

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN
PARA EL DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
UNIDAD OAXACA**

**MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN
Y APROVECHAMIENTO
DE RECURSOS NATURALES**

PATRONES Y PROCESOS DE LA BIODIVERSIDAD DEL NEOTRÓPICO

**EDAD, CRECIMIENTO, MADUREZ SEXUAL Y DIETA DE
Rhamdia (SILURIFORMES: HEPTAPTERIDAE) EN UN ÁREA
NATURAL PROTEGIDA DE OAXACA, MÉXICO**

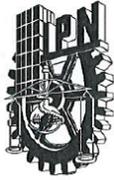
TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS PRESENTA:

BIÓL. CÉSAR CAMILO JULIÁN CABALLERO

DIRECTORES DE LA TESIS:

DR. EMILIO MARTÍNEZ RAMÍREZ

DRA. ROSA MARÍA GÓMEZ UGALDE



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca siendo las 10:00 horas del día 20 del mes de octubre del 2017 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR OAXACA para examinar la tesis titulada:

Edad, Crecimiento, Madurez Sexual y Dieta de Rhamdia (Siluriformes: Heptapteridae) en un Área Natural Protegida de Oaxaca, México

Presentada por el alumno:

Julián Caballero
Apellido paterno Apellido materno
Nombre(s) César Camilo

Con registro:

B	1	5	0	5	0	0
---	---	---	---	---	---	---

aspirante de:

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

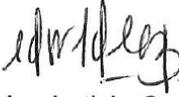
LA COMISIÓN REVISORA

Directores de tesis


Dr. Emilio Martínez Ramírez


Dra. Rosa María Gómez Ugalde


M.C. Laura Martínez Martínez


Dra. Edna Leticia González Bernal


M.C. Gladys Isabel Manzanero
Medina

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES


Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
C.I.I.D.I.R.
UNIDAD OAXACA
I.P.N.



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de México, D.F. el día 14 del mes de noviembre del año 2017, el (la) que suscribe JULIÁN CABALLERO CÉSAR CAMILO alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES, con número de registro B150500, adscrito(a) al **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca**, manifiesto(a) que es el (la) autor(a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del (de la, de los) **Dres. Emilio Martínez Ramírez y Rosa María Gómez Ugalde** y cede los derechos del trabajo titulado **“Edad, Crecimiento, Madurez Sexual y Dieta de *Rhamdia* (Siluriformes: Heptapteridae) en un Área Natural Protegida de Oaxaca, México”**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del (de la) autor(a) y/o director(es) del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a las siguientes direcciones posgradoax@hotmail.com ó kamilego@hotmail.com. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.


JULIÁN CABALLERO CÉSAR CAMILO
Nombre y firma del alumno(a)



AGRADECIMIENTOS Y DEDICATORIA

Se agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada.

Al Centro Interdisciplinario de investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca del Instituto Politécnico Nacional por la oportunidad de realizar ésta tesis en sus instalaciones.

Al Dr. Emilio Martínez Ramírez y Dra. Rosa Maria Gómez Ugalde por su asesoría y dirección de la investigación, por sus notables observaciones y correcciones para que este trabajo culminara exitosamente.

A mi comité de revisión (M. en C. Laura Martínez Martínez, Dra. Edna González Bernal y M. en C. Gladys I. Manzanero Medina) por sus valiosas observaciones y sugerencias al trabajo.

A mis profesores de Seminario (Dr. Gustavo Hinojosa, Dr. José R. Cárdenas, Dr. Emilio Ramírez, Dr. Miguel Briones) por su recomendaciones durante sus clases y que resultaron de apoyo para la culminación de esta investigación.

Se agradece a mi compañeros de laboratorio y a quienes participaron en los trabajos de campo: Miguel Calixto, Ángel López, Juan Barrios, David Cruz, Lourdez Hernández, Rubí Marcos, Carlos Pinacho, Carlos Masés, Eufemia Cruz y Gabriel Cruz.

Esta tesis está dedicada a mis padres (Juana Caballero y Cirilo Julián) por apoyarme en esta etapa y por su cariño.

A mis hermanos.

A mi novia Biól. Marisol Ramírez López y su familia.

EDAD, CRECIMIENTO, MADUREZ SEXUAL Y DIETA DE *Rhamdia* (SILURIFORMES: HEPTAPTERIDAE) EN UN ÁREA NATURAL PROTEGIDA DE OAXACA, MÉXICO

RESUMEN

Se describe la edad, crecimiento, madurez sexual y dieta de *R. guatemalensis* y *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, con el fin de contribuir con la formación de la base científica para proponer alternativas de producción sustentable y conservación. La edad y crecimiento (talla y biomasa) de los bagres se obtuvo mediante el método de Cassie y la ecuación de crecimiento de Bertalanffy respectivamente. Basándose en la relación potencial entre la talla y biomasa se obtuvo el tipo de crecimiento. Se estudió la maduración gonadal con base en la escala de Nikolsky. Para ratificar la temporada y zona de reproducción de los hembras se emplearon el índice gonadosomático y hepatosomático. Se calculó la talla de primera madurez con base a curvas logísticas y un programa. Se estimó la fecundidad mediante el método gravimétrico. Se analizó la dieta cualitativamente y cuantitativamente. La diversidad, especialización y la traslape trófico fueron estimados mediante los índices de Shannon-Wiener, Levins y Pianka. La determinación de la edad, mostró que los bagres estudiados presentaron tres clases de edad, por temporadas del año, por subcuencas y sexos. Para la población general de *R. guatemalensis* la talla y peso asintótico fueron 319 mm y 173 g con una longevidad de 10 años, mientras que para *R. laticauda* fueron 193 mm y 64 g con una longevidad de 12 años. Ambos peces presentaron una variación del crecimiento de acuerdo a la temporada, por subcuencas (río Quiotepec y Salado) y por sexos. El tipo de crecimiento fue alométrico negativo para *R. laticauda* y para la mayor parte de las muestras de *R. guatemalensis*, excepto en la época de secas, donde dicho taxón mostró un crecimiento isométrico. La temporada de reproducción de los peces fue amplia porque abarcó la época lluviosa y la de seca, además ocupan tanto la subcuenca del río Quiotepec como la del río Salado para reproducirse. Los bagres maduran sexualmente a una edad ≥ 1 año. La fecundidad absoluta media fue mayor en *R. guatemalensis* (9 347 ovocitos) que en *R. laticauda* (2 379 ovocitos). El análisis de la dieta sugiere que los bagres consumen principalmente invertebrados acuáticos. El índice de Shannon-Wiener y Levins indican que los peces mostraron una diversidad trófica baja-media y una dieta especializada. El índice de Pianka señaló un traslape moderado-alto, derivado del consumo de presas abundantes (dípteros y efímeras), insinuando que posiblemente no exista competencia en la dimensión trófica del nicho. Los bagres estudiados siguen una selección “*r*” y una estrategia estacional. Los resultados del presente estudio contribuyen a una mejor comprensión de la ecología de los bagres, y son importantes en la toma de medidas de protección en el área estudiada.

Palabras clave: Bagres, peces de agua dulce, especies primarias, especies simpátricas, río Quiotepec, río Salado.

**AGE, GROWTH, SEXUAL MATURITY & DIET OF *Rhamdia* (SILURIFORMES:
HEPTAPTERIDAE) IN A NATURAL PROTECTED
AREA OF OAXACA, MEXICO**

SUMMARY

The age, growth, sexual maturity and diet of *R. guatemalensis* and *R. laticauda* in the Oaxaca part of the Biosphere Reserve Tehuacán-Cuicatlán are described, in order to contribute with the formation of the scientific basis to propose alternatives for sustainable production and conservation. The age and growth (size and biomass) of the catfish was obtained by the Cassie method and the Bertalanffy growth equation respectively. Based on the potential relationship between size and biomass, the type of growth was obtained. Gonadal maturation was studied based on the Nikolsky scale. To confirm the season and breeding area of the females, the gonadosomatic and hepatosomatic index were used. The size of first maturity was calculated based on logistic curves and a software. Fecundity was estimated by the gravimetric method. The diet was analyzed qualitatively and quantitatively. Diversity, specialization and trophic overlap were estimated using the Shannon-Wiener, Levins and Pianka indices. The determination of age showed that the catfish studied had three age classes, by seasons of the year, by sub-basins and sexes. For the general population of *R. guatemalensis* the size and asymptotic weight were 319 mm and 173 g with a longevity of 10 years, while for *R. laticauda* they were 193 mm and 64 g with a longevity of 12 years. Both fish presented a variation of growth according to the season, by sub-basins (Quiotepec and Salado rivers) and by sex. The type of growth was negative allometric for *R. laticauda* and for most of the samples of *R. guatemalensis*, except in the dry season, where showed an isometric growth. The season of reproduction of the fish was wide because it covered the rainy season and the dry one, in addition they occupy as much the sub-basin of the Quiotepec river as the one of the Salado river to reproduce. Catfish mature sexually at an age ≥ 1 year. Mean absolute fertility was higher in *R. guatemalensis* (9 347 oocytes) than in *R. laticauda* (2 379 oocytes). The analysis of the diet suggests that catfish consume mainly aquatic invertebrates. The Shannon-Wiener and Levins index indicates that the fish showed a low-medium trophic diversity and a specialized diet. The Pianka index indicated a moderate-high overlap, derived from the consumption of abundant prey (Diptera and Ephemeroptera), suggesting that possibly there is no competition in the trophic dimension of the niche. The studied catfish follow an "r" selection and a seasonal strategy. The results of the present study contribute to a better understanding of the ecology of the catfish, and are important in the taking of protection measures in the studied area.

Key words: Catfishes; freshwater fish; primary species; Quiotepec river; Salado river

CONTENIDO

1 INTRODUCCIÓN	1
2 ANTECEDENTES	3
2.1 Las especies estudiadas	4
2.1.1 Clasificación taxonómica	4
2.1.2 <i>Rhamdia guatemalensis</i> (Günther, 1864)	6
2.1.3 <i>Rhamdia laticauda</i> (Kner, 1858)	7
2.2 Contribución a la biología de los bagres	9
2.2.1 Contribución a la biología de <i>R. guatemalensis</i>	9
2.2.2 Contribución a la biología de <i>R. laticauda</i>	10
3 JUSTIFICACIÓN	11
4 HIPÓTESIS	13
5 OBJETIVOS	13
5.1 General	13
5.2 Particulares	13
6 DESCRIPCIÓN DEL ÁREA ESTUDIADA	14
6.1 Localización geográfica y superficie territorial	14
6.2 Fisiografía	14
6.2.1 Orografía	14
6.2.2 Hidrografía	14
6.3 Geología	15
6.4 Climatología	15
6.5 Biodiversidad	15
6.5.1 Vegetación	15
6.5.2 Fauna	16
6.6 Población y grupos étnicos	16
7. METODOLOGÍA	18
7.1 Trabajo de campo	18
7.1.1 Técnicas de captura de peces	18
7.2 Trabajo de laboratorio	20
7.2.1 Obtención de datos biométricos	20
7.2.2 Determinación de los sexos y disección de los organismos	21
7.2.3 Determinación de las clases de edad	21
7.3 Estudio de crecimiento	22
7.3.1 Modelo de crecimiento en talla de Bertalanffy (1938)	22
7.3.2 Relación longitud-peso	23
7.3.3 Modelo de crecimiento en peso de Bertalanffy (1938)	24
7.4 Estudio de maduración gonádica y reproducción	24
7.4.1 Estimación de la proporción sexual	24
7.4.2 Escala de maduración macroscópica de Nikolsky (1963)	25
7.4.3 Índice gonadosomático e índice hepatosomático	25
7.4.5 Estimación de la talla media de primera madurez sexual	26
7.4.6 Estimación de la fecundidad	27
7.5 Estudio de la dieta	28
7.5.1 Índice intestinal	28
7.5.2 Análisis cualitativo del tracto digestivo	28
7.5.3 Análisis cuantitativo del tracto digestivo	28
7.5.4 Índices cuantitativos del tracto digestivo	31
8 RESULTADOS	33
8.1 Clases de edad	33
8.1.1 Clases de edad de <i>R. guatemalensis</i>	33
8.1.2 Clases de edad de <i>R. laticauda</i>	36
8.2 Modelo de crecimiento en talla de Bertalanffy (1938)	39

8.2.1	Parámetros de las curvas de crecimiento en talla de <i>R. guatemalensis</i>	39
8.2.1.1	Curva de crecimiento en talla para la población general de <i>R. guatemalensis</i>	39
8.2.1.2	Curvas de crecimiento en talla por temporadas del año.....	40
8.2.1.3	Curvas de crecimiento en talla por subcuencas.....	41
8.2.1.4	Curvas de crecimiento en talla por sexos.....	41
8.2.2	Parámetros de las curvas de crecimiento en talla de <i>R. laticauda</i>	42
8.2.2.1	Curva de crecimiento en talla para la población general de <i>R. laticauda</i>	42
8.2.2.2	Curvas de crecimiento en talla por temporadas del año.....	43
8.2.2.3	Curvas de crecimiento en talla por subcuencas.....	44
8.2.2.4	Curvas de crecimiento en talla por sexos.....	44
8.3	Relación longitud-peso.....	45
8.3.1	Relación longitud-peso de <i>R. guatemalensis</i>	45
8.3.2	Relación longitud-peso de <i>R. laticauda</i>	47
8.4	Modelo de crecimiento en peso de Bertalanffy (1938).....	49
8.4.1	Parámetros de las curvas de crecimiento en peso de <i>R. guatemalensis</i>	49
8.4.1.1	Curva de crecimiento en peso para la población general de <i>R. guatemalensis</i>	49
8.4.1.2	Curvas de crecimiento en peso por temporadas del año.....	50
8.4.1.3	Curvas de crecimiento en peso por subcuena.....	50
8.4.1.4	Curvas de crecimiento en peso por sexos.....	51
8.4.2	Parámetros de las curvas de crecimiento en peso de <i>R. laticauda</i>	52
8.4.2.1	Curva de crecimiento en peso para la población general de <i>R. laticauda</i>	52
8.4.2.2	Curvas de crecimiento en peso por temporadas del año.....	52
8.4.2.3	Curvas de crecimiento en peso por subcuencas.....	53
8.4.2.4	Curvas de crecimiento en peso por sexos.....	54
8.5	Estudio de maduración gonádica y reproducción.....	54
8.5.1	<i>R. guatemalensis</i>	54
8.5.1.1	Población general.....	55
8.5.1.2	Por temporadas del año.....	56
8.5.1.3	Por subcuencas.....	57
8.5.2	<i>R. laticauda</i>	58
8.5.2.1	Población general.....	59
8.5.2.2	Por temporadas del año.....	61
8.5.2.3	Por subcuencas.....	62
8.6	Estimación de la talla media de primera madurez sexual.....	63
8.6.1	<i>R. guatemalensis</i>	63
8.6.2	<i>R. laticauda</i>	65
8.7	Comparación entre las tallas medias de primera madurez sexual con las tallas para las clases de edad.....	67
8.8	Estimación de la fecundidad.....	68
8.9	Estudio de la dieta.....	68
8.9.1	Índice intestinal.....	68
8.9.2	Análisis cualitativo del tracto digestivo.....	69
8.9.2.1	<i>R. guatemalensis</i>	69
8.9.2.2	<i>R. laticauda</i>	71
8.9.3	Análisis cuantitativo del tracto digestivo.....	73
8.9.3.1	<i>R. guatemalensis</i>	73
8.9.3.1.1	Dieta general.....	73
8.9.3.1.2	Dieta por temporadas del año.....	75
8.9.3.1.4	Dieta intersexual.....	81
8.9.3.1.5	Dieta por tallas.....	84
8.9.3.2	<i>R. laticauda</i>	87
8.9.3.2.1	Dieta general.....	87
8.9.3.2.2	Dieta por temporadas del año.....	88
8.9.3.2.3	Dieta por subcuencas.....	92
8.9.3.2.4	Dieta intersexual.....	95
8.9.3.2.5	Dieta por tallas.....	98
8.9.4	Sobre posición de nicho trófico.....	101
9	DISCUSIÓN.....	103

9.1 Edad y crecimiento.....	103
9.2 Maduración gonadal.....	109
9.3 Talla de primera madurez sexual.....	111
9.4 Fecundidad	113
9.5 Dieta.....	113
9.6 Historias de vida de los bagres estudiados.....	120
10 CONCLUSIONES	121
11 LITERATURA CITADA	123
12 ANEXOS.....	135

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Localización geográfica de <i>R. guatemalensis</i> por región hidrológica, cuenca y subcuenca para Oaxaca.	7
Cuadro 2. Localización geográfica de <i>R. laticauda</i> por región hidrológica, cuenca y subcuenca para Oaxaca.	8
Cuadro 3. Ictiofauna de la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	16
Cuadro 4. Municipios con asentamientos humanos en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	17
Cuadro 5. Características de la escala de maduración gonádica de Nikolsky (1963).	25
Cuadro 6. Tamaño de muestra (n), intervalos de longitud estándar y biomasa obtenidos en la población general de <i>R. guatemalensis</i> y por temporadas del año, subcuencas y sexos en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	33
Cuadro 7. Clases de edad obtenidas de las diferentes muestras de <i>R. guatemalensis</i> y sus respectivas tallas (LE) medias en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	34
Cuadro 8. Tamaño de muestra (n), intervalos de longitud estándar y biomasa en la población general de <i>R. laticauda</i> y por temporadas, subcuencas y sexos en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	36
Cuadro 9. Clases de edad obtenidas en las diferentes muestras de <i>R. laticauda</i> y sus respectivas tallas (LE) medias en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	37
Cuadro 10. Resumen de los parámetros de la ecuación de crecimiento de Bertalanffy obtenidos en la población general de <i>R. guatemalensis</i> y por temporadas del año, subcuencas y sexos en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	39
Cuadro 11. Resumen de los parámetros de la ecuación de crecimiento de Bertalanffy obtenidos en la población general de <i>R. laticauda</i> , por temporadas del año, subcuencas y sexos en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	42
Cuadro 12. Valores de r^2 y valores de la prueba de t de Student para el valor de la pendiente de la relación talla-biomasa en la población general de <i>R. guatemalensis</i> y por temporadas del año, subcuencas y sexos en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	45
Cuadro 13. Valores de r^2 y valores de la prueba de t de Student para el valor de la pendiente de la relación talla-biomasa en la población general de <i>R. laticauda</i> , y por temporadas del año, por subcuencas y sexos en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	47
Cuadro 14. Valores de peso máximo (P_{∞}) y parámetros de crecimiento calculados para las muestras de <i>R. guatemalensis</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	49
Cuadro 15. Valores de peso máximo (P_{∞}) y parámetros de crecimiento calculados para las muestras de <i>R. laticauda</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	52
Cuadro 16. Proporción sexual de las muestras de <i>R. guatemalensis</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	54
Cuadro 18. Número de individuos de cada sexo de la población general de <i>R. guatemalensis</i> en relación con el estadio de maduración gonadal en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	55
Cuadro 19. Número de individuos de cada sexo de <i>R. guatemalensis</i> en relación con el estado de maduración gonadal por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	56
Cuadro 19. Número de individuos de cada sexo de <i>R. guatemalensis</i> en relación con el estadio de madurez gonadal por subcuenca en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	58
Cuadro 20. Proporción sexual de las muestras de <i>R. laticauda</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	58
Cuadro 22. Número de individuos de cada sexo de la población general de <i>R. laticauda</i> en relación con el estadio de maduración gonadal en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	60
Cuadro 22. Número de individuos de cada sexos de <i>R. laticauda</i> en relación con el estadio de madurez gonadal por época del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	61
Cuadro 23. Número de individuos de cada sexo de <i>R. laticauda</i> en relación con el estadio de madurez gonadal por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	62
Cuadro 24. Comparación de la talla de primera madurez sexual (L_m) con la longitud estándar (LE) para las clases de edad (I y II) de las dos especies de <i>Rhamdia</i> examinadas.	67
Cuadro 25. Intervalos de talla (LE), peso de las gónadas, ovocitos estimados, media (ME) y desviación estándar (DE) de la fecundidad absoluta (FA) de las dos especies de <i>Rhamdia</i> analizadas.	68

Cuadro 26. Valores medios (ME) y desviación estándar (DE) del índice intestinal (I_i) estimados para las diferentes muestras de las dos especies de <i>Rhamdia</i> de la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	68
Cuadro 27. Alimentos identificados en los tractos digestivos de <i>R. guatemalensis</i> ($n = 72$) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	70
Cuadro 28. Alimentos identificados en los tractos digestivos de <i>R. laticauda</i> ($n = 112$) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	72
Cuadro 29. Dieta general de la población general de <i>R. guatemalensis</i> ($n = 72$) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	73
Cuadro 30. Dieta de <i>R. guatemalensis</i> por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	75
Cuadro 31. Prueba de χ^2 de la dieta de <i>R. guatemalensis</i> por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	77
Cuadro 32. Dieta de <i>R. guatemalensis</i> por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	78
Cuadro 33. Prueba de χ^2 de la dieta de <i>R. guatemalensis</i> por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	80
Cuadro 34. Dieta intersexual de <i>R. guatemalensis</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	81
Cuadro 35. Prueba de χ^2 de la dieta intersexual de <i>R. guatemalensis</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	83
Cuadro 36. Dieta por tallas de <i>R. guatemalensis</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	85
Cuadro 37. Prueba de χ^2 de la dieta de <i>R. guatemalensis</i> por tallas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	86
Cuadro 38. Dieta general de <i>R. laticauda</i> ($n = 112$) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	87
Cuadro 39. Dieta de <i>R. laticauda</i> por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	89
Cuadro 40. Prueba de χ^2 de la dieta de <i>R. laticauda</i> por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	91
Cuadro 41. Dieta de <i>R. laticauda</i> por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	92
Cuadro 42. Prueba de χ^2 de la dieta de <i>R. laticauda</i> por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	94
Cuadro 43. Dieta intersexual de <i>R. laticauda</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	95
Cuadro 44. Prueba de de la dieta intersexual de <i>R. laticauda</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	98
Cuadro 45. Dieta de <i>R. laticauda</i> por tallas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán... ..	99
Cuadro 46. Prueba de χ^2 de la dieta por tallas de <i>R. guatemalensis</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	101
Cuadro 47. Índice de Pianka (O) mostrando el traslape trófico entre <i>R. guatemalensis</i> y <i>R. laticauda</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Letras en negritas reflejan un traslape alto.....	102

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Fotografías de las especies bajo estudio.....	5
Figura 2. Puntos de muestreo (MEX, 22) para la colecta de <i>R. guatemalensis</i> y <i>R. laticauda</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	19
Figura 3. Técnicas de captura de peces en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán... ..	20
Figura 4. Gráfico tridimensional de datos de contenido estomacal según Cortéz (1997).	30
Figura 5. Clases de edad de <i>R. guatemalensis</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	35
Figura 6. Composición en porcentajes de las clases de edad de las diferentes muestras de <i>R. guatemalensis</i> en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	36
Figura 7. Clases de edad de <i>R. laticauda</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	38
Figura 8. Composición en porcentajes de las clases de edad de las diferentes muestras de <i>R. laticauda</i> en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	39
Figura 9. Curva de crecimiento en talla de la población general de <i>R. guatemalensis</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	40
Figura 10. Curvas de crecimiento en talla de <i>R. guatemalensis</i> por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	40
Figura 11. Curvas de crecimiento en talla de <i>R. guatemalensis</i> por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán	41
Figura 12. Curva de crecimiento en talla por sexos de <i>R. guatemalensis</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán	42
Figura 13. Curva de crecimiento en talla de la población general de <i>R. laticauda</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán	43
Figura 14. Curva de crecimiento en talla de <i>R. laticauda</i> por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán	43
Figura 15. Curvas de crecimiento en talla de <i>R. laticauda</i> por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán	44
Figura 16. Curva de crecimiento en talla por sexos de <i>R. laticauda</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	45
Figura 17. Gráficas de dispersión de <i>R. guatemalensis</i> mostrando la relación entre la talla y biomasa en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán	46
Figura 18. Gráficas de dispersión de <i>R. laticauda</i> mostrando la relación entre la talla y biomasa en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán	48
Figura 19. Curva de crecimiento en biomasa de la población general de <i>R. guatemalensis</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	49
Figura 20. Curvas de crecimiento en biomasa de <i>R. guatemalensis</i> por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	50
Figura 21. Curvas de crecimiento en biomasa de <i>R. guatemalensis</i> por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	51
Figura 22. Curvas de crecimiento en biomasa por sexos de <i>R. guatemalensis</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	51
Figura 23. Curva de crecimiento en biomasa de la población general de <i>R. laticauda</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	52
Figura 24. Curvas de crecimiento en biomasa de <i>R. laticauda</i> por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	53
Figura 25. Curvas de crecimiento en biomasa de <i>R. laticauda</i> por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán	53
Figura 26. Curvas de crecimiento en biomasa por sexos de <i>R. laticauda</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán	54
Figura 27. Número de individuos de cada sexo de <i>R. guatemalensis</i> de acuerdo a la escala de Nikolsky en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	55
Figura 28. Comparación entre el índice gonadosomático (IGS) y hepatosomático (IHS) de las hembras de <i>R. guatemalensis</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	56
Figura 29. Número de individuos de cada sexo de <i>R. guatemalensis</i> de acuerdo a la escala de Nikolsky por épocas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	56

Figura 30. Comparación entre el índice gonadosomático (IGS) y hepatosomático (IHS) de las hembras de <i>R. guatemalensis</i> en lluvias (a) y en secas (b) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	57
Figura 31. Número de individuos de cada sexo de <i>R. guatemalensis</i> de acuerdo a la escala de Nikolsky por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	58
Figura 32. Comparación entre el índice gonadosomático (IGS) y hepatosomático (IHS) de las hembras de <i>R. guatemalensis</i> en la Subcuenca del río Quiotepec (a) y en la Subcuenca del río Salado (b).....	58
Figura 33. Número de individuos de cada sexo de <i>R. laticauda</i> de acuerdo a la escala de Nikolsky la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	60
Figura 34. Comparación entre el índice gonadosomático (IGS) y hepatosomático (IHS) de las hembras de <i>R. laticauda</i> ($n = 52$) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	60
Figura 35. Número de individuos de cada sexo de <i>R. laticauda</i> de acuerdo a la escala de Nikolsky por épocas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	61
Figura 36. Comparación entre el índice gonadosomático (IGS) y hepatosomático (IHS) de las hembras de <i>R. laticauda</i> en lluvias (a) y secas (b) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	62
Figura 37. Número de individuos de cada sexo de <i>R. laticauda</i> de acuerdo a la escala de Nikolsky por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	62
Figura 38. Comparación entre el índice gonadosomático (IGS) y hepatosomático (IHS) de las hembras de <i>R. laticauda</i> en la Subcuenca del río Quiotepec (a) y en la Subcuenca del río Salado (b) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	63
Figura 39. Talla media de primera madurez sexual de <i>R. guatemalensis</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	64
Figura 40. Comparación de las tallas de primera madurez sexual por sexos de <i>R. guatemalensis</i> que fueron obtenidas con las curvas logísticas (barras grises) y el programa de Froese y Binohlan (barras negras).....	65
Figura 41. Talla media de primera madurez sexual de <i>R. laticauda</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	66
Figura 42. Comparación de las tallas de primera madurez sexual por sexos de <i>R. laticauda</i> que fueron obtenidas con las curvas logísticas (barras grises) y el programa de Froese y Binohlan (barras negras).....	67
Figura 43. Número medio de ovocitos producidos por las hembras (fecundidad absoluta media) de las dos especies de <i>Rhamdia</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	68
Figura 44. Valores medios y desviación estándar (lineas verticales) del índice intestinal de las diferentes muestras de <i>R. guatemalensis</i> (a) y <i>R. laticauda</i> (b) en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	69
Figura 45. Número de familias de acuerdo con los órdenes consumidos por <i>R. guatemalensis</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	70
Figura 46. Número de familias de acuerdo con los órdenes consumidos por <i>R. laticauda</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	71
Figura 47. Gráfica tridimensional de alimentos consumidos de la población general de <i>R. guatemalensis</i> ($n = 72$) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	74
Figura 48. Curva de rango-abundancia para las presas de <i>R. guatemalensis</i> en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	74
Figura 49. Gráficas tridimensionales de alimentos consumidos de <i>R. guatemalensis</i> por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	76
Figura 50. Curva de rango-abundancia para las presas de <i>R. guatemalensis</i> por temporadas del año en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	77
Figura 51. Gráficas tridimensionales de alimentos consumidos de <i>R. guatemalensis</i> por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	79
Figura 52. Curva de rango-abundancia para las presas de <i>R. guatemalensis</i> por subcuencas en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	80
Figura 53. Gráficas tridimensionales de alimentos consumidos por sexos de <i>R. guatemalensis</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	82
Figura 54. Curva de rango-abundancia para las presas de <i>R. guatemalensis</i> por sexos en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Hembras (a) y machos (b).....	83
Figura 55. Gráficas tridimensionales de alimentos consumidos por tallas de <i>R. guatemalensis</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	84
Figura 56. Curva de rango-abundancia para las presas de <i>R. guatemalensis</i> por tallas en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Juveniles (a) y adultos (b).....	86

Figura 57. Gráfica tridimensional de alimentos consumidos de la población general de <i>R. laticauda</i> ($n = 112$) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	88
Figura 58. Curva de rango-abundancia para las presas de <i>R. laticauda</i> en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	88
Figura 59. Gráficas tridimensionales de alimentos consumidos de <i>R. laticauda</i> por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	90
Figura 60. Curva de rango-abundancia para las presas de <i>R. laticauda</i> por temporadas en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	91
Figura 61. Gráficas tridimensionales de alimentos consumidos de <i>R. laticauda</i> por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	93
Figura 62. Curva de rango-abundancia para las presas de <i>R. laticauda</i> por subcuencas en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	94
Figura 63. Gráficas tridimensionales de alimentos consumidos por sexos de <i>R. laticauda</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	97
Figura 64. Curva de rango-abundancia para las presas de <i>R. laticauda</i> por sexos en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.	97
Figura 65. Gráficas tridimensionales de alimentos consumidos por tallas de <i>R. laticauda</i> en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	100
Figura 66. Curva de rango-abundancia para las presas de <i>R. laticauda</i> por tallas en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán	100
Figura 67. Valores del índice de Pianka que reflejan el traslape alimentario entre <i>R. guatemalensis</i> y <i>R. laticauda</i> en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.....	102

1 INTRODUCCIÓN

Actualmente existe una crisis ecológica, debido a los impactos antropogénicos en los ecosistemas, los cuales han provocado una acelerada tasa de extinción principalmente de plantas y animales, sin embargo, este problema es particularmente severo en los hábitats dulceacuícolas (lagos, ríos y humedales), ya que son los primeros en recibir los efectos de la influencia humana, provocando que sean los más amenazados (Martínez-Ramírez *et al.*, 2004; Olden *et al.*, 2010).

Shiklomanov (1993) señaló que del total de agua (1 409 560 910 km³) existente en nuestro planeta, poco más del 96.5% es agua salada (1 350 955 400 km³) y está contenida en océanos, mares, bahías, agua subterránea salada y lagos salinos; mientras que apenas algo menos del 2.5% es agua dulce. Del volumen total de agua dulce (35 039 000 km³), el 68.7% está concentrado en casquetes polares, glaciares y nieve permanente; el 21% está almacenado en el subsuelo, y el 4% corresponde a los cuerpos y cursos de agua superficial. Dudgeon *et al.* (2006) indicaron que los ecosistemas de agua dulce ocupaban únicamente el 0.8% de la superficie de la Tierra, pero estimaron que albergaban al menos 100 000 especies de animales y plantas, casi el 6% de todas las especies descritas. Dentro de esa enorme biodiversidad, un grupo importante que habita los sistemas dulceacuícolas, son los peces, los cuales constituyen más de la mitad del total de todos los vertebrados que suman 66 178 especies vivientes reconocidas (IUCN, 2014; Nelson *et al.*, 2016).

Año con año se conocen y se realizan descripciones taxonómicas de muchas especies de peces, tanto marinas como de agua dulce (Espinosa-Pérez, 2014; Nelson *et al.*, 2016), para ejemplificar lo anterior, en 2014 y 2015 hubieron 391 y 406 especies nuevas añadidas, por lo que el número de especies válidas es alrededor de 33 788 (Eschmeyer *et al.*, 2016). No obstante, también constituyen el grupo taxonómico más amenazado, debido al crecimiento exponencial de la población humana (Miller *et al.*, 2009), la rápida globalización, la urbanización, la contaminación (incluyendo el fenómeno mundial de eutrofización), la transferencia y eliminación de residuos (orgánicos e inorgánicos) en los cuerpos de agua, la deforestación, la sobreexplotación, la agricultura, la modificación del flujo (canalización, desviación, extracción y almacenamiento) y la invasión de especies exóticas que han sido introducidas a través del mundo para diferentes propósitos (incluyendo los peces para acuicultura, la gestión ambiental para el control de plagas o malezas, la translocación intencional o accidental de especies de acuario y la pesca deportiva) (Harrison y Stiassny, 1999; Revenga *et al.*, 2005; Dudgeon *et al.*, 2006).

Por otro parte, la demanda de fuentes confiables de agua dulce y la generación de energía hidroeléctrica, ha animado la prolífica construcción de presas a nivel global (45 000 grandes presas y posiblemente 800 000 presas pequeñas, principalmente desde el siglo XX), lo que ha dado lugar a una generalizada degradación, fragmentación, modificación y destrucción de los ecosistemas de agua dulce, así como la extinción de especies nativas (Olden *et al.*, 2010; Vörösmarty *et al.*, 2010). Debido a lo anterior, los ecosistemas dulceacuícolas han perdido una proporción mayor de sus especies y el hábitat en que viven en comparación con los ecosistemas terrestres o los océanos (Revenga *et al.*, 2005). Evaluaciones globales indicaron que el 25% de las especies de peces de agua dulce evaluadas en 2009 se encontraban en peligro de extinción (Vié *et al.*, 2009). En 2014 de las 32 900 especies de peces que se registraron en ese año, 12 457 (37.86%) se consideraron como especies amenazadas y aparecieron en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2014).

Contreras-MacBeath *et al.* (2014) indican que se han registrado 616 especies de peces de agua dulce en México, de las cuales 264 son endémicas. Espinosa-Pérez y Ramírez (2015) mencionan que se han

documentado 104 especies exóticas de peces en los ecosistemas acuáticos de México, distribuidas en 19 familias y 51 géneros.

En Oaxaca es posible encontrar 129 especies de peces dulceacuícolas (33.6% de las estrictas registradas para México), 67 géneros (65.7% de los géneros estrictos encontrados en México), 34 familias (72.3% de las familias continentales estimadas en México) y 16 órdenes (39% de los citados en el país). De las especies enlistadas, 117 son nativas (30.5% de las especies estrictamente reportadas para el país y 90.7% de las encontradas en Oaxaca); 14 son introducidas (3.7% de las dulceacuícolas estrictas reportadas para México), lo que representa el 10.9% de las encontradas en Oaxaca. De las introducidas, 11 son exóticas y tres son trasplantadas, de las segundas dos son nativas de Oaxaca (Martínez-Ramírez *et al.*, 2004; Martínez y Gómez, 2006). Recientemente se ha descrito a *Profundulus mixtlanensis* (Profundulidae) que se distribuye en la vertiente del Pacífico de la región Mixteca de Oaxaca entre los 710 y 2 300 m snm (Ornelas-García *et al.*, 2015); así como *Caecieleotris morrissi* (Elotridae), género y especie nueva que habita en una cueva sumergida (Cueva del Dormilón) de agua dulce de la región norte del estado de Oaxaca, cuenca del río Papaloapan, vertiente del Golfo de México (Walsh y Chakrabarty, 2016).

Localizada en los estados de Oaxaca y Puebla la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán (RBTC) es un área natural protegida (ANP), por su alta diversidad biológica, geológica, cultural y de endemismos (Dávila *et al.*, 2002; Ortiz-García *et al.*, 2012). A pesar de ser un ANP, se ha visto seriamente afectada en su composición y funcionalidad por las actividades antropogénicas, como la deforestación, la agricultura, el pastoreo de ganado y la extracción ilegal de especies endémicas (Dávila *et al.*, 2002; Martínez *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2013). La ictiofauna de la zona de Oaxaca de la RBTC se compone de 14 especies, pertenecientes a 11 géneros, seis familias y cinco órdenes, de estas especies 12 son nativas y dos son exóticas (Martínez *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2013). De las seis familias que habitan en dicha área, se incluye la familia Heptapteridae (Siluriformes) endémica de la región neotropical (Bockmann y Guazelli, 2003). La familia mencionada incluye el género *Rhamdia*, el cual se compone de 23 especies en la región neotropical (Scharpf y Lazara, 2015). En México se reportan ocho especies: *R. guatemalensis*, *R. laluchensis*, *R. laticauda*, *R. macuspanensis*, *R. parryi*, *R. quelen*, *R. reddelli* y *R. zongolicensis* (Weber *et al.*, 2003; Miller *et al.*, 2009; Velázquez-Velázquez *et al.*, 2015). Dentro de la porción oaxaqueña de la RBTC se han reportado dos especies: *R. guatemalensis* y *R. laticauda* (comúnmente denominados a nivel local en el área de estudio como bagres o juiles) (Martínez *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2013). La RBTC es un ANP por su alta diversidad biológica, geológica, cultural y de endemismos (Dávila *et al.*, 2002; Ortiz-García *et al.*, 2012).

Ambos bagres están siendo afectados en la zona de Oaxaca de la RBTC, principalmente por la pesca no controlada (que incluye hembras en estadio reproductivo y tallas mínimas), la fragmentación del hábitat (principalmente por la construcción de caminos y el saqueo de grava y arena), la modificación del flujo de los ríos para realizar actividades agrícolas (riego de maíz, frijol, mango, chicozapote, caña de azúcar y limón), la contaminación del agua (al verter aguas residuales domésticas e industriales al cauce de los ríos) y la presencia de tres especies exóticas que son: *Cyprinus carpio* (carpa común), *Oreochromis niloticus* (mojarra tilapia) y *Poecilia reticulata* (gupi o charal). Debido a la problemática que enfrentan los bagres y la importante función ecológica que llevan a cabo en la red alimenticia, así como la fuente de alimento que representan para los pobladores de dicha zona de estudio; es necesario conocer más de su biología. En esta investigación se aporta información científica para cada especie respecto a la estructura de las clases de edad; las curvas de crecimiento en talla (longitud estándar) y peso, y su variación en relación a las épocas del año (lluvias y secas), por subcuencas (subcuenca del Quiotepec y del Salado) y por sexos; la madurez sexual en ambos sexos y el potencial reproductivo de las hembras; y el tipo de alimentación de los bagres. Esto con la finalidad de

contribuir con bases científicas para proponer alternativas de producción sustentable y conservación en la zona de estudio.

2 ANTECEDENTES

La familia Heptapteridae Gill, 1861 se distribuye en la región Neotropical, abarcando desde México hasta el sur de Argentina (Bockmann y Guazelli, 2003; Hernández, 2015). Es la familia más grande del orden Siluriformes y la más diversificada de peces gato o bagres neotropicales, habitando en estanques, cenotes, ciénegas, pantanos, lagos, ríos, arroyos rocosos y cuevas (Miller *et al.*, 2009). Calcular la diversidad de heptaptéridos es una tarea difícil, teniendo en cuenta el mal estado de los conocimientos de su taxonomía (Bockmann y Guazelli, 2003), no obstante, puede estimarse que se compone de alrededor de 24 géneros (Scharpf y Lazara, 2015) y 208 especies válidas (Eschmeyer *et al.*, 2016). En México solo habita el género *Rhamdia* Bleeker, 1858; la mayor parte de las especies (69.6%) que componen dicho género pertenecen a la fauna Sudamericana (Álvarez, 1970); la distribución del género es amplia, debido a que estos organismos pueden encontrarse en la vertiente Golfo de México desde el noroeste de la ciudad de Veracruz, México hasta el noroeste de Honduras (Miller, 1984; Martínez, 1999) y en la vertiente Pacífico del río Colotepec, Oaxaca, México hasta el sur de Argentina, cubriendo toda la región Neotropical, con excepción de la parte templada al sur del paralelo 40 (Martínez, 1999; Bockmann y Guazelli, 2003; Martínez-Ramírez *et al.*, 2004).

Este género se diferencia morfológicamente de otros Siluriformes, por presentar una serie de características únicas externas (Álvarez, 1970; Silfvergrip, 1996; Hernández *et al.*, 2015): su cuerpo está cubierto de una piel gruesa (cuero) y su coloración es bastante variada, que va desde el marrón amarillento a varios tonos de gris, con el vientre generalmente más claro; una serie de pequeñas manchas irregulares que pueden o no estar presentes en todo el cuerpo del animal, así como una línea transversal más oscura que se extiende desde la base del ojo a la base de la aleta caudal; presentan tres pares de barbillones sensitivos con tamaños diferenciados entre sí, una larga aleta adiposa con el margen posterior libre, fontanelas posteriores cerradas, procesos humorales bien desarrollados y no presentan dientes en el vómer; y estos peces pueden alcanzar hasta 40 cm de largo y 2 kg de peso, pero la mayoría de los ejemplares llegan a medir entre 20 y 30 cm. Internamente los rasgos distintivos del género *Rhamdia* y por los cuales se puede diagnosticar, son los siguientes (Hernández, 2015): 1 el primer rayo de la aleta pectoral es duro, 2 el proceso occipital no alcanza la placa dorsal y 3 una espina humeral está presente.

