectaron organismos de *Thorichthys* sp. los cuales no fueron incluidos en la tesis, ya que sus características no corresponden a ninguna especie descrita para la zona, y que a través del análisis de morfometría tradicional y geométrica se puede plantear la hipótesis que es una entidad taxonómica diferente (Soria-Barreto et al. 2008).

Los resultados de los análisis discriminantes manifestaron una segregación morfológica semejante entre los tres sitios, que a su vez ratifica las mismas tendencias morfológicas observadas en los análisis de componentes principales. Se diferenciaron un total de 19 medidas discriminantes, éstas fueron diferentes dependiendo del sitio analizado; aunque con existen ciertas semejanzas. La longitud de las mandíbulas superior e inferior fueron medidas significativas para diferenciar a *P. splendida*, *P. friedrichsthalii* y *C. salvini*, cuya interpretación funcional es la mencionada en párrafos anteriores.

La diferenciación de *T. helleri* y *T. meeki* se relacionó con la mayor longitud de las aletas anal y pectorales. Desde el punto de vista funcional, las aletas anales se relacionan con movimientos de maniobra y locomoción lenta (Webb 1984), las aletas pectorales han sido un elemento anatómico muy estudiado en la locomoción de los peces, cuya función se relaciona con movimientos de baja velocidad, como maniobra, freno e impulso para iniciar el nado. Se ha comprobado que las aletas pectorales están relacionadas con el mejor desempeño en los movimientos de maniobra en peces arrecifales (Gerstner 1999). También se ha comprobado que en *Lepomis macrochirus* facilitan la propulsión en las vueltas de estos peces (Drucker y Lauder 2002), en ambos ejemplos resultó importante la posición de la inserción de las aletas, así como una proporción entre el área y la longitud de las mismas.

Aunque con diferentes medidas, las especies de *Thorichthys* se asocian a sitios de aguas con poca velocidad. En cuanto a las especies de *Theraps*, estas se pueden diferenciar por la mayor longitud del pedúnculo caudal y cuerpos más anchos, las cuales corresponden a características de peces de zonas de rápidos. Los cíclidos morfológicamente muy parecidos, como las especies de *Vieja* se discriminan con nueve medidas, siendo la posición de la boca la más efectiva al diferenciar cuatro especies (Soria-Barreto y Rodiles-Hernández 2008b).

De este modo, las diferencias en la morfología manifestadas por los cíclidos entre los diferentes sitios, son consideradas como el resultado de la adaptación de los peces a las condiciones del medio. La adaptación es un proceso evolutivo que han manifestado los organismos a lo largo de su historia, se expresa a través de cambios anatómicos,

fisiológicos y etológicos que permiten su supervivencia en un determinado ambiente. Específicamente, si se piensa en adaptaciones ecomorfológicas deben considerarse todas aquellas características corporales relacionadas con el diseño funcional de los organismos, como la morfología relacionada para obtener y utilizar los recursos disponibles (Ricklefs y Miles 1994).

Las relaciones de similitud mostraron la formación de cuatro grupos. Estas relaciones morfológicas pueden ser una primera aproximación para suponer relaciones de parentesco entre los cíclidos analizados y podrían ser comparables con las hipótesis filogenéticas propuestas para el grupo de peces. Sin embargo, queda claro que el uso de caracteres morfológicos debe tomarse con cautela, porque estos pueden ser producto de modificaciones del ambiente, del desarrollo y polimorfismos, a diferencia de la información de parentesco obtenida de datos moleculares (Hillis 1987, Hillis y Wiens 2000).

Los cíclidos neotropicales pertenecen a la tribu Heroini, cuya distribución abarca desde Argentina hasta Texas (Kullander 1998), es un grupo de peces cuya clasificación taxonómica ha cambiado de manera constante y en la actualidad está inconclusa debido a la asignación de especies al género *Cichlasoma* (Kullander 2003), las relaciones filogenéticas se han enfocado a los peces sudamericanos y se incluyen pocos representantes de México y Centroamérica (Stiassny 1991, Chakrabarty 2004). La hipótesis más reciente incluye más especies de la zona (Concheiro et al. 2007), a partir de la información genética encuentran que la mayoría de los heroínos pueden ubicarse en dos linajes: los anfilofinos y los herictinos, en el primer grupo quedan

incluidos los géneros *Amphilophus*, *Archocentrus*, *Hypsophrys*, *Neetroplus*, *Parachromis* y *Petenia* y cinco géneros aún sin nombrar, los cuales tienen como grupo hermano a *Caquetaia*. Por su parte, los herictinos contienen un conjunto muy semejante, conformado por los géneros *Herichthys*, *Theraps*, *Vieja* y *Paratheraps*, que a su vez se relacionan con *Tomocichla*, *Herotilapia* y *Thorichthys* y tres géneros no nombrados; en conjunto se unen con las especies de *Astatheros*.

De esta manera, los resultados de los fenogramas obtenidos, coinciden en la formación de dos grupos que corresponderían a los dos linajes. En especial el parecido morfológico entre los herictinos es muy semejante al reportado con los datos moleculares de Concheiro et al. (2007). En cambio, el linaje de los anfilofinos es más pequeño y las relaciones de similitud en los fenogramas son diferentes.

Es importante conocer las tendencias evolutivas de las relaciones ecomorfológicas, cuando se examinan especies no relacionadas o filogenéticamente distanciadas que habitan en ambientes semejantes, es posible evidenciar convergencias (Motta y Kotrschal 1992), tal como se demostró entre los cíclidos de Sudamérica y África (Winemiller et al. 1995). Al analizar especies del mismo género o especie, se ha encontrado la evolución divergente o paralela de las características ecomorfológicas (Motta y Kotrschal 1992). En este caso, las especies de *Vieja* muestran una morfología semejante, que se refleja en sus relaciones morfológicas y en su filogenia, el caso contrario se encontró en *P. splendida* la cual muestra su morfología muy especializada, lo cual se refleja en un alejamiento dentro de los dendrogramas y parte de esta evolución divergente se pone de manifiesto en la filogenia; lo cual puede ser resultado

de su gran especialización morfológica, sin olvidar que falta relacionar las relaciones filogenéticas con las relaciones forma-función de los organismos.

Morfometría geométrica

Los resultados muestran una mejor separación entre los taxones analizados en comparación con la morfometría tradicional. Debido a que este tipo de análisis involucra características morfológicas difíciles de cuantificar relacionadas con la forma de los individuos, elimina los efectos del tamaño y la variabilidad intraespecífica (Zeldich et al. 2004). Las gradillas de deformación manifiestan cuatro patrones morfológicos cuyas diferencias se encuentran en la altura corporal, la longitud del pedúnculo caudal, cefálica y la aleta anal.

De esta manera, la descripción morfológica indica el hábitat que habitan los peces y el tipo de alimentación (Webb 1984). Los peces con cuerpos altos se asocian con zonas de baja velocidad en ríos o de litoral en lagos (Gatz 1979b, Wootton 1992); aquellos que son delgados y con pedúnculos alargados constituyen una forma hidrodinámica que pueden encontrarse en corrientes o en ambientes pelágicos (Lowe-McConnell 1991, Wootton 1992); y un mayor tamaño en la cabeza se asocia al consumo de presas grandes (Gatz 1979b).

La interpretación de las formas obtenidas concuerda con las inferencias ambientales encontradas a través del análisis morfométrico tradicional y también la complementa. *Parachromis friedrichsthalii*, *C. salvini* y *P. splendida* tienen una segregación morfológica semejante al poseer las mandíbulas inferior y superior largas. No obstante,

con la información de la morfometría geométrica se esperaría que *P. splendida* predominara en zonas con mayor corriente y para *C. salvini* y *P. friedrichsthalii* con poca velocidad. Las especies de *Vieja* en el análisis con las medidas tradicionales no mostraron una tendencia clara sobre el hábitat empleado, pero las gradillas de deformación indican que tienen cuerpos altos y cabezas pequeñas, así que pueden ubicarse en lugares con baja corriente. El resto de los taxones muestran un comportamiento semejante al encontrado por las medidas tradicionales.

En este trabajo, la aplicación de la morfometría geométrica permitió conocer y visualizar mejor las diferencias de la morfología de los peces, en comparación con la morfología tradicional. Sin embargo, con ésta última se identificaron las características discriminantes entre las especies que apoyan y complementan la información morfológica generada. En especies de *Amphilophus* en Centroamérica, igualmente, al emplear ambos métodos de análisis se obtuvo una mejor aproximación para conocer la variación morfológica interespecífica (Parsons et al. 2003). En cambio, la morfometría geométrica discriminó mejor a las poblaciones de *Tropheus moorii* habitantes del Lago Tanganyika porque se evidenciaron diferencias en la forma que son difíciles de medir en los peces, como el perfil dorsal de la cabeza (Maderbacher et al. 2008).

Es importante destacar que en este análisis se consideró la morfología de las 16 especies presentes en los tres sitios estudiados y muestra el espacio morfológico esperado en los ambientes donde coexisten todos los taxones, como algún lago de la reserva o la parte baja del río Usumacinta, y además habitan otras especies, como *Astatheros robertsoni* y *Vieja heterospila* (Chavéz- Lomelí et al. 1988). '*Cichlasoma*'

urophthalmus fue el único representante del lago Lacanjá, de modo que sería importante conocer la morfología de esta especie en los ríos y quizá los resultados puedan modificarse un poco, debido a que la morfología de los peces puede reflejar las diferencias en los hábitat empleados en los sistemas lóticos y lénticos (Langerhans et al. 2003).

Por su parte, el análisis de similitud reflejó la relación morfológica observada en el espacio multivariado, es decir, existe una agrupación que corresponde a peces con cabezas pequeñas y aleta anal corta y la otra incluye la morfología opuesta; otra vez, queda manifestada la separación y especialización morfológica de *Petenia* y en menor grado el alejamiento morfológico de *T. irregularis*.

Las agrupaciones morfológicas esencialmente mostraron la relación entre especies del mismo género. Desde el punto de vista ecomorfológico se espera que estas especies manifiesten un comportamiento alimentario parecido y dietas igualmente semejantes (Winemiller et al. 1995), sobretodo en los cíclidos ubicados antes como '*Cichlasoma*', cuya clasificación taxonómica inicialmente fue dividida en secciones basadas en la morfología trófica y que parece ser una característica que se conserva en las especies de *Thorichthys* y *Amphilophus* (Roe et al. 1997).