Actualmente se reconocen 23 especies de este género y son las siguientes en orden cronológico y alfabético: *Rhamdia quelen* (Quoy & Gaimard, 1824); *Rhamdia foina* (Müller & Troschel, 1849); *Rhamdia laticauda* (Kner, 1858); *Rhamdia laukidi* Bleeker, 1858; *Rhamdia schomburgkii* Bleeker, 1858; *Rhamdia cinerascens* (Günther, 1860); *Rhamdia guatemalensis* (Günther, 1864); *Rhamdia humilis* (Günther, 1864), *Rhamdia muelleri* (Günther, 1864); *Rhamdia nicaraguensis* (Günther, 1864); *Rhamdia parryi* Eigenmann & Eigenmann, 1888; *Rhamdia poeyi* Eigenmann & Eigenmann, 1888; *Rhamdia parvus* (Boulenger, 1898); *Rhamdia saijaensis* Rendahl, 1941; *Rhamdia reddelli* Miller, 1984; *Rhamdia zongolicensis* Wilkens, 1993; *Rhamdia itacaiunas* Silfvergrip, 1996; *Rhamdia jequitinhonha* Silfvergrip, 1996; *Rhamdia xetequepeque* Silfvergrip, 1996; *Rhamdia macuspanensis* Weber & Wilkens, 1998; *Rhamdia laluchensis* Weber, Allegrucci & Sbordoni, 2003; *Rhamdia guasarensis* DoNascimento, Provenzano & Lundberg, 2004 y *Rhamdia enfurnada* Bichuette & Trajano, 2005. De estas especies se han determinado dos subespecies: *Rhamdia quelen urichi* (Norman, 1926) y *Rhamdia laticauda typhla* Greenfield, Greenfield & Woods, 1982 (Scharpf y Lazara, 2015).

Miller *et al.* (2009) consideran que en las cuencas hidrológicas de México se distribuyen cinco especies de este género y son: *R. guatemalensis* (juil descolorido o de cenote), *R. laticauda* (juil de

Jamapa), *R. macuspanensis* (juil ciego olmeca), *R. parryi* (juil de Tonalá) y *R. reddelli* (juil ciego); por otro lado, Weber y Wilkens (1998) consideran a *R. zongolicensis* como especie válida para México, que se distribuye en la Cueva del Ostoc o Cueva el Túnel, perteneciente a la Sierra de Zongolica, Veracruz. Más tarde Weber *et al.* (2003) añaden a *R. laluchensis* como especie endémica y válida para el país, que habita en el curso de agua subterránea del Sistema de La Lucha, municipio de Ocozocoautla, Chiapas (Ferraris, 2007). Recientemente, Velázquez-Velázquez *et al.* (2015) reporta que *R. quelen* se distribuye en la cuenca del río Grijalva, Chiapas. Por lo tanto, hasta ahora se han descrito ocho especies del género para México (casi el 34.7% del total).

De las especies descritas para México, dos bagres cavernícolas (*R. reddelli* y *R. zongolicensis*) se encuentran bajo la categoría de especies vulnerables (VU), de acuerdo con la Lista Roja de Especies Amenazadas, mientras que las demás especies mexicanas de este género no han sido evaluadas por parte de esta organización internacional (IUCN, 2015). Según la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010, *R. macuspanensis*, *R. reddelli* y *R. zongolicensis* aparecen bajo la categoría de especies amenazadas (A), mientras que, *R. guatemalensis* se encuentra sujeta a protección especial (Pr). El resto de las especies (*R. laluchensis*, *R. laticauda* y *R. parryi*) no se incluyen en esta norma (SEMARNAT, 2010). En las cuencas hidrológicas de Oaxaca se distribuyen cuatro especies de *Rhamdia* (Martínez, 1999; Martínez-Ramírez *et al.*, 2004): *R. guatemalensis*, *R. laticauda*, *R. parryi* y *R. reddelli*. En la zona de Oaxaca de la RBTC, se encuentran *R. guatemalensis* y *R. laticauda*, distribuidas a través de las subcuencas del río Quiotepec y río Salado (Martínez *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2013).

2.1 Las especies estudiadas

2.1.1 Clasificación taxonómica

La clasificación taxonómica desde Phylum-género de *Rhamdia guatemalensis* (Günther, 1864) (Figura 1a) y *Rhamdia laticauda* (Kner, 1858) (Figura 1b), se presenta de acuerdo al criterio de Nelson *et al.* (2016), para la validez de las especies, ortografía, reconocimiento de autor y año, se ostenta de acuerdo al Sistema Integrado de Información Taxonómica (ITIS, 2016) y el Catálogo de Peces de la Academia de Ciencias de California (Eschmeyer *et al.*, 2016):

Phylum: Chordata
Subphylum: Craniata
Infraphylum: Vertebrata
Superclase: Gnathostomata
Grado: Teleostomi
Clase: Osteichthyes
Subclase: Actinopterygii
Subdivisión: Teleostei
Cohorte: Otocephala (= Ostarioclupeomorpha, Otomorpha)
Superorden: Ostariophysii
Serie: Othophysii
Subserie: Siluriphysii
Orden: Siluriformes
Superfamilia: Pimelodoidea
Familia: Heptapteridae Gill, 1861
Género: *Rhamdia* Bleeker, 1858
Especie: *Rhamdia guatemalensis* (Günther, 1864)
Especie: *Rhamdia laticauda* (Kner, 1858)

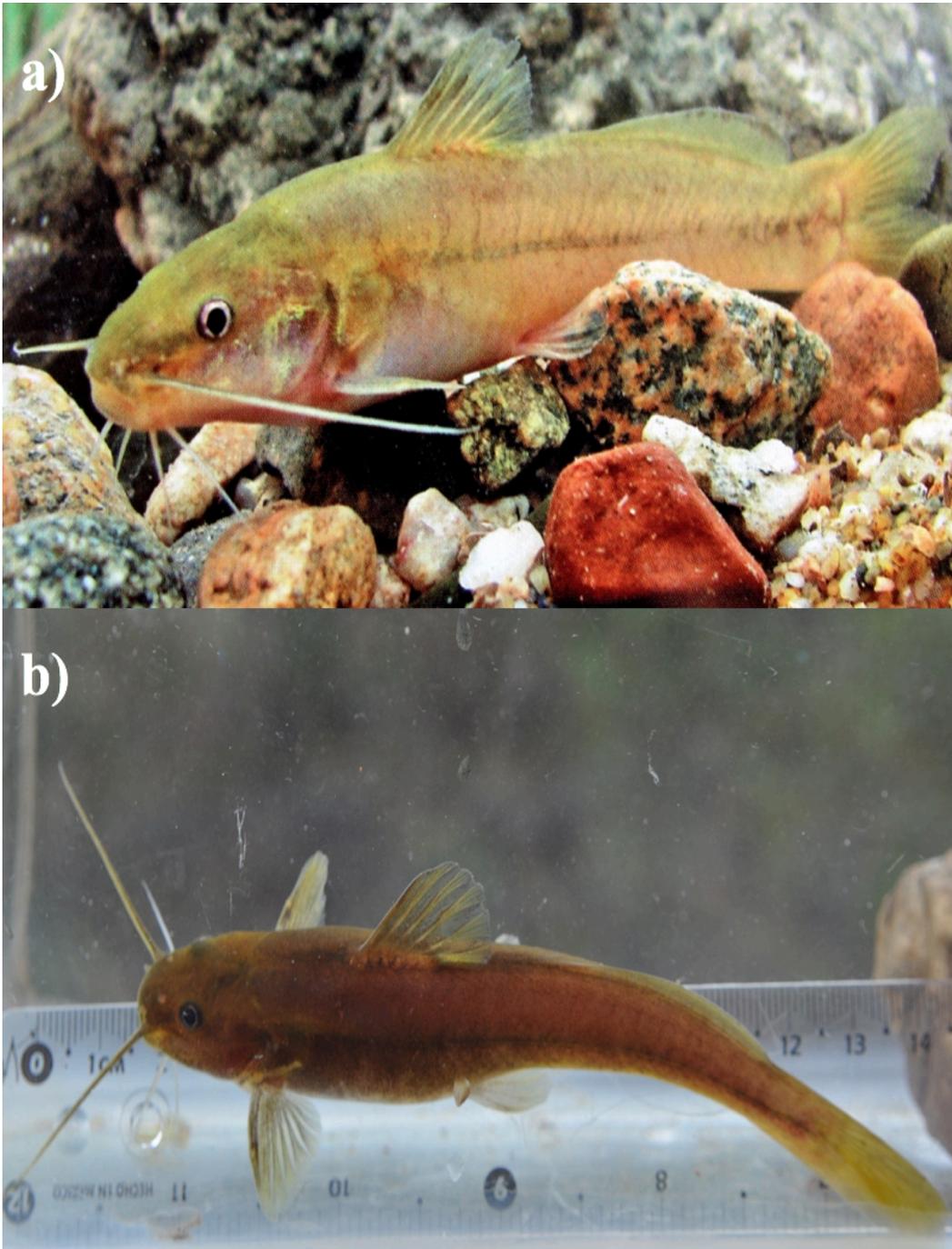


Figura 1. Fotografías de las especies bajo estudio. a) *Rhamdia guatemalensis* (Günther, 1864) (Foto: Adan E. Gómez Gonzáles) y b) *Rhamdia laticauda* (Kner, 1858) (Foto: E. Martínez-Ramírez, 2016).

2.1.2 *Rhamdia guatemalensis* (Günther, 1864)

El nombre científico es el medio de comunicación mediante el cual toda la información se fija, por lo tanto, es necesario señalar su descripción original, etimología, sinonimias, nombre común y distribución geográfica.

Descripción original. *Pimelodus guatemalensis* Günther 1864b:126 [Cat. Fishes v. 5]. El organismo descrito tenía una longitud total de 30.48 cm. Localidad tipo: Laguna Huamuchal, Guatemala (Lago con agua salobre) 14°7'60" N y 91°33'0" O (Günther, 1864).

Günther (1864), realizó la descripción de *Pimelodus guatemalensis* (= *R. guatemalensis*) y es la siguiente: la altura del cuerpo es una sexta parte de la longitud total, la cabeza es de forma deprimida y está cubierta con una capa fina de tejido, el diámetro del ojo es un tercio de la extensión del hocico y dos quintas partes de la anchura del espacio interorbital. La aleta adiposa es larga, dos quintas partes de la longitud total, se separa de la aleta dorsal y caudal por un pequeño espacio intermedio. Las barbillas maxilares se extienden más allá del origen o hasta la mitad de la aleta adiposa; o en otros casos, supera los bordes de las aletas pectorales. La mandíbula inferior es un poco más corta que la superior. Aleta dorsal muy débil o blanda. Aleta pectoral corta. Las aletas ventrales son más cortas que las pectorales. La longitud de la aleta anal es igual a la de la dorsal. El lóbulo caudal inferior es más largo. Wilkens (2001) menciona que es un pez nocturno y comienza a estar activo en el crepúsculo, debido a que muestra escotofilia (sensibilidad a la luz), no obstante, varias poblaciones de esta especie que viven en los cenotes de Yucatán son activos de día.

Etimología. La etimología del epíteto específico de esta especie viene de latín: *-ensis*, sufijo que denota lugar: Guatemala, la localidad tipo donde se colectó y describió (aunque se distribuye en ambas vertientes de Mesoamérica) (Scharpf y Lazara, 2015).

Sinonimias. Las sinonimias para esta especie son (Eschmeyer *et al.*, 2016): *Pimelodus godmanni* Günther, 1864; *Pimelodus guatemalensis* Günther, 1864; *Pimelodus wagneri* Günther, 1868; *Rhamdia oaxacae* Meek, 1902; *Rhamdia depressa* Barbour & Cole, 1906; *Rhamdia sacrificii* Barbour & Cole, 1906; *Rhamdia barbata* Meek, 1907; *Rhamdia heteracantha* Regan, 1907; *Rhamdia nasuta* Meek, 1909; *Rhamdia guatemalensis muriei* Hubbs, 1935; *Rhamdia guatemalensis decolor* Hubbs, 1936 y *Rhamdia guatemalensis stygaea* Hubbs, 1936.

Nombre común. En inglés es denominado Pale Catfish (Scharpf, 2006; ITIS, 2016). En Costa Rica esta especie se conoce como Barbudo (Angulo *et al.*, 2013). Es llamado como Chulín en Guatemala y Belice (Greenfield y Thomerson, 1997); en México es denominado como Juil descolorido (SEMARNAT, 2010). En Chiapas esta especie es conocida como *Rú* y *Dú* por los Lacandones, mientras que los Tzeltales lo llaman *Isim* (Domínguez-Cisneros y Rodiles-Hernández, 1998). En Quintana Roo le denominan Chipo (Martínez-Ramírez, 2002). En Oaxaca y en la zona de Oaxaca de la RBTC es denominado como Bagre, Juil o Juile (Martínez, 1999).

Distribución geográfica. Ambas vertientes de Mesoamérica, desde la cuenca del río Chachalacas unos 40 km al noroeste de Veracruz en la vertiente del Atlántico y la cuenca del río Tehuantepec en la vertiente del Pacífico, al este y sur México (incluida la península de Yucatán), y a través de Mesoamérica (Greenfield y Thomerson, 1997). *R. guatemalensis* ocupa diferentes ambientes, incluyendo el cauce principal de los ambientes lóticos (ríos de todos los tamaños) y lénticos (lagunas, presas y charcas), ya sea con aguas turbias y altamente cargadas de sedimentos o con aguas transparentes y pocos nutrientes, también prefiere estanques, cenotes, cuevas y aguas de flujo lento

de diferentes profundidades, con depósitos de material vegetal que utiliza como refugio durante el día (Martínez, 1999; Miller *et al.*, 2009; Hernández, 2015).

Localización en Oaxaca. Martínez (1999) y Martínez-Ramírez *et al.* (2004) indican que *R. guatemalensis* se encuentra en la parte baja, media y alta de varias cuencas hidrológicas de Oaxaca (Cuadro 1), habitando en las tierras bajas y altas en biomas lóticos y lénticos. En la zona de Oaxaca de la RBTC, esta especie se distribuye geográficamente en la cuenca del río Papaloapan (subcuencas ríos Quiotepec o San Antonio y Salado) de la vertiente del Golfo de México (Martínez *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2013).

Cuadro 1. Localización geográfica de *R. guatemalensis* por región hidrológica, cuenca y subcuenca para Oaxaca. (Fuente: Martínez-Ramírez *et al.*, 2004).

Vertiente Atlántico (Golfo de México)		
Región hidrológica	Cuenca	Subcuenca
Papaloapan (RH28)	Río Papaloapan	En gran parte de las subcuencas (11), excepto en el río Papaloapan, Salado, Valle Nacional y La Lana
Coatzacoalcos (RH29)	Río Coatzacoalcos	En todas las subcuencas
Grijalva-Usumacinta (RH30)	Río Grijalva-Tuxtla Gutiérrez	Río Encajonado
Vertiente Pacífico		
Región hidrológica	Cuenca	Subcuenca
Costa de Oaxaca (RH21)	Río Colotepec y otros	Río Colotepec, Tehuantepec, Alta, San Antonio y Tequisistlán
Tehuantepec (RH22)	Río Tehuantepec	Río Los Perros, Espíritu Santo, Espanta
Tehuantepec (RH22)	Laguna Superior e Inferior	Perros y Astuta
Costa de Chiapas (RH23)	Mar Muerto	Río Novillero

2.1.3 *Rhamdia laticauda* (Kner, 1858)

Descripción original. *Pimelodus laticaudus* Kner (ex Heckel) 1858a: 420 [50] [Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien v. 26 (s. 373)]. El organismo descrito era hembra, con 22.86 cm de longitud total y fue capturado durante el período reproductivo. Localidad tipo: México (Kner, 1858).

En 1858 el profesor de Zoología de la Universidad de Viena (Austria), Rudolf Kner completó el manuscrito realizado por Jacob Heckel y realizó la siguiente descripción para *Pimelodus laticaudus* (= *R. laticauda*) (Kner, 1858): la cabeza es pequeña, la maxila inferior es más corta que la superior, la característica principal que la distingue es su aleta caudal ancha. Los barbillones maxilares son muy próximos el uno al otro y se extienden por debajo de la base de las aletas pectorales. El proceso occipital es rígido y corto, la hendidura branquial está abierta hasta el centro de la garganta. Las aletas son delgadas, todas las aletas no presentan manchas, únicamente la aleta caudal presenta en la base unas bandas verticales oscuras, la aleta caudal es ligeramente dentada, casi recta. La línea lateral es marcada y pasa sobre el tronco. La vejiga natatoria es simple. La coloración aparece de manera uniforme en la parte posterior, en los costados presenta una coloración marrón oscuro y el vientre es de color blanco grisáceo. Wilkens (2001) menciona que es una especie nocturna, mostrando una fuerte escotofilia.

Sinonimias. *R. laticauda* tiene las siguientes sinonimias (Eschmeyer *et al.*, 2016): *Pimelodus laticaudus* Kner (ex Heckel), 1858; *Pimelodus hypselurus* Günther, 1864; *Pimelodus motaguensis* Günther, 1864; *Pimelodus petenensis* Günther, 1864; *Pimelodus polycaulus* Günther, 1864;

Pimelodus salvini Günther, 1864; *Pimelodus (Rhamdia) brachypterus* Cope, 1867; *Rhamdia parryi* Eigenmann & Eigenmann, 1888; *Rhamdia cabreræ* Meek, 1906; *Rhamdia sacrificii* Barbour & Cole, 1906; *Pimelodus brachycephalus* Regan, 1907; *Pimelodus rogersi* Regan, 1907; *Rhamdia regani* Meek, 1907; *Rhamdia underwoodi* Regan, 1907; *Rhamdia amatitlanensis* Fowler, 1936; *Rhamdia laticauda typhla* Greenfield, Greenfield & Woods, 1982; *Rhamdia reddelli* Miller, 1984 y *Rhamdia zongolicensis* Wilkens, 1993.

Etimología. La etimología del epíteto específico de esta especie, viene del latín: *latus*, que significa ancho o amplio y *cauda*, significa cola, basado en el nombre dado por Jacob Heckel, una mención no explicada, sin embargo, puede referirse al pedúnculo caudal (Scharpf y Lazara, 2015).

Nombre común. En inglés esta especie se denomina Rock catfish (Scharpf, 2006; ITIS, 2016). En Costa Rica se denomina como Barbudo (Angulo *et al.*, 2013). En México es denominado como Juil de Jamapa (Miller *et al.*, 2009; SEMARNAT, 2010). En el estado de Quintana Roo se denomina como Bagre de arroyo (Schmitter-Soto, 1998). En Oaxaca y en la zona de Oaxaca de la RBTC se denomina igual que *R. guatemalensis* (Juil o Juile), debido a que son muy similares en cuanto a morfología y coloración (Martínez, 1999).

Distribución Geográfica. En la vertiente Atlántica de América Central desde la cuenca hidrológica río la Antigua, a unos 20 km al noroeste de Veracruz (excluyendo el lago Catemaco), hasta el sureste de Belice, Guatemala y el occidente de Honduras (Miller, 1984; Schmitter-Soto, 1998). *R. laticauda* habita en las tierras bajas de los sistemas hidrológicos y en biomas lóticos (manantiales, arroyos y ríos), en el caso de los ríos, vive entre el sustrato rocoso en la zona de corrientes (Miller, 1984).

Localización en Oaxaca. En la vertiente Atlántico (Golfo de México) y habita en la parte baja, media y alta de las cuencas de los ríos Papaloapan, Coatzacoalcos y Grijalva-Tuxtla Gutiérrez, donde se puede encontrar en las tierras bajas y altas en biomas lóticos, como manantiales y ríos de todos los tamaños (Martínez, 1999; Martínez-Ramírez *et al.*, 2004) (Cuadro 2). En la zona de Oaxaca de la RBTC se distribuye geográficamente en la cuenca del río Papaloapan (subcuencas ríos Quiotepec o San Antonio y Salado) de la vertiente del Golfo de México (Martínez *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2013).

Cuadro 2. Localización geográfica de *R. laticauda* por región hidrológica, cuenca y subcuenca para Oaxaca. (Fuente: Martínez-Ramírez *et al.*, 2004).

Región hidrológica	Vertiente Atlántico (Golfo de México)	
	Cuenca	Subcuenca
Papaloapan (RH28)	Río Papaloapan	Río Quiotepec, río Salado, Santo Domingo, Usila, Valle Nacional y Obispo
Coatzacoalcos (RH29)	Río Coatzacoalcos	Río Coatzacoalcos, Jaltepec, Ixcuintepec, Santiago Tutla y Chalchijapan
Grijalva-Usumacinta (RH30)	Río Grijalva-Tuxtla Gutiérrez	Río Encajonado

2.2 Contribución a la biología de los bagres

2.2.1 Contribución a la biología de *R. guatemalensis*

Chávez *et al.* (1989) estudiaron la biología de *R. guatemalensis* en el río San Pedro, Tabasco, México. En ese estudio se capturaron 262 peces, de los cuales fueron 76 machos y 186 hembras, obteniendo una proporción de sexos de 0.409, es decir, por cada hembra se tiene 0.409 macho. Con 355 ejemplares del río y la zona de inundación calcularon la relación longitud total-peso en machos, hembras e inmaduros, la ecuación de regresión con su coeficiente de determinación fue: $P = 0.0000018L^{3.31}$, $r^2 = 0.97$, por lo que los autores concluyen que los machos, hembras e inmaduros tienen un crecimiento alométrico positivo ($b > 3$), en otras palabras esta especie crece más rápido en peso que en talla. Por otro lado, analizaron la fecundidad en una muestra de 15 hembras y reportan que la fecundidad absoluta media fue de 51 893 óvulos para una talla (LT) promedio de 287 mm.

Los autores antes citados llevaron a cabo un estudio cualitativo y cuantitativo de contenido estomacal. Dentro del análisis cualitativo encontraron 10 presas, en orden descendente de importancia (porcentajes de frecuencias) es: peces (63.01%), macrocrustáceos (15.07%), insectos (10.27%), vegetales superiores (9.59%), detritus (6.85%), moluscos y vermes (4.11%), frutos de vegetales superiores (2.05%), arácnidos y vertebrados terrestres (0.68%). El porcentaje de ocurrencia es diferente para el área del río y la zona de inundación, para el primer medio la categoría de alimento peces tiene una mayor importancia relativa (69.4%) con respecto a la segunda zona (59.8%), pero se invierten los valores con otros tipos de alimentos, principalmente macrocrustáceos, que pasan de 4.1% en el río a 20.6% de ocurrencia en la zona de inundación; y de los insectos, que pasan de 6.1% a 13.4% del río a la zona de inundación. En el análisis numérico de 35 estómagos (cuantitativo), encontraron ocho alimentos, en orden descendente de importancia (porcentajes del número de organismos de cada categoría de alimento) es: peces (60.76%), macrocrustáceos (24.05%) y las otras categorías $< 5\%$ (insectos, vegetales superiores, moluscos, vermes, arácnidos y vertebrados terrestres); y hacen notar que se encontró un roedor. Los datos de los autores sugieren que *R. guatemalensis* es una especie carnívora y que puede alimentarse de diferentes organismos, posiblemente en función de su abundancia relativa.

Cruz (2009) estableció cinco clases de edades en una muestra de *R. guatemalensis* ($n = 36$), la cual fue colectada al final de la temporada de lluvia (23/septiembre-3/octubre y 19-29/octubre del 2005) y secas (5-11/diciembre/2005 y 6-8 y 21-31/marzo/2006) en el área de Oaxaca de la RBTC, utilizando el método indirecto de Cassie (1954); asimismo mediante la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy (1938) determinó una longitud total máxima (asintótica) de 412.58 mm y la curva de crecimiento en talla fue la siguiente: $L_t = 412.588 (1 - e^{(-0.12056 (t-0.4656)})}$. Con la relación longitud total-peso ($n = 36$, $P = 0.000009L^{3.0153}$, $r^2 = 0.97$), estableció un crecimiento tipo isométrico ($b = 3.01$) para esta especie. También determinó un peso máximo de 693.12 g y la ecuación de crecimiento en peso máximo fue: $P_t = 693.12 (1 - e^{(-0.12058 (t-0.4656)})}^{3.01}$. Por otro lado, realizó un estudio de maduración gonadal con la escala de Nikolsky (1963), dentro de los resultados, se encontró un juvenil para *R. guatemalensis* (estadio I), cinco estadios para machos y dos para hembras. Los machos ($n = 15$) se encontraron en los estadios I hasta V. En cambio, las hembras ($n = 3$) estuvieron en estadio III (gónadas madurando) y IV (gónadas maduras). En dicha investigación no se reportaron individuos en estadio VI (gónadas gastadas).

Por otro lado, en una muestra de 19 organismos de esta especie, la autora identificó 20 tipos de alimentos con el método numérico ($\%N_i$), de estos, los que presentaron más altos porcentajes de ingestión fueron los efemerópteros (48.46%), simúlidos (14.04%) y ceratopogónidos (12.28%); con el método de frecuencia de ocurrencia ($\%F_i$), identificó 22 tipos alimenticios, de estos los que presentaron mayor porcentaje de frecuencia fueron los restos de insectos (63.16%), simúlidos y

efemerópteros con el mismo porcentaje de aparición (42.11%) y la familia Ceratopogonidae (Diptera) (36.84%).

2.2.2 Contribución a la biología de *R. laticauda*

Astudillo-Sebastián y Soto-Galera (2004), estudiaron algunos aspectos de la biología de *R. laticauda* ($n = 193$) en algunos ríos del estado de Chiapas, México, durante los meses de enero y noviembre de 2003. Establecieron el tipo de crecimiento, registraron los estadios de maduración gonádica para cada ejemplar, determinaron la talla de primera madurez y estudiaron el contenido estomacal para las siguientes clases de talla: 40-69.9 mm, 70-99.9 mm, 100-129.9 mm y 130-160 mm. Mediante la relación longitud patrón-peso total ($n = 193$, $P = 0.000007L^{3.23}$, $r^2 = 0.98$) establecieron que el crecimiento es alométrico positivo ($b = 3.23$). Se detectaron hembras con las gónadas completamente maduras en ambas épocas de muestreo y registraron como tallas de primera madurez para hembras y machos de 73.5 mm y 98.6 mm, respectivamente. El estudio de la dieta reveló que los peces de la primera clase de talla se alimentaron principalmente de larvas de tricópteros y dípteros. En el caso de la segunda clase de talla, los dípteros son el alimento preferido de estos bagres, además de incorporar decápodos en segundo término. El alimento preferido de los bagres de la tercera clase de talla son los decápodos, seguidos por efemerópteros y gasterópodos. Finalmente, los bagres de mayor talla consumen casi exclusivamente decápodos. Por lo que los autores concluyen de cierta forma que *R. laticauda* es un pez predominantemente entomófago en tallas pequeñas, carcinófago y entomófago en tallas medianas, y carcinófago en tallas grandes.

Por su parte Cruz (2009) estableció tres clases de edades utilizando el método indirecto de Cassie (1954) en una muestra de 202 individuos de *R. laticauda*, provenientes de la zona de Oaxaca de la RBTC (las fechas de colectas de estos individuos se describió en el apartado 2.2.1.1). Mediante la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy, calculó una longitud total máxima de 421.032 mm, con la ecuación de crecimiento en talla de $L_t = 421.032 (1 - e^{(0.1301(t-0.0954)})}$. Mediante la relación longitud total-peso ($n = 202$, $P = 0.00002L^{2.852}$, $r^2 = 0.9054$), determinó un crecimiento tipo isométrico para esta especie ($b = 2.85$). Se determinó un peso máximo de 610.33 g y la ecuación de crecimiento en peso máximo o asintótico fue: $P_t = 610.33 (1 - e^{(0.1301(t-0.0954)})^{2.85}}$. De acuerdo con la escala de maduración gonadal de Nikolsky (1963), clasificó ocho juveniles, 43 hembras (solo una fue registrada en estadio IV, con gónadas gastadas) y 46 machos, de los últimos 16 en estadio IV y tres en estadio V (gónadas en reproducción). Por otro lado, examinó los contenidos estomacales de 99 organismos, con el método numérico ($\%N_i$) determinó 37 componentes alimenticios de origen animal y vegetal (97.78% y 1.05%, respectivamente), y con el método de frecuencia ocurrencia ($\%F_i$) observó 45 componentes alimenticios de origen animal y vegetal (422.22% y 10.10%, respectivamente), por lo que la autora la clasifica como entomófaga, con tendencia a ser carnívora.

3 JUSTIFICACIÓN

La RBTC es uno de los centros de mayor biodiversidad y endemismo de plantas y animales en el mundo, ya que ahí confluyen la región Neártica y la Neotropical (Ortíz-García *et al.*, 2012). Los estudios realizados en la reserva, se han centrado principalmente en las plantas, con lo que se ha generado una gran cantidad de información taxonómica, de distribución y usos que les dan las personas de dicha área (Dávila *et al.*, 2002), lo que hace que hasta la fecha se tenga un gran desconocimiento de la fauna terrestre y acuática, así como de los procesos ecológicos que suceden en los ecosistemas que forman parte de la reserva.

A diferencia de los ecosistemas terrestres, los ecosistemas dulceacuícolas de la RBTC, muestran un cierto grado de deterioro, debido a que están sujetos a presiones como: descarga de efluentes domésticos, agrícolas e industriales, la eutrofización, la erosión, la sedimentación y la deforestación, incluso dos especies de peces se han extinguido localmente, como es el caso de *Agonostomus monticola* (trucha de tierra caliente) y *Joturus pichardi* (pez bobo). Sin embargo, un factor adicional importante que probablemente este desempeñando un papel en la pérdida de las poblaciones de peces es principalmente la introducción de especies exóticas (Contreras-Balderas *et al.*, 2008), que en el caso de la zona de estudio son (Martínez *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2013): *Cyprinus carpio*, *Oreochromis niloticus* y recientemente a *Poecilia reticulata*. Lo anterior está generando un impacto ecológico que hasta el momento no ha sido evaluado, y puede causar una variación en la estructura y función de las poblaciones y la comunidad de peces nativos, porque genera competencia interespecífica y otras interacciones negativas (p. ej. transmisión de parásitos invasores) entre las poblaciones; y se modifica la red alimenticia, se desplaza o incluso se extinguen especies endémicas de México (Contreras-Balderas *et al.*, 2008) y especies endémicas de la región neotropical, tal es el caso de *R. guatemalensis* y *R. laticauda*, especies consideradas como primarias según la clasificación de Myers (Miller, 1986), es decir, son especies propiamente dulceacuícolas que evolucionaron en un medio acuático continental y por tanto forman parte de nuestro patrimonio natural nacional (Martínez-Ramírez, 2002).

Desde la perspectiva del impacto ambiental humano, la importancia de estos bagres radica en ser especies bioindicadoras de la calidad de agua de la RBTC, ya que son sensibles a las actividades antropogénicas en una cuenca hidrológica y su ausencia puede ayudar a identificar si un cuerpo de agua se encuentra amenazado (Martínez-Ramírez, 2002). Por otro lado, las dos especies proporcionan un servicio ecosistémico de control biológico, debido a que sus dietas se componen en general de invertebrados acuáticos (insectos y crustáceos) y terrestres (Hymenoptera), frutos y restos de plantas, así como peces (*Astyanax* y Poecilidae) (Schmitter-Soto, 1998; Cruz, 2009). Ambos bagres son importantes por la interacción que establecen con otros organismos, una de ellas es la depredación. Por ejemplo, se ha documentado que *R. guatemalensis* forma parte de la dieta de un ave (*Mycteria americana*) y un mamífero (*Lontra longicaudis*) en el estado de Quintana Roo (Schmitter-Soto, 1998). En Oaxaca el mismo bagre se ha identificado como alimento de la nutria neotropical (*Lontra longicaudis annectens*) en el río Quiotepec o Grande de la RBTC (Duque-Dávila *et al.*, 2013). Asimismo, tienen una relevancia etnobiológica y proporcionan un servicio de provisión, puesto que son fuente de alimento rico en proteínas para muchas comunidades ribereñas y grupos étnicos, como los lacandones y tzeltales de Chiapas (Domínguez-Cisneros y Rodiles-Hernández, 1988). En Oaxaca, también son fuentes de alimento y son aprovechados principalmente por las comunidades rurales en la cuenca baja del río Papaloapan (RH28), debido a su gran abundancia (Martínez-Ramírez, 2002), aunque cabe señalar que en otras cuencas y subcuencas del estado de Oaxaca sus poblaciones han disminuido drásticamente, de acuerdo a Martínez-Ramírez (com. pers.). Con fundamento en lo anterior, se ha contemplado la posibilidad de cultivarlas, por su rápido crecimiento y adaptabilidad en condiciones de cautiverio (Domínguez-Cisneros y Rodiles-Hernández, 1998; Wilkens *et al.*, 1991;

Wilkins, 2001), sin embargo, existe poca información acerca de su biología básica (Miller *et al.*, 2009), esto hace necesario conocer aspectos como: la estructura de edades; las tallas y pesos máximos que podrían alcanzar; el tipo de crecimiento; la proporción sexual; la maduración gonádica que incluye el índice gonadosomático y hepatosomático para establecer la temporada y lugar de reproducción, además de estimar la fecundidad y la talla media de primera madurez sexual; y conocer, a través del análisis de los tractos digestivos, las dietas de ambos bagres. Con el fin de servir como una base científica para estudios de piscicultura posteriores, encaminados a la producción sustentable y conservación. Por lo antes expuesto, se plantean los siguientes cuestionamientos de investigación: ¿la composición de edades de los bagres cambia a través de las épocas del año y subcuencas?; ¿cuál es la talla y peso máximo que podrían alcanzar por temporadas, subcuencas y sexos?; ¿cómo es la fase de maduración gonádica y qué especie tiene mayor potencial reproductivo?; ¿cuál es la talla de primera madurez sexual de cada bagre?; y ¿cuál es la dieta y los cambios de la dieta entre temporadas, subcuencas, sexos y tallas?. Para responder a estos cuestionamientos se plantean las siguientes hipótesis.

4 HIPÓTESIS

Considerando que en la zona estudiada existe una marcada temporalidad a lo largo del año y de manera espacial las especies muestran áreas de distribución coincidentes, se espera una variación temporal y espacial en la estructura de edades, curvas de crecimiento en talla y biomasa, tipo de crecimiento, maduración gonadal y dietas de ambos bagres.

5 OBJETIVOS

5.1 General

- Describir la edad, crecimiento, madurez sexual y dieta de *Rhamdia guatemalensis* y *R. laticauda* y determinar su variación en tiempo y espacio en la zona de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca, con el fin de contribuir con la formación de la base científica para proponer alternativas de producción sustentable y conservación.

5.2 Particulares

Para ambas especies:

- Determinar las clases de edad para la población general y por temporadas, subcuencas y sexos, mediante el método indirecto de Cassie, para obtener las tallas medias.
- Generar las curvas de crecimiento máximo en talla y peso, mediante la ecuación de crecimiento de Bertalanffy, para la población general y por temporadas, subcuencas y sexos, para determinar las posibles variaciones.
- Determinar el tipo de crecimiento, mediante la relación talla-peso, para la población en general y por temporadas, subcuencas y sexos, para determinar las posibles variaciones.
- Realizar un estudio de maduración gonádica y reproducción para los machos y hembras y por temporadas y subcuencas, mediante la escala de Nikolsky, índice Gonadosomático y Hepatosomático, para establecer la temporada y lugar de reproducción.
- Determinar la talla de primera madurez sexual, mediante una curva logística y un programa, para conocer la talla en la que los individuos deben ser protegidos.
- Estimar la fecundidad de las hembras, mediante el método gravimétrico para la población general de cada uno de los bagres, para conocer el potencial reproductivo.
- Describir la dieta, mediante el análisis cualitativo y cuantitativo de contenido estomacal, para la población general, las temporadas, las subcuencas, los sexos y las tallas, para conocer el hábito alimentario y confirmar el nivel trófico.
- Determinar el tipo y similitud dietaria para la población en general y entre temporadas, entre subcuenca, entre sexos y entre tallas, mediante el índice de Levins y Pianka, para conocer la especialidad y sobre posición dietética, respectivamente.

6 DESCRIPCIÓN DEL ÁREA ESTUDIADA

6.1 Localización geográfica y superficie territorial

La Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC) se localiza en el extremo sureste del estado de Puebla y noreste de Oaxaca (17°65'-18°88' latitud norte y 96°91'-97°73' longitud oeste) (Ortíz-García *et al.*, 2012; SEMARNAT, 2013). En esta investigación las colectas de peces se efectuaron en la zona de Oaxaca de esta ANP (Figura 2), la cual se encuentra entre las coordenadas extremas de 17°39'-18°53' de latitud norte y 96°55'-97°44' de longitud oeste (Martínez *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2013). De acuerdo con la declaratoria de la RBTC, el polígono general comprende el territorio parcial o total de 51 municipios (20 del estado de Puebla y 31 de Oaxaca), con una superficie total de 490 186 ha, para Oaxaca corresponde una superficie de 296 247 ha (60.43%) y para el estado de Puebla 193 939 ha (39.57%) (SEMARNAT, 2013). La zona de Oaxaca llamada Valle de Cuicatlán contiene 31 municipios en los distritos de Huajuapán, Coixtlahuaca, Teotitlán, Cuicatlán, Nochixtlán y Etila (Martínez *et al.*, 2013).

6.2 Fisiografía

6.2.1 Orografía

La RBTC está conformada por dos provincias fisiográficas: la Sierra Madre del Sur que comprende el 92.65% de la superficie total de la reserva y el Eje Neovolcánico Transversal que está al norte de la reserva y ocupa el 7.35%. Por su extensión, la Sierra Madre del Sur está dividida en cuatro subprovincias, de las cuales, tres confluyen en la reserva: las Sierras Centrales de Oaxaca, las Sierras Orientales (sur de Puebla y norte de Oaxaca) y la Mixteca Alta (SEMARNAT, 2013).

6.2.2 Hidrografía

El 95% de la superficie de la RBTC se ubica en la región Hidrológica N°28, correspondiente a la cuenca del río Papaloapan (RH28), la cual vierte sus aguas hacia el Golfo de México; el 5% restante forma parte de la región Hidrológica N°18 Alto Balsas que vierte hacia el Océano Pacífico. Dentro de la RBTC se encuentran las subcuencas del río Salado (SRS) y río Quiotepec (SRQ) (también denominado Grande o San Antonio) de la cuenca del Papaloapan, y las subcuencas de Atoyac-Balcón del Diablo y Acatlán de la cuenca del Alto Balsas. En la zona de Oaxaca se encuentran las subcuencas de los ríos Salado (RH28Ae) y Quiotepec (RH28Af); y una porción pequeña contiene a las subcuencas del río Acatlán (RH18Ag) (cuenca del río Mixteco-Balsas) y río Santo Domingo (RH28Ag) (cuenca del río Papaloapan) (Dávila, 1997; Martínez *et al.*, 2013). Debido a que las especies bajo estudio se distribuyen geográficamente en la SRS y SRQ (Martínez *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2013), éstas subcuencas se describen a continuación (SEMARNAT, 2013):

A) La SRS es la más extensa dentro de la RBTC, ocupa 64% de su superficie (313 700 ha), en la porción norte, región oeste, centro-oeste y centro-este de la reserva. El principal río es el Salado que se origina al oriente en la Sierra Negra y corre como afluente permanente por la fosa tectónica de Tehuacán, hasta unirse con el río Quiotepec, conformando el río Santo Domingo que desemboca en la Presa Miguel Alemán en Tuxtepec, Oaxaca y posteriormente en el Golfo de México. Al poniente de la RBTC vierten sus aguas los ríos Cosahuilco, Hondo, Calapa, Matanza, Grande y Xiquila que se originan en la Sierra Mixteca. Al oriente, los ríos Tepanzacalco, Tilapa, Chiquito, Los Reyes y Los Cués descienden de la Sierra Mazateca. Esta subcuenca está conformada por 17 microcuencas.

B) La SRQ es la segunda en extensión dentro de la reserva (29% de su superficie). Se localiza en la porción sur de la reserva, abarca la Meseta Sedimentaria Tepelmeme-Tonaltepec, parte de la fosa tectónica de Tehuacán y la Sierra Mazateca en la región de los Pápalos y Monteflor. Su principal río es el Quiotepec, que se origina en la Sierra Juárez por Capulálpam de Méndez y Comaltepec, entra a la RBTC rodeando primero su extremo sur y luego internándose en ella para recibir los afluentes de los ríos La Grana, Las Vueltas, Tomellín, Apoala, Grande Sabino, Ixcatlán, Cacahuatal y Sendo. Esta subcuenca es tributada por seis microcuencas.

6.3 Geología

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán (VTC) presenta un mosaico de afloramientos de diferentes eras geológicas y composición. En general el área presenta sedimentación del Terciario Temprano, seguida de algunas actividades volcánicas en el Plioceno y Pleistoceno. Parte de la Sierra de Zongólica tiene afloramientos de rocas metamórficas del Paleozoico. En las partes bajas se encuentran sedimentos del Terciario, areniscas y conglomerados del Cuaternario (López-Ramos, 1981 citado en Terborgh y Schaik, 1999). En el territorio que comprende la RBTC se presenta 85.6% de basamento rocoso de tipo sedimentario que se originó desde el Cretácico Inferior hasta el Terciario Inferior (SEMARNAT, 2003). La superficie del ANP correspondiente al estado de Oaxaca se ubica en dos terrenos tectonoestratigráficos (Centeno-García, 2004): Terreno Oaxaca o Zapoteco y Terreno Juárez o Cuicateco. En el Terreno Oaxaca se ubican tres zonas (Mixteca Baja, Ixcatlán y Sierra de Cuicatlán), mientras que en el Terreno Juárez se ubica únicamente la Sierra Mazateca.