En este sentido, sería interesante analizar mediante la técnica de morfometría geométrica la variación en características asociadas a la alimentación como la región cefálica, los huesos relacionados con la captura y procesamiento del alimento de la región hiomandibular y en especial el aparato faríngeo, debido a que su configuración

constituye un elemento importante en el proceso de diversificación del grupo al facilitarles la especialización trófica (Stiassny 1991). Así mismo, desde el punto de vista taxonómico representa una característica que permite diferenciar a las especies y ha evidenciado la presencia de polimorfismos tróficos en los cíclidos (Hulsey et al. 2005, Barluenga et al. 2006).

USO DE HÁBITAT

Generalmente, los cambios temporales en los ríos afectan las características de las comunidades ícticas (Lowe-McConnell 1987), se modifica la distribución, diversidad, riqueza, dominancia y abundancia, incluso varían las asociaciones ícticas entre las temporadas de muestreo (Paulo-Maya y Ramírez-Enciso 1997). En el río Tzendales sólo se observaron pequeñas variaciones en la distribución y abundancia de algunas especies de cíclidos. No obstante, los valores de diversidad y equidad no fueron significativamente diferentes entre las épocas analizadas, tal como se ha reportado en la ictiofauna de otros ríos tropicales la variabilidad ambiental no tuvo un efecto temporal importante en las características de la comunidad (Rodiles-Hernández et al. 1999, Arrington y Winemiller 2003).

Los cambios estacionales en la ictiofauna son el resultado de las alteraciones en la biología de los peces como crecimiento, mortalidad, reproducción y migración. En este caso, quizá el diseño del muestreo fue insuficiente para registrar estos cambios o bien estas características no se modifican entre las temporadas de lluvias y estiaje. Se conoce que los cíclidos tienen una reproducción continua que permite mantener las

poblaciones constantes (Neil 1984, Winemiller 1989) y la migración es muy baja en los cíclidos; en ríos de Venezuela se han registrado desplazamientos menores a 5 km en *Cichla* (Hoeinghaus et al. 2003).

El análisis de agrupamiento mostró que los cíclidos forman cuatro conjuntos ícticos, aunque los análisis de superposición de nicho y de correspondencias canónicas definieron de manera más clara las relaciones espaciales entre las especies. De este modo, existe una segregación espacial de las especies de *Thorichthys* con respecto a los otros cíclidos, en el campo *Thorichthys* se observaron en zonas someras con baja velocidad de corriente. Se ha reportado que estas especies habitan en sitios que generalmente se ubican las secciones bajas y medias de los ríos, con poca velocidad de corriente; prefieren hábitat con sustrato suave de arena y cieno; se encuentran en planicies de inundación creadas con las lluvias fuertes (Conkel 1993). Así, este tipo de ambiente coincide con el esperado a través del análisis morfométrico, al poseer la aleta dorsal alta, aletas anal y pectorales largas y cuerpos altos.

Por su parte, *T. irregularis* se segrega en el espacio, al asociarse con lugares de mayor velocidad de corriente y con fondos rocosos, lo cual coincide con lo reportado por Conkel (1993). Este taxón presenta adaptaciones morfológicas para habitar zonas de rápidos con alta velocidad de corriente y prefiere hábitat rocosos, lo cual ratifica la morfología de estos peces con pedúnculo caudal largo, cuerpos aplanados y cabeza más corta. Un aspecto interesante es que las especies de *Theraps* tuvieron baja superposición en los sitios muestreados a pesar de ser especies reófilas; es posible que

manifiesten un reparto de hábitat o microhábitat basado en características como profundidad, vegetación o troncos sumergidos.

En el río Tzendales, hubo cinco asociaciones con fuerte superposición espacial: *A. nourissati* y *V. argentea*, *A. nourissati* y *V. synspila*, *V. argentea* con *V. intermedia* y *V. argentea* con *V. pearsei*, lo cual sugiere una fuerte interacción entre ellas porque son taxones estrechamente relacionados que pertenecen a la misma familia y género; tienen morfología y requerimientos similares. Así, su coexistencia puede explicarse mediante el reparto de algún tipo de recurso utilizado como el alimento (Ross 1986), porque se ha observado que especies similares que ocupan el mismo hábitat pueden diferenciarse en el tipo de dieta consumida (Schoener 1986).

Al respecto se conoce que sólo dos especies muestran segregación en el tipo de alimento consumido, *V. pearsei* es una especie herbívora (Conkel 1993), *V. synspila* tiene alimentación omnívora con tendencias herbívoras (Konings 1989), mientras que el resto se comportan como omnívoras, entonces, es posible que se diferencien a nivel de microhábitat.

De las especies restantes, sólo *V. argentea*, *V. synspila* y *A. nourissati* significativamente se asociaron con sitios de mayor profundidad. Se sabe que las especies de *Vieja* presentan cuerpos altos y robustos, cuya características se asocian con velocidades de corriente baja a moderada (Gatz 1979b). Pero los organismos de *A. nourissati* también habitan zonas de velocidad moderada, como aquellas cercanas a los rápidos (Allgayer 1989).

De lo anterior, se deduce la necesidad de estudiar el uso de los recursos alimenticios, espaciales y temporales en estos cinco taxones, ya que es posible que presenten un comportamiento alimentario diferencial, como lo han mostrado los morfos de *H. minckleyi* (Swanson et al. 2003, Cohen et al. 2005); segregaciones en el sitio a nivel de microhábitat como se manifiesta en los cíclidos africanos (Lowe-McConnell 1987) o bien segregación temporal como en la hora de alimentación (Arrington y Winemiller 2003).

MORFOLOGÍA Y HÁBITAT

En la época de lluvias la correlación morfológica muestra una baja segregación de las especies aunque se pueden diferenciar dos grupos: uno con mayor longitud y aplanamiento del pedúnculo caudal, longitud de la aleta pélvica y el ojo en posición más dorsal, relacionado con ambientes de fondo arenoso; el otro grupo con cuerpos anchos y con mayor altura de la aleta caudal, asociado con zonas de baja velocidad donde predomina el fondo lodoso.

Estos resultados concuerdan con el análisis del uso de hábitat, los cuales no evidenciaron una correlación entre la abundancia de cíclidos y la variabilidad ambiental. Es posible que no se registró una diferenciación porque los sitios muestreados tuvieron condiciones homogéneas durante las lluvias, como resultado del incremento en el nivel del agua y la velocidad de corriente en el río Tzendales. Se conoce que en esta época los ríos tropicales manifiestan cambios importantes en su cauce y características físico-

químicas como resultado del incremento en la concentración de sólidos suspendidos y disueltos, el nivel de agua y la velocidad de corriente (Lewis, 2008).

La interpretación funcional de las medidas obtenidas en la correlación morfológica sugiere que los peces pueden tener una mayor diferenciación del hábitat, por ejemplo el pedúnculo caudal largo permite a los peces ser buenos nadadores en zonas de alta velocidad y las aletas pectorales largas les permiten movimientos de maniobra en aguas quietas (Gatz 1981); así, el análisis muestra que ambos tipos de organismos se encuentran en ambientes homogéneos.

El análisis morfométrico hecho con las medidas tradicionales y la morfometría geométrica sugiere que los cíclidos se diferencian por el tipo de hábitat, en cualquiera de los sitios analizados. Aunque la correlación entre el hábitat y la morfología se restringió al río Tzendales se esperaría una mejor separación entre los taxones, sobretodo en el estiaje como se ha demostrado en otros ríos tropicales (Langerhans et al. 2003). Porque al disminuir el aporte de agua por la precipitación y arrastre a la cuenca de captación disminuye la turbidez, profundidad, velocidad de corriente y se modifica el tipo de sustrato (Lowe-McConnell 1987), de este modo se manifiesta una mejor diferenciación en los hábitat en el río y una diferenciación espacial en las comunidades ícticas.

En estiaje, los cíclidos mostraron una mayor diferenciación morfológica en comparación con la época de lluvias, pero no de manera clara. La principal separación se dio en las especies de *Theraps* por la mayor longitud del pedúnculo caudal, mayor proporción de

la línea media y el ojo en posición más dorsal, asociados con zonas rocosas con alta velocidad de corriente. También, *V. intermedia* se asocia con sitios de mayor velocidad pero se diferencia por la altura de la aleta caudal; el resto de las especies presentan medidas relacionadas con ambientes de baja velocidad o lénticos.

La segregación más importante corresponde a los cíclidos de las zonas de rápidos, estos peces están morfológicamente adaptados a la corriente rápida y se diferencian del resto de cíclidos en los ríos de Sudamérica y África (Lowe-McConnell 1991), en este caso queda claro que *T. irregularis* y *T. lentiginosus* son representantes de dichos hábitat y se corroboran las segregaciones morfológicas observadas con la morfometría.

Un aspecto que debe considerarse es que durante el muestreo la selección de las localidades de colecta se basó a nivel de macrohábitat y por tanto no pudieron visualizarse diferencias en el uso del hábitat; sobretodo en estiaje porque el nivel del agua disminuye y las condiciones físicas del agua permiten una mejor visualización de los peces y de las condiciones ambientales dentro del río. Se considera que trabajando a una escala más fina, como microhábitat, pueden obtenerse una mejor correlación entre la forma de los peces y el hábitat, involucrando cambios en la estructura física como la profundidad, vegetación, sustrato, así como la disponibilidad del recurso alimenticio.

Por lo general en los estudios ecomorfológicos se considera a toda la ictiofauna presente en el ambiente; entonces, la correlación entre el hábitat y la morfología se hace más evidente porque involucra especies que tienen requerimientos y

comportamientos diferentes y además es posible visualizar las convergencias en la morfología (Gatz 1979b, Winemiller 1991, Casatti y Castro 2006). En este trabajo sólo se analizó la morfología de los cíclidos, los cuales constituyen la familia más diversa en los ríos de la Reserva de Montes Azules (Lozano-Vilano et al. 2007). Aunque manifiestan una diferenciación morfológica, se esperaba que los requerimientos de estas especies fueran muy semejantes al ser taxones estrechamente relacionados que pertenecen al mismo género y familia, entonces los estudios a nivel de microhábitat pueden correlacionarse con la morfología.