6.4 Climatología

Los climas que se encuentran son (Trejo, 2004): árido y cálido BSo(h')w, árido y semicálido BSohw, semiárido y cálido BS₁(h')w, subhúmedo y templado Cwo y subhúmedo y semicálido A(C)wo. Según Valiente-Banuet *et al.* (2000) en el VTC los climas cálidos se encuentran en Teotitlán, Dominguillo y Cuicatlán; los semicálidos en Tehuacán y Zapotitlán; y los templados en la Sierra de Tecamachalco. Los regímenes de lluvia son muy contrastantes en el VTC, con prolongados períodos de sequías y lluvias temporales torrenciales (SEMARNAT, 2013). El promedio anual de precipitación en la región mencionada varía desde los 250 a 500 mm, y se presenta principalmente de mayo a octubre, con mayores posibilidades de lluvias entre junio y septiembre (verano) (Enge y Whiteford, 1989; Dávila *et al.*, 1998; Ortiz-García *et al.*, 2012). Por otro lado, el período de sequía ocurre durante seis meses que van de noviembre hasta abril (Arriaga *et al.*, 2000).

6.5 Biodiversidad

6.5.1 Vegetación

Las pteridófitas del VTC están representadas por 15 familias, 47 géneros y 156 especies, mientras que del grupo de las gimnospermas lo constituyen cuatro familias, cinco géneros y nueve especies (Dávila *et al.*, 1993). Las angiospermas del VTC se componen de 161 familias, 862 géneros y 2 521 especies (361 especies endémicas) (Dávila *et al.*, 2002). El endemismo de plantas se estima en un 30% y los principales tipos de vegetación y uso de suelo en la región que comprende parte del ANP y la región terrestre prioritaria del VTC son: selva baja caducifolia; bosque de encino y pino; matorral desértico rosetófilo, con predominancia de arbustos espinosos y una presencia importante de cactáceas; matorral crasicaule; y terrenos dedicados a la agricultura, crianza de ganado y de explotación forestal (Arriaga *et al.*, 2000).

6.5.2 Fauna

La ictiofauna de la zona de Oaxaca de la RBTC se compone de 14 especies de peces, pertenecientes a 11 géneros, seis familias y cinco órdenes, de estas especies 12 son nativas y dos son exóticas (Cuadro 3); de las autóctonas, se menciona (Martínez *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2013) que fueron extirpadas dos especies (*Agonostomus monticola* y *Joturus pichardi*) de importancia pesquera que pertenecen al mismo orden (Mugiliformes) y a la misma familia (Mugilidae).

Cuadro 3. Ictiofauna de la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (Fuente: Martínez *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2013).

Orden	Familia	Género	Especie
Cypriniformes	Cyprinidae	<i>Cyprinus</i>	<i>Cyprinus carpio</i> ¹
		<i>Notropis</i>	<i>Notropis moralesi</i>
Characiformes	Characidae	<i>Astyanax</i>	<i>Astyanax aeneus</i>
Siluriformes	Heptapteridae	<i>Rhamdia</i>	<i>Rhamdia guatemalensis</i>
			<i>Rhamdia laticauda</i>
Cyprinodontiformes	Profundulidae	<i>Profundulus</i>	<i>Profundulus punctatus</i>
	Poeciliidae	<i>Heterandria</i>	<i>Heterandria bimaculata</i>
		<i>Poecilia</i>	<i>Poecilia sphenops</i>
		<i>Poeciliopsis</i>	<i>Poeciliopsis fasciata</i>
		<i>Poeciliopsis gracilis</i>	
Perciformes	Cichlidae	<i>Oreochromis</i>	<i>Oreochromis niloticus</i> ¹
		<i>Paraneetroplus</i>	<i>Paraneetroplus bulleri</i>
			<i>Parannetroplus nebuliferus</i>
		<i>Vieja</i>	<i>Vieja fenestrata</i>

Leyenda: ¹ = Especie exótica.

Para la herpetofauna (anfibios y reptiles) se han estimado 111 especies en el VTC, 25.2% son anfibios y 74.7% son reptiles (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010). La avifauna y mastofauna de la RBTC se compone de 356 especies y 131 especies (CONANP, 2004; Ortiz-García *et al.*, 2012; SEMARNAT, 2013).

6.6 Población y grupos étnicos

En la RBTC se concentra una población de 35 724 habitantes, de los cuales 20 817 corresponden a Puebla y 14 907 a Oaxaca. La población se encuentra distribuida en 35 de los 51 municipios que componen la reserva; 12 de Puebla y 23 de Oaxaca (Cuadro 4). Dentro de los límites de la RBTC existen actualmente 278 asentamientos humanos, 144 están en Puebla y 136 en Oaxaca. De estos asentamientos el 88% tienen entre uno y 218 habitantes, 6% tiene entre 238 y 473, mientras que el 3% tiene de 528 a 989 y el restante 3% tiene de 1 024 a 2637 habitantes. Por número de habitantes los principales asentamientos humanos en el estado de Puebla son: Zapotitlán Salinas, San Juan Atzingo, José María Pino Suárez, San Antonio Texcala, Santa Ana Teloxtoc y Monte Chiquito; y en el estado de Oaxaca, San Juan de los Cués. Estos asentamientos se ubican en el noroeste y sureste de la reserva (INEGI, 2005). Actualmente la composición étnica del territorio de la RBTC está

conformada por ocho grupos indígenas, además de grupos de población mestiza y afromestiza. Los grupos presentes son popolocas, nahuas, mixtecos, cuicatecos, mazatecos, chinantecos, chocholtecos e ixcatecos, los dos últimos grupos en franca decadencia por el escaso número de hablantes. La población indígena es predominante, de esta población 18 733 personas se concentran en el estado de Oaxaca, siendo los mazatecos el grupo mayoritario con 44%, seguido de los cuicatecos con 29%. La población restante está dividida entre mixtecos, chinantecos, chochos e ixcatecos (SEMARNAT, 2013). Según INEGI (2005) el 78.3% de la población total son indígenas, unos 27 961 habitantes pertenecen a uno de los ocho grupos étnicos.

Cuadro 4. Municipios con asentamientos humanos en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. (Fuente: INEGI, 2005).

Estado de Oaxaca	
Concepción Buenavista	San Miguel Tequixtepec
Concepción Pápalo	San Pedro Jaltepetongo
Mazatlán Villa de Flores	San Pedro Jocotipac
San Antonio Nanahuatípam	San Pedro y San Pablo Tequixtepec
San Juan Bautista Atatlahuca	Santa María Apazco
San Juan Bautista Coixtlahuaca	Santa María Ixcatlán
San Juan Bautista Cuicatlán	Santa María Tecomavaca
San Juan de los Cués	Santa María Texcatitlán
San Martín Toxpalan	Santiago Apoala
San Miguel Chicahua	Santos Reyes Pápalo
San Miguel Huautla	Tepelmeme Villa de Morelos
Estado de Puebla	
Ajalpan	Santiago Miahuatlán
Atexcal	Tehuacán
Caltepec	Tepanco de López
Coxcatlán	Tlacotepec de Benito Juárez
Coyomeapan	Yehualtepec
San Gabriel Chilac	Zapotitlán Salinas

7. METODOLOGÍA

7.1 Trabajo de campo

Se realizaron muestreos estratificados para la colecta de *R. guatemalensis* y *R. laticauda*, aplicando dos criterios, el primero de ellos fue obtener muestras a lo largo de las SRQ y SRS, por lo que se establecieron 22 estaciones de muestreo (Figura 2), localizadas a diferentes altitudes que van de los 524 a 1 031 m snm (Anexo 1 y Anexo 2); para el establecimiento de estas estaciones se utilizó la base de datos del proyecto DT002 (Martínez-Ramírez, 2007). El segundo criterio fue colectar en la temporada de lluvias (a finales de la época) y secas; las colectas en lluvias se realizaron en 2015, comprendiendo las fechas del 19 al 30 de octubre y del 23 al 26 de noviembre, mientras que las colectas en secas se llevaron a cabo desde el 23 de febrero hasta 3 de marzo de 2016.

7.1.1 Técnicas de captura de peces

Se emplearon tres técnicas de captura para ambos bagres: pesca eléctrica con generador (Martínez, 1999; Martínez *et al.*, 2007), pesca eléctrica a batería (individual) y red atarraya (técnica artesanal). La primera técnica activa consistió en: un generador eléctrico marca Evans (modelo N° G29MG0600T) de 6 HP, 2.9 kVA (kilovoltampere), con una potencia de 2 900 W (watt) que produce corriente eléctrica alterna de 120 V y corriente nominal de 21 A, el generador funciona con un tanque de gasolina de 4 L y dos contactos (5-20 R) (Figura 3, A). El siguiente componente fue un rodillo o carrete con 200 m de cable resistente conectado a dos salabres de acero (sacadores), cada salabre está formado por dos partes: la pértiga o bastón de 1.3 m de largo y el electrodo positivo (ánodo); este electrodo está constituido por el cable que trasmite la electricidad, una estructura de forma cuadrada que sujeta una red y la red de pesca con una luz de malla de 4.5 mm. El último componente estuvo formado por una placa metálica que fue el electrodo negativo (cátodo), la cual se encontró conectada al generador de electricidad y fue sumergida al río (Figura 3, A).

El equipo humano para operar el equipo de electropesca con generador, se compuso de al menos cuatro personas, dos de ellas portaron los salabres de acero (cada una con un salabre), otra persona recogía los peces aturdidos y los transportaba a los depósitos (baldes o taras) y la cuarta persona cuidó el funcionamiento del generador y almacenaba temporalmente a los peces vivos en los depósitos, donde permanecieron hasta el conteo de peces y la toma de datos (García *et al.*, 1993) (Figura 3, D). El vestuario de trabajo individual estuvo compuesto por vadeadores de pesca de nailon que llegan por encima de la cintura y funcionaron como pantalones impermeables (con botas integradas), además de proporcionar seguridad a los pescadores. Para la protección de las manos, se utilizaron guantes gruesos de goma (Figura 3, B).

La segunda técnica consistió en un aparato de pesca eléctrica a batería o también denominado equipo individual de espalda (modelo N° IG200-2 y serie N° 24060315), donde la fuente de energía es una batería de entrada de 12 V y de salida de 400/600/800/1000 V, progresivamente ajustable con un intervalo de frecuencia de 10-100 P/s (pulsos por segundo); la batería tiene un peso aproximado de 2.2 kg. La salida puede dividirse en Nivel 1 (5 kW pico por pulso), Nivel 2 (10 kW pico por pulso) y Nivel 3 (250 V). Según García *et al.* (1993), todo el material eléctrico va colocado en un arnés ergonómico y una mochila que se coloca a la espalda. A excepción de los mandos de control y de los electrodos (cátodo y ánodo), el equipo entero va incluido en una consola. En este caso una persona porta la mochila con la consola y es acompañado por tres personas (dos se colocan detrás para ayudar en la colecta de peces vivos y una se encarga de transportar los peces colectados a los depósitos) (Figura 3, B). La tercera técnica de captura fue una red atarraya (modelo CNM07) de 2.13 m de radio y 0.95 cm de maya (Figura 3, C).

En cada estación de muestreo se pescó en transectos de 200 m de longitud en contracorriente (río arriba), asegurándose que la pesca fuera intensiva, homogénea y no selectiva (Martínez *et al.*, 2007). Una vez terminada la colecta, de los organismos vivos depositados en baldes de plástico, se seleccionaron los de cada especie (determinación preliminar) del género *Rhamdia* de distintas tallas, a continuación, se anotó el número de organismos en hojas de campo (formatos especiales) y sólo se sacrificaron aquellos individuos necesarios para la presente investigación, los demás peces se devolvieron al río. Las muestras de peces se colocaron en bolsas de plástico, con etiquetas de identificación que tuvieron datos de cada estación de muestreo, las cuales se conservaron en un bidón de plástico con alcohol etílico al 100%, para después trasladarlos al Laboratorio de Ictiología y Acuicultura del CIIDIR Unidad Oaxaca IPN.

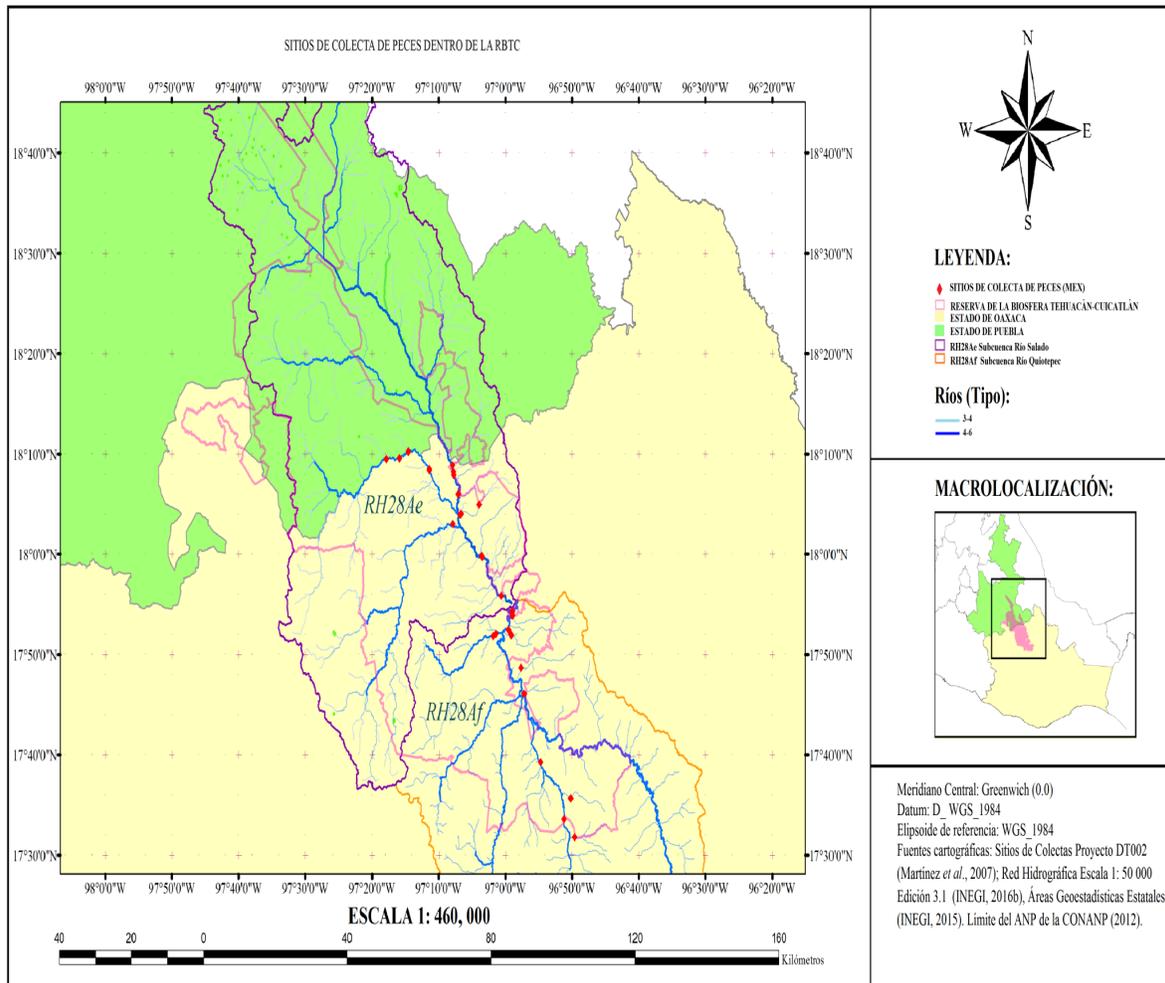


Figura 2. Puntos de muestreo (MEX, 22) para la colecta de *R. guatemalensis* y *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. (Fuente: Elaborado por autor).



Figura 3. Técnicas de captura de peces en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. (A) Generador de electricidad (Evans) y cátodo; (B) pesca eléctrica individual a batería (IG200-2) y vestuario de trabajo; (C) red atarraya; (D) equipo humano para operar el equipo de electropesca con generador. Fuente: E. Martínez-Ramírez, 2016.

7.2 Trabajo de laboratorio

Una vez ingresadas las muestras al laboratorio, se sacaron del alcohol etílico (100%) y se realizó la identificación mediante claves taxonómicas (Miller *et al.*, 2009; Hernández *et al.*, 2015). Las muestras identificadas se depositaron en frascos de vidrios con alcohol etílico (100%) y fueron etiquetadas con códigos únicos en papel albanene (nombre científico, sitio de colecta, fecha y colectores), después se realizó la siguiente secuencia de trabajo.

7.2.1 Obtención de datos biométricos

Para registrar tanto la Longitud Total (LT) que se considera desde la parte media del labio superior hasta el final de la aleta caudal, como la Longitud Estándar (LE) que inicia desde la parte media del labio superior y termina en el eje de la columna vertebral (Froese y Pauly, 2017), se manejaron dos vernieres digitales (Mituyoyo Corporation) de una resolución de 0.01 mm y un error instrumental de ± 0.02 mm, el primero (Absolute Digimatic Caliper modelo N° CD-8" CSX) tenía un intervalo de medición de 0-200 mm y el segundo (Absolute Digimatic Caliper modelo N° CD-12"C) tenía un intervalo de medición de 0-300 mm. Las dos longitudes (LT y LE) se indicaron en mm (Smylie *et al.*, 2016).

El peso total húmedo (g) de los individuos, se registró mediante una balanza analítica digital (marca Sartorius modelo N° BL1500S). El peso de las gónadas y del hígado (g), fueron obtenidos mediante una balanza analítica electrónica (marca Sartorius modelo N° TE214S). Los datos biométricos obtenidos se almacenaron en hojas de cálculo del programa Microsoft Excel 2015.

7.2.2 Determinación de los sexos y disección de los organismos

El sexado mediante el reconocimiento de la papila genital no fue posible para los dos bagres estudiados, por lo que se realizaron disecciones para observar las gónadas y determinar el sexo de los peces. La disección se realizó siguiendo a Hernández *et al.* (2009). Para hacer la extracción del hígado, tracto digestivo y gónadas, se empleó un equipo de disección. Una vez extraídos los órganos mencionados, se depositaron en frascos con alcohol etílico al 100% y etiquetados para su posterior análisis.

7.2.3 Determinación de las clases de edad

Para determinar las edades de los dos bagres, se utilizó el método indirecto de Cassie (1954) que se basa en el análisis de la distribución de las LE (mm) de las muestras (Muñoz-Sosa, 1992; Ortiz-Cruz, 2011). Las medidas de las LE (mm) se agruparon en intervalos de 10 mm, de acuerdo a Muñoz-Sosa (1992) y Martínez-Muñoz y Ortega-Salas (2010). Con los intervalos de LE (mm) se realizaron tablas de distribución de frecuencias con los puntos medios de los intervalos (v_i), las frecuencias absolutas (f_i), las frecuencias relativas (p_i) y las frecuencias acumuladas porcentuales (F_i) para las poblaciones generales de los dos bagres estudiados y por temporadas del año, por subcuencas y sexos, siguiendo el criterio de Infante y Zárate de Lara (1990). Las F_i y los intervalos de LE de las muestras fueron representadas gráficamente en papel probabilístico para ubicar los puntos de inflexión del segmento curvo, es decir, los puntos de la curva, considerada como que va de izquierda a derecha, cambia de cóncava hacia arriba a cóncava hacia abajo (Landa, 1989). Una vez determinados los puntos de inflexión, el proceso de extracción de cada componente desde las F_i se realizó mediante la siguiente fórmula (Gómez-Márquez, 1994):

$$a_{ij} = (n_{ij} - m_{i-1})(100/m_1 - n_{i-1})$$

Donde, a_{ij} = Puntos de la componente i expandidos al 100% de la escala y que forman la recta de la componente i , para cada valor correspondiente de las frecuencias acumulativas porcentuales j (j = clase de LE); n_{ij} = Frecuencia acumulada porcentual de la clase de tamaño j de la componente i (puntos sobre la recta); m_i = Valor del punto de inflexión superior de la componente i ; y m_{i-1} = Valor del punto de inflexión inferior de la componente i .

Así para el primer componente ($i = 1$) el valor de $m_{ij} = 0$, por lo que:

$$a_{1j} = n_{1j} 100/m_1$$

Para el segundo componente ($i = 2$): $a_{2j} = (n_{2j} - m_1)(100/m_2 - m_1)$

En seguida, cada componente fue referido al 100% de la distribución del papel. Con dicha expansión, cada grupo normal se representó por una línea recta, obtenida mediante regresión lineal entre cada uno de los componentes (eje X) y cada uno de los puntos medios de los intervalos de LE (eje Y), posteriormente se trazo una línea horizontal a partir del 50% (eje X) del papel con proyección al eje Y (con dirección hacia los puntos medios de los intervalos de LE), con lo que se obtuvo el valor medio del componente, puesto que dicho valor corresponde al 50% en toda la distribución normal. De esta manera se obtuvo las longitudes estándar promedio de cada clase de edad de los peces (Cassie, 1954; Cassie, 1956; Gómez-Márquez, 1994).

7.3 Estudio de crecimiento

7.3.1 Modelo de crecimiento en talla de Bertalanffy (1938)

Se modeló el crecimiento máximo en longitud estándar para la población general de cada bagre y por temporadas del año, subcuencas y sexos, mediante el modelo matemático de Bertalanffy (1938), el cual determinó la talla máxima que pueden alcanzar los organismos en función de su edad (años); la fórmula que se utilizó se cita en Ogle (2016) y Smylie *et al.* (2016):

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-K(t-t_0)})$$

Donde, L_t = Longitud estándar (mm) teórica de los organismos a la edad t ; L_∞ = Longitud estándar máxima (mm) que las poblaciones alcanzarían a una edad infinita; no es la talla máxima de un individuo (Ogle, 2016); K = Constante crecimiento que determina la velocidad (o rapidez) con que se alcanza la talla máxima; y t_0 = Edad teórica a la cual el pez tiene una longitud = 0 (edad inicial).

En este punto, es importante señalar que K no es una tasa de crecimiento (p. ej. la que fue descrita en Ricker, 1975) puesto que las unidades son de tiempo inverso (por ejemplo 1/año), en lugar de un incremento de longitud por unidad de tiempo (p. ej. mm/año) como se requiere por una tasa de crecimiento (Haddon, 2011; Ogle, 2016). En otros términos, el valor de K es inversamente proporcional al de L_∞ (Nava-Ortega *et al.*, 2012).

Para obtener los valores de la longitud estándar máxima (L_∞) y la constante de crecimiento (K), se utilizó el método de Ford-Walford (Ford, 1933; Walford, 1946), mientras que la edad inicial (t_0) fue calculada con la fórmula de Beverton y Holt (1957). Las tres constantes descritas se calcularon con las fórmulas citadas en Gómez-Márquez (1994) y se presentan a continuación:

$$L_\infty = \frac{a}{(1 - e^{-K})}$$

Donde, L_∞ = Longitud estándar máxima (mm); a = Ordenada al origen; y e^{-K} = Pendiente de la regresión lineal (b). La segunda constante de crecimiento (K) se obtuvo mediante la fórmula:

$$\text{Si } b = e^{-K} \rightarrow K = -\ln b$$

Donde, K = Constante de crecimiento y $-\ln b$ = Logaritmo natural negativo de la pendiente de la regresión lineal. Para determinar el valor de t_0 (edad inicial) se usó la fórmula:

$$t_0 = \frac{a - \ln L_\infty}{K}$$

Donde, t_0 = Edad teórica a la cual el pez tiene una longitud = 0; a = Ordenada al origen; $\ln L_\infty$ = Logaritmo natural de la longitud estándar máxima (mm); y K = Constante de crecimiento.

Una vez determinados los parámetros L_∞ , K y t_0 de la ecuación de von Bertalanffy, se procedió a calcular las curvas de crecimiento en longitud estándar indicadas en mm de ambos bagres en función de sus edades y determinar la LE (mm) que se aproximará a la asíntota (L_∞). Por otra parte, para la población general de cada especie y por temporadas del año, por subcuencas y sexos, se estimó la edad límite o longevidad de los peces ($A_{0.95}$), que es el 95% de la L_∞ , para determinar $A_{0.95}$, se aplicó la siguiente ecuación (Taylor, 1960; Nava-Ortega *et al.*, 2014):

$$A_{0.95} = \ln \frac{(1 - 0.95)}{K + t_0}$$

Donde, $A_{0.95}$ = Edad límite o longevidad de los peces; \ln = Logaritmo natural; t_0 = Edad teórica a la cual el pez tiene una longitud = 0; y K = Constante de crecimiento.

Por último, se estimó el índice de rendimiento en crecimiento en talla en peces, denominado como Phi prima (Φ'), con el propósito de comparar el crecimiento en términos de talla en las diferentes muestras de *Rhamdia* (población general de cada una de las especies bajo estudio, así como por épocas del años, subcuencas y sexos), según la siguiente fórmula (Pauly y Munro, 1984; Froese y Binohlan, 2003):

$$\Phi' = \log_{10} K + 2 \log_{10} L_{\infty}$$

Donde, Φ' = Índice de rendimiento o desempeño en crecimiento en talla de los peces; K = Constante de crecimiento; y L_{∞} = Longitud estándar máxima (mm).

7.3.2 Relación longitud-peso

Se analizó la relación longitud-peso total húmedo (RLP) para determinar el tipo de crecimiento que la población general de cada uno de los bagres y por temporadas del año, subcuencas y sexos. La RLP se calculó por medio del modelo de regresión potencial ($Y = a X^b$) (Froese *et al.*, 2014):

$$P = aL^b$$

Donde, P = Peso total (g); L = Longitud estándar (mm); a = coeficiente de la regresión con el eje y ; y b = Pendiente de la recta de regresión que en el caso de los peces por lo general se extiende de 2.5 a 3.5 (Froese *et al.*, 2014).

El crecimiento fue considerado como isométrico cuando el valor de b fue igual a tres; alométrico negativo cuando b fue menor que tres y alométrico positivo cuando b fue mayor que tres (Lawson *et al.*, 2013). Para verificar si los valores de b fueron significativamente diferentes del valor esperado de tres, se realizó la prueba t de Student con un nivel de significancia del 95% ($\alpha = 0.05$) (Lawson *et al.*, 2013). Se probó la siguiente hipótesis nula H_0 = no existe diferencia significativa entre el valor teórico de tres ($H_0: b = 3$) y la hipótesis alternativa H_a = existe diferencia significativa entre el valor esperado de tres ($H_a: b \neq 3$). La fórmula utilizada para obtener el estadístico de \hat{t}_0 (t calculada) fue (Pauly, 1984):

$$\hat{t}_0 = \frac{e.s_x}{e.s_y} * \frac{b - 3}{\sqrt{1 - r^2}} * \sqrt{n - 2}$$

Donde \hat{t}_0 = Estadístico de t ; $e.s(x)$ = Desviación estándar del logaritmo de la longitud estándar; $e.s(y)$ = Desviación estándar del logaritmo del peso; b = Valor de la pendiente de la regresión potencial entre la longitud estándar (mm) y el peso total (g); n = Número de peces utilizados en el análisis de la regresión; y r^2 = Coeficiente de determinación de la relación potencial.

La regla de decisión para la prueba fue (Sokal y Rohlf, 2009; Zar, 2010):

Rechazar H_0 si $\hat{t}_0 \geq t_{\alpha/2}$ para $n-2$ grados de libertad o si H_0 si $\hat{t}_0 \leq -t_{\alpha/2}$ para $n-2$ grados de libertad.

Las RLP fueron útiles para determinar el tipo de crecimiento de los bagres, además permitieron estimar los valores de a y b , indispensables para calcular el peso máximo (P_{∞}) de los organismos y posteriormente generar las curvas de crecimiento en peso en función de su edad (años).

7.3.3 Modelo de crecimiento en peso de Bertalanffy (1938)

Se calculó el peso máximo o asintótico (P_{∞}), mediante la siguiente fórmula (Gómez-Márquez, 1994):

$$P_{\infty} = aL_{\infty}^b$$

Donde, P_{∞} = Peso máximo de los organismos (g); L_{∞} = Longitud estándar máxima (mm); a y b = Constantes obtenidas a partir de la regresión entre peso total húmedo (g) y longitud estándar (mm), con a = Ordenada al origen y b = Pendiente.

Por último, el peso máximo fue sustituido en el modelo de crecimiento en peso de Bertalanffy (1938) para obtener el peso máximo o asintótico (P_{∞}) y se calculó de acuerdo con Cort y Estruch (2016):

$$P_t = P_{\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)})^b$$

Donde, P_t = Peso máximo de los organismos (g) al tiempo t ; P_{∞} = Peso máximo de los organismos (g); K = Constante de crecimiento; t_0 = Longitud a la talla cero; y b = Valor de la pendiente de la relación longitud-peso.

7.4 Estudio de maduración gonádica y reproducción

7.4.1 Estimación de la proporción sexual

Se analizó la proporción sexual general de cada bague, y su variación por épocas del año y por subcuencas, se probó la siguiente hipótesis nula H_0 = no existe una diferencia significativa entre la proporción sexual observada y esperada (en los peces se espera que la proporción teórica sea un macho por cada hembra, o que es 1:1) (Nikolsky, 1963; Wootton, 1998) y la hipótesis alternativa H_a = existe diferencia significativa entre la proporción sexual observada y esperada. Por lo tanto, la prueba utilizada fue de χ^2 , con un nivel de significancia $\alpha = 0.05$. La estadística de χ^2 calculada fue (Sokal y Rohlf, 2009; Zar, 2010):

$$\chi_0^2 = \sum_{i=1}^h \sum_{j=1}^c \frac{(O_{ij} - E_{ij})^2}{E_{ij}}$$

Es decir, una suma sobre las hileras X columnas celdas ($h \times c$), que refleja las diferencias entre los valores de las frecuencias absolutas observadas de machos y hembras (O_{ij}) y las esperadas bajo H_0 (E_{ij}); E_{ij} se obtiene mediante la diferencia entre O_{ij} y la proporción esperada de 0.5 (o 50%), posteriormente el resultado anterior se eleva al cuadrado y se divide nuevamente por la proporción esperada (50%) (Infante y Zárate de Lara, 1990).

La regla de decisión para la prueba fue (Zar, 2010):

$$\text{Rechazar } H_0 \text{ si } \chi_0^2 \geq \chi_{\alpha}^2 [(h - 1)(c - 1)]$$

En este caso h (hileras) = 1 y c (columnas) = 2 (dado que son dos sexos), por lo que se tiene 1 grado de libertad (ν), en consecuencia el valor crítico de la tabla de χ^2 para $\nu = 1$, con un $\alpha = 0.05$, se obtiene 3.8415 (Sokal y Rohlf, 2009; Zar, 2010).

7.4.2 Escala de maduración macroscópica de Nikolsky (1963)

Para llevar a cabo el estudio de maduración gonádica, se utilizó la escala macroscópica descrita en Nikolsky (1963), que es ampliamente usada en la literatura científica reciente (p. ej. Abobi *et al.*, 2015; Bernatchez *et al.*, 2016; Mirghiyasi *et al.*, 2016) y establece seis estadios para machos y hembras (Cuadro 5):

Cuadro 5. Características de la escala de maduración gonádica de Nikolsky (1963).

Estadio	Características
I Inmaduro	Las gónadas son muy pequeñas.
II Inactivo o reposo	Los gametos aún no han empezado su desarrollo; las gónadas están a lo largo de la cavidad celómica, pero tienen tamaño pequeño. Los óvulos no se distinguen a simple vista.
III Madurando	Los óvulos son visibles a simple vista. Las gónadas incrementan su peso rápidamente.
IV Maduro	Los gametos están maduros. Las gónadas han alcanzado su peso máximo, pero los gametos no son expulsados aún a una suave presión del abdomen.
V Reproducción	Los gametos salen a ligera presión y el peso de la gónada decrece rápidamente, por el inicio del proceso de desove.
VI Desovado (hembras) o espermiado (machos)	Los gametos ya fueron expulsados. La gónada parece un saco vacío; generalmente permanecen pocos óvulos en las hembras (de acuerdo al tipo de desarrollo del ovario) o poco esperma en los machos.

Esta escala se estableció con base al crecimiento de las gónadas en la cavidad celómica de manera visual (Granado, 1996). La utilidad estriba en que al evaluar las muestras permite estimar el período de reproducción (estadio V), así como inferir la talla en que se reproducen los peces (Rodríguez-Gutiérrez, 1992). Por lo tanto, se deben combinar con índices (índice gonadosomático e índice hepatosomático) que no son definitivos, pero sí específicos y pueden ser usados como indicadores del estado fisiológico, de las características fenotípicas y/o caracterizar el ciclo reproductivo (Wang *et al.*, 2016).

7.4.3 Índice gonadosomático e índice hepatosomático

En los estudios reproductivos de peces neotropicales (Chaves, 1991; Vazzoler, 1996; Lucano-Ramírez *et al.*, 2006; Teixeira *et al.*, 2010; Fitz *et al.*, 2016), frecuentemente no se considera analizar los valores del índice gonadosomático (IGS) e índice hepatosomático (IHS) en los machos, ya que estos presentan poca variación en comparación con las hembras, y es más importante describir estos índices para las hembras, puesto que son consideradas como las responsables de la temporada de desove (Nikolsky, 1963; Wootton, 1998). Con base en lo anterior, en este estudio se decidió estimar el IGS e IHS para las hembras de *R. guatemalensis* y *R. laticauda* para corroborar y determinar la época del año y lugar en la que se reproducen y desovan en la zona de Oaxaca de la RBTC.

El IGS constituye la expresión más utilizada para cuantificar el inicio de la maduración gonadal de los peces, además determina la temporada y lugar en que se realiza dicho proceso, puesto que para hembras el significado biológico se basa en el incremento de los ovarios a medida que se acerca el momento del desove, por lo que describe el ciclo reproductivo de éstas (Kareem *et al.*, 2015). Por lo tanto, el IGS es la relación entre el peso de los dos ovarios y el peso total del organismo. La fórmula utilizada fue (Smylie *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2016):

$$IGS = (P_g/P_T) \times 100$$

Donde, IGS = Índice Gonadosomático; P_g = Peso de la gónada (g); y P_t = Peso total húmedo del organismo (con gonadas) (g).

El IHS es la relación que existe entre el peso del hígado y el peso del ejemplar. Esta relación es específica para hembras, ya que el hígado segrega vitelogeninas durante la vitelogénesis exógena, que van a ser captadas por el óvulo en desarrollo (Rodríguez-Gutiérrez, 1992). Por lo tanto, este índice es directamente proporcional al ciclo reproductivo y decae justo antes del desove, siendo así un indicador del desove (Kareem *et al.*, 2015). Se comparan los valores del IHS con los del IGS que son inversos y con esto se corroboró si las hembras estaban en estadio reproductivo. La fórmula aplicada fue (Wang *et al.*, 2016):

$$IHS = (P_h/P_t) \times 100$$

Donde, IHS = Índice hepatosomático; P_h = Peso del hígado (g); y P_t = Peso total húmedo de cada ejemplar (g).

En esta investigación los individuos juveniles o inmaduros que no se les pudo determinar el sexo, estuvieron ausentes en el análisis del IGS e IHS. Se calcularon los promedios del IGS e IHS agrupados por estadios de maduración gonadal (escala de Nikolsky) para una mejor interpretación de los resultados (Ghiraldelli *et al.*, 2007). En algunas figuras generadas en el presente trabajo, carecen de los valores del IGS y IHS, debido a la ausencia de individuos en los diferentes estadios de maduración gonádica.

7.4.5 Estimación de la talla media de primera madurez sexual

La talla media de primera madurez sexual (L_m) fue tomada como la LE (mm) en la que corresponde a una proporción de 0.5 (50%) de los individuos en condición reproductiva (Espino-Barr *et al.*, 2015). La L_m fue estimada separadamente para hembras y machos de los dos bagres estudiados, ajustando la proporción (P) de peces maduros por intervalos de tallas de 30 mm LE a una curva logística (King, 2007). Todos los individuos en estadio III o superior de la escala de Nikolsky se consideraron maduros (Rao *et al.*, 2015). Los datos se ajustaron con la siguiente fórmula (King, 2007).

$$P = 1 / [1 + \exp(-b(L - (-a/b)))]$$

Donde, P = Proporción de hembras o machos sexualmente maduros en un intervalo de talla dado; L = LE observada (mm); a y b = Constantes del ajuste lineal entre la LE y el logaritmo de la proporción del número de hembras y machos maduros contra el número total de hembras y machos en la muestra.

La transformación logarítmica se realizó de la siguiente manera (King, 2007):

$$\ln((1 - P)/P) = a - b \times L$$

Y la longitud en la que el 50% de la población es sexualmente madura (L_m) corresponde a:

$$L_m = a/b$$

La ecuación original es modificada para incluir L_m de la siguiente forma:

$$P = 1/[1 + a(1 - L/L_m)]$$

Además de la curva logística, se empleó el programa de Froese y Binohlan (2000), el cual permite estimar la L_m a partir del valor de la longitud estándar asintótica (L_∞). Se decidió utilizar este programa por dos razones: 1 puesto que el número de ejemplares maduros de *R. guatemalensis* (machos $n = 14$; hembras $n = 23$) y *R. laticauda* (machos $n = 32$; hembras $n = 38$) no estuvo bien representado para determinar la L_m por sexos de cada especie; 2 para comparar los resultados de las curvas logísticas y el programa. Solo para este punto, primeramente se estimó L_∞ desde la longitud estándar máxima (L_{max}) observada de la muestra (por sexos de cada especie), y se utilizó la siguiente fórmula (Froese y Binohlan, 2000):

$$\log_{10} L_\infty = 0.044 + 0.9841 * \log_{10} (L_{max})$$

Donde, L_{max} = La longitud estándar máxima observada de la muestra (por sexos de cada especie).

Posteriormente para determinar la L_m desde la L_∞ , se empleó la siguiente fórmula (Froese y Binohlan, 2003):

$$\log_{10} L_m = 0.8979 * \log_{10} L_\infty - 0.0782$$

7.4.6 Estimación de la fecundidad

La fecundidad fue estimada mediante el método gravimétrico (Abobi *et al.*, 2015). Los bagres analizados tienen dos ovarios (derecho e izquierdo) simétricos (Kobelkowsky, 2012). El exceso de humedad de ambos ovarios se eliminó con papel secante, a continuación, se contabilizaron 100 óvulos que fueron tomados de la parte anterior, media y posterior de cada ovario (Nandikeswari *et al.*, 2014), con la ayuda de un estereomicroscopio (ZEISS West Germany w10x/25); y fueron conservados en frascos con alcohol etílico (50%), rotulados con los datos de los bagres (número de individuo y estadio de Nikolsky). El peso de 100 óvulos (g) y el peso total de los óvulos (g) (los óvulos remanentes o sobrantes de cada ovario de cada hembra analizada) se obtuvieron con una balanza analítica electrónica (marca Sartorius modelo N° TE214S). La fórmula se aplicó a los dos ovarios de cada hembra analizada en estadio IV y V de Nikolsky (Lorenzoni *et al.*, 2011) y se expresó a través de una extrapolación, el número total de óvulos, es decir, la fecundidad de las hembras y está dada por la relación (Abobi *et al.*, 2015):

$$\text{Fecundidad} = \frac{\text{Peso total de los óvulos sobrantes de cada ovario (g)}}{\text{Peso de 100 óvulos (g)}} \times 100$$

7.5 Estudio de la dieta

7.5.1 Índice intestinal

La longitud del intestino (L_i) se considera un indicador de la dieta (Kramer y Bryant, 1995a) y, particularmente, en peces se puede utilizar para las comparaciones dietéticas interespecíficas (Karachle y Stergiou, 2010a). Para una talla de cuerpo dado, el intestino en especies herbívoras de peces, es más largo que en los omnívoros, y en las especies omnívoras es más largo que en carnívoros (Karachle y Stergiou, 2012). En este sentido, para conocer en que categoría trófica (CT) se encuentran los bagres analizados se calculó el índice intestinal (I_i). De acuerdo al I_i , los peces pueden clasificarse en tres CT: carnívoros $I_i < 1$; omnívoros I_i entre 1 y 3; y herbívoros $I_i > 3$ (Dinh *et al.*, 2016). La fórmula para calcular el I_i fue la siguiente (Portella *et al.*, 2017):

$$I_i = L_i/LE$$

Donde, L_i = Longitud del intestino del individuo (mm) y LE = Longitud estándar del individuo (mm).

Debido a que ambas especies presentaron un estómago verdadero, las mediciones de la L_i se consideraron desde el píloro hasta el ano, una vez separadas y extendidas suavemente las asas intestinales (Karachle y Stergiou, 2010b). Para registrar la L_i , se utilizó un vernier digital (Absolute Digimatic Caliper Modelo N° CD-8" CSX), con un intervalo de medición de 0–200 mm. Este índice fue estimado para cada bagre de forma intrapoblacional (población general, por sexos y por tallas). Los grupos de tallas (juveniles y adultos) fueron definidos acordes a su desarrollo gonadal y talla de primera madurez sexual (L_m) con base a las estimaciones del programa de Froese y Binohlan (2000), obtenidos en esta investigación. Los individuos machos de *R. guatemalensis* con tallas ≥ 83.5 mm y hembras con tallas ≥ 124.5 mm se consideraron adultos. Para *R. laticauda*, los especímenes machos con tallas ≥ 70.9 mm y hembras con tallas ≥ 95 mm se consideraron adultos. Los organismos por debajo de estas tallas de primera madurez sexual indicadas fueron juveniles.

7.5.2 Análisis cualitativo del tracto digestivo

Los contenidos estomacales y del intestino se analizaron por separado bajo un microscopio compuesto invertido (ZEISS West Germany). Los alimentos identificados fueron ordenados de acuerdo con las siguientes categorías: taxón (hasta el nivel taxonómico más bajo posible); por su origen, ya sean acuáticos (origen autóctono) o terrestres (origen alóctono); hábitat (presas que forman parte del bentos o del necton); y por sus estadios de desarrollo (larva, ninfa, pupa y adulto) en el caso de invertebrados acuáticos. La clasificación de los taxones presa se realizó mediante claves de invertebrados acuáticos (Contreras-Ramos y Harris, 1998; Randolph y McCafferty, 2000; Domínguez y Fernández, 2001; Cummins *et al.*, 2005; Gibb y Oseto, 2006; Merrit *et al.*, 2008; Thorp y Covich, 2010; McCafferty, 2011; Thorp y Rogers, 2011) y una referencia de identificación de peces (Juárez y García, 2007). El origen de los alimentos fue definido utilizando bibliografía especializada (Merrit *et al.*, 2008; Thorp y Covich, 2010). El hábitat de las presas fue definida con base al estudio de Klecka y Boukal (2012) e información presentada en Lancaster y Downes (2013).

7.5.3 Análisis cuantitativo del tracto digestivo

Se analizó cuantitativamente la dieta general de cada bagre, por temporadas, subcuencas, sexos y tallas. Se utilizó el mismo criterio del punto 7.5.1 para definir los dos grupos de tallas examinados (juveniles y adultos). Para este análisis, la estandarización de las presas identificadas se realizó mediante la categoría taxonómica orden para una mejor homogenización de los datos (López-García

et al., 2012) y para permitir una mejor comparación intraespecífica (Narváez y Ron, 2013; Román-Palacios y Román-Valencia, 2015). Dentro de la categoría taxonómica orden se incluyen varios alimentos a nivel de familia, género y especie, que fueron identificados en el análisis cualitativo de los tractos digestivos de ambos bagres. En la determinación de cada tipo de dieta de cada bagre se calcularon los siguientes métodos.

1) Método Numérico. Se realizó para identificar la abundancia o dominancia de las presas. Este método se basó en los porcentajes de las abundancias (número de individuos) encontradas de cada orden y mostró características de la estrategia de la alimentación de las especies, más que la importancia nutricional de cada alimento (Hyslop, 1980). La fórmula aplicada fue (Barros *et al.*, 2017):

$$\%N_i = (n/N_T) \times 100$$

Donde, $\%N_i$ = Método Numérico; n = Abundancia de una presa i determinada en el tracto digestivo (individuo); y N_T = Número total de taxones presa en los tractos digestivos examinados.

2) Método de Frecuencia de Observación. Se basó en el número de veces en que aparecieron los alimentos en los tractos digestivos analizados, de modo que el número de tractos digestivos donde cada alimento apareció, se expresó como un porcentaje del número total de tubos digestivos examinados (Gerringer *et al.*, 2017). Este método determinó los alimentos consumidos más o menos frecuentemente y se calculó mediante la siguiente fórmula (Román-Palacios y Román-Valencia, 2015):

$$\%F_i = (n/N_T) \times 100$$

Donde, $\%F_i$ = Frecuencia de Observación; n = Número de tractos digestivos con cierta presa; y N_T = Número total de tractos digestivos examinados con alimento.

3) Método Gravimétrico. Este método permitió detectar la biomasa e importancia de cada alimento. Se registró el peso (g) de todos los organismos de cada presa encontrada; obteniendo un peso total (g) de presas en todos los tractos digestivos, al sumar los pesos del total de organismos de todas las presas, y se expresó en porcentaje para cada presa, mediante la siguiente fórmula (Gerringer *et al.*, 2017):

$$\%P_i = (p_j/P_T) \times 100$$

Donde, $\%P_i$ = Método Gravimétrico, p_j = Peso de todos los organismos presa de una categoría alimentaria (g); y P_T = Peso total de organismos presa (g) en el contenido alimenticio de todos los tubos digestivos analizados.

Debido a que los tres métodos pueden inducir diferentes apreciaciones de la dieta (abundancia, frecuencia y biomasa de los diferentes tipos de alimentos), se utilizó el índice de importancia relativa (I_{IR}) que incorpora en un sola medida los tres métodos anteriormente descritos ($\%N_i$, $\%F_i$ y $\%P_i$). La fórmula empleada fue (Gerringer *et al.*, 2017):

$$I_{IR} = (\%N_i + \%P_i) \times \%F_i$$

Donde, I_{IR} = Índice de importancia relativa; $\%N_i$ = Porcentajes del método numérico; $\%P_i$ = Porcentajes del método gravimétrico; y $\%F_i$ = Porcentajes del método de frecuencia de observación.

El resultado de la fórmula anterior se transformó en porcentaje (Gerringer *et al.*, 2017), para así facilitar las comparaciones dietéticas entre las poblaciones generales de los bagres, por temporadas, subcuencas, sexos y tallas (juveniles y adultos), a causa de que el método $%F_i$ entrega valores mayores de 100%. Cortés (1997) confirma que empleando el $%I_{IR}$, proporciona una información general y balanceada de cada una de las presas. El $%I_{IR}$ fue estimado con la siguiente fórmula (Cortés, 1997; Gračan *et al.*, 2017):

$$%I_{IR} = IIR_j / \sum_i^n IIR_k \times 100$$

Dónde, $%I_{IR}$ = Porcentaje de importancia relativa; $IIR_j = I_{IR}$ de una categoría presa j ; y $IIR_k =$ Sumatoria de todos los I_{IR} de las categorías alimentarias.

Para una mejor interpretación de los resultados del índice de importancia relativa, se establecieron tres categorías (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1985): los valores $> 40\%$ se clasificaron como alimentos preferentes o primarios; entre $10\text{--}40\%$ como alimentos secundarios; y $< 10\%$ se consideraron alimentos ocasionales o terciarios.

Por otro lado, los porcentajes de los métodos cuantitativos ($%N_i$, $%F_i$ y $%P_i$) se emplearon para la elaboración de gráficas tridimensionales (Figura 4) para una mejor visualización de los datos y determinar el grado de significancia que presenta una presa específica (nivel orden) en cada uno de los métodos calculados (Cortés, 1997). Para la representación gráfica de la dieta general de cada población de cada bagre, por temporadas, subcuencas, sexos y tallas (juveniles y adultos), se empleó el programa STATISTICA v. 7 (StatSoft, 2004).

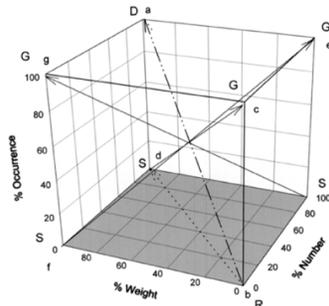


Figura 4. Gráfico tridimensional de datos de contenido estomacal según Cortés (1997).

Para analizar la existencia de cambios estacionales (lluvias y secas) y espaciales (por subcuencas, sexos y tallas [juveniles y adultos]) en las abundancias de la dieta de cada especie de bagre, se aplicó la prueba de χ^2 , empleando el programa R v. 3.3.0 (R Development Core Team, 2016). Para evitar demasiadas celdas con frecuencias esperadas < 5 (Hammer y Harper, 2006; Sokal y Rohlf, 2009; Zar, 2010), los alimentos identificados en el análisis cualitativo se agruparon en seis categorías: colectores, depredadores, filtradores, fragmentadores, raspadores (Cummins *et al.*, 2005; Ramírez y Gutiérrez-Fonseca, 2014) y vertebrados. Los taxones raros de origen alóctono (Maine *et al.*, 2014) no fueron incluidos en el análisis de χ^2 e incluyeron al orden Araneae (consumido por *R. laticauda*) y al orden Hymenoptera y el género *Polybia* (consumido por los dos bagres). En los resultados de las muestras analizadas se indica la sumatoria de la abundancia de las presas de cada fila (N_i) y se señaló la χ^2 estimada para cada fila (χ_i^2). Esto para permitir identificar fácilmente las filas (las categorías tróficas) más responsables de las diferencias dietéticas (Cortés *et al.*, 1996; Cortés, 1997). Se consideraron diferencias significativas al nivel de significación $p < 0.05$.

7.5.4 Índices cuantitativos del tracto digestivo

Se estimó la dominancia, diversidad trófica, uniformidad o equidad y amplitud trófica de la población general de cada bagre estudiado, además se investigó la variación intraespecífica entre las temporadas del año, entre subcuencas, el sexo y tallas (juveniles y adultos). Para todos los índices y la prueba *t* de Student modificada por Hutcheson (1970), se utilizó el nivel taxonómico de orden para una mejor homogeneidad en los análisis (Sabagh *et al.*, 2012; Narváez y Ron, 2013; Román-Palacios y Román-Valencia, 2015).

Se empleó el índice de dominancia (*D*) de Berger y Parker (1970) para cuantificar la proporción de la presa más dominante en la dieta de los depredadores. La fórmula aplicada fue (Magurran, 2004; Gračan *et al.*, 2017):

$$D = N_{i \max}(N)^{-1}$$

Donde, *D* = Índice de dominancia de Berger-Parker, $N_{i \max}$ = Número de individuos de la presa *i* más abundante de la dieta; y *N* es el número de todas las presas registradas.

Se estimó la diversidad trófica, mediante el índice de Shannon-Wiener (*H'*) (Shannon y Weaver, 1949; Magurran, 2004), el cual permite describir la relación depredador-presa (Vogt *et al.*, 2017), comprendiendo el número de individuos y número de taxones; y varía de 0 para una muestra con una presa a valores elevados en una muestra con muchos taxa, donde cada categoría tiene pocos individuos (Morris *et al.*, 2014). La fórmula aplicada fue (Dinh *et al.*, 2016; Vogt *et al.*, 2017):

$$H' = - \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i$$

Donde, *H'* = Índice de diversidad de Shannon-Wiener, p_i = Porcentaje de la presa *i* del número total de alimentos registrados en los tractos digestivos; y *ln* = logaritmo natural.

Para una mejor interpretación de los resultados de *H'* se establecieron tres categorías (Margalef, 1998): los valores de $H' \geq 2.7$ se consideraron como diversidad alta; los valores de *H'* entre 1.5–2.7, correspondieron a una diversidad media; y los valores de $H' \leq 1.5$ se consideraron como diversidad baja.

Se utilizó el logaritmo natural (*ln*) tanto para aplicar la prueba *t* de Student, tal como lo indica Hutcheson (1970); como para conocer si la diversidad intraespecífica de cada bagre (*R. guatemalensis* y *R. laticauda*) son iguales o diferentes entre temporadas (lluvias y secas), subcuencas, sexos y tallas (juveniles y adultos). Se consideraron diferencias significativas al nivel de significación $p < 0.05$. Este análisis se realizó en el programa R v. 3.3.0 (R Development Core Team, 2016).

Con el propósito de conocer mayor información de la diversidad en relación con la uniformidad de los órdenes consumidos por ambos bagres (Magurran, 2004), la uniformidad fue estimada mediante el índice de Pielou (1969):

$$J' = H' / \ln S$$

Donde, *J'* = Índice de equidad de Pielou, *H'* = Índice de diversidad de Shannon-Wiener, *ln* = logaritmo natural; y *S* es el número de taxones en la composición trófica de los depredadores.

El índice de equidad de Pielou (1969) tiene un intervalo de 0 a 1. Por lo que una equidad cercana a uno, indica que los taxones consumidos son iguales o teóricamente igual en abundancia, lo que corresponde una diversidad trófica alta (H') y viceversa (Magurran, 2004; Ibarra-Trujillo y García-Alzate, 2017).

Se generaron curvas de rango-abundancia para observar la riqueza alimentaria (número de puntos), sus proporciones y la forma de las curvas (equitatividad). La abscisa (eje x) fue el rango de presas de la más a la menos abundante y la ordenada (eje y) es la proporción de cada alimento (Feinsinger, 2001). Dichas curvas se realizaron para la dieta general de cada bagre, por épocas del año, por subcuencas, sexos y tallas; y se señalaron los tres órdenes más abundantes.

La amplitud trófica y el grado de especialización dietaria de ambos bagres fueron determinados mediante el índice estandarizado (escala de 0 a 1) de Levins (Levins, 1968; Hurlbert, 1978; Barros *et al.*, 2017), aplicando el $\%N_i$ de las diferentes presas identificadas a nivel orden. La fórmula empleada fue (Michálek *et al.*, 2017):

$$B_A = \frac{\left[\left(\frac{1}{\sum_{i=1}^n p_j^2} \right) - 1 \right]}{(n - 1)}$$

Donde, B_A = Índice estandarizado de Levins; p_j = Proporción de la dieta del depredador en la presa j ; y n = Número total presas.

Los valores de $B_A > 0.6$ indican que los depredadores utilizan todos los alimentos disponibles y sin preferencias, señalando una dieta generalista (nicho trófico amplio); mientras que los valores de $B_A < 0.4$ sugieren que los depredadores ingieren pocos alimentos e ignoran los demás, porque tienen una dieta especialista (nicho trófico estrecho) (Michálek *et al.*, 2017).

La sobre posición de nicho ocurre cuando dos organismos utilizan los mismos recursos u otras variables ambientales (Pianka, 2000). En este estudio se analizó el traslape interespecífico de nicho trófico. Se realizaron comparaciones de las dietas de los bagres a nivel general, por temporadas, subcuencas, sexos y tallas, empleando el índice de Pianka (1973). Este índice fue derivado de la composición en porcentajes ($\%I_{IR}$) de la dieta (López-García *et al.*, 2012) de cada bagre. La fórmula utilizada fue (Pianka, 1973; Michálek *et al.*, 2017):

$$O_{jk} = O_{kj} = \frac{\sum_i^n p_{ij} \cdot p_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n p_{ij}^2 \cdot \sum_i^n p_{ik}^2}}$$

Dónde, O_{jk} y O_{kj} = Índice de sobre posición alimentaria entre la especie j (*R. guatemalensis*) y la especie k (*R. laticauda*); p_{ij} = Proporción del recurso i en la dieta de la especie j ; p_{ik} = Proporción del recurso i en la dieta de la especie k ; y n = Número total de alimentos.

Este índice da como resultado un solo valor para cada par de sobre posición de nicho (O_{jk} y O_{kj}); presentando un intervalo de 0 a 1. Para una mejor interpretación de los resultados se establecieron tres categorías (Barros *et al.*, 2017): los valores de sobre posición > 0.6 se clasificaron como altos (dietas similares); entre 0.4–0.6 como moderados; y < 0.4 se consideraron bajos (dietas distintas).

8 RESULTADOS

8.1 Clases de edad

8.1.1 Clases de edad de *R. guatemalensis*

Se colectaron 124 individuos de *R. guatemalensis*. En lluvias se colectaron 77 individuos (62.09%), mientras que en secas fueron 47 peces (37.90%). Por subcuencas, 57 organismos se colectaron en la subcuenca río del Quiotepec (45.96%) y 67 en la subcuenca del río Salado (54.03%). De los 124 individuos medidos y pesados en el laboratorio, se seleccionaron y diseccionaron 73 peces para el estudio de crecimiento por sexos (Anexo 3), los demás organismos fueron depositados en la Colección de Peces Continentales del CIIDIR Unidad Oaxaca (registro SEMARNAT OAX-PEC-122-0302). De los 73 individuos, 32 fueron machos (43.83%), 28 fueron hembras (38.35%) y para 13 individuos (17.80%) no fue posible determinar el sexo (juveniles), estos últimos presentaron un intervalo de talla entre 40.56 a 70.73 mm LE. El tamaño de muestra y los intervalos de los datos morfométricos (longitud estándar y peso total húmedo) obtenidos de la población general de esta especie (la muestra total, que incluye las muestras obtenidas de manera temporal, espacial y los juveniles) y por temporadas, subcuencas y sexos, se presentan en el Cuadro 6.

Cuadro 6. Tamaño de muestra (*n*), intervalos de longitud estándar y biomasa obtenidos en la población general de *R. guatemalensis* y por temporadas del año, subcuencas y sexos en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

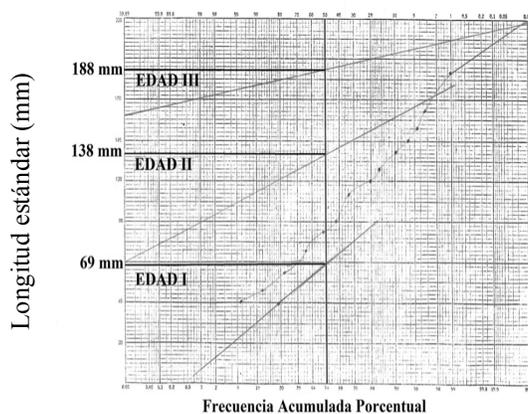
Muestra	<i>n</i>	Intervalo de longitud estándar (mm)	Intervalo de biomasa (g)
Población general	124	40.56–213.05	0.87–105.01
Lluvias	77	40.56–213.05	0.87–105.01
Secas	47	42.18–183.27	0.92–61.34
Subcuenca del río Quiotepec	57	40.56–151.14	0.87– 43.92
Subcuenca del río Salado	67	42.18–213.05	0.92–105.01
Machos	32	59.08–183.27	2.55–61.34
Hembras	28	49.46–213.05	1.62–105.01
Juveniles	13	40.56–70.73	0.87–3.38

Se determinaron tres clases de edad para la población general de *R. guatemalensis* con sus respectivas longitudes estándar promedio. Cada clase de edad corresponde a un año de edad, tal como se señala en Cassie (1956), además de que la edad en las especies del género *Rhamdia* se describe en años (Weis, 1980; Weis y Castello, 1983; Benaduce *et al.*, 2006). Con base a lo anterior, la distribución por edades en esta población general indica que hay un crecimiento medio en longitud estándar de 69 mm durante el primer año, 138 mm en el segundo y 188 mm en el tercero. Por otra parte, se obtuvieron tres clases de edad por épocas del año con sus correspondientes longitudes estándar medias. Asimismo, se determinaron tres clases de edad por subcuencas y sexos con sus respectivas tallas promedio. Los puntos de inflexión de las diferentes muestras de *R. guatemalensis* y las longitudes estándar promedio obtenidas de cada clase de edad, así como el porcentaje y número de individuos de cada grupo de edad, se presenta en el Cuadro 7. La Figura 5 y 6 presentan las gráficas y los porcentajes de individuos de cada clase de edad de *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Cuadro 7. Clases de edad obtenidas de las diferentes muestras de *R. guatemalensis* y sus respectivas tallas (LE) medias en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Muestras	Punto de Inflexión (%)	LE Media (mm)	Clases de Edad (año)	Porcentaje del total (%)	<i>n</i>
Población general	29	69	I	29	36
	98	138	II	69	86
	99	188	III	2	2
Lluvias	28	70	I	28	22
	96	145	II	68	52
	99	195	III	4	3
Secas	35	73	I	35	16
	96	140	II	61	29
	99	180	III	4	2
Subcuenca del río Quiotepec	24	65	I	24	14
	98	110	II	74	42
	99	140	III	2	1
Subcuenca del río Salado	29	68	I	29	19
	96	140	II	67	45
	99	188	III	4	3
Hembras	30	65	I	30	10
	97	140	II	67	21
	99	190	III	3	1
Machos	40	80	I	40	11
	98	140	II	57	16
	99	170	III	2	1

a)



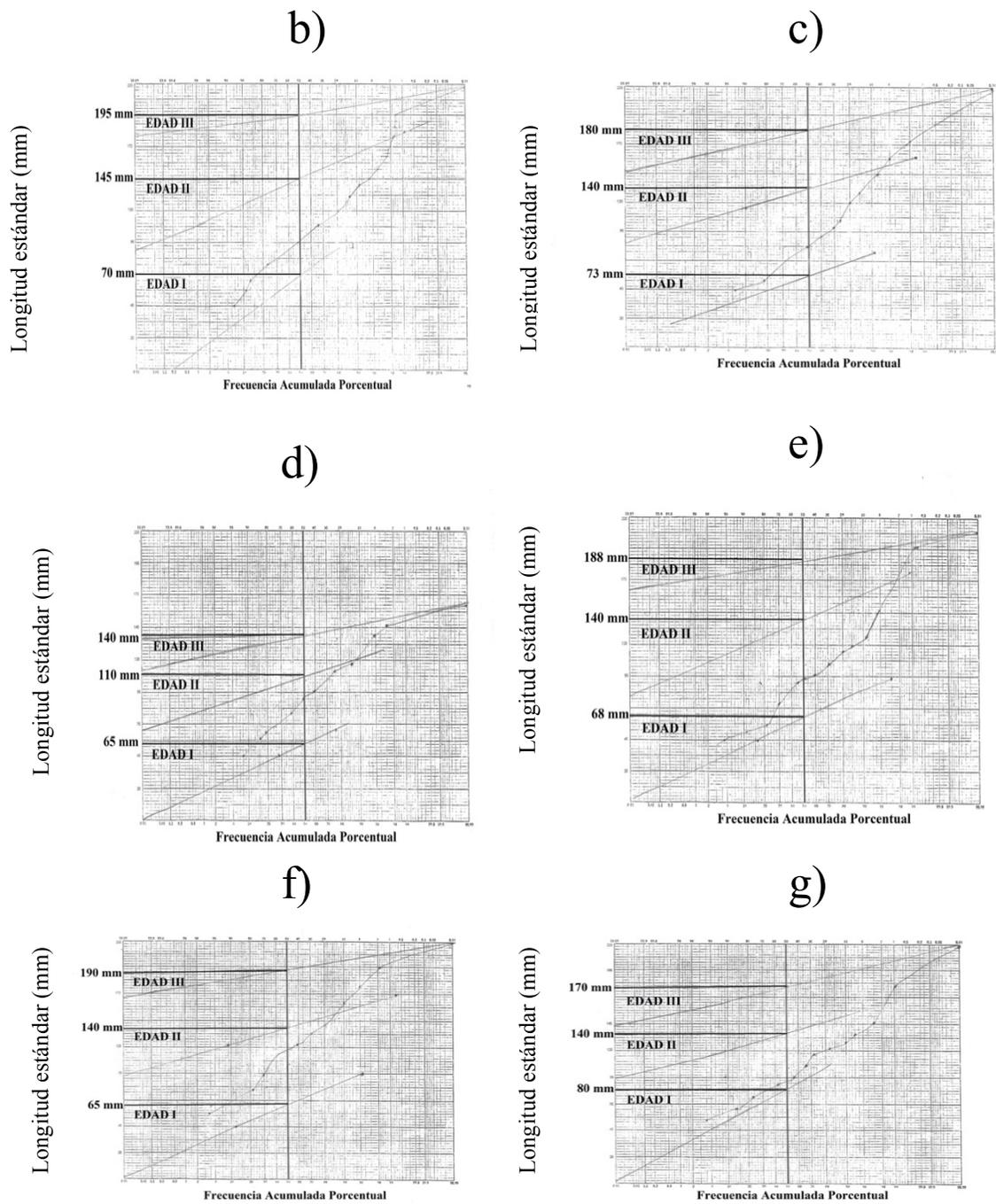


Figura 5. Clases de edad de *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Gráficas en papel probabilístico donde se determinaron las clases de edad (representadas con números romanos), con sus correspondientes longitudes estándar promedio, para la población general (a); para la muestra de esta especie colectada en lluvias (b) y secas (c); para la muestra de la subcuenca del río Quiotepec (d) y subcuenca del río Salado (e); machos (f) y hembras (g).

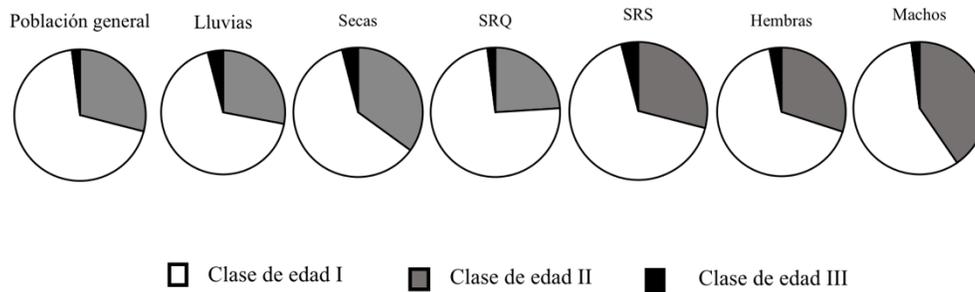


Figura 6. Composición en porcentajes de las clases de edad de las diferentes muestras de *R. guatemalensis* en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

8.1.2 Clases de edad de *R. laticauda*

Se colectaron 210 individuos de *R. laticauda*, con un intervalo de talla de 37.80 a 133.4 mm de LE, de los cuales 104 se colectaron en lluvias (49.5%) y 106 en secas (50.5%). Espacialmente, 135 individuos fueron colectados en la subcuenca del río Quiotepec (64.3%) y 75 en la subcuenca del río Salado (35.71%). Se seleccionaron (Anexo 3) y diseccionaron 113 individuos de esta especie para el análisis de crecimiento por sexos, los demás fueron ingresados a la Colección de Peces Continentales del CIIDIR Unidad Oaxaca. De los 113 individuos analizados, 57 fueron machos (50.4%), 52 hembras (46%) y del 3.5% no fue posible determinar el sexo (juveniles). El número de individuos e intervalo de LE y P para la población general de *R. laticauda* y por temporadas, subcuencas y sexos se presentan en el Cuadro 8.

Cuadro 8. Tamaño de muestra (*n*), intervalos de longitud estándar y biomasa en la población general de *R. laticauda* y por temporadas, subcuencas y sexos en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Muestra	<i>n</i>	Intervalo de longitud estándar (mm)	Intervalo de biomasa (g)
Población general	210	37.80–133.40	0.67–33.12
Lluvias	104	40.68–133.40	0.81–33.12
Secas	106	37.80–126.71	0.67–16.32
Subcuenca del río Quiotepec	135	37.80–133.40	0.67–33.12
Subcuenca del río Salado	75	47.62–113.47	1.30–16.31
Machos	57	57.39–126.71	2.59–24.02
Hembras	52	56.46–133.40	2.08–33.12
Juveniles	4	44.00–50.53	1.00–4.10

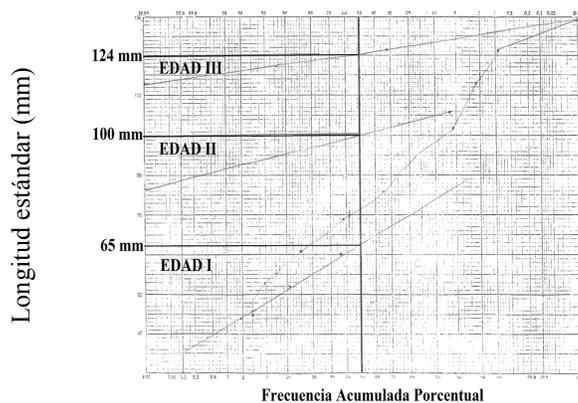
Se establecieron tres clases de edad para población general del *R. laticauda* con sus correspondientes longitudes estándar medias. Como ya se señaló, cada clase de edad corresponde a un año de edad (Cassie, 1956) y porque en las especies del género *Rhamdia* la edad se describe en años (Benaduce *et al.*, 2006). Basándose en lo anterior, la distribución por edades en esta población general sugiere que hay un crecimiento medio en longitud estándar de 65 mm durante el primer año, 95 mm en el segundo y 118 mm en el tercero. Se determinaron tres clases de edad por épocas del año con sus respectivas longitudes estándar promedios. Asimismo, se establecieron tres clases de edad por subcuencas y por sexos con sus respectivas tallas medias. Los puntos de inflexión de las diferentes muestras de esta especie, las longitudes estándar promedio obtenidas de cada grupo de edad, así como

el porcentaje y número de individuos de cada clase de edad, se presentan en el Cuadro 9. La Figura 7 y 8 presentan las gráficas y los porcentajes de individuos de cada clase de edad de *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Cuadro 9. Clases de edad obtenidas en las diferentes muestras de *R. laticauda* y sus respectivas tallas (LE) medias en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Muestras	Punto de Inflexión (%)	LE Media (mm)	Clases de Edad (año)	Porcentaje del total (%)	n
Población general	42	65	I	42	88
	95	95	II	53	111
	99	118	III	5	11
Lluvias	44	65	I	44	46
	97	100	II	53	55
	99	124	III	3	3
Secas	42	63	I	42	45
	95	95	II	53	56
	99	115	III	5	5
Subcuenca del río Quiotepec	43	62	I	43	58
	98	99	II	55	74
	99	125	II	2	3
Subcuenca del río Salado	45	67	I	45	34
	94	94	II	55	37
	99	114	III	2	3
Hembras	40	70	I	40	23
	96	97	II	56	32
	99	118	III	4	2
Machos	45	75	I	45	23
	96	98	II	51	27
	99	116	III	4	2

a)



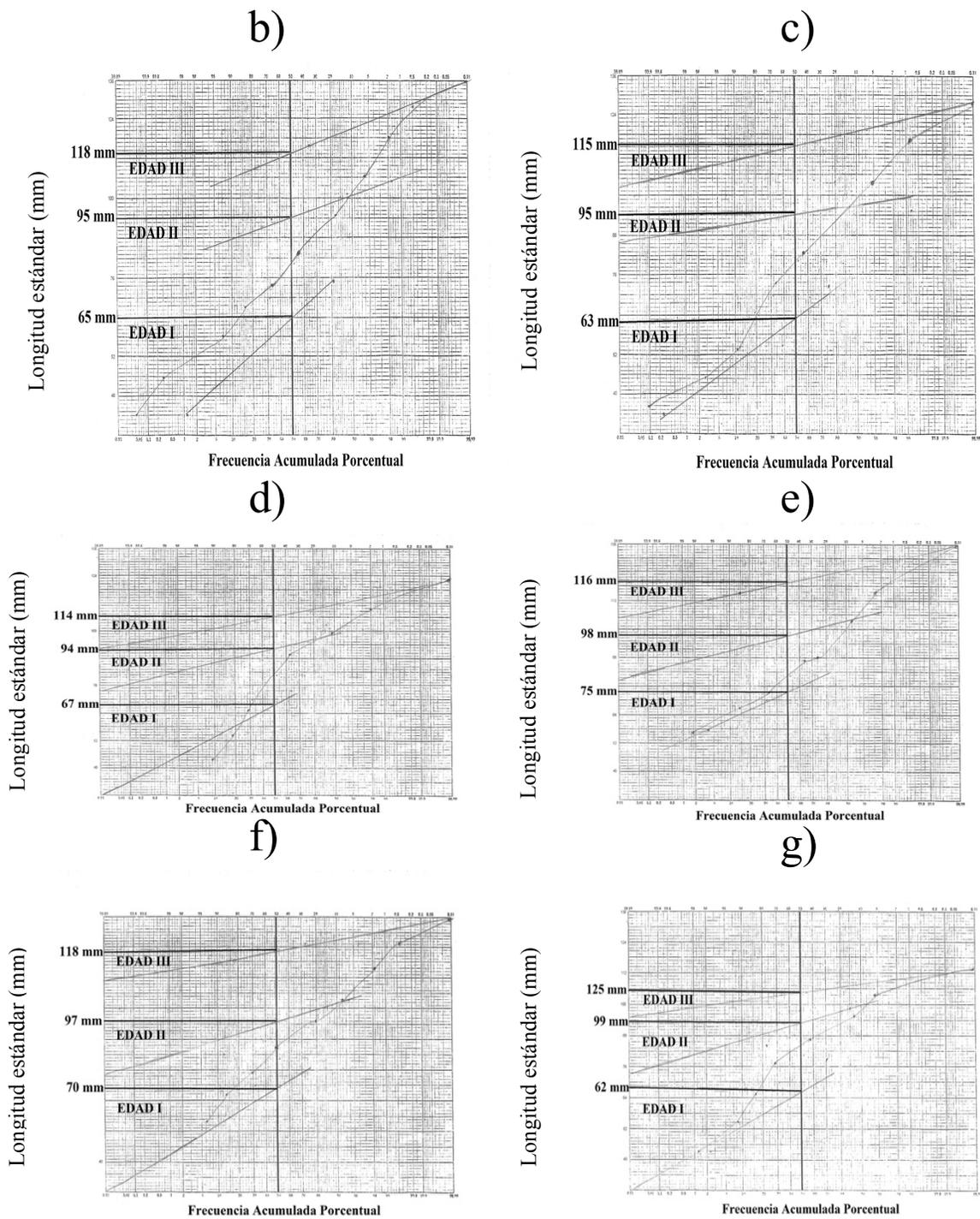


Figura 7. Clases de edad de *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Gráficas en papel probabilístico donde se determinaron las clases de edad (representadas con números romanos), con sus correspondientes longitudes estándar promedio, para la población general (a); para la muestra de esta especie colectada en lluvias (b) y secas (c); para la muestra de la subcuenca del río Quiotepec (d) y subcuenca del río Salado (e); machos (f) y hembras (g).

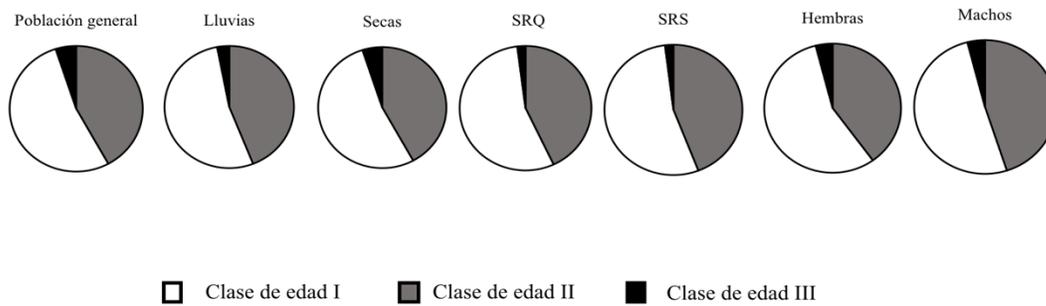


Figura 8. Composición en porcentajes de las clases de edad de las diferentes muestras de *R. laticauda* en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

8.2 Modelo de crecimiento en talla de Bertalanffy (1938)

8.2.1 Parámetros de las curvas de crecimiento en talla de *R. guatemalensis*

Con las longitudes estándar promedio determinadas en el apartado anterior y al seguir la metodología propuesta (apartado 7. 3. 1), se estimaron los parámetros de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy (ECVB) para generar las curvas de crecimiento en talla (longitud estándar) a diferentes edades (años) para la población general del juil descolorido y por épocas del año, por subcuencas y sexos (Cuadro 10).

Cuadro 10. Resumen de los parámetros de la ecuación de crecimiento de Bertalanffy obtenidos en la población general de *R. guatemalensis* y por temporadas del año, subcuencas y sexos en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Muestra	Parámetros de crecimiento		
	Longitud estándar máxima (L_{∞}) en mm	Constante de crecimiento (K)	Talla inicial (t_0)
Población general	319	0.32	-0.24
Lluvias	295	0.40	-0.33
Secas	239	0.53	-0.29
Subcuenca del río Quiotepec	200	0.41	-0.33
Subcuenca del río Salado	284	0.40	-0.32
Machos	200	0.69	-0.26
Hembras	290	0.40	-0.37

8.2.1.1 Curva de crecimiento en talla para la población general de *R. guatemalensis*.

Con los parámetros descritos en el Cuadro 10, la ecuación de crecimiento de Bertalanffy para la población general de *R. guatemalensis* tuvo la siguiente forma, donde el tiempo (t) fue dado en años: $L_t = 319 (1 - e^{(-0.32(t+0.24)})$). La asíntota comienza a formarse a la edad de seis años con una talla aproximada de 273 mm LE, el crecimiento se vuelve asíntótico a la talla máxima de 319 mm LE a la edad de nueve años (Figura 9). La edad límite o longevidad fue de 10 años y el índice de desempeño en crecimiento en talla fue 4.51.

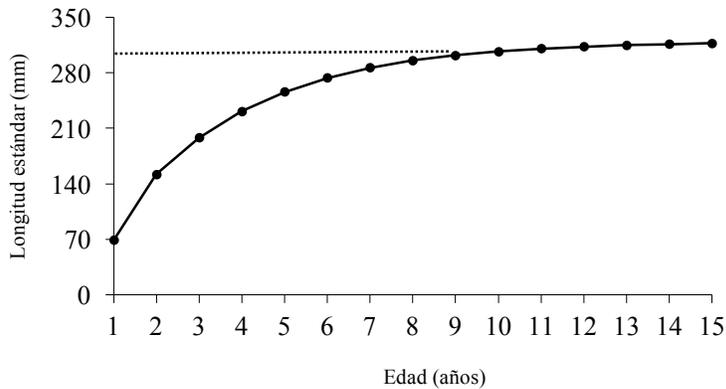


Figura 9. Curva de crecimiento en talla de la población general de *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. La línea punteada señala el punto, donde el crecimiento en talla se volvió asintótico (319 mm) a la edad nueve.

8.2.1.2 Curvas de crecimiento en talla por temporadas del año

La talla de los organismos colectados en la época lluviosa varió entre 40.56 y 213.05 mm LE y el de los organismos colectados en secas, entre 42.18 y 183.27 mm LE, apuntando un intervalo de longitud estándar más amplio para lluvias.

En lluvias la ecuación de crecimiento de Bertalanffy en talla fue: $L_t = 295 (1 - e^{(-0.40(t + 0.33)})$). Para dicha temporada la asintota comienza a formarse a la edad de seis años con una talla aproximada de 265 mm LE, el crecimiento fue asintótico a la talla máxima de 295 mm LE a la edad de siete años (Figura 10). La edad límite fue de ocho años y el índice de desempeño en crecimiento en talla fue 4.54. En secas la ecuación de crecimiento de Bertalanffy en talla fue: $L_t = 239 (1 - e^{(-0.53(t + 0.29)})$). En dicha temporada la asintota empieza a formarse a la edad de cuatro años con una talla aproximada de 203 mm LE, el crecimiento se vuelve asintótico a la talla máxima de 239 mm LE a la edad de cinco años (Figura 10). La edad límite fue de seis años y el índice de desempeño en crecimiento en talla fue 4.47. Estos resultados sugieren que los individuos de *R. guatemalensis* colectados en lluvias conseguirían una mayor talla máxima a una menor constante de crecimiento ($K = 0.40$) en comparación con la época de secas ($K = 0.53$).

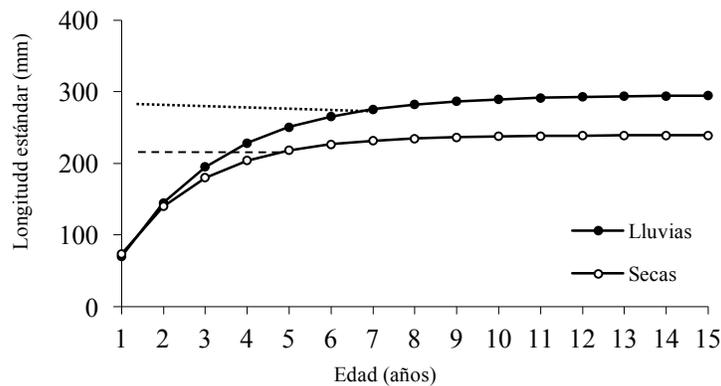


Figura 10. Curvas de crecimiento en talla de *R. guatemalensis* por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Las líneas punteadas indican el punto, donde el crecimiento en talla se volvió asintótico para la época de lluvias (295 mm) a la edad siete y secas (239 mm) a la edad cinco.

8.2.1.3 Curvas de crecimiento en talla por subcuencas

La talla de los individuos colectados en la subcuenca del río Quiotepec varió entre 40.56 y 151.14 mm LE y el de los organismos colectados en la subcuenca del río Salado, entre 42.18 y 213.05 mm LE, indicando un intervalo de longitud estándar más amplio para la segunda subcuenca.

La ecuación de crecimiento de Bertalanffy en talla para la subcuenca del río Quiotepec (SRQ) fue: $L_t = 200 (1 - e^{(-0.41(t+0.03)})$). Para esta subcuenca la asíntota comienza a formarse a la edad de cuatro años con una talla aproximada de 160 mm LE, el crecimiento se volvió asíntótico a la talla máxima de 200 mm LE a la edad de seis años (Figura 11). La edad límite fue de siete años y el índice de desempeño en crecimiento en talla fue 4.21. Para la subcuenca río Salado (SRS) la ecuación de crecimiento de Bertalanffy en talla fue: $L_t = 284 (1 - e^{(-0.40(t+0.32)})$). En dicha subcuenca la asíntota empieza a formarse a la edad de cinco años con una talla aproximada de 241 mm LE, el crecimiento se vuelve asíntótico a la talla máxima de 284 mm LE a la edad de siete años (Figura 11). La edad límite fue de ocho años y el índice de desempeño en crecimiento en talla fue 4.51. Los datos sugieren que los organismos de *R. guatemalensis* colectados en la subcuenca río Salado obtuvieron una mayor talla máxima a una menor constante de crecimiento ($K = 0.40$) en comparación con la subcuenca del río Quiotepec ($K = 0.41$).