ALIMENTACIÓN

El análisis de la dieta muestra que el espectro trófico de los cíclidos abarca especies carnívoras, herbívoras y omnívoras. Los carnívoros, las especies de *Theraps*, *C. salvini* y *P. friedrichsthalii*, principalmente consumen invertebrados acuáticos; '*Cichlasoma urophthalmus* come moluscos y *P. splendida* peces. En el género *Vieja* se encuentran especies herbívoras como *V. intermedia* y *V. pearsei*, omnívoras con tendencias herbívoras como *V. bifasciata* y *V. synspila*; *Vieja ufermanni* es omnívora con tendencias detritívoras y *V. argentea* es omnívora. *Astatheros nourissati* y *R. octofasciata* se comportaron como omnívoras, mientras que las especies de *Thorichthys* al parecer son omnívoras con tendencias detritófagas y carnívoras.

La dieta obtenida para las especies de *Thorichthys*, muestra un alto porcentaje de detritus, con ello puede pensarse que ambas especies son detritófagas. Sin embargo, la ingesta de detritus se consideró puede ser un componente incidental, debido al

comportamiento alimentario de estos peces, el cual consiste en cavar y tamizar fondos suaves para la obtención de invertebrados y vegetales (Koning, 1989). Además, se conoce que especies detritófagas muestran intestinos largos (Kramer y Bryant 1995) y en este caso en ambas especies se observaron intestinos cortos en comparación con las especies de *Vieja*, peces con tendencias detritófagas.

También es posible corroborar la dieta en estudios previos. En el caso de *T. helleri* no existe información bibliográfica reportada y *T. meeki* manifiesta una gran variación entre los estudios, porque se ha reportado con una dieta carnívora con tendencias insectívoras (Neil 1984), omnívora con tendencias fitófagas – detritófagas (Chávez-Lomelí et al. 1988) e incluso zooplantófaga (Valtierra-Vega y Schmitter-Soto 2000).

No obstante, resulta difícil eliminar del análisis la proporción del detritus, sobretodo por su elevado porcentaje en el contenido estomacal, porque se desconoce si estos peces obtengan algún componente nutritivo del detritus y por la variación en la dieta que manifiesta *T. meeki*.

A través del presente trabajo, se generó información de la dieta de especies recientemente descritas como *A. nourissati* y *V. ufermanni*. Se corroboró la alimentación reportada en otros sitios para *P. splendida*, *R. octofasciata*, *T. lentiginosus*, *T. irregularis*, *V. argentea*, *V. bifasciata*, *V. intermedia*, *V. pearsei* y *V. synspila* (Chávez-Lomelí et al. 1988, Konings 1989, Allgayer 1991, Conkel 1993, Velázquez 1997, Valtierra-Vega y Schmitter-Soto 2000).

‘Cichlasoma’ salvini tuvo una dieta carnívora, basada en el consumo de insectos como lo reporta Conkel (1993); sin embargo, este cíclido en la laguna Caobas en Quintana Roo, se comportó como zooplantófago (Valtierra-Vega y Schmitter-Soto 2000). *Parachromis friedrichsthalii* principalmente se alimentó de invertebrados acuáticos, aunque se ha reportado como piscívoro (Conkel 1993) y omnívoro con tendencias carnívoras (Chávez-Lomelí et al. 1988). *‘Cichlasoma’ urophthalmus* tuvo una dieta carnívora basada en el consumo de moluscos, aunque su alimentación cambia a omnívoro con tendencias carnívoras (Chávez-Lomelí et al. 1988) y omnívoro (Nico et al. 2007).

Los cíclidos *C. salvini*, *P. friedrichsthalii* y *C. urophthalmus*, manifestaron un cambio en el tipo alimentación en los diferentes sitios dependiendo del alimento disponible, aunque manifiesten una morfología relacionada con el consumo de algún tipo de alimento, se comportan como oportunistas. El caso más evidente es *C. urophthalmus*, la cual posee dientes faríngeos molariformes como se observó en este trabajo, se conoce que este tipo de dentición en el aparato faríngeo le permite el consumo de presas duras y en cíclidos se ha relacionado con el consumo de moluscos (Sage y Selander, 1975); no obstante, puede consumir otro tipo de alimento como algas, plantas, peces y detritus (Chávez-Lomelí et al. 1988, Nico et al. 2007). Esta flexibilidad en la dieta de los cíclidos les permite adaptarse a diferentes tipos de hábitat, así como mantenerse en ambientes cambiantes con fluctuaciones en el alimento disponible, como es común en la ictiofauna de los ríos de zonas tropicales (Lowe-McConnell 1987).

La amplitud de nicho trófico se relaciona con la especialización que mostraron los cíclidos en la dieta. Las especies con mayor amplitud, *V. argentea* y *V. bifasciata*, son especies omnívoras en cuya dieta se reconocieron 10 y ocho artículos alimenticios, respectivamente. En cambio, las más especializadas fueron *P. splendida*, por comer sólo peces y *V. pearsei* al consumir plantas.

Se ha considerado que los peces son organismos que no manifiestan especializaciones tróficas, en especial aquellos provenientes de ríos, debido a las fluctuaciones en el suministro del alimento producto de la estacionalidad, por lo que se mantienen como especies generalistas (Lowe-McConnell 1987). En cambio, en los sistemas lénticos el ambiente es más estable, se ha observado una mejor diferenciación en el hábitat y el alimento de los peces, los cíclidos africanos son un claro ejemplo de esta diferenciación. Pero a su vez son un caso especial de radiación adaptativa (Meyer 1993). También esta especialización trófica se pone de manifiesto en cíclidos del Neotrópico pero en una escala menor, comparada con los africanos (Barluenga et al. 2006).

La superposición de nicho trófico indica que 15 pares de cíclidos muestran valores altos, sin embargo, al realizar el análisis de ji cuadrada sólo dos pares no tuvieron diferencias significativas en la alimentación, *C. salvini* y *P. friedrichsthalii* tuvieron alta superposición ($O_{jk} = 0.99$). Ambas especies principalmente se alimentan de invertebrados acuáticos, lo mismo se observó entre *V. intermedia* y *V. pearsei* cuya dieta se basó en el consumo de vegetales ($O_{jk} = 0.99$).

En este caso, *C. salvini* y *P. friedrichsthalii* manifestaron una fuerte superposición trófica pero el estudio espacial mostró bajos valores de superposición, lo cual indica que aunque ambas especies consumieron el mismo tipo de alimento, pocas veces se encontraron cohabitando. En el caso contrario se encuentra *A. nourissati* y *V. synspila*, que mostraron una fuerte asociación espacial pero tuvieron una segregación en el alimento consumido. De este modo, estos cíclidos mostraron una segregación diferencial en el uso de los recursos, lo cual disminuye las posibles interacciones competitivas entre ellas y permite su coexistencia, como se ha observado en diferentes grupos taxonómicos como mamíferos, reptiles, aves y peces (Schoener 1986).

Otras especies de cíclidos, que tuvieron alta superposición espacial, como *A. nourissati* con *V. argentea*, *V. argentea* con *V. intermedia*, *V. argentea* y *V. pearsei* también tuvieron valores altos de superposición trófica; no obstante, las pruebas de ji cuadrada indican que existen diferencias significativas en la dieta.

Las especies de *Thorichthys* tuvieron valores altos en ambas dimensiones, espacial y trófica. Estos organismos se ubican en zonas someras de los ríos, donde predomina el sustrato lodoso, del cual obtienen su alimento. Si la presencia de detritus es incidental y no tiene un componente nutricional para los *Thorichthys*, los valores de superposición trófica sobrestiman la relación entre las especies. De este modo, no existiría una fuerte interacción por el alimento.

Se puede considerar que su coexistencia se mantenga a través de una diferenciación a nivel de microhábitat utilizado para la alimentación e incluso para la reproducción, pudiendo ubicarlos en diferentes niveles en la columna de agua o tipo de sustrato, considerando que se han observado diferencias en la profundidad del sitio donde habitan adultos y juveniles de *T. meeki* (Neil 1984). La dimensión espacial pudiera ser importante entre los *Thorichthys*, por medio de segregaciones en la hora de alimentación, por medio de cambios de la dieta y hábitat en su ciclo de vida y entre las diferentes clases de talla.

MORFOLOGÍA Y DIETA

Desde la perspectiva de la ecomorfología ciertas características como la longitud del intestino, la posición de la boca y el tipo de dientes, están relacionadas con la ecología trófica de las especies, determinan cómo y de qué se alimenta un pez. En este estudio, los cíclidos mostraron una diferenciación en la morfología trófica con base en el análisis morfométrico y en el análisis de correspondencias canónicas, donde se corrobora la segregación trófica y una alta correlación entre la morfología y la alimentación, diferenciando a las especies en carnívoras, herbívoras y omnívoras.

La proyección del hocico y la abertura bucal se relacionan con el consumo de peces en *P. splendida*, *P. friedrichsthalii* y *C. salvini*. La proyección es una característica presente en los peces carnívoros, cuya función es importante para la succión de presas evasivas, como se ha demostrado en *P. splendida* (Waltzek y Wainwright 2003). Por su parte, el tamaño de la boca está relacionado con el tamaño de las presas: aquellos peces con

bocas más grandes son capaces de adquirir alimento más grande (Keast y Webb 1966). Ambas medidas están fuertemente relacionadas y se ha demostrado que cíclidos heroínos con alimentación por succión, realizan la expansión del hocico denominada “ram speed”, tienen aberturas bucales más grandes, lo cual les permite consumir peces. Estas son características que les proporcionan a este grupo de peces una mejor habilidad para la locomoción y alimentación (Higham et al. 2007).

Se encontró una fuerte relación entre la longitud del intestino con el consumo de vegetales y algas en *V. intermedia*, *V. synspila*, *V. ufermanni*, *V. pearsei* y *V. bifasciata*. La longitud del intestino es una característica morfológica que está relacionada con el tipo de alimento consumido; los peces carnívoros tienen longitudes cortas, seguidas en tamaño por los omnívoros, mientras que los herbívoros presentan intestinos más largos, lo cual les facilita la degradación y absorción del material vegetal (Kramer y Bryant 1995).

El análisis muestra que la posición de la boca y el tamaño de la placa dentada del ceratobranquial son medidas importantes en la correlación, aunque se desconoce si existe una relación directa con el consumo de algún artículo alimenticio en los cíclidos. Se conoce que los peces con boca en posición terminal, se alimentan de la superficie y la parte media de la columna de agua, en cambio la boca ventral permite que obtengan el alimento del fondo (Gatz 1979b), los cíclidos del género *Theraps* y en menor grado los de *Vieja* tienen la boca en posición más ventral, lo cual se relaciona con el consumo de invertebrados acuáticos, detritus, algas y material vegetal.

El ancho de la placa del ceratobranquial tiene una alta correlación con el tamaño del área dentada del hueso y a su vez favorece la presencia de dientes más grandes, lo cual se observó durante la revisión del aparato faríngeo. Las especies de *Vieja* mostraron huesos más anchos, gruesos y con dentición diferencial entre especies, desde papiliformes en *V. pearsei*, *V. synspila* y *V. ufermanni* hasta molariformes en *V. argentea*, lo cual indica que las mandíbulas faríngeas son importantes en la triturar y desmenuzar su alimento principalmente de origen vegetal. En cambio, *P. splendida* tuvo el ceratobranquial más largo y estrecho con dientes muy pequeños y es semejante al aparato faríngeo de los cíclidos piscívoros de los lagos africanos (Wootton 1990).

El diámetro ocular resultó otra medida importante en la correlación morfológica y de acuerdo con los resultados, éste se asocia a las especies que consumen invertebrados acuáticos y terrestres, moluscos y materia orgánica como *R. octofasciata* y las especies de *Theraps* y *Thorichthys*. El tamaño del ojo está relacionado con la capacidad visual de los peces en especial para ver el alimento (Gatz 1979b) y también con la ubicación del pez en la columna de agua, los peces con ojos más pequeños son encontrados en el fondo (Wikramanayake 1990). Entonces es probable que los cíclidos con ojos más grandes se ubiquen en la columna de agua y así puedan diferenciar mejor a los artículos alimenticios. Los resultados muestran una relación poco clara, porque las especies de *Thorichthys* poseen los ojos más grandes pero se observaron habitando lugares someros.

A través de la morfología trófica se pudo conocer que la forma de alimentación de algunos cíclidos es por succión hacia presas evasivas y en otros; tomando en cuenta la

longitud del intestino, el tipo de alimento consumido es de origen vegetal. Los resultados indican que los cíclidos manifiestan una amplia diversidad trófica semejante a la reportada en otros ambientes tropicales que incluyen peces de diferentes familias y analizan los mismos atributos morfológicos: la longitud del intestino, la abertura bucal y la posición de la boca (Piet 1998, Pouilly et al. 2003, Ward-Campbell et al. 2005). Y apoya la idea que los cíclidos del Neotrópico manifiestan especializaciones alimentarias y relaciones ecomorfológicas tróficas importantes para su coexistencia (Winemiller et al. 1995, Hulsey y García de León 2005).

ONTOGENIA

En los estudios ecomorfológicos se ha considerado que la ontogenia constituye una parte importante para conocer el cambio en la relación forma-función (Motta y Kotrschal, 1992). Los cambios analizados en este trabajo no incluyen toda la ontogenia, más bien se limitan desde las tallas juveniles hasta adulto. Se observa que las tres especies analizadas mostraron modificaciones graduales en su morfología y alimentación conforme crecen.

El análisis con morfometría geométrica permite visualizar mejor los cambios que ocurren en los organismos y muestra que las principales modificaciones ocurren en la región cefálica. Existe un desplazamiento en la posición del ojo hacia la parte dorsal en *A. nourissati*, dorsal y posterior en *T. lengitinosus* y en *V. ufermanni* hacia la parte posterior. Los ejemplares adultos incrementan su altura corporal, esto se hace más

evidente en *V. ufermanni* y en menor grado en *T. lengitinosus* y la boca de *V. ufermanni* se desplaza hacia la región ventral.

La posición del ojo en los peces se ha relacionado con la ubicación en el hábitat, organismos con ojos en posición dorsal se asocian con ambientes bénticos e incluso con el sedentarismo; ojos lateralmente localizados indican que los peces habitan zonas pelágicas. La altura corporal también es una medida asociada al hábitat, peces más altos se ubican hacia zonas con poca velocidad de corriente; en cambio, la posición de la boca se relaciona con la ubicación del alimento consumido, si es béntico la boca se ubica hacia la parte ventral del pez (Gatz 1979b). De esta manera, los organismos adultos de las especies analizadas tienden a ubicarse en zonas más profundas y quietas, *V. ufermanni* muestra un cambio mayor en sus características morfológicas para habitar zonas pelágicas y asociadas al fondo donde obtiene su alimento.

El tipo de crecimiento en relación al peso y talla fue isométrico en las tres especies. Las tallas adultas de *V. ufermanni* fueron mucho más grandes, altos y pesados que los juveniles, dicha morfología se relaciona con ambientes estables (Keast y Webb 1966) y apoya las modificaciones morfológicas observadas con el análisis ontogénico obtenido de la morfometría geométrica; no obstante, no hubo diferencias significativas en la pendiente de crecimiento con el valor esperado en un crecimiento isométrico.

El tipo de crecimiento encontrado en las medidas morfológicas tiene un elemento en común, en los organismos adultos el tamaño del ojo tiene un crecimiento alométrico negativo. La interpretación funcional de esta característica se encuentra asociada a la

dieta y al hábitat. Si se considera que peces con ojos más pequeños se ubican en sitios profundos (Wikramanayake 1990), se vuelve a corroborar que los organismos adultos se localizan en zonas con mayor profundidad en comparación con los juveniles.

Desde el punto de vista trófico, el diámetro ocular se asocia con la capacidad visual de los peces como los depredadores, que esencialmente consumen invertebrados acuáticos (Gatz 1979b). Entonces, si la dieta de *A. nourissati* y *V. ufermanni* es omnívora y de *T. lengitinosus* es carnívora con el consumo de insectos acuáticos y gasterópodos, se esperaría que estos peces tuvieran ojos pequeños porque su tamaño no resultaría importante para localizar el alimento. Pero esta relación no se cumple, porque los datos morfométricos indican que peces carnívoros como *P. splendida* con ojos relativamente pequeños.

Los cambios en la dieta se presentaron de manera gradual en las especies analizadas. Pero las medidas analizadas, no reflejan de manera clara los cambios en la dieta de estos cíclidos, más bien proporcionan información sobre el hábitat ocupado por los organismos.

Aunque las modificaciones en la morfología fueron graduales, pueden verse reflejadas en características que no se analizaron en este trabajo, como el tamaño de la boca que indica el tamaño de los artículos consumidos (Gatz 1981) o la longitud del intestino, que puede tener un crecimiento alométrico negativo cuando los peces cambian su alimentación desde herbívora a carnívora (Kramer y Bryant 1995). También se debe considerar la morfología del aparato faríngeo; éste se encuentra fuertemente

relacionado al tipo de alimento consumido en los cíclidos y en la especialización trófica de las especies (Stiassny, 1991). Entonces si durante el crecimiento de *T. lengitinosus*, los juveniles consumen más gasterópodos e invertebrados acuáticos y en tallas adultas predominan los invertebrados acuáticos puede esperarse en tallas pequeñas predominen los dientes molariformes y en tallas adultas son papiliformes.

INTEGRACIÓN DE LA INFORMACIÓN

El análisis morfométrico tradicional, demostró que los cíclidos manifiestan diferencias morfológicas relacionadas con el tipo de alimento y el hábitat. Estas características tienen una interpretación funcional y permiten inferir cómo es el uso de los recursos, así como la organización de los cíclidos en estos sitios. Además, se evidenció un patrón morfológico, semejante entre los cíclidos provenientes de tres diferentes sitios, por lo cual, se puede considerar que las características morfológicas de los cíclidos no variarán mucho en los sistemas acuáticos de la reserva.

Por supuesto, la similitud en el patrón morfológico fue mayor en los cíclidos de los ríos Tzendales y Lacanjá, en comparación con aquellos provenientes del lago Lacanjá. Los peces en el lago, mostraron diferencias morfológicas en características relacionadas con el uso del hábitat como la longitud y altura de las aletas o la longitud del pedúnculo caudal. Dichas características, son asociadas con ambientes de mayor estabilidad ambiental, como los sistemas lénticos o zonas pelágicas.

Por su parte, el análisis comunitario de los cíclidos del río Tzendales, demostró que estos peces constituyen un elemento íctico estable en la ictiofauna, manifestaron poca variación en su riqueza, diversidad, distribución y abundancia, entre las temporadas de lluvia y estiaje. Al igual que otros peces de ríos tropicales, los cíclidos tuvieron un uso diferencial del hábitat, que se manifestó mediante una correlación entre la abundancia y los sitios de muestreo, pero únicamente durante el estiaje. Entonces, sería importante analizar las características comunitarias de los cíclidos en los lagos de la región, porque los atributos pueden verse modificados por factores ambientales diferentes a los encontrados en el río Tzendales y se podría encontrar una mayor correlación entre la morfología y el hábitat.

La morfomería geométrica permitió diferenciar cuatro patrones morfológicos, los cuales pueden relacionarse al uso diferencial del hábitat. No obstante, el análisis de correlación canónica de la morfología con el hábitat en el río Tzendales, no logró evidenciar esa diferenciación. En cambio, sólo corroboró la segregación del hábitat en estiaje, por parte de los organismos de *Theraps*, estos cíclidos poseen características asociadas a zonas de rápidos en los ríos como un pedúnculo caudal largo y el ojo en posición más ventral.

Aunque en la zona de estudio existen 16 especies de cíclidos, los resultados obtenidos demuestran la coexistencia de hasta 10 especies en un mismo sitio, revelando que los cíclidos muestran una escasa diferenciación por el hábitat, la principal segregación está dada por los peces que viven en las zonas de corriente y además está correlacionada por sus características morfológicas; de este modo existe una fuerte superposición espacial.

De manera teórica, se esperaría que especies con requerimientos semejantes, manifiesten alguna diferenciación en el uso de los recursos. En este caso, la dieta de los cíclidos mostró un amplio uso del alimento disponible, como peces, invertebrados acuáticos, invertebrados terrestres, plantas y detritus. Algunos cíclidos que coexisten manifestaron una segregación trófica, esto es, consumen diferente tipo de alimento y de esta manera minimizan la posible competencia entre ellas. Otras especies mantuvieron una fuerte superposición espacial y trófica, pero los análisis estadísticos mostraron diferencias significativas en las proporciones del alimento consumido.

Por su parte, el análisis ontogénico demostró que la principal variación de *A. nourissati*, *T. lentiginosus* y *V. ufermanni* se ubica hacia la región cefálica. Aunque el estudio se restringió a tallas juveniles y adultas, los resultados indican que estas especies pertenecientes a diferentes grupos tróficos, durante su crecimiento presentan modificaciones en las características relacionadas con la alimentación.

Con los resultados obtenidos es evidente que uno de los mecanismos más importantes para la coexistencia de cíclidos es el reparto de recursos, el cual se apoya en la diversificación morfológica observada para la familia Cichlidae en otras regiones. Además, los resultados muestran una fuerte correlación entre la morfología y el alimento consumido, lo cual sustenta las ideas sobre la diversificación del grupo en el Neotrópico.