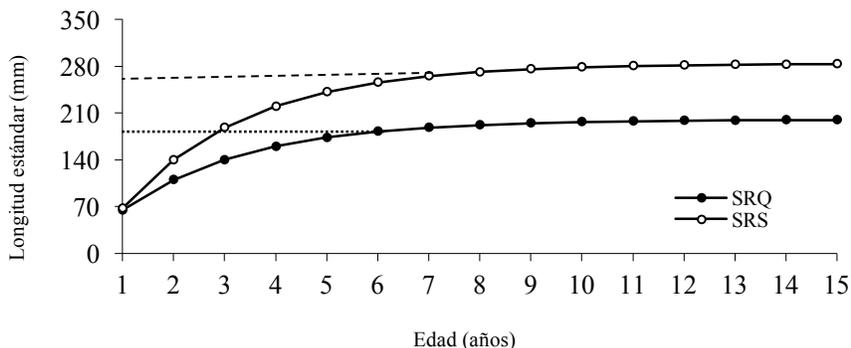


Figura 11. Curvas de crecimiento en talla de *R. guatemalensis* por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Las líneas punteadas marcan el punto, donde el crecimiento en talla se volvió asíntótico para la Subcuenca del río Quiotepec (200 mm) a la edad seis y la Subcuenca del río Salado (284 mm) a la edad siete.

8.2.1.4 Curvas de crecimiento en talla por sexos

La talla de los machos varió entre 59.08 y 183.27 mm LE y el de las hembras, entre 49.46 y 213.05 mm LE, indicando un claro dimorfismo sexual en longitud estándar.

La ecuación de crecimiento de Bertalanffy en talla estimada para machos fue como sigue: $L_t = 200 (1 - e^{(-0.69(t+0.26)})$. En esta curva de crecimiento la asíntota empieza a la edad de dos años con una talla aproximada de 139 mm LE, el crecimiento se vuelve asíntótico a la talla máxima de 200 mm LE a una edad de cuatro años (Figura 12). La edad límite para machos fue de cinco años y el índice de desempeño en crecimiento en talla fue 4.44. Para las hembras la ecuación de crecimiento de Bertalanffy en talla fue: $L_t = 290 (1 - e^{(-0.40(t+0.37)})$. Para las hembras la asíntota comienza a formarse a la edad de cinco años con una talla aproximada de 241 mm LE, el crecimiento se vuelve asíntótico a la talla máxima de 290 mm LE a la edad de siete años (Figura 12). La edad límite para hembras fue de ocho años y el índice de desempeño en crecimiento en talla fue 4.53. Con base a lo anterior se determinó que las hembras alcanzaron una mayor talla máxima a una menor constante de crecimiento ($K = 0.40$) en comparación con los machos ($K = 0.69$).

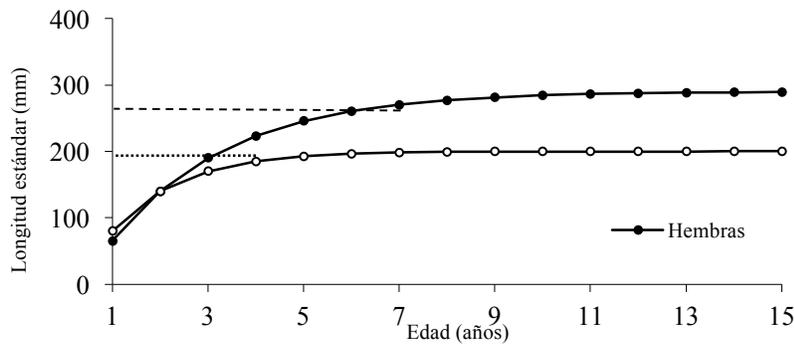


Figura 12. Curva de crecimiento en talla por sexos de *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Las líneas punteadas orientan el punto, donde el crecimiento en talla se volvió asintótico para machos (200 mm) a la edad cuatro y hembras (290 mm) a la edad siete.

8.2.2 Parámetros de las curvas de crecimiento en talla de *R. laticauda*

Una vez obtenidas las longitudes estándar promedio (apartado 8.1.2) de las diferentes muestras de *R. laticauda* y al aplicar los métodos propuestos (apartado 7.3.1), se calcularon los siguientes parámetros de la ECVB, para generar las curvas de crecimiento en talla a una determinada edad para la población general, por temporadas, por subcuencas y sexos (Cuadro 11).

Cuadro 11. Resumen de los parámetros de la ecuación de crecimiento de Bertalanffy obtenidos en la población general de *R. laticauda*, por temporadas del año, subcuencas y sexos en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Muestras	Parámetros		
	Longitud estándar máxima (L_{∞}) en mm	Constante de crecimiento (K)	Talla inicial (t_0)
Población general	193	0.27	- 0.54
Lluvias	176	0.31	- 0.75
Secas	175	0.42	- 0.45
Subcuenca del río Quiotepec	186	0.30	- 0.15
Subcuenca del río Salado	171	0.35	- 0.66
Machos	180	0.25	- 1.19
Hembras	191	0.24	- 0.81

8.2.2.1 Curva de crecimiento en talla para la población general de *R. laticauda*

Para esta población la ecuación de crecimiento de Bertalanffy en talla fue: $L_t = 193 (1 - e^{(-0.27(t+0.54)})$). La Figura 13 indica que la asíntota empieza a formarse a la edad de nueve años con una talla cercana a 173 mm LE, el crecimiento se vuelve asintótico a la talla máxima de 193 mm LE a la edad de 11 años. La edad límite o longevidad fue de 12 años y el valor del índice de desempeño en crecimiento en talla fue 4.

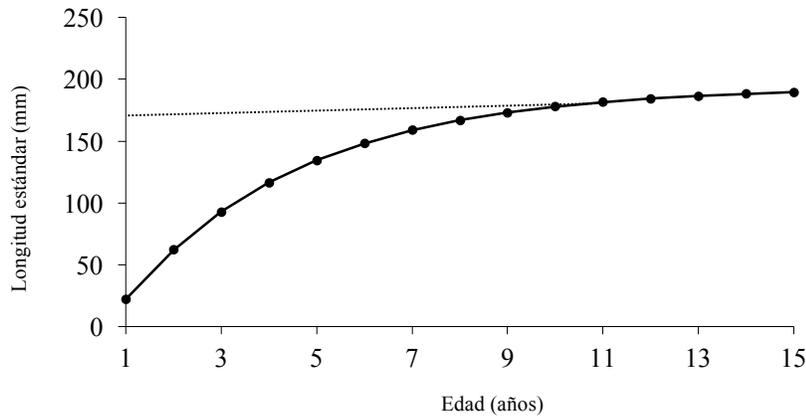


Figura 13. Curva de crecimiento en talla de la población general de *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehucán-Cuicatlán. La línea punteada guía el punto, donde el crecimiento en talla se volvió asintótico para dicha población (193 mm) a la edad once.

8.2.2.2 Curvas de crecimiento en talla por temporadas del año

La talla de los organismos colectados en la época lluviosa varió entre 40.68 y 133.40 mm LE y el de los individuos colectados en seca, entre 37.80 y 126.71 mm LE, indicando un intervalo de longitud estándar más amplio en lluvias.

Para lluvias la ecuación de crecimiento de Bertalanffy en talla quedó de la siguiente manera: $L_t = 176 (1 - e^{-(0.31(t+0.75)})$). En esta temporada la asíntota empieza a formarse a la edad de siete años con una talla aproximada de 157 mm LE, el crecimiento se vuelve asintótico a la talla máxima de 176 mm LE a la edad de nueve años (Figura 14). La edad límite fue 10 años y el índice de rendimiento en talla fue 3.98. En secas la ecuación de crecimiento de Bertalanffy en talla fue: $L_t = 175 (1 - e^{-(0.42(t+0.45)})$). En esta temporada la asíntota comienza a formarse a la edad de cinco años con una talla cercana a 138 mm LE, el crecimiento se vuelve asintótico a la talla máxima de 175 mm LE a la edad de siete años (Figura 14). El valor de la edad límite fue ocho años y el índice de rendimiento en talla fue 3.96. Basándose en lo anterior se determinó que los individuos de *R. laticauda* colectados en lluvias alcanzarían un ligero mayor crecimiento en talla máxima a una menor constante de crecimiento ($K = 0.31$) en comparación con la época de secas ($K = 0.42$).

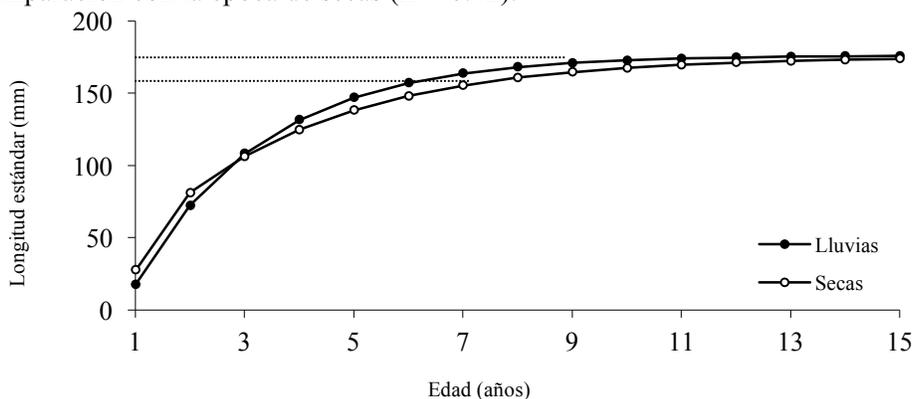


Figura 14. Curva de crecimiento en talla de *R. laticauda* por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehucán-Cuicatlán. Las líneas punteadas indican el punto, donde el crecimiento en talla se volvió asintótico para la temporada de lluvias (176 mm) a la edad nueve y secas (175 mm) a la edad siete.

8.2.2.3 Curvas de crecimiento en talla por subcuencas

La talla de los peces colectados en la subcuenca del río Quiotepec varió entre 37.80 y 133.4 mm LE y el de los organismos colectados en la subcuenca del río Salado varió entre 47.62 y 113.47 mm LE, mostrando un intervalo de longitud estándar más amplio en la primera subcuenca.

La ecuación de crecimiento de Bertalanffy en talla para los organismos colectados en la subcuenca del río Quiotepec fue: $L_t = 186 (1 - e^{-0.30(t+0.15)})$. Para dicha subcuenca la asíntota comienza a formarse a la edad de siete años con una talla aproximada de 162 mm LE, el crecimiento se vuelve asíntótico a la talla máxima de 186 mm LE a la edad de nueve años (Figura 15). La edad límite fue 10 años y el índice de rendimiento en talla fue 4.02. La ecuación de crecimiento de Bertalanffy en talla para los bagres colectados en la subcuenca del río Salado fue: $L_t = 171 (1 - e^{-0.35(t+0.66)})$. En dicha subcuenca la asíntota empieza a definirse a la edad de seis años con una talla cercana a 124 mm LE, el crecimiento se vuelve asíntótico a la talla máxima de 171 mm LE a la edad de ocho años (Figura 15). La edad límite fue nueve años y el índice de rendimiento en talla fue 4. Basándose en los resultados anteriores, los organismos de *R. laticauda* colectados en la subcuenca del río Quiotepec conseguirían una mayor talla máxima a una menor constante de crecimiento ($K = 0.30$) en relación con los individuos colectados en la subcuenca río Salado ($K = 0.35$).

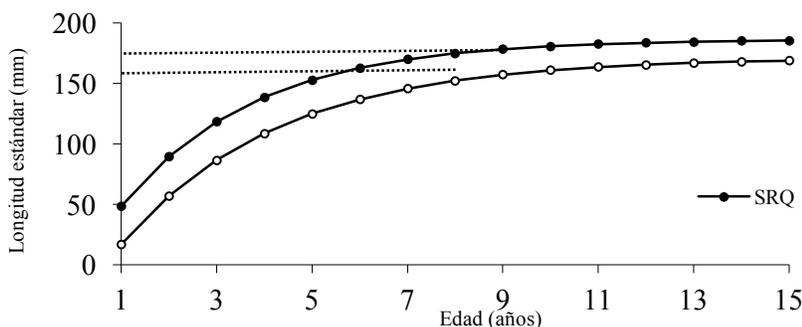


Figura 15. Curvas de crecimiento en talla de *R. laticauda* por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Las líneas punteadas muestran el punto, donde el crecimiento en talla se volvió asíntótico para la Subcuenca del río Quiotepec (186 mm) a la edad nueve y la Subcuenca del río Salado (171 mm) a la edad ocho.

8.2.2.4 Curvas de crecimiento en talla por sexos

La talla de los machos varió entre 57.39 y 126.71 y el de las hembras, entre 56.46 y 133.40, indicando un intervalo de longitud estándar más amplio para las hembras.

Para machos la ecuación de crecimiento de Bertalanffy en talla fue: $L_t = 180 (1 - e^{-0.25(t+1.19)})$. Para los machos la asíntota empieza a definirse a la edad de nueve años con una talla aproximada de 161 mm LE, el crecimiento se vuelve asíntótico a la talla máxima de 180 mm a la edad de 11 años (Figura 16). El valor de la edad límite fue 12 años y el índice de rendimiento en talla fue 3.91. Para hembras la ECVB en talla fue: $L_t = 191 (1 - e^{-0.24(t+0.81)})$. Para las hembras la asíntota comienza a formarse a la edad de 10 años con una talla cercana a 175 mm, el crecimiento se vuelve asíntótico a la talla máxima de 191 mm a la edad de 12 años (Figura 16). La edad límite fue 13 años y el índice de rendimiento en talla fue 3.94. Basándose en lo anterior, existe poca diferencia en la talla máxima entre los sexos, originado porque en los machos y las hembras se estimó una constante de crecimiento similar ($K = 0.25$ y $K = 0.24$ respectivamente).

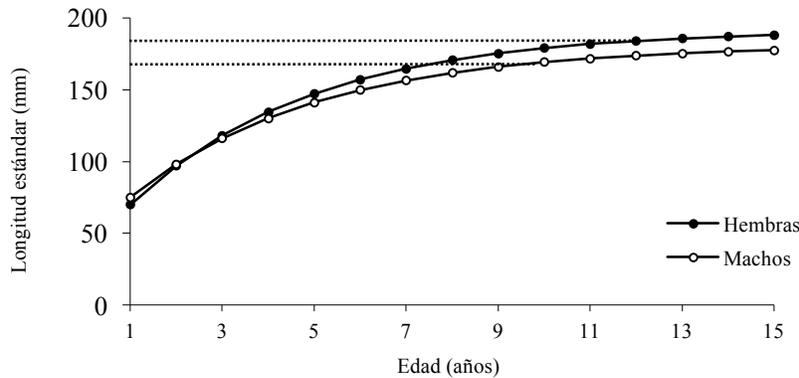


Figura 16. Curva de crecimiento en talla por sexos de *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Las líneas punteadas marcan el punto, donde el crecimiento en talla se volvió asintótico para machos (180 mm) a la edad 11 y hembras (191 mm) a la edad 12.

8.3 Relación longitud-peso

8.3.1 Relación longitud-peso de *R. guatemalensis*

El Cuadro 12 resume el tamaño de muestra examinado de la población general de *R. guatemalensis* y por temporadas, subcuencas y sexos, la constante de regresión (a), pendiente (b), coeficiente de determinación (r^2) y las fórmulas resultantes de las regresiones potenciales ($P = aL^b$) de cada una de las muestras examinadas. Se obtuvieron para todos los casos, valores de $r^2 > 0.93$, que fueron cercanos a uno, por lo que las líneas rojas de regresión estimadas (Figura 17) se acercan considerablemente a los valores observados y, por tanto, las fórmulas obtenidas en este estudio muestra un alto grado de fiabilidad o bondad de ajuste del modelo de regresión potencial para la descripción de la RLP de las diferentes muestras de *R. guatemalensis* y para determinar el tipo de crecimiento. La prueba t de Student indica que los individuos de la población general, durante lluvias, por subcuencas y sexos, presentaron un crecimiento alométrico negativo ($b < 3$), en otros términos, los peces de estas muestras analizadas tienen una mayor tendencia a aumentar en longitud estándar que en peso. En secas el valor de la pendiente no fue significativamente diferente a tres, por lo que se asume que los peces crecieron isométricamente ($b = 3$), en otras palabras, las diferentes partes del cuerpo de los ejemplares crecieron proporcionalmente durante esta temporada.

Cuadro 12. Valores de r^2 y valores de la prueba de t de Student para el valor de la pendiente de la relación talla-biomasa en la población general de *R. guatemalensis* y por temporadas del año, subcuencas y sexos en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. * = valor de la pendiente significativamente diferente al valor teórico de tres (crecimiento isométrico).

Muestras	n	$P = aL^b$	r^2	\hat{t}_0 calculada	t de tablas
Población general	124	$P = 0.00003L^{2.79*}$	0.97	-4.728	-1.984
Lluvias	77	$P = 0.00006L^{2.63*}$	0.97	-6.905	-1.994
Secas	47	$P = 0.00001L^{2.99}$	0.98	-0.157	-2.014
Subcuenca río Quiotepec	57	$P = 0.00002L^{2.86*}$	0.98	-2.536	-2.008
Subcuenca río Salado	67	$P = 0.00003L^{2.77*}$	0.98	-4.683	-2.000
Machos	32	$P = 0.00002L^{2.83*}$	0.97	-2.204	-2.042
Hembras	28	$P = 0.00003L^{2.82*}$	0.94	-2.104	-2.055

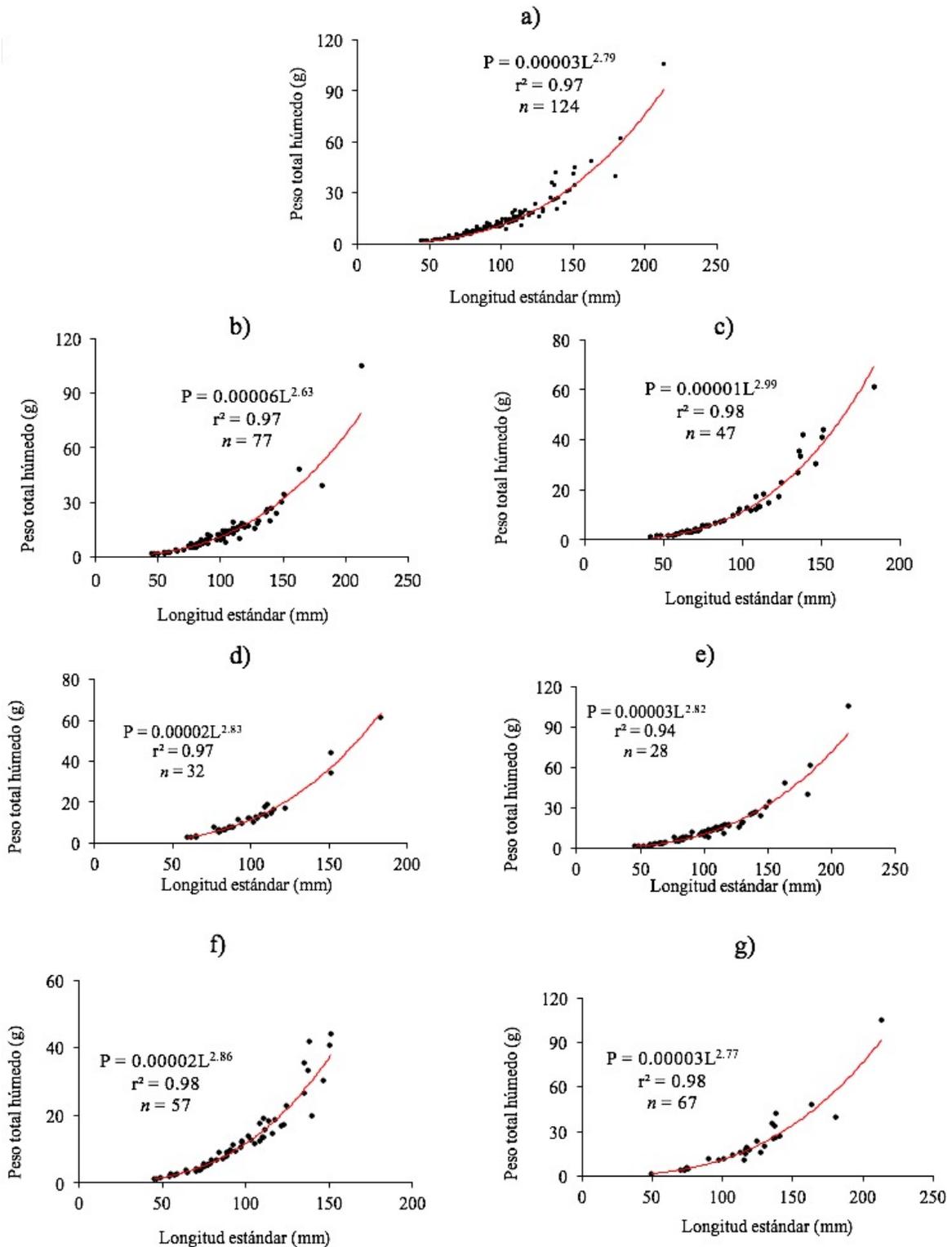


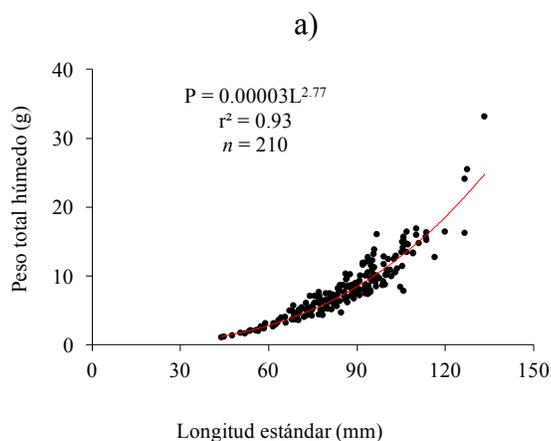
Figura 17. Gráficas de dispersión de *R. guatemalensis* mostrando la relación entre la talla y biomasa en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Las gráficas de dispersión corresponden a la población general (a); para los bagres colectados en lluvias (b) y secas (c); para la muestra de la subcuenca del río Quioytepec (d) y subcuenca del río Salado (e); machos (f) y hembras (g).

8.3.2 Relación longitud-peso de *R. laticauda*

El Cuadro 13 resume el tamaño de muestra examinado de la población general de *R. laticauda* y por temporadas, subcuencas y sexos, la constante de regresión (a), pendiente (b), coeficiente de determinación (r^2) y las fórmulas resultantes de las regresiones potenciales ($P = aL^b$) de cada una de las muestras examinadas. Los valores de r^2 para todas las muestras examinadas fueron > 0.86 , que fueron cercanos a uno, por lo que las líneas de regresión estimadas (Figura 18) se acercan considerablemente a los valores observados de la talla y peso húmedo, por tanto, se puede afirmar que el ajuste al modelo de regresión potencial es adecuado para la descripción de la RLP de las muestras de esta especie. Respecto al parámetro de crecimiento b (pendiente) de las diferentes muestras de *R. laticauda*, varió entre 2.52 a 2.80. Mediante la prueba t de Student se asume que el crecimiento de esta especie es alométrico negativo ($b < 3$) en las diferentes muestras analizadas, lo cual sugiere que los individuos tuvieron una mayor tendencia a aumentar en talla que en peso.

Cuadro 13. Valores de r^2 y valores de la prueba de t de Student para el valor de la pendiente de la relación talla-biomasa en la población general de *R. laticauda*, y por temporadas del año, por subcuencas y sexos en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. * = valor de la pendiente significativamente diferente al valor teórico de tres (isométrico).

Muestra	n	$P = aL^b$	r^2	\hat{t}_0 calculada	t de tablas
Población general	210	$P = 0.00003L^{2.77*}$	0.93	-4.359	-1.977
Lluvias	104	$P = 0.00003L^{2.78*}$	0.92	-2.708	-1.984
Secas	106	$P = 0.00003L^{2.76*}$	0.94	-3.515	-1.984
Subcuenca río Quiotepec	135	$P = 0.00004L^{2.72*}$	0.91	-3.755	-1.984
Subcuenca río Salado	75	$P = 0.00003L^{2.80*}$	0.93	-2.229	-1.994
Machos	57	$P = 0.0001L^{2.52*}$	0.92	-4.775	-2.008
Hembras	52	$P = 0.00005L^{2.67*}$	0.87	-2.271	-2.008



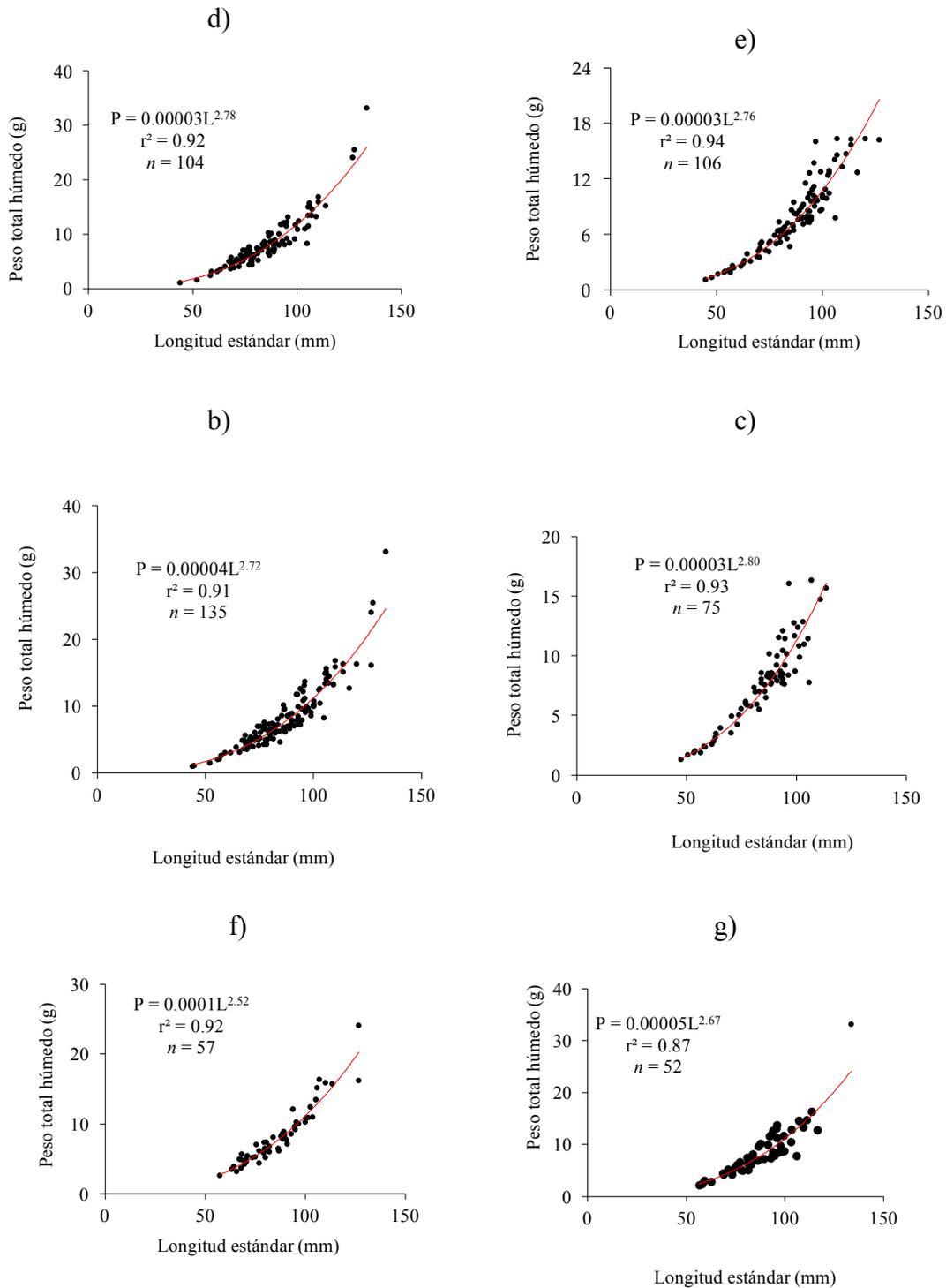


Figura 18. Gráficas de dispersión de *R. laticauda* mostrando la relación entre la talla y biomasa en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Las gráficas de dispersión corresponden a la población general del juil de Jamapa (a); para los bagres colectados en lluvias (b) y secas (c); para la muestra de la subcuenca del río Quiotepec (d) y subcuenca del río Salado (e); machos (f) y hembras (g).

8.4 Modelo de crecimiento en peso de Bertalanffy (1938)

8.4.1 Parámetros de las curvas de crecimiento en peso de *R. guatemalensis*

A partir de los valores de la longitud estándar máxima (Cuadro 11), y de los coeficientes de regresión a y b calculados de las regresiones potenciales entre la longitud estándar y peso (Cuadro 12), se estimaron los pesos máximos (P_{∞}) de la población general de *R. guatemalensis* y por épocas del año, subcuencas y sexos (Cuadro 14).

Cuadro 14. Valores de peso máximo (P_{∞}) y parámetros de crecimiento calculados para las muestras de *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Muestra	n	Peso máximo (P_{∞}) en g	Constante de crecimiento (K)	Talla inicial (t_0)	Valor de la pendiente (b)
Población general	124	173	0.32	-0.24	2.79
Lluvias	77	195	0.40	-0.33	2.63
Secas	47	129	0.53	-0.29	2.99
Subcuenca río Quiotepec	57	76	0.41	-0.33	2.86
Subcuenca río Salado	67	186	0.40	-0.32	2.77
Machos	32	65	0.69	-0.26	2.83
Hembras	28	133	0.40	-0.37	2.82

8.4.1.1 Curva de crecimiento en peso para la población general de *R. guatemalensis*

Con los parámetros descritos en el Cuadro 14 y al seguir la metodología (apartado 7.3.3), la ecuación de crecimiento de Bertalanffy en peso para la población general fue: $P_t = 173 (1 - e^{(-0.32(t + 0.24))})^{2.79}$. La asíntota empieza a formarse a la edad de nueve años con un peso aproximado de 146 g, el crecimiento en peso es asintótico al peso máximo teórico de 173 g a la edad de 13 años (Figura 19). La población general de *R. guatemalensis* presentó un mayor incremento de peso durante los primeros cuatro años de edad, posteriormente el crecimiento se tornó más pausado, conforme se acercaba a su peso máximo (173 g).

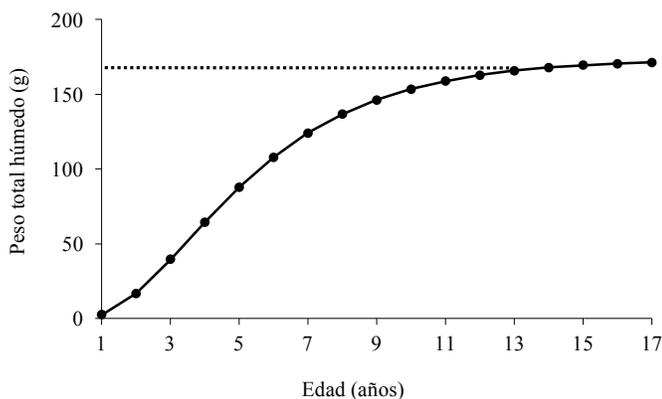


Figura 19. Curva de crecimiento en biomasa de la población general de *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. La línea punteada indica el punto, donde el crecimiento en peso es asintótico (173 g) a la edad 13.

8.4.1.2 Curvas de crecimiento en peso por temporadas del año

La biomasa de los organismos colectados en lluvias varió entre 0.87 a 105.01 g y el de los peces colectados en seca entre 0.92 a 61.34, mostrando un intervalo más amplio en lluvias.

En lluvias la ecuación de crecimiento de Bertalanffy en peso fue: $P_t = 195 (1 - e^{(-0.40(t+0.33)})^{2.63})$. La asíntota empezó a formarse a la edad de siete años con un peso aproximado de 163 g, el crecimiento en peso fue asíntótico al peso máximo teórico de 195 g a la edad de nueve años. En secas la ecuación de crecimiento de Bertalanffy en peso fue: $P_t = 129 (1 - e^{(-0.53(t+0.29)})^{2.99})$. En dicha temporada, la asíntota comienza a formarse a la edad de cinco años con un peso aproximado de 102 g, el crecimiento en peso fue asíntótico al peso máximo teórico de 129 g a la edad de siete años. *R. guatemalensis* en las dos épocas del año presentó un crecimiento similar hasta la edad tres años, a partir de la edad cuatro comenzó a darse una diferenciación en cuanto al crecimiento en peso a las mismas edades. Con base a lo anterior se determinó que en lluvias los organismos alcanzarían un mayor peso máximo a una menor constante de crecimiento ($K = 0.40$) en comparación con secas ($K = 0.53$) (Figura 20).

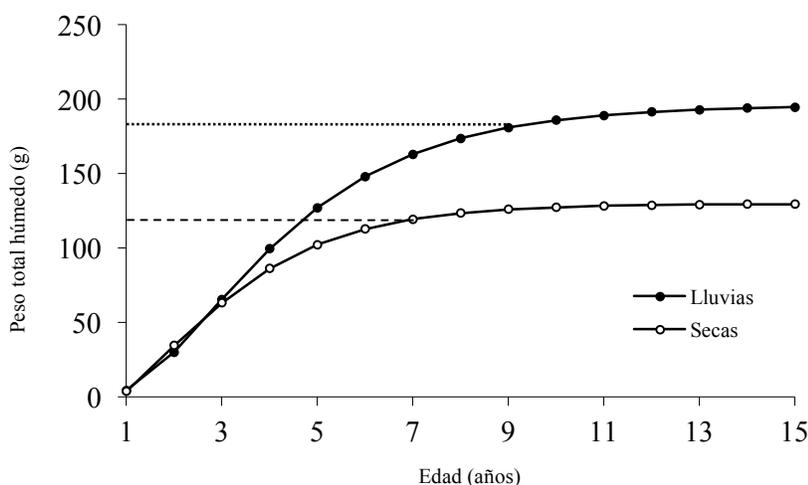


Figura 20. Curvas de crecimiento en biomasa de *R. guatemalensis* por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Las líneas punteadas marcan el punto, donde el crecimiento en peso es asíntótico para lluvias (195 g) a la edad 10 y secas (129 g) a la edad siete.

8.4.1.3 Curvas de crecimiento en peso por subcuenca

Para los organismos colectados en la subcuenca río Quiotepec la biomasa varió de 0.87 a 43.92 g y de los organismos capturados en la subcuenca río Salado, entre 0.92 a 105.01 g, indicando que los bagres de esta última subcuenca presentaron un intervalo más amplio de biomasa.

La ecuación de crecimiento de Bertalanffy en peso para la subcuenca río Quiotepec (SRQ) fue la siguiente: $P_t = 76 (1 - e^{(-0.41(t+0.33)})^{2.86})$. Para dicha subcuenca la asíntota comienza a formarse a la edad de ocho años con un peso aproximado de 68 g, el crecimiento en peso es asíntótico al peso máximo teórico de 76 g a la edad de 14 años. En la subcuenca del río Salado (SRS) la ecuación de crecimiento de Bertalanffy en términos de peso fue: $P_t = 186 (1 - e^{(-0.40(t+0.32)})^{2.77})$. Para esta subcuenca la asíntota empieza a formarse a una edad de nueve años con un peso de 171 g, el crecimiento en peso es asíntótico al peso máximo teórico de 186 g a la edad de 17 años. Los resultados sugieren que los organismos de *R. guatemalensis* colectados en la subcuenca río Salado consiguieron

un mayor peso máximo a una menor constante de crecimiento ($K = 0.40$) en comparación con la subcuenca río Quiotepec ($K = 0.41$) (Figura 21).

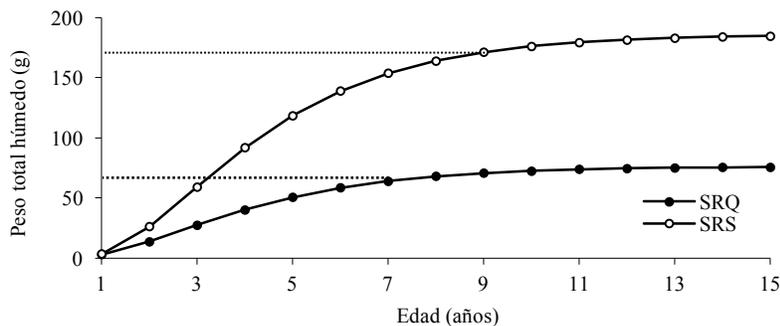


Figura 21. Curvas de crecimiento en biomasa de *R. guatemalensis* por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Las líneas punteadas muestran el punto, donde el crecimiento en peso es asintótico para la Subcuenca del río Quiotepec (76 g) a la edad 14 y la Subcuenca del río Salado (186 g) a la edad 17.

8.4.1.4 Curvas de crecimiento en peso por sexos

R. guatemalensis presentó un dimorfismo sexual en biomasa observándose que las hembras son más pesadas que los machos, registrándose para los machos valores de biomasa entre 2.55 a 61.34 g, en tanto que el de las hembras varió entre 1.62 a 105.01 g.

Para los machos la ecuación de crecimiento de Bertalanffy fue: $P_t = 65 (1 - e^{(-0.69(t+0.26)})^{2.83})$. En los machos la asíntota empieza a formarse a la edad de cuatro años con un peso cercano a 58 g, el crecimiento en biomasa es asintótico al peso máximo teórico de 65 g a la edad de seis años (Figura 22). Para las hembras la ecuación de crecimiento de Bertalanffy en peso fue: $P_t = 133 (1 - e^{(-0.40(t+0.37)})^{2.82})$. Para las hembras la asíntota comienza a formarse a la edad de siete años con un peso aproximado de 111 g, el crecimiento en biomasa es asintótico al peso máximo teórico de 133 g a la edad de nueve años. Con base a lo anterior se determinó que las hembras obtuvieron un mayor peso máximo a una menor constante de crecimiento ($K = 0.40$) en comparación con los machos ($K = 0.69$).

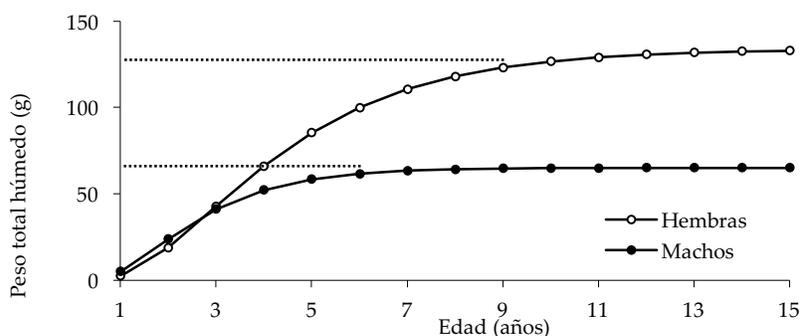


Figura 22. Curvas de crecimiento en biomasa por sexos de *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Las líneas punteadas muestran el punto, donde el crecimiento en peso se volvió asintótico para hembras (133 g) a la edad quince y machos (65 g) a la edad nueve.

8.4.2 Parámetros de las curvas de crecimiento en peso de *R. laticauda*

Basándose en los valores de la longitud estándar máxima teórica (Cuadro 13) y los coeficientes de regresión a y b de la relación potencial entre la talla-peso (Cuadro 14), se calculó el peso máximo (P_{∞}) de la población general de *R. laticauda*, por temporadas, subcuencas y sexos (Cuadro 15).

Cuadro 15. Valores de peso máximo (P_{∞}) y parámetros de crecimiento calculados para las muestras de *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Muestra	n	Peso máximo (P_{∞}) en g	Constante de crecimiento (K)	Talla inicial (t_0)	Valor de la pendiente (b)
Población general	210	64	0.27	-0.54	2.77
Lluvias	104	52	0.31	-0.75	2.78
Secas	106	46	0.42	-0.45	2.76
Subcuenca río Quiotepec	135	59	0.30	-0.15	2.72
Subcuenca río Salado	75	53	0.35	-0.66	2.80
Machos	57	51	0.25	-1.19	2.52
Hembras	52	62	0.24	-0.81	2.67

8.4.2.1 Curva de crecimiento en peso para la población general de *R. laticauda*

La ecuación de crecimiento de Bertalanffy para general de *R. laticauda* fue: $P_t = 64 (1 - e^{-(0.27(t + 0.54))})^{2.77}$. La asíntota empezó a formarse a una edad de 11 años con un peso aproximado de 50 g, el crecimiento en peso fue asíntótico al peso máximo teórico de 64 g a la edad de 13 años (Figura 23). El crecimiento en peso presentó un mayor aumento durante los primeros cinco años de edad, disminuyendo paulatinamente hasta conseguir el peso asíntótico (64 g).

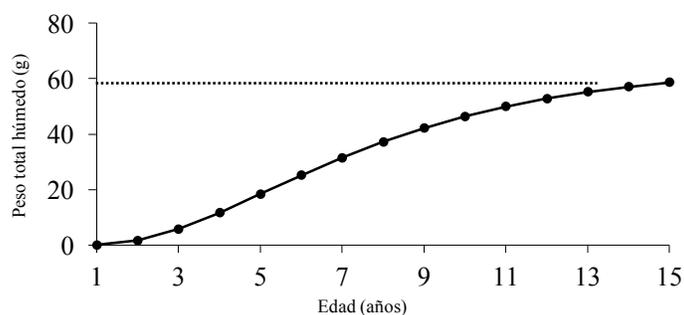


Figura 23. Curva de crecimiento en biomasa de la población general de *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. La línea punteada orienta el punto donde el crecimiento en talla se volvió asíntótico para dicha población (64 g) a la edad 13.