Adicionalmente, la información morfológica obtenida permite hacer inferencias sobre los mecanismos involucrados en el origen y diversificación de los cíclidos. Se sabe que los

cíclidos de México y Centroamérica son originarios de Sudamérica, los mecanismos involucrados en su dispersión y colonización en el territorio mexicano, aún no quedan claros. Pero con los resultados obtenidos, se sugiere que la diversificación morfológica fue un mecanismo que permitió la diversidad del grupo.

Considerando la hipótesis filogenética de Concheiro et al. (2007), los cíclidos estudiados que pertenecen a los herictinos muestran una mayor diversificación trófica y morfológica, existen especies carnívoras, herbívoras, omnívoras; en cambio, en los anfilofinos predominan los carnívoros. Esta diferenciación morfológica puede indicar que quizá las especies de los herictinos colonizaron primero el territorio mexicano, lograron adaptarse y diversificarse gracias al origen evolutivo independiente entre las mandíbulas oral y faríngea, que les facilitó la diferenciación ecológica y funcional. En cambio, los anfilofinos se diferenciaron en territorio centroamericano y posteriormente colonizaron México, por lo cual la morfología observada a lo largo de su patrón de distribución es similar.

Son sólo hipótesis sobre el origen y diversificación de los cíclidos en el sureste mexicano. Es necesario que se revisen a partir de las evidencias geológica y tectónica de la región con la finalidad de tener información sobre los procesos involucrados y además incluir información de otras familias de peces e incluso de grupos taxonómicos como los anfibios. Sin embargo, queda claro que los cíclidos muestran especializaciones tróficas que les han permitido explorar los recursos e incrementar su diversidad.

CONCLUSIONES

Los cíclidos del río Tzendales, río y lago Lacanjá muestran un patrón morfológico semejante y tienen una segregación morfológica relacionada con el alimento y el hábitat. Los peces provenientes de los ríos mostraron un comportamiento más semejante en comparación con aquellos del lago.

Se logró diferenciar a *P. splendida*, *P. friedrichsthalii* y *C. salvini* por la longitud de las mandíbulas. Las especies de *Thorichthys*, *P. friedrichsthalii* y *C. salvini* por la altura de la aleta dorsal y las especies de *Theraps*, por la longitud del pedúnculo caudal.

La morfometría geométrica permitió diferenciar a todas las especies, de las cuales logran identificar cuatro formas, peces con cuerpos altos, la cabeza y la aleta anal larga como *C. salvini*. Cuerpos bajos con cabeza y aleta anal larga, pedúnculos largos como en *P. splendida*. Peces con cabeza pequeña y cuerpos altos como las especies de *Vieja*. Organismos con cabeza pequeña, cuerpo deprimido y pedúnculo largo, como en *Theraps*.

En el río Tzendales la diversidad y riqueza de cíclidos no varió significativamente entre temporadas. Sólo durante el estiaje se logró asociar el uso de hábitat y la abundancia. *Theraps irregularis* habita zonas de rápidos con alto porcentaje de piedras en el sustrato y velocidad de corriente. *Astatheros nourissati*, *C. salvini*, *P. splendida*, *V. argentea*, *V. synspila* y *V. ufermanni* se encuentran en zonas con mayor profundidad y menor corriente. De este modo, tuvieron más alta superposición en el hábitat.

La relación entre la morfología y el hábitat muestra fue poco significativa, pero es evidente la separación de *Theraps* por su pedúnculo caudal largo y el ojo en posición más ventral, hacia zonas con sustrato rocoso y mayor velocidad. Sin embargo, esta segregación sólo se presenta durante el estiaje, lo cual apoya la correlación entre la abundancia y el hábitat.

La dieta de las especies muestra la presencia de cíclidos herbívoros, omnívoros y carnívoros y se detectaron valores altos de superposición entre las especies carnívoras y las especies de *Vieja*. Se evidenció una segregación diferencial en los recursos, algunas especies que tuvieron una fuerte superposición espacial tuvieron una segregación trófica y aquellas especies con altos valores de superposición trófica tuvieron diferencias significativas en el alimento consumido, lo cual es un posible mecanismo que su coexistencia.

La correlación entre la morfología trófica y la dieta es alta, muestra una diversificación de los cíclidos y se relaciona con la longitud del intestino, posición del ojo, ancho del ceratobranquial, expansión de las mandíbulas, abertura bucal y diámetro ocular. Los carnívoros se segregan por la alimentación por succión donde son importantes la expansión del hocico y la abertura bucal; los herbívoros por la longitud del intestino y los omnívoros por el diámetro ocular.

El análisis ontogénico de la morfología en *A. nourissati*, *T. lentiginosus* y *V. ufermanni* muestra que los principales cambios son en la región cefálica, cuya interpretación

morfológica indica cambios en el hábitat entre tallas pequeñas y grandes. Los cambios en la morfología y dieta son graduales.

Los cíclidos estudiados manifiestan un mecanismo de reparto de recursos que explica su coexistencia, el cual está reforzado por la diferenciación morfológica de las especies. Existe la diversidad trófica en las especies, la cual apoya las ideas de especiación en la familia Cichlidae y las propuestas de diversificación de los cíclidos Neotropicales.

RECOMENDACIONES

En los estudios ecomorfológicos es necesario comprobar si las relaciones entre la morfología y la ecología proporcionan a los peces una eficiencia en el ambiente. En este caso, sería interesante probar a nivel experimental algunas de las relaciones encontradas, por ejemplo si la presencia de la longitud del pedúnculo caudal en *T. irregularis* le permite tener una mejor habilidad de nado en diferentes escenarios ambientales.

A través del análisis morfológico se sugiere una segregación del hábitat en los cíclidos del lago Lacanjá, aunque se realizó una exploración visual de este ambiente, resulta importante conocer los hábitat del lago y la distribución espacial de los cíclidos mediante observaciones y cuantificaciones *in situ* en un estudio más completo. Dadas sus condiciones de transparencia y estabilidad, se podrán realizar estudios etológicos sobre el comportamiento alimentario y reproductivo, estimar el uso de hábitat para la obtención de alimento y el establecimiento de nidos.

Un aspecto a trabajar es la correlación entre la morfología y hábitat pero a una escala más fina, como el microhábitat. Debido a que la mayor parte de los cíclidos habitan zonas de pozas o remansos con poca velocidad de corriente, es posible detectar diferencias si se considera el tipo de sustrato, vegetación, velocidad y la ubicación de las especies en la columna de agua.

En este trabajo se estudió la variación morfológica desde juveniles hasta adultos. Sin embargo, es necesario analizar esta variación desde tallas más pequeñas, porque los cambios pueden ser más abruptos y se puede obtener más información sobre la dieta y uso de hábitat en el ciclo de vida de las especies. Se debe considerar las características relacionadas con la dieta, como el aparato faríngeo, el tamaño de la boca o la longitud del intestino, para tener una mejor correlación entre la ontogenia y el tipo de alimentación en los cíclidos.

LITERATURA CITADA

- Allgayer R. 1989. Révision et redescription du genre *Theraps* Günther, 1862. Description de deux espèces nouvelles du Mexique (Pisces, Perciformes, Cichlidae). *Revue Française des Cichlidophiles*, 10(90): 4-30.
- Allgayer R. 1991. *Vieja argentea* (Pisces, Teleostei, Cichlidae) Une espèce nouvelle d'Amérique centrale. *Revue Française des Cichlidophiles*, (114): 2-15.
- Allgayer R. 2002. *Vieja ufermanni* sp. nov., un Cichlidé nouveau du bassin du Río Usumacinta et du Río de la Pasión, Amérique centrale (Pisces: Perciformes). *L'an Cichlidé*, 2: 14-17.
- Arrington DA, Winemiller KO. 2003. Diel changeover in sandbank fish assemblages in a neotropical floodplain river. *Journal of Fish Biology*, 63:442–459
- Athié LM. 1987. Calidad y cantidad del agua en México. *Universo Veintiuno*, México. Pp. 152.
- Barel CDN. 1983. Towards a constructional morphology of cichlid fishes (Teleostei, Percoformes). *Netherlands Journal of Zoology*, 33(4): 357-424.
- Barluenga M, Stölting KN, Salzburger W, Muschick M, Meyer A. 2006. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. *Nature*, 439: 719-723.
- Bronte CR., Fleischer GW, Maistrenko SG, Pronin NM. 1999. Stock structure of Lake Baikal omul as determined by whole-body morphology. *Journal of Fish Biology*, 54: 787–798
- Bussing WA. 1976. Geographic distribution of the San Juan ichthyofauna of Central America with remarks on its origin and ecology. Pp. 157-175. En: Thorson TB. (ed). *Investigations of the ichthyofauna of Nicaragua Lakes*. University of Nebraska, Lincoln.

- Cailliet G, Love M, Ebeling A. 1996. Fishes: a field and laboratory manual on their structure, identification and natural history. Waveland, Long Grove, Illinois. Pp. 194.
- Casatti L, Castro RMC. 2006. Testing the ecomorphological hypothesis in a headwater riffles fish assemblage of the rio São Francisco, southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology* 4(2): 203-214
- Catena A, Ramos MM, Trujillo HM. 2003. Análisis Multivariado. Un manual para investigadores. Biblioteca Nueva, S. L., Madrid. Pp. 413.
- Chakrabarty P. 2004. Cichlid biogeography: comment and review. *Fish and Fisheries*, 5: 97–119.
- Chávez-Lomelí MO., Mattheeuws AE, Pérez-Vega MH. 1988. Biología de los peces del río San Pedro en vista de determinar su potencial para la piscicultura. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Villahermosa. Pp. 222.
- Cohen AE, Hendrickson DA, Parmesan C, Marks JC. 2005. Habitat segregation among trophic morphs o the Cuatro Ciénegas cichlid (*Herichthys minckleyi*). *Hidrobiológica*, 15(2 especial): 169-181.
- Concheiro PGA, Říčan O, Ortí G, Birmingham E, Doadrio I, Zardoya R. 2007. Phylogeny and biogeography of 91 species of heroine cichlids (Teleostei: Cichlidae) based on sequences of the cytochrome b gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(1): 91-110
- Conkel D. 1993. Cichlids of North and Central America. T.F.H., Neptune City, NJ. Pp. 64.
- Crisci JV, López Armengol MF. 1983. Introducción a la Teoría y Práctica de la taxonomía numérica. Organización de Estados Americanos, Washington. Pp. 132.