8.4.2.2 Curvas de crecimiento en peso por temporadas del año

La biomasa de los bagres colectados en la época lluviosa presentaron un intervalo más amplio de biomasa. Con una variación de 0.81 a 33.12 g en tanto que los colectados en secas registraron pesos entre 0.67 y 16.32 g.

Para lluvias la ecuación de crecimiento de Bertalanffy en peso fue: $P_t = 52 (1 - e^{(-0.31(t+0.75))})^{2.78}$. Para dicha temporada la asíntota comienza a formarse a una edad de ocho años con un peso aproximado de 48 g, el crecimiento en peso es asíntótico al peso máximo teórico de 52 g a la edad de 11 años. En secas la ECVB en peso fue: $P_t = 46 (1 - e^{(-0.42(t+0.45))})^{2.76}$. En dicha época la asíntota empieza a formarse a la edad de ocho años con un peso de 33 g, el crecimiento en peso es asíntótico al peso máximo teórico de 46 g a la edad de 10 años. Con fundamento en lo anterior, se determinó que los individuos de *R. laticauda* colectados en lluvias alcanzaron un mayor crecimiento en peso máximo a una menor constante de crecimiento ($K = 0.31$) en comparación con la época de secas ($K = 0.42$) (Figura 24).

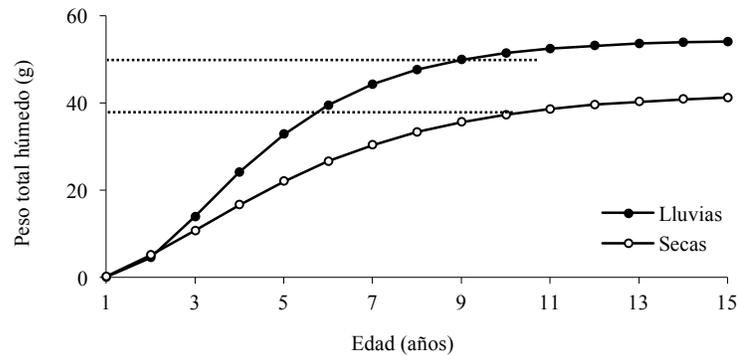


Figura 24. Curvas de crecimiento en biomasa de *R. laticauda* por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Las líneas punteadas guían el punto donde el crecimiento en talla se volvió asíntótico para la temporada de lluvias (52 g) a la edad 11 y secas (46 g) a la edad 10.

8.4.2.3 Curvas de crecimiento en peso por subcuencas

La biomasa de los peces colectados en la subcuenca del río Quiotepec varió entre 0.67 a 33.12 g y el de los peces capturados en la subcuenca del río Salado, entre 1.3 a 16.31 g, indicando un intervalo de peso más amplio en la primera subcuenca.

La ECVB en peso obtenida en la subcuenca del río Quiotepec fue la siguiente: $P_t = 59 (1 - e^{(-0.30(t+0.15))})^{2.72}$. Para dicha subcuenca la asíntota empieza a formarse a la edad de nueve años, con un peso aproximado de 53 g, el crecimiento en peso es asíntótico al peso máximo teórico de 59 g a la edad de 14 años. Para la subcuenca del río Salado la ECVB en peso fue: $P_t = 53 (1 - e^{(-0.35(t+0.66))})^{2.80}$. En dicha subcuenca la asíntota comienza a definirse a una edad de 12 años con un peso aproximado de 49 g, el crecimiento en peso es asíntótico al peso máximo teórico de 53 g a la edad de 18 años. Con fundamento en lo anterior, los organismos de *R. laticauda* colectados en la subcuenca del río Quiotepec alcanzaron un mayor peso máximo a una menor constante de crecimiento ($K = 0.30$) en relación con los individuos colectados en la subcuenca del río Salado ($K = 0.35$) (Figura 25).

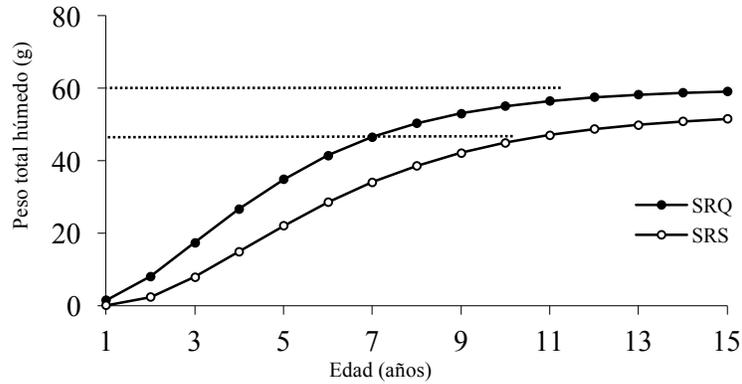


Figura 25. Curvas de crecimiento en biomasa de *R. laticauda* por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Las líneas punteadas marcan el punto donde el crecimiento en talla se volvió asintótico para la Subcuenca del río Quiotepec (59 g) a la edad 11 y Subcuenca del río Salado (53 g) a la edad 10.

8.4.2.4 Curvas de crecimiento en peso por sexos

La biomasa de los machos varió entre 2.59 a 24.02 y el de las hembras, entre 2.08 a 33.12, lo cual indica que las hembras son ligeramente más pesadas que los machos, es decir, *R. laticauda* presentó dimorfismo sexual en biomasa.

Para los machos la ECVB fue: $P_t = 51 (1 - e^{-(0.25(t+1.19))})^{2.52}$. Para los machos la asíntota comenzó a formarse a la edad de nueve años con un peso aproximado de 41 g, el crecimiento en peso fue asintótico al peso máximo teórico de 51 g a la edad de 11 años. En el caso de las hembras la ECVB en peso fue: $P_t = 62 (1 - e^{-(0.24(t+0.81))})^{2.67}$. Para las hembras la asíntota empieza a formarse a la edad de 12 años con un peso aproximado de 56 g, el crecimiento en peso fue asintótico al peso máximo teórico de 62 g a la edad de 13 años. Basándose en lo anterior, las hembras alcanzarían un mayor peso máximo a una menor constante de crecimiento ($K = 0.24$) en comparación con los machos ($K = 0.25$) (Figura 26).

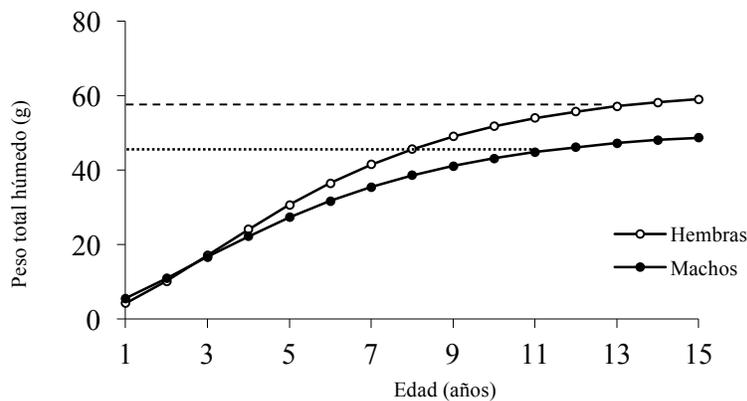


Figura 26. Curvas de crecimiento en biomasa por sexos de *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Las líneas punteadas muestran el punto donde el crecimiento en talla se volvió asintótico para machos (51 g) a la edad 11 y hembras (62 g) a la edad 13.

8.5 Estudio de maduración gonádica y reproducción

8.5.1 *R. guatemalensis*

De los 124 organismos colectados, se seleccionaron y diseccionaron 73 peces para el estudio de maduración gonadal. De los 73 individuos, 32 fueron machos, 28 fueron hembras y 13 organismos fueron sexualmente inmaduros. El análisis de χ^2 mostró que la proporción sexual observada no difiere estadísticamente de la proporción sexual esperada (1:1), es decir, no hubo predominancia en el número de individuos de un sexo sobre el otro en las diferentes muestras examinadas (Cuadro 16).

Cuadro 16. Proporción sexual de las muestras de *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Muestra	Tamaño de muestra	Número de machos	Número de hembras	Proporción sexual (macho:hembra)	χ^2_0
Población general	60	32	28	1.14:1	0.27
Lluvias	41	22	19	1.16:1	0.22
Secas	19	10	9	1.11:1	0.05
Subcuenca río Quiotepec	25	9	16	1.78:1	1.96
Subcuenca río Salado	35	19	16	0.84:1	0.26

8.5.1.1 Población general

Para las hembras se determinaron seis estadios de la escala de maduración gonádica empleada. Cinco hembras se encontraron en estadio V y dos se notaron en estadio VI. Para los machos examinados no fue posible registrar el estadio V; 16 peces se encontraron en estadio II, mientras que dos peces se vieron en estadio VI (Figura 27). La presencia de organismos sexualmente maduros en los dos sexos (estadio III–VI), sugiere que la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán es un área importante de reproducción y desove para esta especie (Cuadro 17).

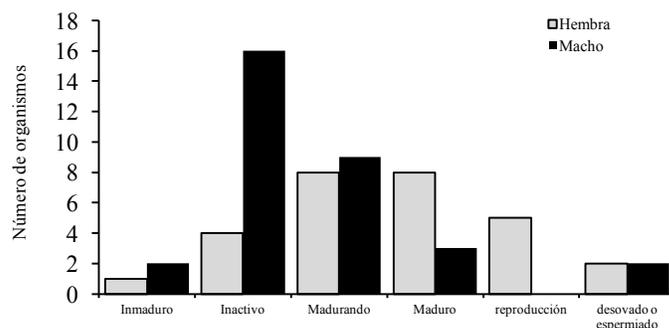


Figura 27. Número de individuos de cada sexo de *R. guatemalensis* de acuerdo a la escala de Nikolsky en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Cuadro 17. Número de individuos de cada sexo de la población general de *R. guatemalensis* en relación con el estadio de maduración gonadal en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Estadio	Hembra	Macho
I (inmaduro)	1	2
II (inactivo)	4	16
III (madurando)	8	9
IV (maduro)	8	3
V (reproducción)	5	
VI (desovado o espermiado)	2	2

Los valores medios del IHS para las hembras se registraron inversos con los del IGS, puesto que el IHS disminuyó en los estadios de III a VI y el IGS aumentó gradualmente hasta que disminuyó en el estadio VI. Basándose en lo anterior se corrobora que la zona de Oaxaca de la RBTC es un área importante de reproducción y desove de las hembras de *R. guatemalensis* (Figura 28).

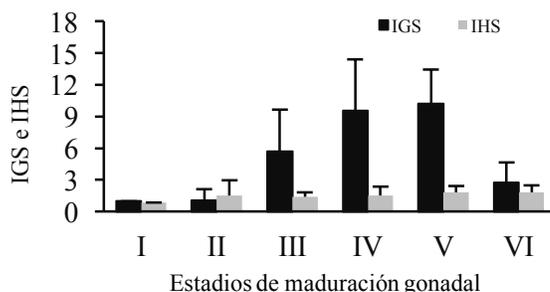


Figura 28. Comparación entre el índice gonadosomático (IGS) y hepatosomático (IHS) de las hembras de *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Las barras son la media de cada estadio y las líneas verticales son la desviación estándar.

8.5.1.2 Por temporadas del año

De las 19 hembras analizadas en lluvias, seis se observaron en estadio IV, cuatro estuvieron en estadio V y una hembra se encontró en estadio VI. En cuanto a los machos examinados en lluvias, dos se observaron en estadio IV y un individuo se encontró en estadio VI. De las nueve hembras analizadas en secas, una se encontró en estadio V y otra se observó en estadio VI. En cuanto a los machos examinados ($n = 10$), en esta temporada se logró determinar un organismo en estadio VI (Figura 29). Con base a lo anterior, se podría decir que la reproducción y desove de este bagre ocurre durante las dos épocas del año, aunque el mayor número de hembras en estadio V se presentó en lluvias (Cuadro 18). La presente información también indica que el ciclo reproductivo de esta especie es amplio, abarcando posiblemente desde octubre a febrero en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

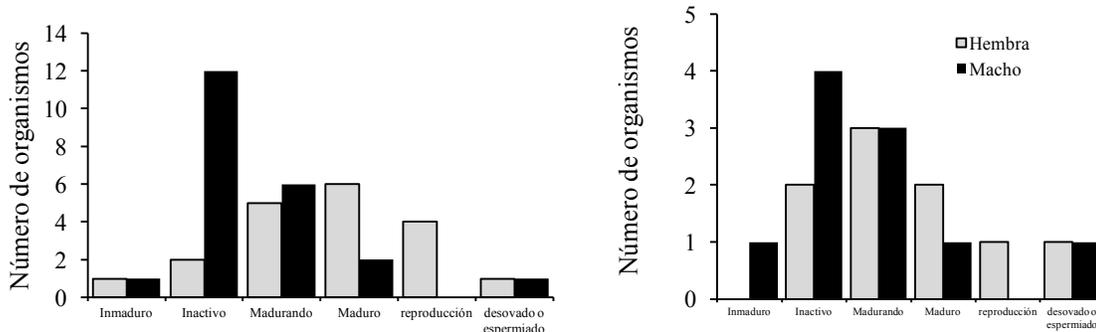


Figura 29. Número de individuos de cada sexo de *R. guatemalensis* de acuerdo a la escala de Nikolsky por épocas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. a) Época lluviosa y b) seca.

Cuadro 18. Número de individuos de cada sexo de *R. guatemalensis* en relación con el estado de maduración gonadal por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Temporada	Lluvias		Secas		
	Estadio	Hembras	Machos	Hembras	Machos
I (inmaduro)		1	1		1
II (inactivo)		2	12	2	4
III (madurando)		5	6	3	3
IV (maduro)		6	2	2	1
V (reproducción)		4		1	
VI (desovado o espermiado)		1	1	1	1

Los valores medios del IGS para las hembras analizadas por épocas del año fueron inversos al IHS, puesto que se presentó un incremento en el IGS entre el estadio III y IV; y el IHS disminuyó, lo que sugiere que las hembras pueden reproducirse y desovar en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán tanto en lluvias (Figura 30, a) como en secas (Figura 30, b), aunque fue más marcado en la época lluviosa.

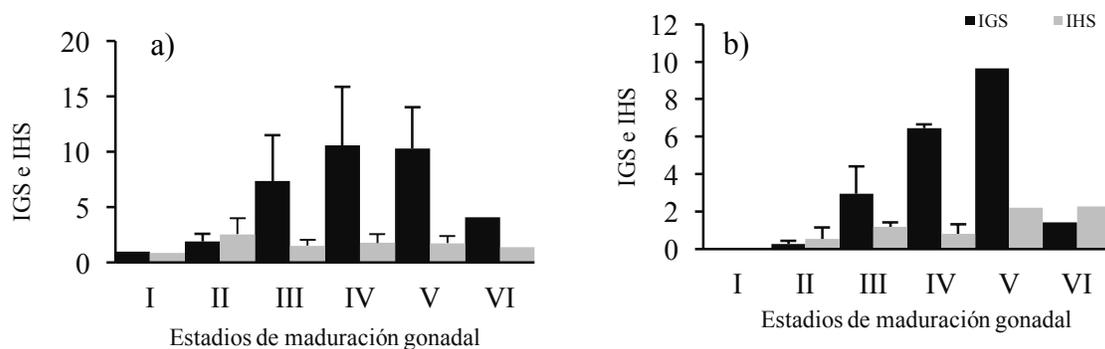


Figura 30. Comparación entre el índice gonadosomático (IGS) y hepatosomático (IHS) de las hembras de *R. guatemalensis* en lluvias (a) y en secas (b) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Las barras son la media de cada estadio y las líneas verticales son la desviación estándar.

8.5.1.3 Por subcuencas

En la subcuenca río Quiotepec se registraron nueve hembras, encontrándose una sola hembra en estadio V; en dicha subcuenca se encontraron 16 machos en todos los estadios, menos en el estadio V. En la subcuenca del Salado se encontraron 19 hembras, cuatro de las cuales se encontraron en estadio V y dos hembras en estadio VI; 16 organismos fueron machos, registrándose solamente del estadio I a III (Figura 31). Estos resultados indican que las dos subcuencas son zonas de reproducción y desove de *R. guatemalensis*, debido a que en las dos zonas se observaron organismos sexualmente maduros (estadios III a VI) (Cuadro 19).

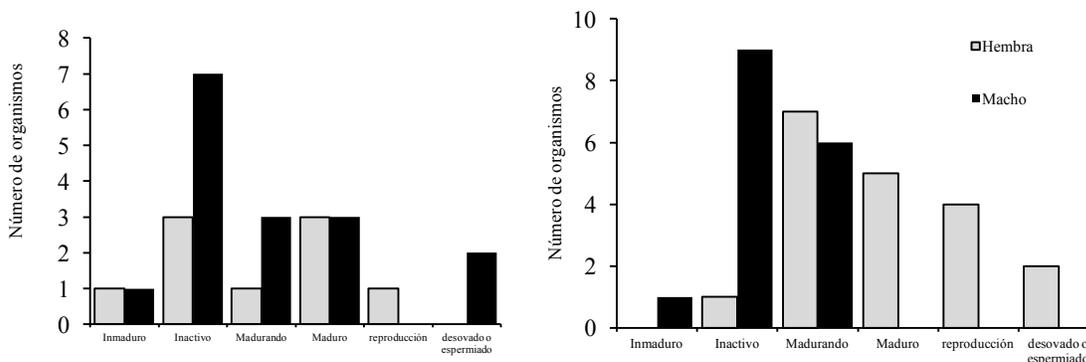


Figura 31. Número de individuos de cada sexo de *R. guatemalensis* de acuerdo a la escala de Nikolsky por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Cuadro 19. Número de individuos de cada sexo de *R. guatemalensis* en relación con el estadio de madurez gonadal por subcuenca en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Zona	Subcuenca río Quiotepec		Subcuenca río Salado		
	Estadio	Hembras	Machos	Hembras	Machos
I (inmaduro)		1	1		1
II (inactivo)		3	7	1	9
III (madurando)		1	3	7	6
IV (maduro)		3	3	5	
V (reproducción)		1		4	
VI (desove o espermiado)			2	2	

Los valores del IGS para las hembras analizadas por subcuencas fueron inversos al IHS, puesto que se presentó un incremento del IGS en el estadio III y IV; y el IHS disminuyó, con estos resultados se corrobora que la reproducción y desove ocurrió tanto en la subcuenca del río Quiotepec (Figura 32, a) como en la subcuenca del río Salado (Figura 32, b) del área de Oaxaca de la RBTC.

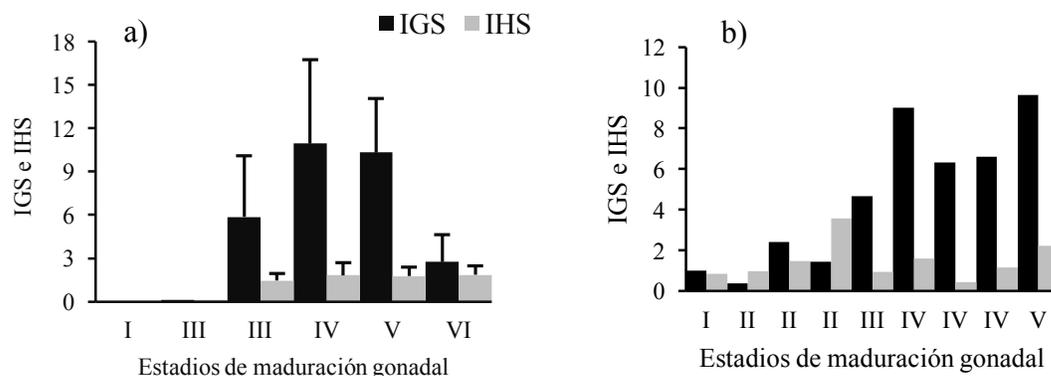


Figura 32. Comparación entre el índice gonadosomático (IGS) y hepatosomático (IHS) de las hembras de *R. guatemalensis* en la SRQ (a) y en la SRS (b). Las barras son la media de cada estadio y las líneas verticales son la desviación estándar.

8.5.2 *R. laticauda*

De los 210 individuos capturados de *R. laticauda*, se seleccionaron y diseccionaron 113 organismos para el estudio de maduración gonadal, de estos organismos 57 fueron machos (50.4%), 52 hembras (46%) y del 3.5% fueron sexualmente inmaduros. La prueba de χ^2 mostró que la proporción sexual observada no difiere estadísticamente de la proporción sexual esperada (1:1), en otras palabras, sugiere que no hubo predominancia en el número de individuos de un sexo sobre el otro en las diferentes muestras examinadas (Cuadro 20).

Cuadro 20. Proporción sexual de las muestras de *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Muestra	Tamaño de muestra	Número de machos	Número de hembras	Proporción sexual (macho: hembra)	χ^2_0
Población general	109	57	52	1.10:1	0.23
Lluvias	54	29	25	1.16:1	0.30
Secas	55	28	27	1.04:1	0.02
Subcuenca río Quiotepec	73	36	37	0.97:1	0.01
Subcuenca río Salado	36	21	15	1.40:1	1.00

8.5.2.1 Población general

Se encontraron 11 hembras en estadio IV, tres en estadio V y cinco hembras en estadio VI. En cuanto a los machos examinados ($n = 57$), 14 se encontraron en estadio IV, ocho peces en estadio V y dos machos se notaron en estadio VI (Figura 33). La presencia de organismos sexualmente maduros (estadio III–VI), sugieren que la parte de Oaxaca de la RBTC es un área importante de reproducción y desove de *R. laticauda* (Cuadro 22).

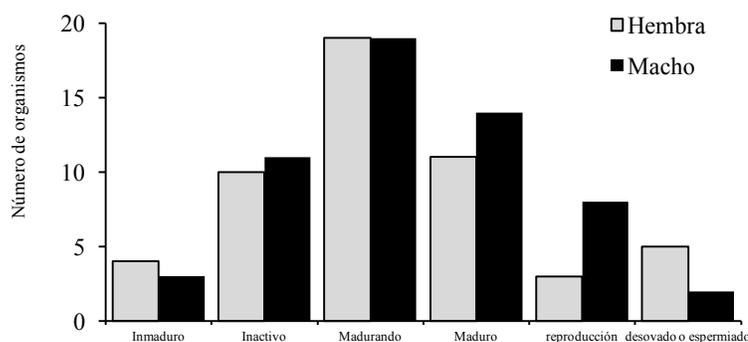


Figura 33. Número de individuos de cada sexo de *R. laticauda* de acuerdo a la escala de Nikolsky la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Cuadro 21. Número de individuos de cada sexo de la población general de *R. laticauda* en relación con el estadio de maduración gonadal en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Estadio	Hembra	Macho
I (inmaduro)	4	3
II (inactivo)	10	11
III (madurando)	19	19
IV (maduro)	11	14
V (reproducción)	3	8
VI (desovado o espermiado)	5	2

Los valores medios del IGS para las hembras fueron inversos al IHS porque se presentó un valor promedio máximo en el estadio V y el IHS disminuyó (estadio V–VI), con esto se corroboró que la parte de Oaxaca de la RBTC es un sitio importante donde las hembras de *R. laticauda* se reproducen y desovan (Figura 34).

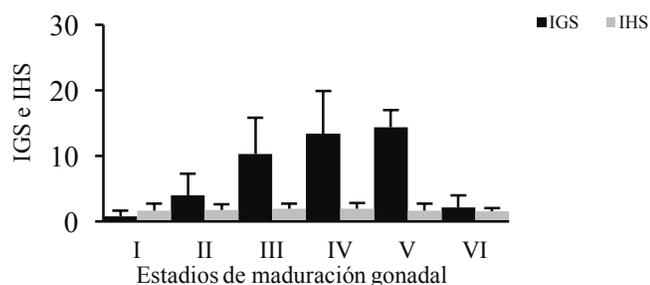


Figura 34. Comparación entre el índice gonadosomático (IGS) y hepatosomático (IHS) de las hembras de *R. laticauda* ($n = 52$) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Las barras indican la media de cada estadio registrado y las líneas verticales se refieren a la desviación estándar.

8.5.2.2 Por temporadas del año

En lluvias, 25 organismos fueron hembras, una de las cuales se encontró en estadio V y cuatro se registraron en estadio VI; en dicha temporada se encontraron 29 machos, cuatro de los cuales se observaron en estadio V y otro se registró en estadio VI. En secas, 27 organismos fueron hembras y 28 individuos fueron machos. De las hembras analizadas, dos se encontraron en estadio V y un organismo fue registrado en estadio VI; en cuanto a los machos, se encontraron del estadio II a VI en dicha temporada (Cuadro 22). Según estos datos, la actividad reproductiva y desove de *R. laticauda* se presentó en las dos temporadas del año debido a la presencia de los estadios III–VI. La información también señala que esta especie mostró un período amplio reproductivo, que abarca posiblemente desde octubre hasta febrero en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Cuadro 22. Número de individuos de cada sexos de *R. laticauda* en relación con el estadio de madurez gonadal por época del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Temporada	Lluvias		Secas	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos
I (inmaduro)	1	3	3	0
II (inactivo)	8	5	2	6
III (madurando)	7	11	12	8
IV (maduro)	4	5	7	9
V (reproducción)	1	4	2	4
VI (desovado o espermiado)	4	1	1	1

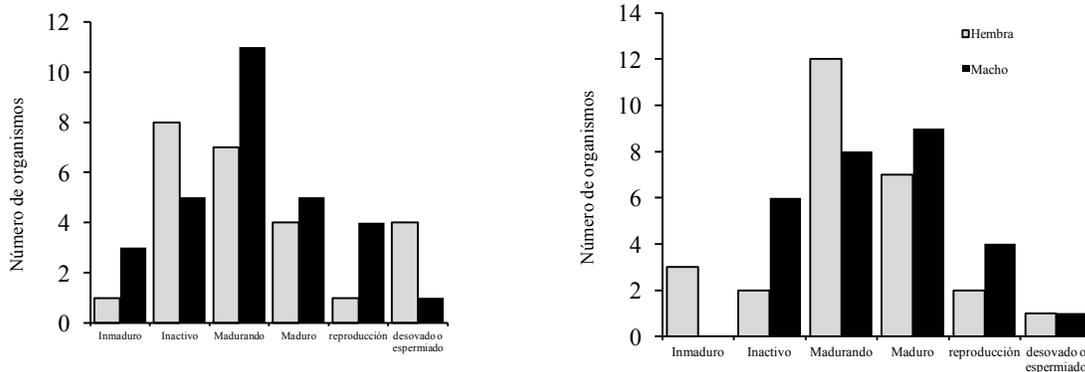


Figura 35. Número de individuos de cada sexo de *R. laticauda* de acuerdo a la escala de Nikolsky por épocas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Los valores medios del IGS para las hembras analizadas por temporadas del año fueron inversos al IHS porque se presentó un incremento en el IGS en el estadio IV y V, mientras que el IHS disminuyó, esto permite corroborar que la reproducción se dio tanto en lluvias (Figura 36, a) como en secas (Figura 36, b) en el área de estudio, aunque fue más marcado en época lluviosa.

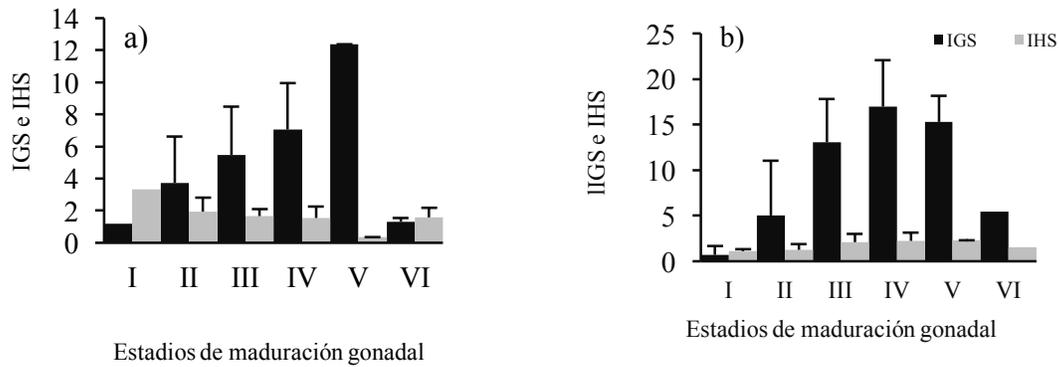


Figura 36. Comparación entre el índice gonadosomático (IGS) y hepatosomático (IHS) de las hembras de *R. laticauda* en lluvias (a) y secas (b) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Las barras indican el promedio de cada estadio y las líneas verticales se refieren a la desviación estándar.

8.5.2.3 Por subcuencas

En la subcuenca del río Quiotepec se registraron 37 hembras y 36 machos. De las hembras analizadas, dos se observaron en estadio V y cinco se registraron en estadio VI; en cuanto a los machos, cinco se registraron en estadio V y dos se observaron en estadio VI. En la subcuenca del río Salado, se examinaron 15 hembras, una de las cuales se encontró en estadio V y ninguna hembra fue encontrada en estadio VI; en cuanto a los machos, tres se observaron en estadio V y ningún organismo fue registrado en estadio VI (Figura 37). Con base a estos datos, se podría decir que ambas subcuencas son áreas de reproducción y desove de *R. laticauda*, debido a la presencia de los estadios III–VI.

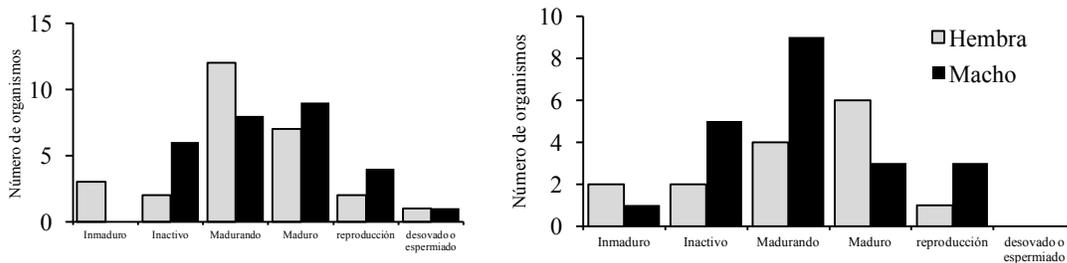


Figura 37. Número de individuos de cada sexo de *R. laticauda* de acuerdo a la escala de Nikolsky por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Cuadro 23. Número de individuos de cada sexo de *R. laticauda* en relación con el estadio de madurez gonadal por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Zona	Subcuenca río Quiotepec		Subcuenca río Salado	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos
I (inmaduro)	2	2	2	1
II (inactivo)	8	6	2	5
III (madurando)	15	10	4	9
IV (reproducción)	5	11	6	3
V (reproducción)	2	5	1	3
VI (desovado o espermiado)	5	2		

Los valores del IGS se registraron inversos con los del IHS; el valor promedio del IGS en las hembras aumentó hasta que las gónadas alcanzaron los estadios IV y V, mientras que el IHS disminuyó en los estadios III–V tanto en la subcuenca del Quiotepec (Figura 38, a) como en la subcuenca del Salado (Figura 38, b). Lo anterior permite señalar que ambas subcuencas de la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán son sitios importantes para la reproducción y desove de las hembras de *R. laticauda*.

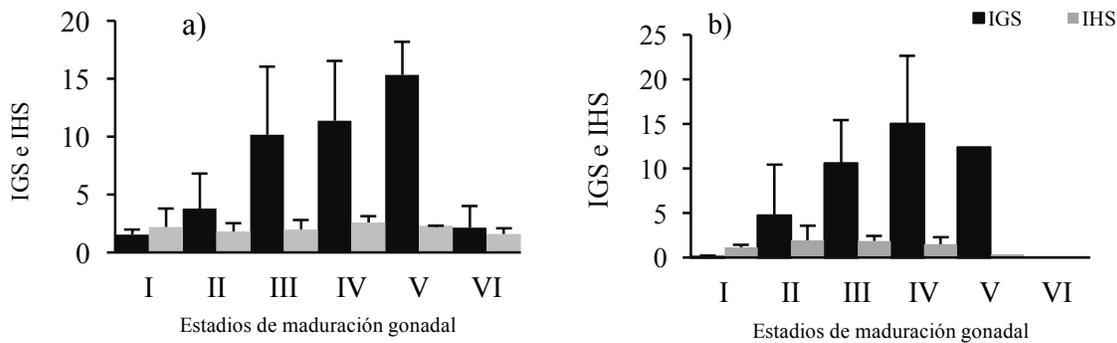


Figura 38. Comparación entre el índice gonadosomático (IGS) y hepatosomático (IHS) de las hembras de *R. laticauda* en la Subcuenca del río Quiotepec (a) y en la Subcuenca del río Salado (b) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Las barras indican la media de cada estadio y las líneas verticales son la desviación estándar.

8.6 Estimación de la talla media de primera madurez sexual

8.6.1 *R. guatemalensis*

Se examinaron 73 individuos, de los cuales 37 (50.7%) estuvieron en condición reproductiva (estadio III o superior de la escala de Nikolsky), mientras que 36 (49.3%) fueron juveniles o inmaduros. La prolongación de la curva logística hasta donde corta la abscisa (nivel de 0.5 ó 50%), puede considerarse que representa la talla media (70 mm LE) a la que se consigue la primera madurez sexual de la población general (sexos combinados) de *R. guatemalensis* (Figura 39, a). Para los machos la longitud estándar media en la que el 50% de los ejemplares alcanzó la madurez fue de 84 mm (Figura 39, b). Para las hembras la talla de primera madurez sexual (L_m) fue 100 mm LE (Figura 39, c). Mediante las curvas logísticas estimadas para ambos sexos, se tiene que los machos de *R. guatemalensis* maduraron a una talla menor que las hembras. En las hembras, la L_m tiene como fin producir ovocitos en los ovarios, por lo tanto, en primera deben incrementar la longitud estándar del cuerpo para poder aumentar el espacio en la cavidad celómica, y en segunda la transición entre las fases de maduración hacia la madurez sexual deben ocurrir posiblemente más lentamente en comparación con los machos; estas características les atribuyen a las hembras un retraso en la L_m .

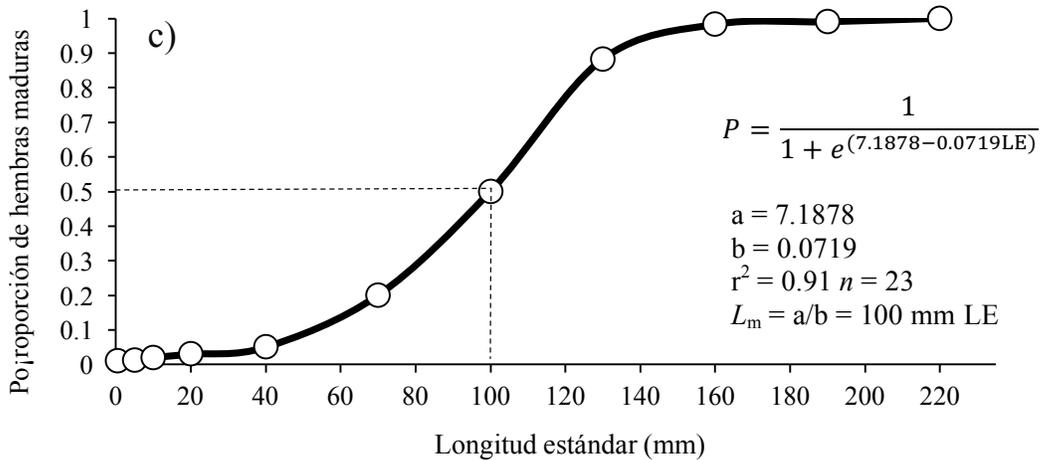
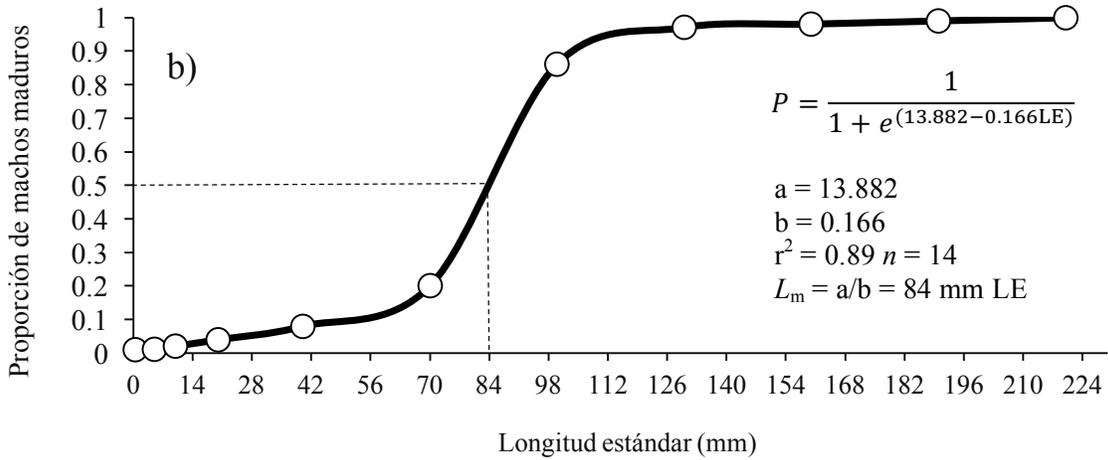
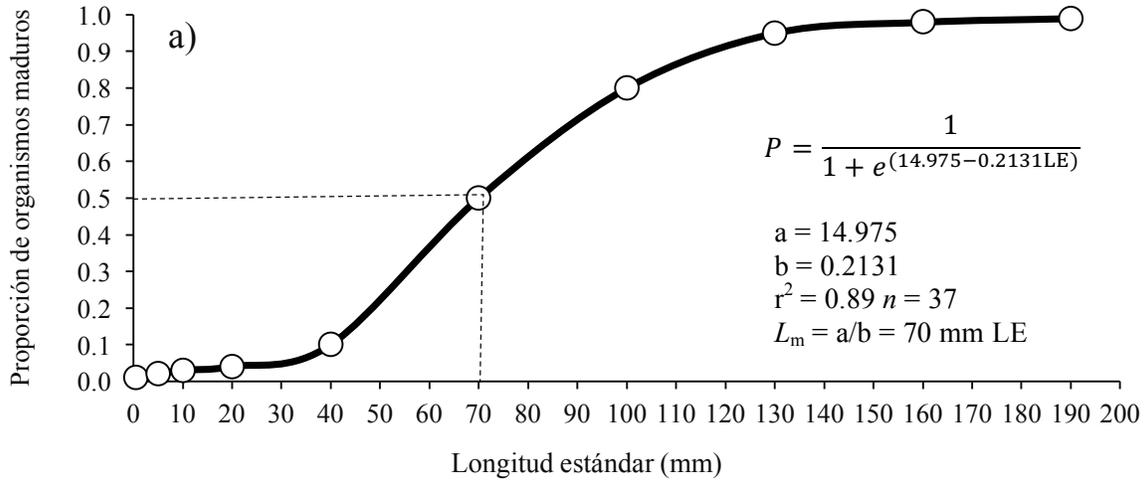


Figura 39. Talla media de primera madurez sexual de *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. La prolongación de la curva logística desde el 0.5 de la proporción de peces maduros hasta donde corta la abscisa indica la talla de primera madurez sexual para la población general del juil descolorido (a); para machos (b) y hembras (c).

Se realizó una segunda estimación de la L_m para machos y hembras por medio del programa de Froese y Binohlan, en machos $L_m = 83.47$ mm LE y en hembras $L_m = 124.52$ mm LE. En la Figura 40 se comparan los valores de la L_m por sexos de *R. guatemalensis* de las curvas logísticas y las L_m estimadas con dicho programa, donde en la población general ocurre una diferencia de 34 mm, en las hembras existe una diferencia de 24.52 mm LE y en los machos los valores de la L_m son casi idénticos. Las L_m obtenidas con ambos métodos, demuestran que los machos alcanzan la madurez sexual a una talla menor que las hembras, por lo que los machos son sexualmente precoces y posiblemente destinan su energía principalmente a la maduración de las gónadas, ya que alcanzan tallas y pesos menores en relación con las hembras (para mayor detalle, ver apartado 8.2.1.4 y 8.4.1.4).

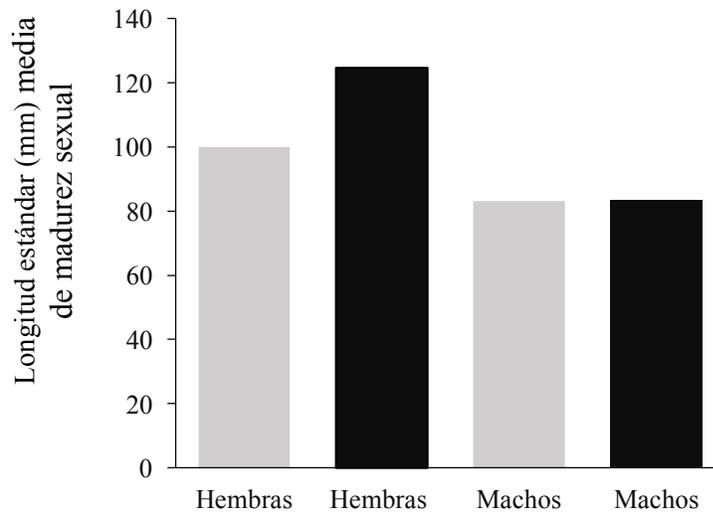


Figura 40. Comparación de las tallas de primera madurez sexual por sexos de *R. guatemalensis* que fueron obtenidas con las curvas logísticas (barras grises) y el programa de Froese y Binohlan (barras negras).