- de la Cruz AG. 1994. ANACOM. Sistema para el ANALISIS de COMunidades. Versión 3.0. CICIMAR, IPN, México. Pp. 99.
- Drucker EG, Lauder GV. 2002. Wake dynamics and locomotor function in fishes: interpreting evolutionary patterns in pectoral fin design. *Integrative and Comparative Biology*, 42(5): 997-1008
- Drucker EG, Lauder GV. 2005. Locomotor function of the dorsal fin in rainbow trout: kinematic patterns and hydrodynamic forces. *The Journal of Experimental Biology*, 208: 4479-4494.
- Dunhan AE. 1980. An experimental study of interspecific competition between the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. *Ecological monographs*, 50(3): 309-330
- Felley JD. 1984. Multivariate identification of morphological-environmental relationships within the Cyprinidae (Pisces). *Copeia*, (2): 442-455.
- Gaspar-Dillanes MT. 1996. Aportación al conocimiento de la ictiofauna de la Selva Lacandona, Chiapas. *Zoología Informa*, (33): 41-54.
- Gatz AJ Jr. 1979a. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology*, 60(4): 711-718.
- Gatz AJ Jr. 1979b. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, 21: 91-124.
- Gatz AJ Jr. 1981. Morphologically inferred niche differentiation in stream fishes. *American Midland Naturalist*, 106(1):10-21.
- Gerstner CL. 1999. Maneuverability of four species of coral-reef fish that differ in body and pectoral-fin morphology. *Canadian Journal of Zoology*, 77: 1102-1110

- Gottfried MD. 1986. Developmental transition in feeding morphology of the midas cichlid. *Copeia*, (4): 1028-1030
- Helfman GS, Collette BB, Facey DE. 1997. The diversity of fishes. Blackwell Science, Malden. Pp. 528.
- Higham TE, Hulsey CD, Řičan O, Carroll AM. 2007. Feeding with speed: prey capture evolution in cichlids. *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 70–78
- Hillis DM, Wiens JJ. 2000. Molecules versus morphology. Conflicts, artifacts, and misconceptions. Pp. 1-19. En: Wiens JJ, (ed). *Phylogenetic. Analysis of morphological data*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Hillis DM. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 23-42.
- Hoeinghaus DJ, Layman CA, Arrington DA, Winemiller KO. 2003. Movement of *Cichla* species (Cichlidae) in a Venezuelan floodplain river. *Neotropical Ichthyology*, 1(2): 121-126
- Hollister G. 1934. Clearing and dyeing fish for bone study. *Zoology*, 12(10): 89 102.
- Hulsey CD, García de León FJ, Sánchez Y, Hendrickson DA, Near TJ. 2004. Temporal diversification of Mesoamerican cichlid fishes across a major biogeographic boundary. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31(2): 754-464.
- Hulsey CD, García de León FJ. 2005. Cichlid jaw mechanics: linking morphology to feeding specialization. *Functional Ecology*, 19: 487-494.
- Hulsey CD, Hendrickson DA, García de León FJ. 2005. Trophic morphology, feeding performance and prey use in the polymorphic fish *Herichthys minckleyi*. *Evolutionary Ecology Research*, 7: 1-22.

- INE. 2000. Programa de manejo de Reserva de la Biosfera Montes Azules, México. Instituto Nacional de Ecología. SEMARNAP, México. Pp. 255.
- Keast A, Webb D. 1966. Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. *Journal Fisheries Research Board of Canada*, 23(12): 1845-1874.
- Klingerberg CP. 1996. Multivariate allometry. Pp: 23-49. En: Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor GJP, Slice DE. (eds). *Advances in morphometrics*. Plenum Press New York.
- Konings A. 1989. *Cichlids from Central America*. T.F.H., Neptune City, NJ. Pp. 222.
- Kramer DL, Bryant MJ. 1995. Intestine length in the fishes of a tropical stream: 2. Relationships to diet- the long and short of a convoluted issue. *Environmental Biology of Fishes*, 42: 129-141.
- Krebs CJ. 1999. *Ecological methodology*. 2a ed., Addison-Welsey, Menlo Park. Pp. 620.
- Kullander SO. 1998. A phylogeny and classification of the South American Cichlidae (Teleostei : Perciformes). Pp. 461-498. En: Malabarba LR, Reis RE, Vari RP, Lucena MS, Lucena CAS (eds). *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre.
- Kullander SO. 2003. Family Cichlidae (Cichlids). Pp. 605-654. En: Reis RE, Kullander SO, Ferraris CJJr. (orgs). *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre.
- Langerhans RB, Layman CA, Langerhans AK, Dewitt TJ. 2003. Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80: 689–698.
- Lévêque C. 1997. *Biodiversity dynamics and conservation: the freshwater fish of tropical Africa*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 438.

- Lewis WM Jr. 2008. Physical and chemical features of tropical flowing waters. Pp. 1-21, En: Dudgeon D. (ed). Tropical stream ecology. Academic Press, San Diego.
- López-Hernández H. 2004. Phylogeny of cichlids from South America (Perciformes: Labroidei). Tesis doctoral, Texas A&M University, College Station. 178 p.
- Lowe-McConnell RH. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 382.
- Lowe-McConnell RH. 1991. Ecology of cichlids in South American and African waters, excluding the African Great Lakes. Pp. 60-85. En: Keenleyside MHA. (ed). Cichlid fishes. Behaviour, ecology and evolution. Chapman and Hall, London.
- Lozano-Vilano ML, Contreras-Balderas S. 1987. Lista zoogeográfica y ecológica de la ictiofauna continental de Chiapas, México. The Southwestern Naturalist, 32(2): 223-236.
- Lozano-Vilano ML, García-Ramírez ME, Contreras-Balderas S, Ramírez-Martínez C. 2007. Diversity and conservation status of the Ichthyofauna of the Río Lacantún basin in the Biosphere Reserve Montes Azules, Chiapas, México. Zootaxa, 1410: 43–53
- Maderbacher M, Bauer C, Herler J, Postl L, Makasa L, Sturmbauer C. 2008. Assessment of traditional versus geometric morphometrics for discriminating populations of the *Tropheus moorii* species complex (Teleostei: Cichlidae), a Lake Tanganyika model for allopatric speciation. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 46(2): 153-161.
- Martínez-Palacios CA, Ross LG. 1988. The feeding ecology of the central American cichlid *Cichlasoma urophthalmus* (Günther). Journal of Fish Biology, 33: 665-670.

- Matthews WJ. 1998. Patterns in freshwater fish ecology. Blackwell and Science, Massachusetts. Pp. 855.
- McCune B, Mefford MJ. 1999. Multivariate analysis of ecological data Versión 4.01. MJM Software, Gleneden Beach, Oregon.
- Merritt RW, Cummins KW. 1996. An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company, Iowa. Pp. 862.
- Meyer A. 1987. Phenotypic plasticity and heterochrony in *Cichlasoma managuense* (Pisces, Cichlidae) and their implications for speciation in cichlid fishes. *Evolution*, 41(6): 1357-1369.
- Meyer A. 1993. Phylogenetic Relationships and Evolutionary Processes in East African Cichlid Fishes. *Trends in Ecology and Evolution*, 8(8): 279-284.
- Miller RR, Minckley WL, Norris SM. 2005. Freshwater fishes of México. The Chicago University Press, Chicago. Pp. 490.
- Miller RR. 1986. Composition and derivation of the freshwater fish fauna of México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, 30: 121-153.
- Motta PJ, Kotrschal KM. 1992. Correlative, experimental, and comparative evolutionary approaches in ecomorphology. *Netherlands Journal of Zoology*, 42(2-3): 400-415.
- Moyle PB, Cech JJ Jr. 2000. Fishes. An introduction to ichthyology. 4a ed., Prentice-Hall, Upper Saddle River. Pp. 612.
- Neil SJ. 1984. Field studies of the behavioral ecology and agonistic behavior of *Cichlasoma meeki* (Pisces: Cichlidae). *Environmental Biology of Fishes*, 10(1/2):59-68.

- Nico LG, Beamish WH, Musikasinthorn P. 2007. Discovery of the invasive Mayan Cichlid fish "*Cichlasoma*" *urophthalmus* (Günther 1862) in Thailand, with comments on other introductions and potential impacts. *Aquatic Invasions*, 2(3): 197-214
- Norton SF, Luczkovich JJ, Motta PJ. 1995. The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44: 287-304.
- Novelo-Gutierrez R. 1997a. Clave para la separación de familias y géneros de las náyades de Odonata de México, parte I. Zygoptera. *Degusiana*, 4: 1-10.
- Novelo-Gutierrez R. 1997b. Clave para la separación de familias y géneros de las náyades de Odonata de México, parte II. Anisoptera. *Degusiana*, 4: 31-40.
- Parsons KJ, Robinson BW, Hrbek T. 2003. Getting into shape: An empirical comparison of traditional truss-based morphometric methods with a newer geometric method applied to New World cichlids. *Environmental Biology of Fishes*, 67: 417-431
- Paulo-Maya J, Ramírez-Enciso A. 1997. Distribución espacio-temporal de la ictiofauna del río Cutzamala, Michoacán, México. *Revista de Biología Tropical*, 45(2):845-853.
- Regan CT. 1903. Descriptions de poissons nouveaux faisant partie de la collection du Musée d'Histoire Naturelle de Geneve. *Revue Suisse de Zoologie*, 11: 413-418.
- Regan CT. 1905. A revision of the fishes of the American cichlid genus *Cichlasoma* and of the allied genera. *Annals and Magazine of Natural History*, 16(7): 60-77, 225-243, 316-340, 433-445.
- Ricklefs RE, Miles DB. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. Pp. 13-41. En: Wainwright PC, Reilly SM, (eds). *Ecological Morphology. Integrative organismal biology*. University of Chicago Press, Chicago.