8.6.2 *R. laticauda*

Se examinaron 113 organismos, de los cuales 81 (71.7%) fueron maduros (estadio III o superior de la escala de Nikolsky) y 32 (28.3%) fueron juveniles o inmaduros. La extensión de la curva logística hasta donde corta la abscisa (nivel de 0.5 ó 50%), se toma que representa la talla media (90 mm LE) a la que se consigue la primera madurez sexual para la población general (sexos combinados) de *R. laticauda* (Figura 41, a).

La L_m estimada para hembras de esta especie fue de 99 mm LE, que corresponde al 50% de las hembras con ovarios maduros (Figura 41, b); mientras que para machos la L_m fue de 91 mm LE (Figura 41, c). Según las curvas realizadas por sexos, se tiene que los machos de *R. laticauda* maduraron a una talla menor que las hembras. Los estadios de transición de juvenil a organismo maduro es posiblemente más lento en las hembras, lo cual retrasa la talla de primera madurez sexual. Este retraso, les permite a las hembras incrementar la talla corporal, que a su vez permite incrementar el espacio en la cavidad celómica para la producción de ovocitos.

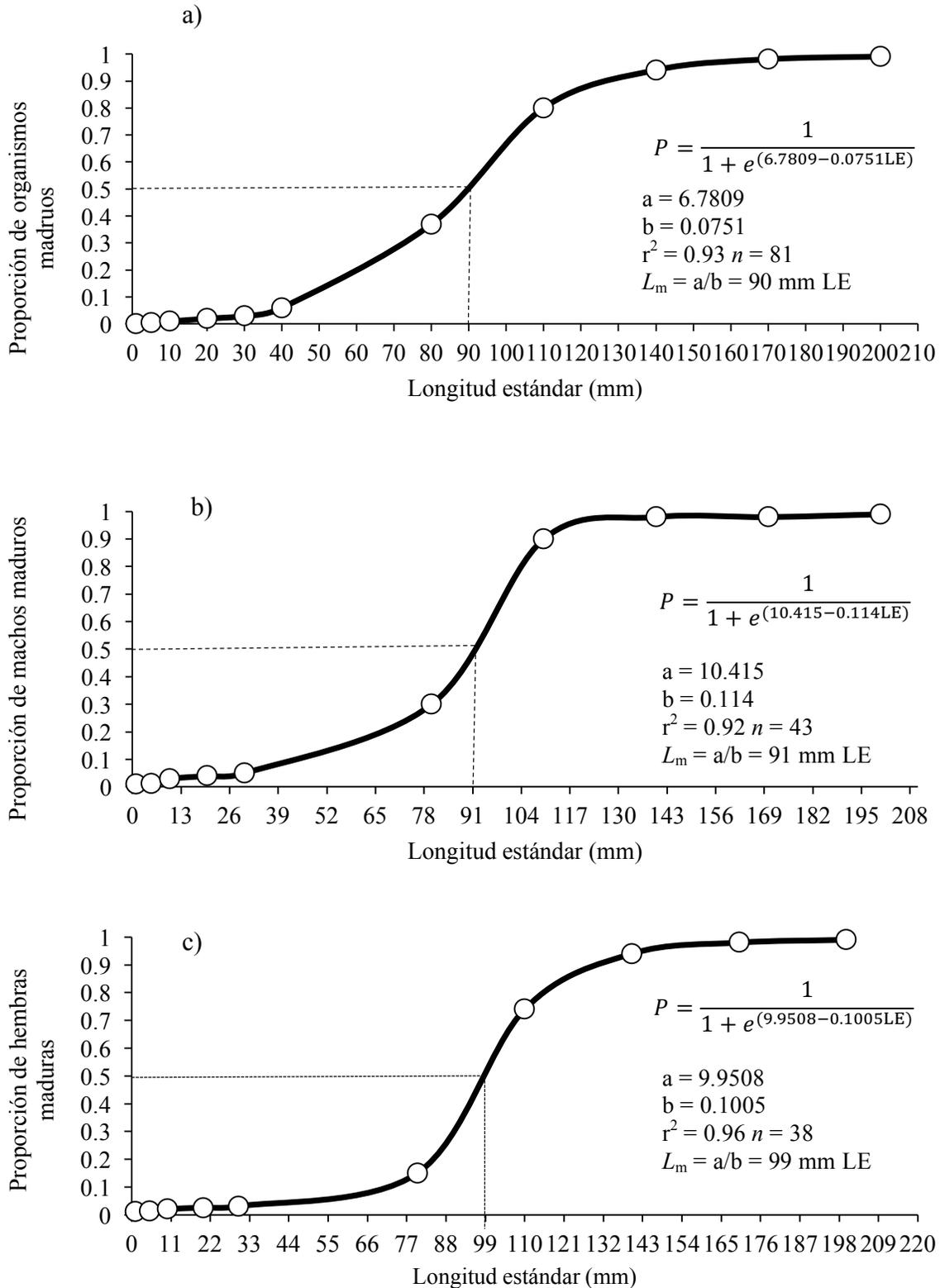


Figura 41. Talla media de primera madurez sexual de *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. La prolongación de la curva logística desde el 0.5 de la proporción de peces maduros hasta donde corta la abscisa indica la talla de primera madurez sexual para la población general del Jul de Jamapa (a); para machos (b) y hembras (c).

Se realizó una segunda estimación de la L_m para machos y hembras a través del programa de Froese y Binohlan, en machos fue $L_m = 70.95$ mm LE y en hembras fue $L_m = 95.06$ mm LE. Para la población general se estimó una $L_m = 104$ mm LE. Se compararon los valores de la L_m por sexos de *R. laticauda* de las curvas logísticas y las L_m calculadas con dicho programa (Figura 42), donde en la población general existe una pequeña diferencia (7 mm LE), en las hembras ocurre una diferencia de 3.94 mm LE y en los machos la diferencia fue más grande (21.05 mm LE). No obstante, ambos métodos, mostraron que los machos alcanzan la L_m a una talla menor que las hembras, lo cual indica que los machos son sexualmente precoces.

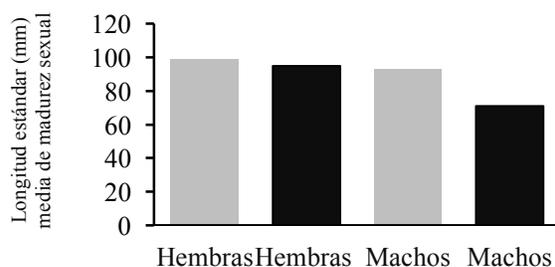


Figura 42. Comparación de las tallas de primera madurez sexual por sexos de *R. laticauda* que fueron obtenidas con las curvas logísticas (barras grises) y el programa de Froese y Binohlan (barras negras).

8.7 Comparación entre las tallas medias de primera madurez sexual con las tallas para las clases de edad

Se realizó una comparación entre las tallas de madurez con las longitudes estándar para las clases de edad, determinadas a partir del método de Cassie (Cuadro 24). Los datos muestran que para las poblaciones generales (= muestra total de individuos maduros) de las dos especies de *Rhamdia* analizadas, las tallas medias de madurez sexual corresponden a ejemplares de un año de edad. Las tallas de madurez necesarias para la reproducción de las hembras y machos de las dos especies de *Rhamdia* examinadas, se alcanzan alrededor del primer año de edad (clase de edad I).

Cuadro 24. Comparación de la talla de primera madurez sexual (L_m) con la longitud estándar (LE) para las clases de edad (I y II) de las dos especies de *Rhamdia* examinadas. Las L_m se indican según los métodos empleados: curvas logísticas (CL) y el programa (PR).

<i>R. guatemalensis</i>			
Muestra	L_m CL (mm)	L_m PR (mm)	LE (mm) para las clases de edad (I y II)
Población general	70		69 (I) y 138 (II)
Hembras	100	124.52	65 (I) y 140 (II)
Machos	84	83.47	80 (I) y 140 (II)
<i>R. laticauda</i>			
Muestra	L_m CL (mm)	L_m PR (mm)	LE (mm) para las clases de edad (I y II)
Población general	90		65 (I) y 95 (II)
Hembras	99	95.06	65 (I) y 140 (II)
Machos	92	70.95	75 (I) y 98 (II)

8.8 Estimación de la fecundidad

En el presente estudio se observó que la producción de ovocitos varía entre las especies analizadas. *R. guatemalensis* presentó un mayor potencial reproductivo en relación con *R. laticauda* (Figura 43). El número de ovocitos producidos por las hembras de *R. guatemalensis* ($n = 13$) antes del desove (estadio IV y V de Nikolsky), tuvo un intervalo de entre 2 994 a 20 310 ovocitos, con un promedio de 9 347 ovocitos; mientras que para *R. laticauda* ($n = 14$) la fecundidad absoluta (FA) estimada fue más baja, registrándose un intervalo menor de ovocitos (997 a 11 455), con un promedio de 2 379 (Cuadro 25).

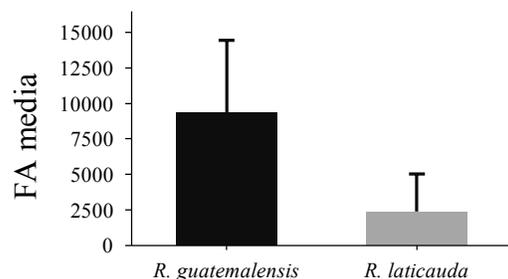


Figura 43. Número medio de ovocitos producidos por las hembras (fecundidad absoluta media) de las dos especies de *Rhamdia* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. La desviación estándar se indica en líneas verticales.

Cuadro 25. Intervalos de talla (LE), peso de las gónadas, ovocitos estimados, media (ME) y desviación estándar (DE) de la fecundidad absoluta (FA) de las dos especies de *Rhamdia* analizadas.

Especie	Intervalo LE (mm)	Intervalo de peso (g) de las gónadas	Intervalo de ovocitos estimados	FA ME \pm DE
<i>R. guatemalensis</i> ($n = 13$)	90.36–213.05	0.91–8.65	2 994–20 310	9 347 \pm 5 078
<i>R. laticauda</i> ($n = 14$)	83.63–111.00	0.28–3.15	997–11 455	2 379 \pm 2 660

8.9 Estudio de la dieta

8.9.1 Índice intestinal

El valor promedio del índice intestinal (I_i) fue menor a 1 en las diferentes muestras de las dos especies de *Rhamdia* examinadas (Cuadro 26). Estos resultados indican que ambos bagres pueden clasificarse tróficamente como carnívoros. El valor medio estimado del I_i para la población general de *R. guatemalensis* fue 0.69, mientras que para *R. laticauda* fue 0.59. Para las dos hembras de estas especies el promedio del I_i fue mayor en comparación con los machos, esto indica que la longitud intestinal aumenta con el crecimiento corporal de los peces, lo cual aumentó el I_i para las hembras, puesto que estas alcanzan tallas mayores. En los juveniles de las dos especies el I_i fue más bajo en relación a los adultos, lo cual ratifica que la longitud intestinal se incrementa conforme aumentan en talla los bagres, resultando en mayor I_i para los adultos. Los valores medios del I_i calculados por sexos y por tallas de *R. guatemalensis* y *R. laticauda* nuevamente correspondieron al de peces carnívoros (Figura 44).

Cuadro 26. Valores medios (ME) y desviación estándar (DE) del índice intestinal (I_i) estimados para las diferentes muestras de las dos especies de *Rhamdia* de la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

<i>R. guatemalensis</i>			
Muestra	<i>n</i>	ME	DE
General	73	0.69	0.16
Hembras	28	0.79	0.14
Machos	32	0.64	0.15
Juveniles	39	0.55	0.14
Adultos	34	0.59	0.14
<i>R. laticauda</i>			
Muestra	<i>n</i>	ME	DE
General	113	0.59	0.14
Hembras	52	0.62	0.14
Machos	57	0.58	0.15
Juveniles	51	0.41	0.21
Adultos	62	0.45	0.20

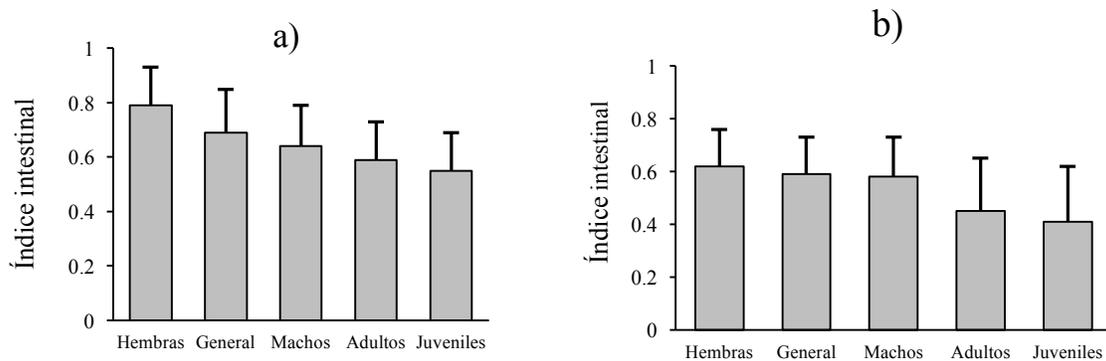


Figura 44. Valores medios y desviación estándar (líneas verticales) del índice intestinal de las diferentes muestras de *R. guatemalensis* (a) y *R. laticauda* (b) en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

8.9.2 Análisis cualitativo del tracto digestivo

8.9.2.1 *R. guatemalensis*

Se examinaron 73 tubos gástricos de este bagre (uno de los cuales estuvo vacío). El análisis de los tractos digestivos con alimentos reveló 33 presas. Todos los alimentos son de origen animal. Estos organismos se agrupan en tres clases, nueve órdenes, 19 familias (Figura 45), 18 géneros y tres especies de peces (*Poecilia sphenops*, *Poeciliopsis fasciata* y *Poeciliopsis gracilis*) nativos de la zona de estudio. Los alimentos capturados por esta especie provienen principalmente del interior de los ríos (93.9%) y algunos organismos de origen alóctono (6.1%). Este bagre consume un mayor porcentaje de organismos que forman parte del bentos (93.5%); y en menor porcentaje taxones que prefieren la columna de agua (6.5%). En cuanto al estadio de desarrollo de las presas, *R. guatemalensis* consumió principalmente larvas (54.5%), seguido de ninfas (18.2%), insectos adultos (15.2%) y pupas en bajos porcentajes (3%). Asimismo, la dieta de este pez se compuso de juveniles de peces (9.1%) (Cuadro 27). Los resultados de este análisis cualitativo permiten considerar a *R.*

guatemalensis como una especie invertívora acuática-carnívora con un hábito bentófago (Golstein y Simon, 1998).

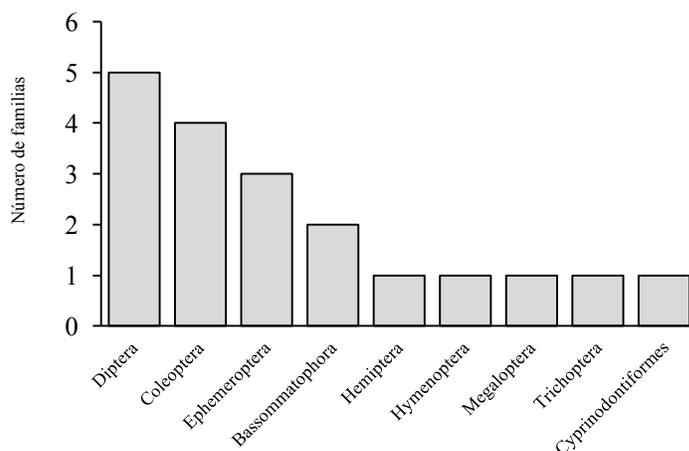


Figura 45. Número de familias de acuerdo con los órdenes consumidos por *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Cuadro 27. Alimentos identificados en los tractos digestivos de *R. guatemalensis* ($n = 72$) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. AU = Presas de origen autóctono, AL = Presas de origen alóctono, B = Presas bentónicas; C = Presas que prefieren la columna de agua. Estadio L = Larva, P = Pupa, N = Ninfa, AD = Adulto. J = Juveniles de vertebrados.

Clase	Orden	Familia	Género	Especie	Tipo de Presa	
Insecta	Coleoptera	Dytiscidae	<i>Stictotarsus</i>		AU, B, L	
		Indeterminada	Indeterminado		AU, B, L	
		Elmidae	<i>Heterelmis</i>		AU, B, L	
		Elmidae	<i>Microcylloepus</i>		AU, B, AD	
		Elmidae	<i>Neoelmis</i>		AU, B, AD	
		Hydrophilidae	Indeterminado		AU, C, AD	
		Psephenidae	<i>Psephenus</i>		AU, B, L	
	Ephemeroptera	Baetidae	<i>Americabaetis</i>		AU, B, N	
		Baetidae	<i>Baetodes</i>		AU, B, N	
		Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>		AU, B, N	
		Heptageniidae	Indeterminado		AU, B, N	
		Leptophlebiidae	<i>Choroterpes</i>		AU, B, N	
		Indeterminada	Indeterminado		AU, B, N	
		Indeterminada	Indeterminado		AU, B, N	
	Diptera	Ceratopogonidae	Indeterminado		AU, B, L	
		Ceratopogonidae	<i>Sphaeromias</i>		AU, B, L	
		Ceratopogonidae	Indeterminado		AU, B, P	
		Chironomidae	Indeterminado		AU, B, L	
		Empididae	Indeterminado		AU, B, L	
		Simuliidae	<i>Simulium</i>		AU, B, L	
		Tabanidae	Indeterminado		AU, B, L	
		Hemiptera	Naucoridae	Indeterminado		AU, C, AD
		Hymenoptera	Indeterminada			AL, L
			Vespidae	<i>Polybia</i>		AL, AD
	Megaloptera	Corydalidae	<i>Corydalis</i>		AU, B, L	
	Trichoptera	Hydropsychidae	<i>Leptonema</i>		AU, B, L	
		Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>		AU, B, L	
Indeterminada				AU, B, L		
Gastropoda	Bassomatophora	Physidae	<i>Physa</i>		AU, B, L	

		Planorbidae	Indeterminado		AU, B, L
Osteichthyes	Cyprinodontiformes	Poeciliidae	<i>Poecilia</i>	<i>Poecilia sphenops</i>	AU, B, J
		Poeciliidae	<i>Poeciliopsis</i>	<i>Poeciliopsis fasciata</i>	AU, B, J
		Poeciliidae	<i>Poeciliopsis</i>	<i>Poeciliopsis gracilis</i>	AU, B, J
TOTAL	9	19	18	3	

8.9.2.2 *R. laticauda*

Se analizaron 113 tractos digestivos de esta especie (en uno de los cuales no se encontró alimento). De los tubos gástricos con alimentos se identificaron 57 presas. Todos los componentes dietéticos son de origen animal. Estos organismos pertenecen a ocho clases de animales, 19 órdenes, 32 familias (Figura 46), 23 géneros y una especie de pez nativa (*Astyanax aeneus*). Este bagre capturó esencialmente presas de origen autóctono (94.7%) y tres alimentos fueron de consumo accidental (5.3%). *R. laticauda* consumió predominantemente recursos tróficos que forman parte del bentos (72.2%) y en menor porcentaje presas que ocurren en la columna de agua (27.8%). Además, ingiere principalmente larvas y ninfas de insectos (52.6% y 28.1%); y en un bajo porcentaje se alimenta de organismos en estadio adulto (14%) y pupas de insectos (1.8%), así como juveniles de vertebrados (3.5%) (Cuadro 28). Los resultados de este análisis cualitativo sugieren que *R. laticauda* es una especie invertívora acuática y con un hábito bentófago (Golstein y Simon, 1998).

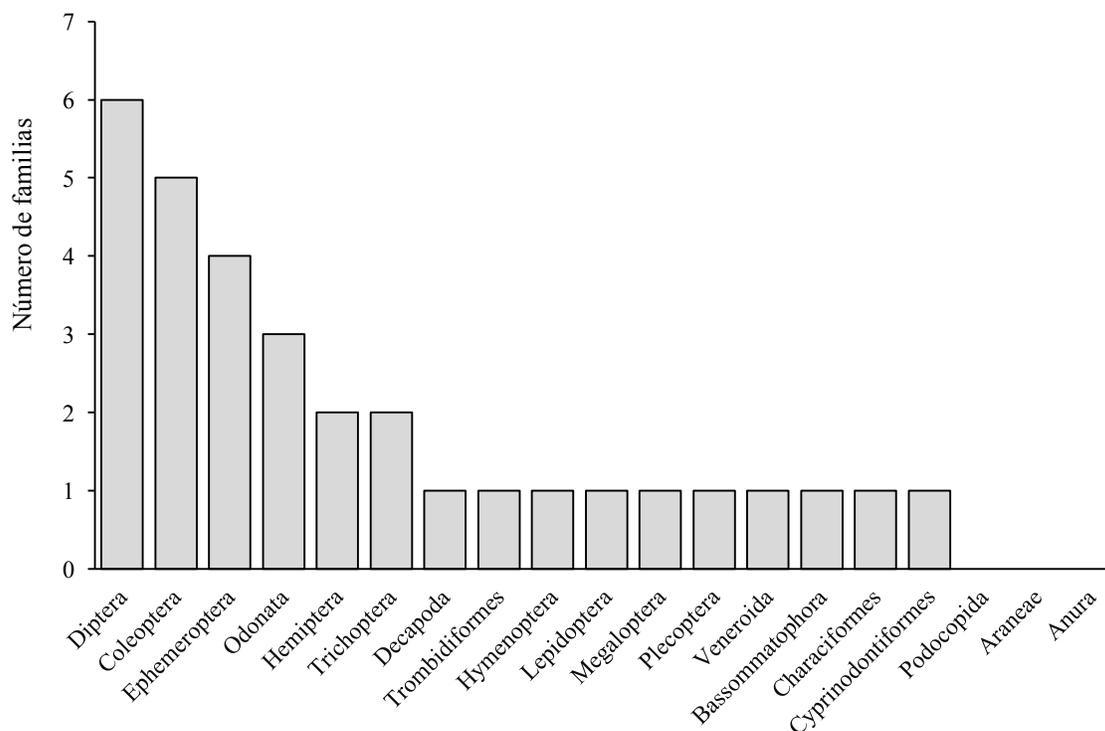


Figura 46. Número de familias de acuerdo con los órdenes consumidos por *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Cuadro 28. Alimentos identificados en los tractos digestivos de *R. laticauda* ($n = 112$) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. AU = Presas de origen autóctono, AL = Presas de origen alóctono, B = Presas bentónicas; C = Presas que prefieren la columna de agua. L = Larva, N = Ninfa, AD = Adulto. J = Juveniles de vertebrados.

Clase	Orden	Familia	Género	Especie	Tipo de presa
Ostracoda	Podocopida	Indeterminada			AU, C, L
Malacostraca	Decapoda	Pseudothelphusoidae			AU, B, L
Arachnida	Araneae	Indeterminada			AL, AD
	Trombidiformes	Hydrachnidae	Indeterminado		AU, C, L
Insecta	Coleoptera	Indeterminado	Indeterminado		AU, C, L
		Curculionidae	Indeterminado		AU, B, AD
		Dytiscidae	Indeterminado		AU, C, AD
		Dytiscidae	Indeterminado		AU, C, AD
		Elmidae	Indeterminado		AU, B, L
		Elmidae	Indeterminado		AU, B, AD
		Elmidae	<i>Microcylloepus</i>		AU, B, AD
		Elmidae	<i>Neelmis</i>		AU, B, L
		Hydrophilidae	Indeterminado		AU, C, AD
		Psephenidae	<i>Psephenus</i>		AU, B, L
	Ephemeroptera	Baetidae	Indeterminado		AU, B, N
		Baetidae	<i>Americabaetis</i>		AU, B, N
		Baetidae	<i>Baetodes</i>		AU, B, N
		Baetidae	<i>Camelobaetidius</i>		AU, B, N
		Baetidae	<i>Fallceon</i>		AU, B, N
		Baetidae	<i>Moribaetis</i>		AU, B, N
		Heptageniidae	<i>Rhithrogena</i>		AU, B, N
		Leptohyphidae	Indeterminado		AU, B, N
		Leptophlebiidae	Indeterminado		AU, B, N
		Leptophlebiidae	<i>Choroterpes</i>		AU, B, N
		Leptophlebiidae	<i>Thraulodes</i>		AU, B, N
		Indeterminada			AU, B, N
	Diptera	Indeterminada			AU, C, L
		Ceratopogonidae	Indeterminado		AU, C, L
		Ceratopogonidae	<i>Culicoides</i>		AU, C, L
		Ceratopogonidae	<i>Sphaeromias</i>		AU, C, L
		Chironomidae	Indeterminado		AU, B, L
		Chironomidae	<i>Limnophyes</i>		AU, B, L
		Chironomidae	<i>Chironomus</i>		AU, C, L
		Empididae	Indeterminado		AU, B, L
		Psychodidae	Indeterminado		AU, B, L
		Simuliidae	<i>Prosimulium</i>		AU, B, L
		Simuliidae	<i>Simulium</i>		AU, B, L
		Simuliidae	<i>Simulium</i>		AU, B, P
		Tabanidae	Indeterminado		AU, B, L
	Hemiptera	Belostomatidae	Indeterminado		AU, C, L
		Naucoridae	Indeterminado		AU, B, L
	Hymenoptera	Indeterminada			AL, L
		Vespidae	<i>Polybia</i>		AL, AD
	Lepidoptera	Pyralidae	Indeterminado		AU, C, L
	Megaloptera	Corydalidae	<i>Corydalus</i>		AU, B, L
	Odonata	Cordulidae	Indeterminado		AU, B, N
		Gomphidae	Indeterminado		AU, B, N
		Libellulidae	Indeterminado		AU, B, N
	Plecoptera	Perlidae	Indeterminado		AU, B, N
	Trichoptera	Hydropsychidae	<i>Leptonema</i>		AU, B, L
		Hydropsychidae	<i>Smicridea</i>		AU, B, L
		Philopotamidae	Indeterminado		AU, B, L
Bivalvia	Veneroidea	Sphaeriidae	Indeterminado		AU, B, L

Gastropoda	Bassomatophora	Planorbidae	Indeterminado		AU, B, L
Osteichthyes	Characiformes	Characidae	<i>Astyanax</i>	<i>Astyanax aeneus</i>	AU, C, JU
	Cyprinodontiformes	Poeciliidae	<i>Poecilia</i>		AU, B, JU
Amphibia	Anura	Indeterminada			AU, C, L
TOTAL	19	32	23	1	

8.9.3 Análisis cuantitativo del tracto digestivo

8.9.3.1 *R. guatemalensis*

8.9.3.1.1 Dieta general

Considerando los 72 tractos digestivos en los que se presentó alimento con el método numérico (% N_i) se determinó que Diptera fue el orden más abundante (46.3%), seguido de Ephemeroptera (36.9%), Megaloptera (6.2%), Cyprinodontiformes (4.1%), Coleoptera (2.8%) y Trichoptera (1.4%). Con respecto a la frecuencia de aparición (% F_i), la dieta fue compuesta principalmente de Diptera y Ephemeroptera (58.3% y 34.7%), seguido de Megaloptera (27.8%), Coleoptera (15.3%), Cyprinodontiformes (9.7%) y Trichoptera (8.3%). Cuando la dieta se analiza por biomasa (% P_i), los resultados fueron diferentes. En este caso, Megaloptera y Cyprinodontiformes (64.2% y 18.8%) fueron los órdenes más importantes, seguido de Bassomatophora (7%), Ephemeroptera (5.3%) y Trichoptera (2.3%) (Cuadro 29). La representación gráfica tridimensional de los valores de las abundancias (% N_i), frecuencias de aparición (% F_i) y biomasa (% P_i) indican la importancia relativa de los órdenes consumidos de la población general de *R. guatemalensis* (Figura 47). Basándose en esta representación y al índice de importancia relativa, se destacó que Diptera (42.2%) fue el alimento preferencial o primario para dicho taxón. Los demás órdenes como Megaloptera y Ephemeroptera (29.8% y 22.3%) fueron clasificados como alimentos secundarios; los seis órdenes restantes fueron clasificados como alimentos ocasionales o terciarios (< 10%) (Cuadro 29). Tres órdenes de insectos (Trichoptera, Hymenoptera y Hemiptera) no se mostraron en la gráfica tridimensional porque presentaron un valor menor a 0.5% del índice de importancia relativa.

Cuadro 29. Dieta general de la población general de *R. guatemalensis* ($n = 72$) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Se indican los resultados del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i), gravimétrico (P_i) e índice de importancia relativa (I_{IR}); y n es el número de observaciones en cada orden. Además se indican los resultados de los índices cuantitativos de los tractos digestivos.

Categoría trófica	n	% N_i	% F_i	% P_i	% I_{IR}
Diptera	201	46	58.3	1.1	42.2
Megaloptera	27	6.2	27.8	64.2	29.8
Ephemeroptera	160	36.9	34.7	5.3	22.3
Cyprinodontiformes	18	4.1	9.7	18.8	3.4
Bassomatophora	5	1.2	6.9	7	0.86
Coleoptera	12	2.8	15.3	0.4	0.7
Trichoptera	6	1.4	8.3	2.3	0.47
Hymenoptera	3	0.7	4.2	0.6	0.07
Hemiptera	2	0.5	2.8	0.4	0.03
Total	434	100	168.1	100	100
Índice de Berger-Parker (D)			0.46		
Índice de Shannon-Wiener (H')			1.30		
Máxima diversidad esperada (H'_{max})			2.20		

Índice de Equidad de Pielou (J')	0.59
Índice de estandarizado de Levins (B_A)	0.22

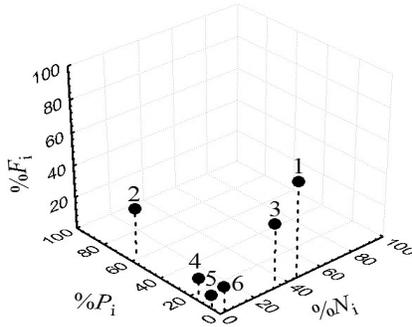


Figura 47. Gráfica tridimensional de alimentos consumidos de la población general de *R. guatemalensis* ($n = 72$) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Cada punto con número representa un orden con relación a los porcentajes del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i) y gravimétrico (P_i): 1. Diptera. 2. Megaloptera. 3. Ephemeroptera. 4. Cyprinodontiformes. 5. Bassomatophora. 6. Coleoptera.

El índice de Berger-Parker para la población general de este bagre fue 0.46, lo que indica la proporción que guarda el componente dietético más dominante respecto al resto de los que componen la muestra (Magurran, 2004) siendo Diptera el orden más dominante (Figura 48). La diversidad trófica (H') general fue media ($H' = 1.3$) acercándose en un 59% a la máxima diversidad esperada de acuerdo con el índice de Pielou. El índice de Levins (B_A) general de *R. guatemalensis* ($B_A = 0.22$) indica que consume pocos alimentos y presentó una dieta especialista ($B_A < 0.4$), ocasionado por la marcada dominancia de Diptera, en términos numéricos.

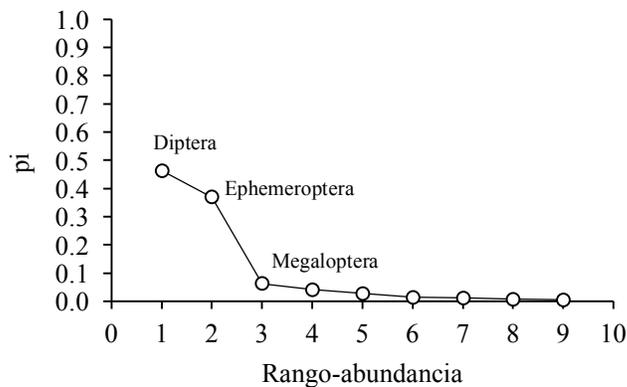


Figura 48. Curva de rango-abundancia para las presas de *R. guatemalensis* en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Con base al análisis anterior, *R. guatemalensis* fue considerado para la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán como un pez invertívoro (que come invertebrados) acuático-carnívoro consumidor de tercer orden principalmente de organismos del bentos, mostrando una diversidad alimentaria media y una dieta especializada.

8.9.3.1.2 Dieta por temporadas del año

La dieta de *R. guatemalensis*, considerando lo 45 tubos gástricos obtenidos durante lluvias que contenían alimentos y los resultados de las abundancias (% N_i), fue compuesta principalmente de Ephemeroptera (36.3%), seguido de Diptera (%35.1), Cyprinodontiformes (10.7%), Coleoptera (6.5%) y Megaloptera (4.2%). La frecuencia de aparición (% F_i) mostró a Diptera (38.6%) como el orden más conspicuo, seguido por Coleoptera (22.7%), Ephemeroptera (18.2%), Cyprinodontiformes (15.9%), Megaloptera (13.6%) y Trichoptera (11.4%). Con respecto a la biomasa (% P_i), el orden Cyprinodontiformes alcanzó la mayor proporción (54.9%), seguido de Megaloptera (26.5%), Ephemeroptera (7.7%) y Trichoptera (6.8%) (Cuadro 30). De acuerdo con la gráfica tridimensional de los resultados de los tractos digestivos (abundancia, ocurrencia y biomasa) obtenida en lluvias y al índice de importancia relativa (Figura 49, a), se determinó que no hubo un alimento preferencial o primario (> 40%), no obstante, se encontraron cuatro alimentos secundarios: Diptera (35.2%), Cyprinodontiformes (26.2%), Ephemeroptera (20%) y Megaloptera (10.5%). Los cinco órdenes adicionales presentaron menos del 10% y fueron categorizados como alimentos ocasionales o terciarios. Hymenoptera y Hemiptera no fueron mostrados en el gráfico tridimensional porque presentaron valores menor a 0.3% de importancia relativa.

De acuerdo con el análisis en secas (28 peces examinados), el método numérico (% N_i) indica que Diptera (53.4%) y Ephemeroptera (37.2) fueron las presas más abundantes, seguido de Megaloptera (7.4%). A través del método de frecuencia de aparición (% F_i) se observó que Diptera fue el orden más importante (89.3%), seguido de Ephemeroptera (60.7%) y Megaloptera (50%). De acuerdo con la biomasa (% P_i), Megaloptera y Bassomatophora constituyeron la mayor proporción de la dieta (83.7% y 10.2%), seguido por Ephemeroptera (4%) (Cuadro 30). Basándose en la representación gráfica de los datos de los tractos digestivos (% N_i , % F_i y % P_i) y al índice de importancia relativa (% I_{IR}), se evidenció que Diptera fue el alimento preferencial o primario en secas (40.6%). Los insectos del orden Megaloptera (38.1%) y Ephemeroptera (20.9%) fueron catalogados como alimentos secundarios (Figura 49, b). El resto de los taxa registrados fueron considerados como alimentos ocasionales o de baja importancia relativa (< 10%). Cinco ordenes no fueron mostrados en el gráfico tridimensional porque presentaron valores menor a 0.4% de importancia relativa.

Cuadro 30. Dieta de *R. guatemalensis* por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Se indican los resultados del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i), gravimétrico (P_i) e índice de importancia relativa (I_{IR}); y n es el número de observaciones en cada orden. Además se indican los resultados de los índices cuantitativos de los tractos digestivos.

Lluvias ($n = 44$)					
Categoría trófica	n	% N_i	% F_i	% P_i	% I_{IR}
Diptera	59	35.1	38.6	1.2	35.2
Cyprinodontiformes	18	10.7	15.9	54.9	26.2
Ephemeroptera	61	36.3	18.2	7.7	20
Megaloptera	7	4.2	13.6	26.5	10.5
Coleoptera	11	6.5	22.7	1.1	4.3
Trichoptera	5	3	11.4	6.8	2.8
Bassomatophora	4	2.4	9.1	1	0.8
Hymenoptera	2	1.2	4.5	0.7	0.2
Hemiptera	1	0.6	2.3	0.1	< 0.1
Total	168	100	136.4	100	100
Índice de Berger-Parker (D)			0.36		
Índice de Shannon-Wiener (H')			1.56		

Máxima diversidad esperada (H'_{max})	2.20				
Índice de Equidad de Pielou (J')	0.70				
Índice de estandarizado de Levins (B_A)	0.33				
Secas ($n = 28$)					
Categoría trófica	n	$\%N_i$	$\%F_i$	$\%P_i$	$\%I_{IR}$
Diptera	142	53.4	89.3	1	40.6
Megaloptera	20	7.5	50	83.7	38.1
Ephemeroptera	99	37.2	60.7	4	20.9
Bassomatophora	1	0.4	3.6	10.2	0.3
Hemiptera	1	0.4	3.6	0.5	<0.1
Hymenoptera	1	0.4	3.6	0.5	<0.1
Coleoptera	1	0.4	3.6	<0.1	<0.1
Trichoptera	1	0.4	3.6	<0.1	<0.1
Total	266	100	217.9	100	100
Índice de Berger-Parker (D)	0.53				
Índice de Shannon-Wiener (H')	1.00				
Máxima diversidad esperada (H'_{max})	2.08				
Índice de Equidad de Pielou (J')	0.48				
Índice de estandarizado de Levins (B_A)	0.19				

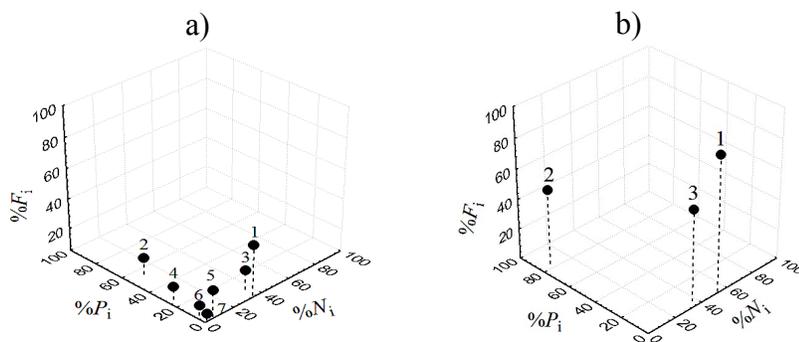


Figura 49. Gráficas tridimensionales de alimentos consumidos de *R. guatemalensis* por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Cada punto con número representa un orden con relación a los porcentajes del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i) y gravimétrico (P_i). Para lluvias son las siguientes (a): 1. Diptera. 2. Cyprinodontiformes. 3. Ephemeroptera. 4. Megaloptera. 5. Coleoptera. 6. Trichoptera. 7. Bassomatophora; y para secas son (b): 1. Diptera. 2. Megaloptera. 3. Ephemeroptera.

El índice de Berger-Parker, sugiere una dieta más dominante en secas ($D = 0.53$) que en lluvias ($D = 0.36$), determinados por la abundancia de Diptera y Ephemeroptera respectivamente (Figura 50). La diversidad trófica fue media en lluvias ($H' = 1.56$) acercándose en un 70% a la diversidad máxima esperada según el índice de Pielou. La diversidad alimentaria fue baja ($H' = 1.00$) en secas debidos que se aproximó a un 0.48% a la diversidad máxima esperada de acuerdo con el índice de Pielou. La prueba t de Hutcheson confirma que la diversidad alimentaria difiere significativamente por épocas del año ($t = 6.37, p < 0.05$). El índice de Levins fue mayor en lluvias ($B_A = 0.33$) que en secas ($B_A = 0.19$), reflejo de la diversidad observada (Cuadro 30). Los valores de B_A apuntan que este bagre presentó una dieta especializada en ambas épocas del año ($B_A < 0.4$).

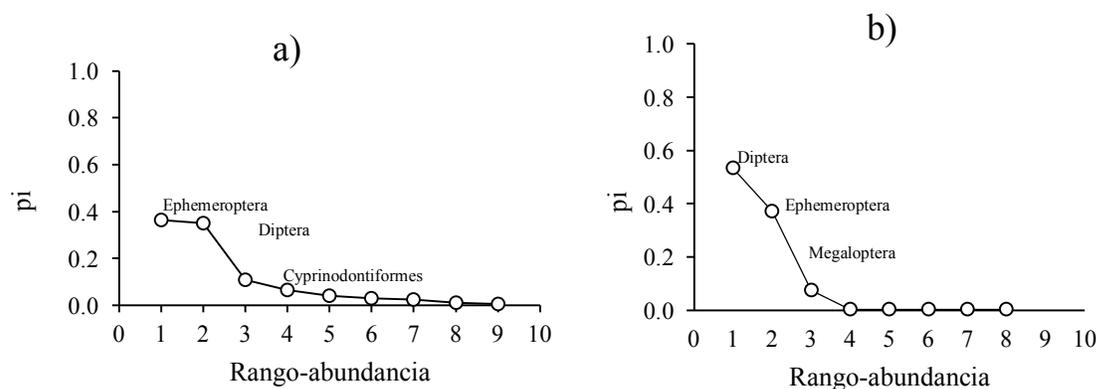


Figura 50. Curva de rango-abundancia para las presas de *R. guatemalensis* por temporadas del año en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Época lluviosa (a) y seca (b).

La composición numérica de la dieta de *R. guatemalensis* fue significativamente diferente entre épocas del año ($\chi_0^2 = 37.1$, g. l. = 4, $p < 0.05$, Cuadro 31). La fuente principal de variabilidad provino de los vertebrados ($\chi_1^2 = 28.7$) ingeridos solo en lluvias.