- Rodiles-Hernández R, Díaz-Pardo E, Lyons J. 1999. Patterns in the species diversity and composition of the fish community of the Lacanja River, Chiapas, México. *Journal of Freshwater Ecology*, 14: 455-468.
- Rodiles-Hernández R, Hendrickson DA, Lundberg JG, Humphries JM. 2005b. *Lacantunia enigmatica* (Teleostei: Siluriformes) a new and phylogenetically puzzling freshwater fish from Mesoamerica. *Zootaxa*, 1000: 1–24.
- Rodiles-Hernández R. 2005. Diversidad de peces continentales en Chiapas. Pp. 195-220. En: González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N, Ruiz-Montoya L, (eds). *Diversidad biológica de Chiapas*. Plaza y Valdés, ECOSUR, CONCYTECH, México.
- Rodiles-Hernández, R., A. A. González-Díaz y C. Chan-Sala. 2005a. Lista de peces continentales de Chiapas, México. *Hidrobiológica* 15 (número 2 especial): 245-253.
- Rodríguez-Ruiz A, Granado Lorencio, C. 1988a. Características del aparato bucal asociadas al régimen alimenticio en cinco especies coexistentes del género *Chirostoma* (Lago de Chapala, México). *Revista Chilena de Historia Natural*, 61: 35-51.
- Rodríguez-Ruiz A, Granado-Lorencio C. 1988b. Características morfo-funcionales de *Chirostoma consocium*, *Ch. chapalae* y *Ch. ocotlanae* del lago de Chapala, México, (Pises : Atherinidae). *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología*, Universidad Nacional Autónoma de México, 15(2): 265-272.
- Roe KJ, Conkel D, Lydeard C. 1997. Molecular systematics of middle american cichlid fishes and evolution of trophic-types in '*Cichlasoma (Amphilophus)*' and '*C. (Thorichthys)*'. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17(3): 366-376.
- Rohlf FJ, Slice DE. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39: 40–59.

- Rohlf FJ. 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of Classification*, 16: 197–223.
- Rohlf FJ. 2004. tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.0. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Ross ST. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*, 1986(2): 352-388
- Sage RD, Selander RK. 1975. Trophic radiation through polymorphism in cichlid fishes. *Proceedings of the National Academy of Science*, 72(11): 4669-4673.
- Santillán SJ. 1996. Ictiofauna de la reserva integral de la Biosfera “Montes Azules” Chiapas, México. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM. 104 p.
- Schmitter-Soto JJ. 2007. A systematic revision of the genus *Archocentrus* (Perciformes: Cichlidae), with the description of two new genera and six new species. *Zootaxa*, 1603: 1-78.
- Schoener TW. 1986. Resource partitioning. Pp. 91-126. En: Kikkawa J, Anderson DJ (ed). *Community ecology: pattern and process*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Sheets HD. 2001. CoordGen6f, CVAGen6m, PCAGen6n, Regress6k, Tmorphgen6a disponible en IMP. Dept. of Physics, Canisius College, Buffalo, NY 14208, Dept. of Geology, SUNY at Buffalo, Buffalo NY 14260. www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html
- Simonson DT, Lyons J, Kanehl PD. 1993. Guidelines for evaluating fish habitat in Wisconsin streams. United States Department of Agriculture, General Technical Report NC-164. 36 p.

- Soria-Barreto M, González-Díaz AA, Rodiles-Hernández R. 2008. Análisis morfométrico de cuatro especies de *Thorichthys* Meek (Cichlidae) en Chiapas. XI Congreso Nacional de Ictiología, 29-31 octubre de 2008, La Paz, Baja California Sur.
- Soria-Barreto M, Paulo-Maya J. 2005. Morfometría comparada del aparato mandibular en especies de *Chirostoma* (Atheriniformes : Atherinidae) del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. *Hidrobiológica*, 15(2 especial): 123-130.
- Soria-Barreto M, Rodiles-Hernández R. 2008a. Spatial distribution of cichlids in Tzendales River, Biosphere Reserve Montes Azules, Chiapas, Mexico. *Environmental Biology of Fishes*, 83: 459-469
- Soria-Barreto M, Rodiles-Hernández R. 2008b. Morfometría de las especies de *Vieja* Fernández-Yépez en la Reserva Montes Azules, Chiapas. XI Congreso Nacional de Ictiología, 29-31 octubre de 2008. La Paz, Baja California Sur.
- Soto-Galera E, Díaz-Pardo E, López-López E, Lyons J. 1998. Fish as indicators of environmental quality in the Río Lerma Basin, México. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 1(1998): 267-276.
- Sparks JS, Smith WmL. 2005. Freshwater fishes, dispersal ability, and nonevidence: "Gondwana Life Rafts" to the rescue. *Systematic Biology*, 54(1): 158–165.
- Sparks JS. 2003. Molecular phylogeny and biogeography of the Malagasy and South Asian cichlids (Teleostei : Perciformes : Cichlidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30: 599–614.
- SPSS Inc. 2002. SPSS Base 11.5 for Windows User's Guide. SPSS, Chicago IL.
- StatSoft Inc. 1995. Statistica for Windows (Computer program Manual). StatSoft. Inc., Tulsa, Oklahoma.

- Stiassny MLJ. 1991. Phylogenetic intrarelationships of the family Cichlidae: an overview. Pp. 1-35. En: Keenleyside MHA (ed). Cichlid fishes. Behaviour, ecology and evolution. Chapman and Hall, London.
- Swanson BO, Gibb AC, Marks JC, Hendrickson DA. 2003. Trophic polymorphism and behavioral differences decrease intraspecific competition in a cichlid, *Herichthys minckleyi*. Ecology, 84(6): 1441-1446.
- Trapani J. 2003. Morphological variability in the Cuatro Ciénegas cichlid, *Cichlasoma minckleyi*. Journal of Fish Biology, 62: 276-298.
- Valtierra-Vega MT, Schmitter-Soto JJ. 2000. Hábitos alimentarios de las mojarras (Perciformes:Cichlidae) de la laguna Caobas, Quintana Roo, México. Revista de Biología Tropical, 48(2/3): 503-508
- Velasco CR. 1976. Los peces de agua dulce del estado de Chiapas. Gobierno del Estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez. Pp. 143.
- Velázquez VE. 1997. Contribución a la biología de diez especies ícticas en el sistema hidrológico Lacanjá, Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis licenciatura, Universidad de Ciencias y Artes del Estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez. 95 p.
- Wainwright PC, Reilly SM. 1994. Ecological morphology. Integrative organismal biology. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 367.
- Waltzek TB, Wainwright PC. 2003. Functional morphology of extreme jaw protrusion in neotropical cichlids. Journal of Morphology, 257: 96–106.
- Watson DJ, Balon EK. 1984. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. Journal of Fish Biology, 25: 371–384.
- Webb PW. 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. American Zoologist, 24: 107-120

- Werner V, Stawikowski R. 1988. Ein neuer Buntbarsch aus Südmexiko: *Paratheraps breidohri* gen. nov., spec. nov. DATZ, 41: 20-23.
- Wikramanayake ED. 1990. Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: evolution of assemblage structure. Ecology, 71(5): 1756-1764.
- Windell JT, Bowen SH. 1978. Methods for study of fish diets based on analysis of stomach contents. Pp. 219-226. En: Bagenal T, (ed), Methods for assessment of fish production in freshwaters. 3a ed., IBP Handbook N° 3, Blackwell, Londres.
- Winemiller KO, Kelso-Winemiller LC, Brenkert AL. 1995. Ecomorphological diversification and convergence in fluvial cichlid fishes. Environmental Biology of Fishes, 44: 235-261.
- Winemiller KO. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. Oecologia 81:225-241
- Winemiller KO. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. Ecological Monographs, 61(4): 343-365.
- Wootton RJ. 1990. Ecology of teleost fishes. Chapman and Hall, London. Pp. 404.
- Wootton RJ. 1992. Fish ecology. Chapman and Hall, New Cork. Pp. 212.
- Wuest JB, (coord). 1998. Selva Lacandona. Un paraíso en extinction. Editorial México Desconocido, México, Pp. 159.
- Zelditch ML, Swiderski HD, Sheets HD, Fink WL. 2004. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier, Nueva York. Pp. 443.

ANEXO 1.

Relación del material biológico utilizado en el análisis morfométrico. Se indica el número de catálogo y entre paréntesis el número de ejemplares analizados.

Astatheros nourissati. Río Tzendales ECOSC 4676 (4), 4680 (1), 4699 (1), 4707 (2), 4744 (3), 4813 (8), 4818 (1). Río Lacanjá 532(7), 678 (8), 804 (5).

'Cichlasoma' salvini. Río Tzendales ECOSC 1778 (3), 2315 (2), 2433 (3), 2637 (1), 4674 (3), 4691 (2), 4714 (1), 4718 (3), 4720 (1), 4819 (1). Lago Lacanjá 206 (1), 231 (2), 265 (5), 1077 (3), 1538 (6), 2703 (3). Río Lacanjá 501 (3), 801 (4), 863 (6), 910 (4), 946 (3).

'Cichlasoma' urophthalmus. Lago Lacanjá ECOSC 263 (1), 580 (3), 868 (1), 1532 (1), 1992 (1), 1995 (1), 2013 (1), 2066 (1), 4554 (1), 5327 (5).

Parachromis friedrichsthalii . Río Tzendales ECOSC 2136 (1), 4721 (1), 4739 (1), Lago Lacanjá 200 (3), 205 (4), 277 (3), 584 (5), 1573 (5). Río Lacanjá 219 (2), 316 (1), 319 (3), 427 (4), 668 (4), 699 (5), 857 (1).

Petenia splendida. Río Tzendales ECOSC 1708 (2), 1804 (2), 2299 (2), 2351 (1), 2636 (1), 4116 (2), 4673 (1), 4679 (1), 4700 (2), 4705 (1), 4717 (1), 4731 (2), 4732 (1), 4810 (1). Lago Lacanjá 261 (3), 601 (2), 777 (3), 782 (2), 1531 (1), 1537 (4), 2064 (2), 2067 (2). Río Lacanjá 673 (13), 679 (7).

Rocio octofasciata. Río Lacanjá 174 (1), 520 (1).

Theraps irregularis. Río Tzendales ECOSC 4725 (2), 4727 (1), 4729 (2), 4809 (14), 4824 (1). Río Lacanjá 170 (1), 254 (2), 313 (1), 320 (1), 519 (1), 593 (3), 799 (1), 968 (1), 1247 (1), 1255 (2), 2007 (2), 2016 (1), 5329 (3).

Theraps lentiginosus. Río Tzendales ECOSC 2515 (3), 2549 (4), 4686 (2), 4695 (3), 4733 (1), 4811 (4), 4814 (3). Río Lacanjá 354(6), 450 (3), 646 (2), 1073 (2), 1471 (1), 1503 (3), 2021 (3).

Thorichthys helleri. Río Tzendales ECOSC 4636 (4), 4683 (1), 4681 (5), 4682 (1), 4690 (1), 4692 (1), 4702 (2), 4711 (2), 4734 (3). Lago Lacanjá 822 (8), 883 (1), 884 (1), 1533 (3), 1572 (1), 2695 (6). Río Lacanjá 196 (1), 1326 (14), 2781 (5).

Thorichthys meeki. Río Tzendales ECOSC 1814 (1), 2314 (1), 2321 (1), 2677 (1), 2705 (1), 4622 (1), 4688 (1), 4737 (2). Lago Lacanjá 264 (2), 278 (2), 881 (8), 1535 (3), 2707 (4). Río Lacanjá 885 (14), 952 (6).

Vieja argentea. Río Tzendales ECOSC 4685 (1), 4694 (1), 4701 (1), 4709 (1), 4716 (1), 4747 (3), 4750 (1), 4806 (4), 4815 (3), 4821 (1), 4823 (1), 4881 (1), 4886 (1). Río Lacanjá 357 (3), 425 (3), 667 (8), 682 (3), 1502 (1), 2028 (2).

Vieja bifasciata. Río Tzendales ECOSC 1794 (1), 4675 (1), 4677 (1), 4689 (1), 4698 (1), 4704 (1), 4746 (2), 4880 (1). Lago Lacanjá 845 (2). Río Lacanjá 151 (1), 859 (1), 2673 (3), 2675 (3), 2678 (1), 2708 (1), 2709 (1), 2760 (2), 2762 (3), 3874 (1), 4473 (1).

Vieja intermedia. Río Tzendales ECOSC 4684 (4), 4706 (1), 4710 (2), 4723 (1), 4730 (4), 4738 (1), 4742 (1), 4743 (6). Lago Lacanjá 847 (2), 1530 (2), 5328 (3). Río Lacanjá 440 (3), 701 (7), 670 (8), 1521 (2).

Vieja pearsei. Río Tzendales ECOSC 102 (1), 1712 (1), 2352 (1), 2508 (1), 2547 (1), 4118 (1), 4696 (1), 4740 (1), 4748 (2), 4749 (3), 4812 (3), 4820 (1), 4875 (2), 4878 (1), Lago Lacanjá 201 (1), 204 (5), 262 (1), 583 (3), 713 (2), 1561 (7). Río Lacanjá 659 (4), 709 (9), 1379 (3), 1512 (4).

Vieja synspila. Río Tzendales ECOSC 4697 (1), 4703 (1), 4712 (1), 4713 (4), 4722 (2), 4724 (1), 4745 (3), 4804 (1), 4805 (2), 4883 (1), 4889 (1), 4893 (2). Lago Lacanjá 1996 (1), 5321 (3). Río Lacanjá 352 (2), 407 (3), 1279 (8), 1292 (5), 1526 (2).

Vieja ufermanni. Río Tzendales ECOSC 186 (1), 1729 (1), 2298 (1), 3868 (1), 4678 (1), 4687 (1), 4693 (1), 4708 (1), 4741 (3), 4874 (6), 4894 (1). Lago Lacanjá 207 (3), 233 (1), 280 (1), 1536 (5), 1557 (4), 1991 (1), 2012 (2). Río Lacanjá 134 (1), 613 (3), 645 (3), 850 (2), 862 (1), 909 (1), 1236 (1), 1548 (1), 1551 (2), 2005 (1), 2018 (1), 2118 (2), 2947 (1).

ANEXO 2.

Relación del material biológico utilizado en el análisis de morfometría geométrica. Se incluye el número de catálogo y entre paréntesis el número de ejemplares analizados.

Astatheros nourissati. ECOSC 4676 (3), 4680 (1), 4699 (1), 4707 (1), 4744 (2), 4813 (7), 4818 (1), 4879 (1), 4884 (1), 4890 (2).

Archocentrus octofasciatus. ECOSC 174 (1), 493 (1), 520 (1).

'*Cichlasoma*' *salvini*. ECOSC 1778 (3), 2315 (2), 2433 (3), 2637 (1), 2649 (1), 4674 (2), 4691 (2), 4714 (1), 4718 (3), 4720 (1), 4819 (1).

'*Cichlasoma*' *urophthalmus*. ECOSC 263 (1), 580 (3), 868 (1), 1532 (1), 1992 (1), 1995 (1), 2013 (1), 2066 (1), 4554 (1), 5327 (5).

Parachromis friedrichsthalii. ECOSC 316 (1), 319 (3), 427 (4), 668 (4), 699 (5), 2136 (1), 4721 (1), 4739 (1).

Petenia splendida. ECOSC 1708 (2), 1804 (2), 2299 (2), 2351 (1), 2636 (1), 4116 (2), 4673 (1), 4679 (1), 4700 (2), 4705 (1), 4717 (1), 4731 (2), 4732 (1), 4810 (1).

Theraps irregularis. ECOSC 4725 (2), 4727 (1), 4729 (2), 4809 (14), 4824 (1).

Theraps lentiginosus. ECOSC 354 (1), 2515 (3), 2549 (4), 4686 (2), 4695 (3), 4811 (4), 4814 (3).

Thorichthys hellerii. ECOSC 4636 (4), 4681 (5), 4682 (1), 4683 (1), 4690 (1), 4692 (1), 4702 (2), 4711 (2), 4734 (3).

Thorichthys meeki. ECOSC 885 (5), 952 (6), 1814 (1), 2314 (1), 2321 (1), 2677 (1), 2705 (1), 4622 (1), 4688 (1), 4737 (2).

Vieja argentea. ECOSC 2558 (1), 4685 (1), 4694 (1), 4701 (1), 4709 (1), 4716 (1), 4747 (2), 4750 (1), 4806 (4), 4815 (3), 4821 (1), 4823 (1), 4881 (1), 4886 (1).

Vieja bifasciata. ECOSC 859 (1), 1794 (1), 2673 (1), 2675 (3), 2678 (1), 2708 (1), 2709 (1), 2762 (2), 3874 (1), 4473 (1), 4675 (1), 4677 (1), 4689 (1), 4698 (1), 4704 (1), 4746 (1), 4880 (1).

Vieja intermedia. ECOSC 4684 (2), 4706 (1), 4710 (2), 4723 (1), 4726 (4), 4728 (1), 4730 (4), 4738 (1), 4742 (1), 4743 (3).

Vieja pearsei. ECOSC 102 (1), 1712 (1), 2318 (1), 2352 (1), 2508 (1), 2547 (1), 4118 (1), 4696 (1), 4740 (1), 4748 (2), 4749 (2), 4812 (3), 4820 (1), 4875 (2), 4878 (1).

Vieja synspila. ECOSC 4697 (1), 4703 (1), 4712 (1), 4713 (4), 4722 (2), 4724 (1), 4745 (1), 4804 (1), 4805 (2), 4883 (2), 4889 (1), 4893 (3).

Vieja ufermanni. ECOSC 134 (1), 186 (1), 409 (1), 1729 (1), 2298 (1), 3868 (1), 4678 (1), 4687 (1), 4693 (1), 4708 (1), 4741 (3), 4874 (6), 4894 (1).

ANEXO 3

Índice de importancia relativa para los artículos alimentarios de la dieta de los cíclidos de la REBIMA.

CATEGORÍAS	An	Cs	Cu	Pf	Ps	Ro	Ti	TI	Th	Tm	Va	Vb	Vi	Vp	Vs	Vu
R. vegetales	2122	13	71	61			99	447	180	1	993	1390	6709	11403	3655	3164
Algas							539		22	104		1135			47	32
Semillas											186	49		2	60	
Detritus	46			5		864		3613	2392	6195	246	1171	1350	556	3011	4950
Gasteropoda	260		3271	68		150		7873	900	13	468					
Bivalvia			31			21					7				14	
Mollusca											3					
R. insectos	1684	5049	201	3070	120	800	2774	6063	90	129	583	21	56	0	2	
Tricoptera	12	1	2	11			37	21	63				3			
Miriapoda	3															
Odonata (L)							46	372	30							
Hemiptera (L)							1									
Coleoptera (L)							412		4	44						
Diptera (L)									0							
Isopoda									1							
Lepidoptera (L)							38	842						0		
H. insectos									4							
Araneae				12												
Formicidae (A)	5															
Coleoptera (A)				2			11									
Hemiptera (A)								186								
Peces		83	55	309	10749					2	1	3	8	18	14	21
Escamas		50	45	216							18	3				
L. peces		35														
H. peces		6									1					
M. orgánica	322	1470	1021	545	680	4017	49	583	89	478	429	288	45		1	2
Estómagos abiertos	30	58	29	51	67	36	30	30	30	35	33	30	30	30	32	30
Estómagos analizados	30	29	11	28	29	21	17	30	29	30	29	29	30	30	30	30

ANEXO 4.

Longitud estándar y número de cíclidos utilizados en el análisis de correspondencias entre la dieta y la morfología, valores expresados en milímetros.

ESPECIE	Morfometría	Alimentación
<i>Astatheros nourissati</i>	20 (202.05 – 136.57)	30 (202.05- 103.07)
<i>Cichlasoma ´salvini</i>	20 (118.48 – 71.99)	29 (109.43 – 64.5)
<i>Cichlasoma ´urophthalmus</i>	16 (159.77 - 85.82)	11 (157.35 – 85.82)
<i>Parachromis friedrichsthalii</i>	20 (193.79 – 104.74)	28 (193.79 – 104.74)
<i>Petenia splendida</i>	20 (232.49 - 109.41)	29 (247.16 – 116.27)
<i>Rocio octofasciata</i>	3 (76.49 – 66.25)	21 (92.24 – 54.35)
<i>Theraps irregularis</i>	20 (179.42 – 112.89)	17 (179.42 – 94.75)
<i>Theraps lentiginosus</i>	20 (138.31 – 91.33)	30 (138.31 – 52.24)
<i>Thorichthys helleri</i>	20 (106.71 – 71.69)	29 (106.71 – 63.7)
<i>Thorichthys meeki</i>	20 (102.71 – 44.73)	30 (102.71 – 44.73)
<i>Vieja argentea</i>	20 (224.91 – 92.19)	29 (209.46 – 83.31)
<i>Vieja bifasciata</i>	20 (192.9 – 87.33)	29 (198.29 – 77.01)
<i>Vieja intermedia</i>	20 (200.91 – 103.87)	30 (200.91 – 91.39)
<i>Vieja pearsei</i>	20 (236.71 – 111.26)	30 (236.71 – 111.26)
<i>Vieja synspila</i>	20 (182.02 – 142.5)	30 (182.02 – 95.2)
<i>Vieja ufermanni</i>	20 (208.01 – 107.22)	30 (208.01 – 82.81)