Cuadro 31. Prueba de χ^2 de la dieta de *R. guatemalensis* por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Los valores son números observados con valores esperados entre paréntesis.

Grupo funcional trófico	Lluvias	Secas	N_i	χ_i^2
Colectores	109 (120.2)	203 (191.8)	312	1.7
Depredadores	16 (15.0)	23 (24.0)	39	0.1
Filtradores	11 (16.2)	31 (25.8)	42	2.7
Raspadores	12 (7.7)	8 (12.3)	20	3.9
Vertebrados	18 (6.9)	0 (11.1)	18	28.7
Total	166	265	431	37.1*

Chi-cuadrado de tablas ($\chi_{\alpha}^2 = 9.48$, $p = 0.00000017024$ por lo que $p < 0.05$).

El análisis temporal de la dieta de *R. guatemalensis* para la zona de Oaxaca de la RBTC, permite considerar a este bagre como un invertívoro acuático-carnívoro y consumidor terciario principalmente del bentos, mostrando una diversidad alimentaria media con una especialización durante lluvias. En cambio, en secas fue considerado como un pez invertívoro acuático y consumidor secundario con un hábito bentófago, mostrando una diversidad alimentaria baja con una tendencia hacia la especialización.

8.9.3.1.3 Dieta por subcuencas

Se identificaron ocho órdenes en los tractos digestivos de 30 organismos provenientes de la subcuenca del río Quiotepec. Los órdenes con mayor abundancia ($\%N_i$) fueron Diptera (75%), Ephemeroptera (9.5%) y Megaloptera (7.5%). La frecuencia de aparición ($\%F_i$) mostró a Diptera como el orden más importante (50%), seguido de Megaloptera (30%), Ephemeroptera (23.3%), Trichoptera y Coleoptera (ambos con el 10%). De acuerdo con la importancia en biomasa ($\%P_i$), se determinó que Megaloptera fue el orden más importante (80.6%), seguido de Bassomatophora (11%), Trichoptera (3.8%) y Ephemeroptera (2.3%) (Cuadro 32). Con base a la representación gráfica de los resultados de los tractos digestivos (abundancia, ocurrencia y biomasa) y a los valores del índice de importancia relativa ($\%I_{IR}$), se evidenció que Diptera fue el alimento preferencial o primario (54.9%) en la subcuenca del río Quiotepec, seguido por Megaloptera, clasificado como un de consumo secundario (38.3%) (Figura 51, a). Seis órdenes adicionales presentaron valores del índice de importancia relativa menor a 10% y fueron catalogados como alimentos ocasionales o terciarios. Tres órdenes no fueron mostrados en el gráfico tridimensional porque presentaron valores menor a 0.4% de importancia relativa.

Se analizaron 43 tractos digestivos (uno de los cuales estuvo vacío) de esta especie colectada en la subcuenca del río Salado. Basándose en el método numérico ($\%N_i$), Diptera y Ephemeroptera fueron los órdenes más abundantes (51% y 31.7%), seguido por Megaloptera (5.6%) y Coleoptera (3.1%). En términos de frecuencia de aparición, Diptera y Ephemeroptera ocuparon la mayor proporción (64.3% y 42.9%), seguido por Megaloptera (26.2%), Coleoptera (19%), Cyprinodontiformes (16.7%) y Bassomatophora (7.1%). Cuando la dieta se analizó por biomasa ($\%P_i$), los resultados fueron diferentes. En este caso, el orden Cyprinodontiformes alcanzó la mayor proporción (48%), seguido de Megaloptera (38.7%) y Ephemeroptera (10%) (Cuadro 32). Según la gráfica tridimensional de datos de los tractos digestivos ($\%N_i$, $\%F_i$ y $\%P_i$) y a los resultados del índice de importancia relativa ($\%I_{IR}$), se notó que en la subcuenca del río Salado no hubo un alimento preferencial o primario ($>40\%I_{IR}$). Con valores del índice de importancia relativa entre 20% a 40% se registraron a cuatro órdenes: Ephemeroptera (37.8%), Diptera (30.9%), Megaloptera (16.8%) y Cyprinodontiformes (13.1%), los cuales fueron clasificados como alimentos secundarios (Figura 51, b); los órdenes restantes fueron considerados como alimentos ocasionales y de baja importancia relativa ($<10\%$). Tres órdenes no fueron mostrados en el gráfico tridimensional porque presentaron valores menor a 0.3% de importancia relativa.

Cuadro 32. Dieta de *R. guatemalensis* por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Se indican los resultados del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i), gravimétrico (P_i) e índice de importancia relativa (I_{IR}); y n es el número de observaciones en cada orden. Además se indican los resultados de los índices cuantitativos de los tractos digestivos.

Subcuenca río Quiotepec ($n = 30$)					
Categoría trófica	n	$\%N_i$	$\%F_i$	$\%P_i$	$\%I_{IR}$
Diptera	110	75	50	0.8	54.9
Megaloptera	11	7.5	30	80.6	38.3
Ephemeroptera	14	9.5	23.3	2.3	4
Bassomatophora	2	1.4	6.7	11	1.2
Trichoptera	3	2	10	3.8	0.8
Coleoptera	3	2	10	0.1	0.3
Hemiptera	2	1.4	6.7	0.6	0.2

Hymenoptera	2	1.4	6.7	0.8	0.2
Total	147	100	143.3	100	100
Índice de Berger-Parker (D)			0.75		
Índice de Shannon-Wiener (H')			0.97		
Máxima diversidad esperada (H'_{\max})			2.08		
Índice de Equidad de Pielou (J')			0.46		
Índice de estandarizado de Levins (B_A)			0.11		
Subcuenca río Salado ($n = 42$)					
Categoría trófica	n	$\%N_i$	$\%F_i$	$\%P_i$	$\%I_{IR}$
Ephemeroptera	146	51	42.9	10	37.8
Diptera	91	31.7	64.3	1.5	30.9
Megaloptera	16	5.6	26.2	38.7	16.8
Cyprinodontiformes	18	6.3	16.7	48	13.1
Coleoptera	9	3.1	19	0.8	1.1
Bassomatophora	3	1	7.1	0.8	0.2
Trichoptera	3	1	7.1	0.1	<0.1
Hymenoptera	1	0.3	2.4	0.1	<0.1
Total	287	100	185.7	100	100
Índice de Berger-Parker (D)			0.51		
Índice de Shannon-Wiener (H')			1.27		
Máxima diversidad esperada (H'_{\max})			2.08		
Índice de Equidad de Pielou (J')			0.61		
Índice de estandarizado de Levins (B_A)			0.25		

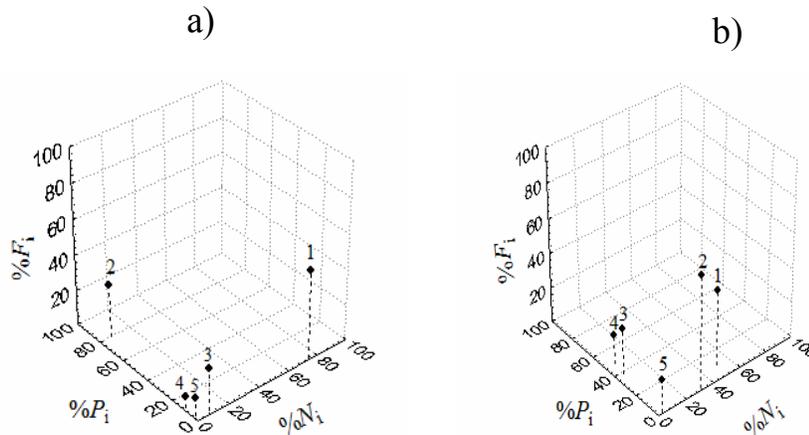


Figura 51. Gráficas tridimensionales de alimentos consumidos de *R. guatemalensis* por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Cada punto representa un orden con relación a los porcentajes del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i) y gravimétrico (P_i). Para la subcuenca río Quiotepec son las siguientes (a): 1. Diptera. 2. Megaloptera. 3. Ephemeroptera. 4. Bassomatophora. 5. Trichoptera; y para la subcuenca río Salado son (b): 1. Ephemeroptera. 2. Diptera. 3. Megaloptera. 4. Cyprinodontiformes. 5. Coleoptera.

En la subcuenca río Quiotepec el índice de Berger-Parker fue 0.75 influenciado por la mayor abundancia del orden Diptera. En la subcuenca río Salado el índice de Berger-Parker fue 0.51, siendo Ephemeroptera el alimento más dominante (Figura 52). Se obtuvo una diversidad trófica baja ($H' = 0.97$) en la subcuenca río Quiotepec, porque se aproximó en un 46% a la máxima diversidad esperada de acuerdo con el índice de Pielou. Se estimó una diversa alimentaria media ($H' = 1.27$) en la subcuenca río Salado acercándose en un 61% a la máxima diversidad esperada según el índice de

Pielou. La prueba t de Hutcheson confirma que la diversidad entre subcuencas difiere estadísticamente ($t = -2.53, p < 0.05$). El índice de Levins (B_A) fue mayor en la subcuenca río Salado ($B_A = 0.25$) que en la subcuenca río Quiotepec ($B_A = 0.11$), estos valores sugieren que esta especie presentó una dieta especializada en ambas subcuencas.

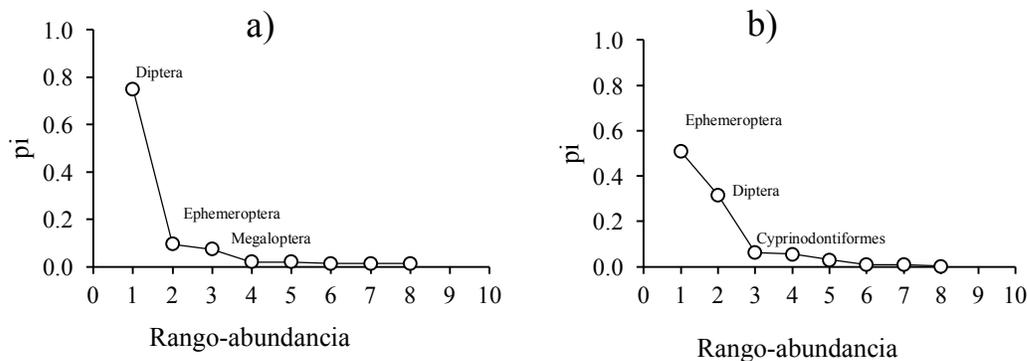


Figura 52. Curva de rango-abundancia para las presas de *R. guatemalensis* por subcuencas en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Subcuenca del río Quiotepec (a) y Subcuenca del río Salado (b).

La composición numérica de la dieta de *R. guatemalensis* fue significativamente diferente por subcuencas ($\chi_0^2 = 16.2, g. l. = 4, p < 0.05$, Cuadro 33). La fuente principal de variabilidad provino de los vertebrados ($\chi_1^2 = 9.1$), puesto que este grupo fue consumido únicamente en la subcuenca del río Salado.

Cuadro 33. Prueba de χ^2 de la dieta de *R. guatemalensis* por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Los valores son números observados con valores esperados entre paréntesis.

Grupo funcional trófico	Subcuenca río Quiotepec	Subcuenca río Salado	N_i	χ_i^2
Colectores	102 (105)	210 (207)	312	0.1
Depredadores	13 (13)	26 (26)	39	0.0
Filtradores	22 (14)	20 (28)	42	6.6
Raspadores	8 (6.7)	12 (13)	20	0.4
Vertebrados	0 (6)	18 (12)	18	9.1
Total	145	286	431	16.2*

Chi-cuadrado de tablas ($\chi_{\alpha}^2 = 9.48, p = 0.0027357$ por lo que $p < 0.05$).

El análisis espacial de la dieta de *R. guatemalensis* para la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, permite considerar a este pez como un invertívoro-acuático y consumidor secundario con un hábito bentófago, mostrando una diversidad alimentaria baja y una evidente especialización, alimentándose de Diptera primariamente en la subcuenca del río Quiotepec. Por el contrario, este bagre fue considerado como un invertívoro acuático-carnívoro y consumidor terciario principalmente del bentos, mostrando una diversidad alimentaria media y una tendencia hacia la especialización, alimentándose de Ephemeroptera principalmente en la subcuenca de río Salado.

8.9.3.1.4 Dieta intersexual

Se examinaron los tractos digestivos de 28 hembras (uno de los cuales no presentó alimento) y 32 machos (el resto de la muestra fueron juveniles, $n = 13$). El método numérico ($\%N_i$) mostró a Diptera y Ephemeroptera como el alimento principal en las hembras (37% y 23.6%), seguido de Megaloptera (15.4%) y Cyprinodontiformes (13.8%). Con respecto a la frecuencia de observación ($\%F_i$), Diptera y Megaloptera fueron los alimentos más frecuentes (55.6% y 48.1%), seguido de Ephemeroptera (22.2%), Cyprinodontiformes (22.2%) y Coleoptera (14.8%). En términos de biomasa ($\%P_i$), Megaloptera constituyó el 58.6%, Cyprinodontiformes un 26.9%, Bassomatophora un 10.1% y Trichoptera 2.3% (Cuadro 34). Con base a la gráfica tridimensional de datos de los tractos digestivos ($\%N_i$, $\%F_i$ y $\%P_i$) y a los valores del índice de importancia relativa ($\%I_{IR}$), se evidenció que Megaloptera fue el alimento preferencial o primario de las hembras (48.5%). Los órdenes Diptera (28.3%) y Cyprinodontiformes (12.3%) fueron considerados como alimentos secundarios (Figura 53, a). Los seis órdenes restantes fueron catalogados como alimentos terciarios y de baja importancia relativa ($< 10\%$). Dos órdenes no fueron mostrados en la gráfica tridimensional de datos de los tractos digestivos porque presentaron valores menor a 0.3% de importancia relativa.

En los tractos digestivos de los machos examinados ($n = 32$), Diptera formó la mayor parte de la dieta en términos de abundancia (59%), seguido de Ephemeroptera (29.9%), Megaloptera (3.8%) y Coleoptera (3.8%). Con respecto a la frecuencia de aparición, Diptera fue el orden más frecuente (53.1%), seguido de Ephemeroptera (31.2%), Megaloptera (21.9%) y Coleoptera (21.9%). En relación a la biomasa, Megaloptera, alcanzó la mayor proporción (81%), seguido de Ephemeroptera (11.6%) y Trichoptera (2.6%) (Cuadro 34). La gráfica tridimensional de los datos de los tractos digestivos ($\%N_i$, $\%F_i$ y $\%P_i$) y el índice de importancia relativa, resaltó que Diptera fue el alimento principal o primario de los machos (48.9%). Los insectos del orden Megaloptera (28.6%) y Ephemeroptera (20%) fueron clasificados como alimentos secundarios (Figura 53, b); y por último cinco órdenes fueron clasificados como alimentos terciarios y de baja importancia relativa ($< 10\%$). Tres órdenes no fueron mostrados en la gráfica tridimensional de datos de los tractos digestivos porque presentaron valores menor a 0.2% de importancia relativa.

Cuadro 34. Dieta intersexual de *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Se indican los resultados del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i), gravimétrico (P_i) e índice de importancia relativa (I_{IR}); y n es el número de observaciones en cada orden. Además se indican los resultados de los índices cuantitativos de los tractos digestivos.

Hembras ($n = 27$)					
Categoría trófica	n	$\%N_i$	$\%F_i$	$\%P_i$	$\%I_{IR}$
Megaloptera	19	15.4	48.1	58.6	48.52
Diptera	45	37	55.6	0.9	28.36
Cyprinodontiformes	17	13.8	22.2	26.9	12.3
Ephemeroptera	29	23.6	22.2	0.4	7.26
Bassomatophora	3	2.4	11.1	10.1	1.9
Trichoptera	3	2.4	11.1	2.3	0.7
Coleoptera	4	3.3	14.8	0.2	0.6
Hemiptera	2	1.6	7.4	0.5	0.2
Hymenoptera	1	0.8	3.7	0.1	< 0.1
Total	123	100	100	196.3	100
Índice de Berger-Parker (D)			0.37		
Índice de Shannon-Wiener (H')			1.67		

Máxima diversidad esperada (H'_{\max})	2.20				
Índice de Equidad de Pielou (J')	0.76				
Índice de estandarizado de Levins (B_A)	0.39				
Machos ($n = 32$)					
Categoría trófica	n	$\%N_i$	$\%F_i$	$\%P_i$	$\%J_{IR}$
Diptera	124	59	53.1	1	48.9
Megaloptera	8	3.8	21.9	81	28.6
Ephemeroptera	63	29.9	31.3	11.6	20
Coleoptera	8	3.8	21.9	0.9	1.6
Trichoptera	3	1.4	9.4	2.6	0.6
Bassomatophora	2	0.9	6.3	0.2	0.1
Hymenoptera	2	0.9	6.3	1.7	0.3
Cyprinodontiformes	1	0.5	3.1	1	0.1
Total	211	100	153.1	100	100
Índice de Berger-Parker (D)	0.59				
Índice de Shannon-Wiener (H')	1.10				
Máxima diversidad esperada (H'_{\max})	2.08				
Índice de Equidad de Pielou (J')	0.52				
Índice de estandarizado de Levins (B_A)	0.18				

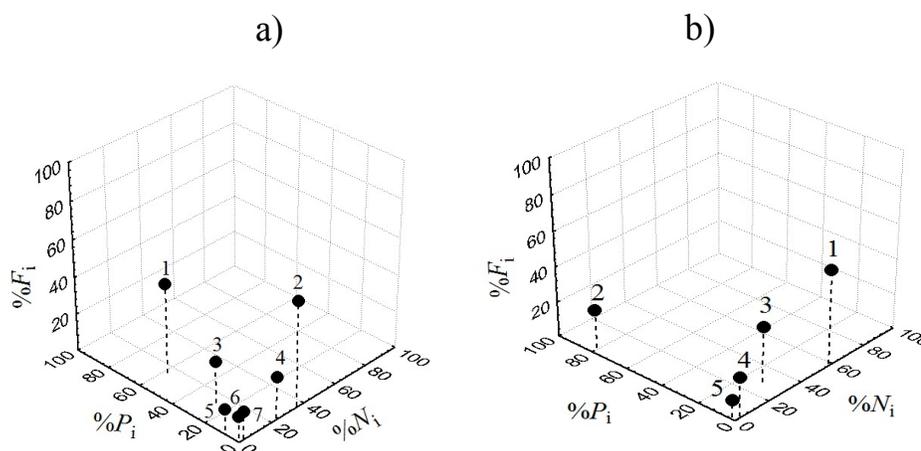


Figura 53. Gráficas tridimensionales de alimentos consumidos por sexos de *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Cada punto con número representa un grupo trófico con relación a los porcentajes del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i) y gravimétrico (P_i). Para la hembras son las siguientes (a): 1. Megaloptera. 2. Diptera. 3. Cyprinodontiformes. 4. Ephemeroptera. 5. Bassomatophora. 6. Trichoptera. 7. Coleoptera.; y para los machos son (b): 1. Diptera. 2. Megaloptera. 3. Ephemeroptera. 4. Coleoptera. 5. Trichoptera.

En las hembras y machos el índice de Berger-Parker fue 0.37 y 0.50, siendo Diptera el orden más dominante en la dieta de ambos sexos (Figura 54). Las hembras tuvieron una diversidad trófica media ($H' = 1.67$) porque se aproximó a un 76% de la máxima diversidad esperada con base al índice de Pielou. Los machos presentaron una diversidad alimentaria baja ($H' = 1.10$) acercándose a un 52% de la máxima diversidad esperada según el índice de Pielou. La prueba t de Hutcheson confirma que la diversidad alimentaria difiere significativamente por sexos ($t = 5.56$, $p < 0.05$). La amplitud trófica de Levins fue mayor en hembras ($B_A = 0.39$) que en machos ($B_A = 0.18$), originado porque en la dieta

de las hembras se observó una menor dominancia en comparación con los machos (Cuadro 34). Estos resultados de B_A indican que ambos sexos presentaron una dieta especializada.

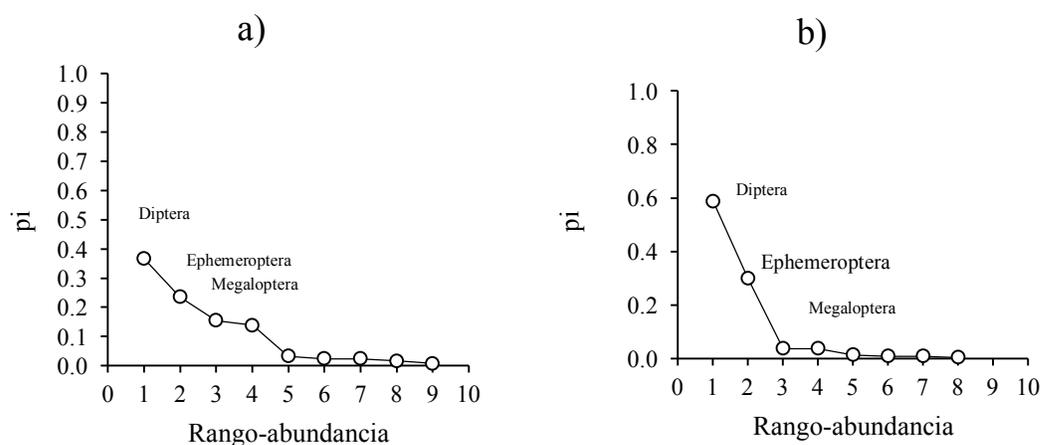


Figura 54. Curva de rango-abundancia para las presas de *R. guatemalensis* por sexos en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Hembras (a) y machos (b).

La composición numérica de la dieta de *R. guatemalensis* fue significativamente diferente por sexos ($\chi_0^2 = 61$, $g. l. = 4$, $p < 0.05$, Cuadro 35). La fuente principal de variabilidad provino de los vertebrados ($\chi_1^2 = 25.6$), puesto que se registró un mayor número observado de individuos en los tractos digestivos de las hembras que en los machos.

Cuadro 35. Prueba de χ^2 de la dieta intersexual de *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Los valores son números observados con valores esperados entre paréntesis.

Grupo funcional trófico	Hembras	Machos	N_i	χ_i^2
Colectores	57 (84.0)	171 (144.0)	228	13.8
Depredadores	26 (13.6)	11 (23.4)	37	17.8
Filtradores	17 (11.8)	15 (20.2)	32	3.6
Raspadores	5 (5.9)	11 (10.1)	16	0.2
Vertebrados	17 (6.6)	1 (11.4)	18	25.6
Total	122	209	331	61*

Chi-cuadrado de tablas (χ_x^2) = 9.4877, $p = 0.000000000017644$ por lo que $p < 0.05$.

El análisis de la dieta intersexual de *R. guatemalensis* para la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, permite considerar a las hembras como invertívoras acuáticas-carnívoras consumidoras terciarias con un hábito bentófago, mostrando una diversidad dietaria media con una tendencia hacia la especialización, alimentándose de Megaloptera primariamente. En cambio, los machos fueron considerados como invertívoros acuáticos y consumidores secundarios principalmente de organismos del bentos, mostrando una diversidad dietaria baja con tendencia clara hacia la especialización, alimentándose de Diptera principalmente.

8.9.3.1.5 Dieta por tallas

Se examinaron 39 tractos digestivos (uno de los cuales estuvo vacío) de juveniles. A través del método numérico ($\%N_i$) se determinó que Ephemeroptera y Diptera fueron los órdenes más abundantes (50% y 43.4%), seguido de Megaloptera (3.4%), Trichoptera (1.3%) y Coleoptera (1%). Siguiendo los resultados del método de frecuencia de aparición ($\%F_i$), Diptera fue el alimento más frecuente (76.3%), seguido de Ephemeroptera (50%), Megaloptera (18.4%), Trichoptera (10.5%) y Coleoptera (7.9%). En términos de biomasa ($\%P_i$), Megaloptera y Ephemeroptera constituyeron la mayor proporción (42.1% y 33.8%), seguido de Trichoptera (16.2%), Diptera (4.9%) y Cyprinodontiformes (1.3%) (Cuadro 36). Con base a la representación gráfica de los datos de los tractos digestivos (abundancia, ocurrencia y biomasa) y a los valores del índice de importancia relativa ($\%I_{IR}$), dos alimentos se destacan como preferidos o primarios para los juveniles: Ephemeroptera (46.9%) y Diptera (41.3%) (Figura 55, a). En los juveniles no hubo alimentos secundarios (valores de entre 10 a 40% de importancia relativa), no obstante, se registraron seis órdenes con menos del 10% de importancia relativa, los cuales fueron categorizados como alimentos ocasionales o terciarios. Cuatro órdenes no fueron mostrados en la gráfica tridimensional de datos de los tractos digestivos porque presentaron valores menor a 0.2% de importancia relativa.

Se examinaron 34 tractos digestivos de adultos. Con base a los resultados del método numérico ($\%N_i$), se mostró que Diptera y Megaloptera fueron los alimentos más abundantes (53% y 12.4%), seguido de Cyprinodontiformes (12.4%), Ephemeroptera (8.8%) y Coleoptera (6.6%). Según el método de frecuencia de observación ($\%F_i$), Diptera formó la mayor parte de la dieta (38.2%), seguido de Megaloptera (38.2%), Coleoptera (23.5%), Cyprinodontiformes y Ephemeroptera (ambos con el 17.6%). En términos de biomasa ($\%P_i$), el principal alimento fue Megaloptera (67.5%), seguido de Cyprinodontiformes (21.4%), Bassomatophora (7.9%) y Ephemeroptera (0.9%) (Cuadro 36). Basándose en la gráfica tridimensional (que incorpora la abundancia, ocurrencia y biomasa) y a los valores de índice de importancia relativa ($\%I_{IR}$), se destacó que Megaloptera (49.4%) fue el alimento preferencial o primario de los adultos, seguido de Diptera (32.8%), considerado como alimento secundario (Figura 55, b); y los siete órdenes restantes se consideraron como alimentos ocasionales y de importancia relativa baja (<10%). Tres órdenes no fueron mostrados en la gráfica tridimensional de datos de los tractos digestivos porque presentaron valores menor a 0.5% de importancia relativa.

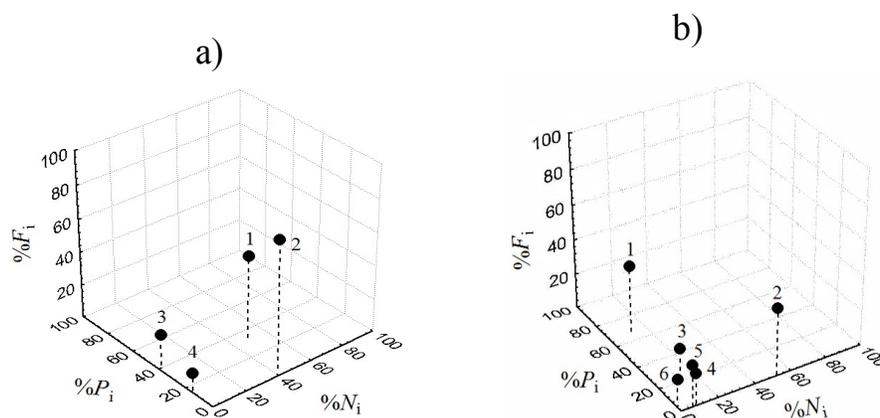


Figura 55. Gráficas tridimensionales de alimentos consumidos por tallas de *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Cada punto con número representa un grupo trófico con relación a los porcentajes del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i) y gravimétrico (P_i). Para los juveniles son las siguientes (a): 1. Ephemeroptera. 2. Diptera. 3. Megaloptera. 4. Trichoptera; y para los adultos son (b): 1. Megaloptera. 2. Diptera. 3. Cyprinodontiformes. 4. Ephemeroptera. 5. Coleoptera. 6. Bassomatophora.

Cuadro 36. Dieta por tallas de *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Se indican los resultados del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i), gravimétrico (P_i) e índice de importancia relativa (I_{IR}); y n es el número de observaciones en cada orden. Además se indican los resultados de los índices cuantitativos de los tractos digestivos.

Juveniles ($n = 38$)					
Categoría trófica	n	$\%N_i$	$\%F_i$	$\%P_i$	$\%I_{IR}$
Ephemeroptera	148	50	50.0	33.8	46.9
Diptera	129	43.4	76.3	4.9	41.4
Megaloptera	10	3.4	18.4	42.1	9.4
Trichoptera	4	1.3	10.5	16.2	2.1
Coleoptera	3	1.0	7.9	0.5	0.1
Cyprinodontiformes	1	0.3	2.6	1.3	< 0.1
Bassomatophora	1	0.3	2.6	1.1	< 0.1
Hemiptera	1	0.3	2.6	0.2	< 0.1
Total	297	100	171.1	100	100
Índice de Berger-Parker (D)			0.50		
Índice de Shannon-Wiener (H')			0.99		
Máxima diversidad esperada (H'_{max})			2.08		
Índice de Equidad de Pielou (J')			0.47		
Índice de estandarizado de Levins (B_A)			0.18		
Adultos ($n = 34$)					
Orden	n	$\%N_i$	$\%F_i$	$\%P_i$	$\%I_{IR}$
Megaloptera	17	12.4	38.2	67.5	49.4
Diptera	72	53	38.2	0.5	32.8
Cyprinodontiformes	17	12.4	17.6	21.4	9.7
Ephemeroptera	12	8.8	17.6	0.9	2.8
Coleoptera	9	6.6	23.5	0.3	2.6
Bassomatophora	4	2.9	11.8	7.9	2.1
Hymenoptera	3	2.2	8.8	0.6	0.4
Trichoptera	2	1.5	5.9	0.2	0.2
Hemiptera	1	0.7	2.9	0.4	0.1
Total	137	100	164.7	100	100
Índice de Berger-Parker (D)			0.53		
Índice de Shannon-Wiener (H')			1.53		
Máxima diversidad esperada (H'_{max})			2.20		
Índice de Equidad de Pielou (J')			0.69		
Índice de estandarizado de Levins (B_A)			0.26		

El índice de Berger-Parker ($D = 0.50$) mostró que la composición de la dieta de los juveniles de *R. guatemalensis* fue más dominante debido a el orden Ephemeroptera, mientras que Diptera fue el orden más dominante en la dieta de los adultos ($D = 0.53$) (Figura 56). La diversidad trófica fue baja para los juveniles ($H' = 0.99$) porque se acercó en un 47% a la máxima diversidad esperada de acuerdo al índice de Pielou. La diversidad trófica fue media para los adultos ($H' = 1.53$) porque se aproximó en un 69% a la máxima diversidad esperada según el índice de Pielou. La prueba t de Hutcheson confirma que la diversidad trófica difiere estadísticamente por tallas ($t = -5.30$, $p < 0.05$). Las estimaciones del índice de Levins (B_A) indican que tanto los juveniles ($B_A = 0.18$) como los adultos ($B_A = 0.26$) mostraron una dieta especializada y un nicho trófico estrecho, originado por la marcada dominancia de Ephemeroptera en los juveniles y la marcada dominancia de Diptera en los adultos (Cuadro 36).

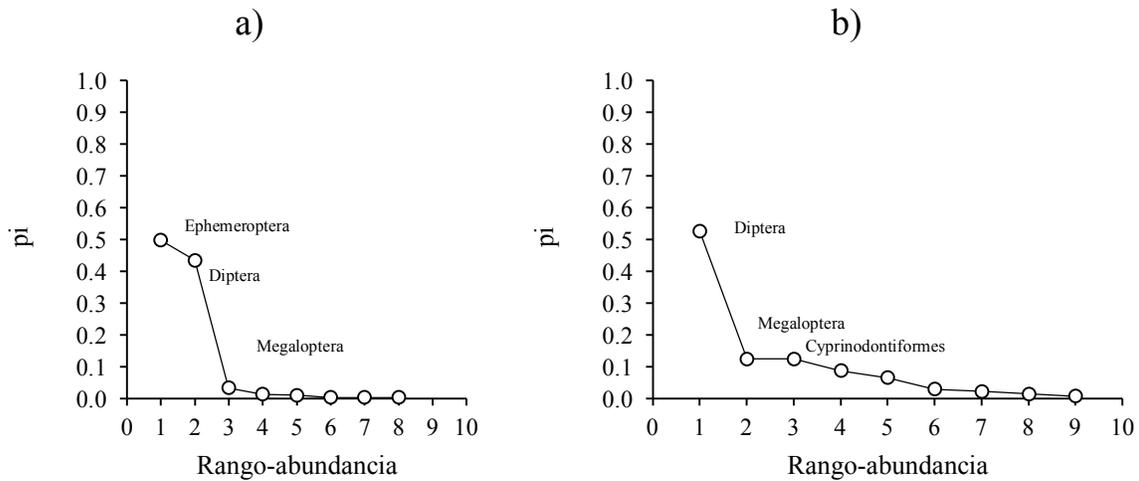


Figura 56. Curva de rango-abundancia para las presas de *R. guatemalensis* por tallas en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Juveniles (a) y adultos (b).

La composición numérica de la dieta de *R. guatemalensis* fue significativamente diferente por tallas ($\chi^2 = 88.7$, *g. l.* = 4, $p < 0.05$, Cuadro 26). La fuente principal de variabilidad provino de los vertebrados ($\chi_i^2 = 33.7$), puesto que se registró un mayor número observado en los adultos que en los juveniles.

Cuadro 37. Prueba de χ^2 de la dieta de *R. guatemalensis* por tallas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Los valores son números observados con valores esperados entre paréntesis.

Grupo funcional trófico	Juveniles	Adultos	N_i	χ_i^2
Colectores	254 (218.4)	63 (98.6)	317	18.6
Depredadores	15 (26.9)	24 (12.1)	39	16.9
Filtradores	24 (28.9)	18 (13.1)	42	2.7
Raspadores	3 (10.3)	12 (4.7)	15	16.7
Vertebrados	1 (12.4)	17 (5.6)	18	33.7
Total	297	134	431	88.7*

Chi-cuadrado de tablas (χ_{α}^2) = 9.48, $p = 2.5154E^{-18}$ por lo que $p < 0.05$.

Lo anterior permite considerar a los juveniles como invertívoros acuáticos y consumidores secundarios con un hábito bentófago, mostrando una diversidad dietaria baja con una tendencia clara hacia la especialización, alimentándose de Ephemeroptera primariamente. Por el contrario, los adultos fueron considerados como invertívoros acuáticos-carnívoros y consumidores terciarios principalmente de organismos del bentos, mostrando una diversidad alimentaria media y una evidente especialización, alimentándose de Megaloptera principalmente.

8.9.3.2 *R. laticauda*

8.9.3.2.1 Dieta general

Se identificaron 19 órdenes en los tractos digestivos de 113 bagres (uno de los cuales estuvo vacío). Los órdenes más importantes, en términos de abundancia ($\%N_i$), fueron Ephemeroptera (39.8%) y Diptera (38.5%), seguido de Trichoptera (6.4%), Coleoptera (3.8%), Podocopida (2.4%) y Odonata (2%). Con base a la frecuencia de aparición ($\%F_i$), Diptera y Ephemeroptera fueron los alimentos más importantes (87.5% y 81.3%), seguido de Trichoptera (31.3%), Coleoptera (22.3%), Megaloptera (12.5%) y Podocopida (9.8%). En términos de biomasa ($\%P_i$), Ephemeroptera constituyó el 24.4% de la dieta, Megaloptera un 18.2%, Trichoptera un 15.5% y Odonata un 12.6% (Cuadro 38). La representación gráfica de los datos de los tractos digestivos ($\%N_i$, $\%F_i$ y $\%P_i$) ilustran la importancia relativa de los órdenes ingeridos de la población general de *R. laticauda*. Con base a esta gráfica y al índice de importancia relativa ($\%I_{IR}$), se evidenció que Ephemeroptera (50.1%) fue el alimento preferencial de este bagre, seguido de Diptera (37.7%), considerado como un alimento secundario (Figura 57). Los 17 órdenes adicionales fueron considerados como de consumo ocasional o de importancia relativa baja (<10%). 13 órdenes no fueron mostrados en la gráfica tridimensional de datos de los tractos digestivos porque presentaron valores menor a 0.4% de importancia relativa.

Cuadro 38. Dieta general de *R. laticauda* ($n = 112$) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Se indican los resultados del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i), gravimétrico (P_i) e índice de importancia relativa (I_{IR}); y n es el número de observaciones en cada orden. Además se indican los resultados de los índices cuantitativos de los tractos digestivos.

Categoría trófica	n	$\%N_i$	$\%F_i$	$\%P_i$	$\%I_{IR}$
Ephemeroptera	334	39.8	81.3	24.4	50.1
Diptera	323	38.5	87.5	6.3	37.7
Trichoptera	54	6.4	31.3	15.5	6.5
Megaloptera	15	1.8	12.5	18.2	2.4
Coleoptera	32	3.8	22.3	2.1	1.2
Odonata	17	2	7.1	12.6	1.0
Podocopida	20	2.4	9.8	1.3	0.3
Decapoda	6	0.7	2.7	6.1	0.1
Hemiptera	6	0.7	5.4	0.8	0.1
Characiformes	1	0.1	0.9	7.1	0.1
Hymenoptera	5	0.6	4.5	0.4	<0.1
Plecoptera	3	0.4	1.8	1.1	<0.1
Trombidiformes	6	0.7	2.7	0.1	<0.1
Lepidoptera	4	0.5	2.7	0.2	<0.1
Araneae	1	0.1	0.9	1.5	<0.1
Cyprinodontiformes	1	0.1	0.9	1.5	<0.1
Bassomatophora	9	1.1	0.9	0.1	<0.1
Anura	1	0.1	0.9	0.6	<0.1
Veneroida	1	0.1	0.9	0.1	<0.1
Total	839	100	276.8	100	100
Índice de Berger-Parker (D)			0.4		
Índice de Shannon-Wiener (H')			1.55		
Máxima diversidad esperada (H'_{max})			2.94		

Índice de Equidad de Pielou (J')	0.52
Índice de estandarizado de Levins (B_A)	0.12

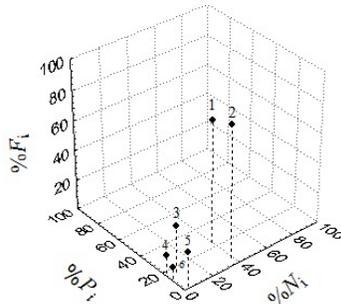


Figura 57. Gráfica tridimensional de alimentos consumidos de la población general de *R. laticauda* ($n = 112$) en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Cada punto con número representa un orden con relación a los porcentajes del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i) y gravimétrico (P_i): 1. Ephemeroptera. 2. Diptera. 3. Trichoptera. 4. Megaloptera. 5. Coleoptera. 6. Odonata.

El valor del índice de Berger-Parker general fue de 0.40, siendo Ephemeroptera el alimento dominante (Figura 58). La diversidad trófica fue media ($H' = 1.55$) porque se acercó en un 52% a la máxima diversidad esperada según el índice de Pielou. El índice de Levins ($B_A = 0.12$) sugiere que *R. laticauda* presenta una dieta especializada y un nicho trófico reducido, originado por la marcada dominancia de Ephemeroptera en su dieta.

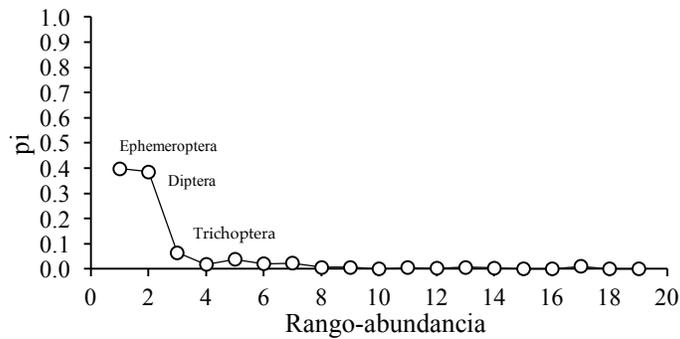


Figura 58. Curva de rango-abundancia para las presas de *R. laticauda* en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Con base en lo anterior, *R. laticauda* fue considerado para la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán como un pez invertívoro acuático y consumidor secundario, principalmente de organismos del bentos, mostrando una diversidad alimentaria media y una evidente especialización.

8.9.3.2.2 Dieta por temporadas del año

Se identificaron 11 órdenes en los tractos digestivos de 55 organismos colectados en lluvias. Con respecto a las abundancias ($\%N_i$), la dieta de esta especie fue compuesta principalmente de Diptera (44%) y Ephemeroptera (30.1%), seguido de Coleoptera (7.3%), Trichoptera (6.9%) y Bassomatophora (3.7%). La frecuencia de aparición ($\%F_i$) mostró a Diptera como el orden más

frecuente encontrado (85.5%), seguido de Ephemeroptera (60%), Coleoptera (23.6%), Trichoptera (23.6%), Hymenoptera (9.1%) y Megaloptera (7.3%). Con respecto a la biomasa (% P_i), Decapoda constituyó el 25.5%, seguido de Trichoptera (22.5%), Megaloptera (20.3%), Ephemeroptera (14%) y Diptera (11.6%) (Cuadro 28). De acuerdo a la representación gráfica de los tractos digestivos (abundancia, ocurrencia y biomasa) y al índice de importancia relativa, se determinó que Diptera fue el alimento preferencial en lluvias (54.6%), seguido de Ephemeroptera (30.4%), clasificado como alimento secundario (Figura 59, a). El resto de los taxa registrados (nueve órdenes) fueron considerados de consumo ocasional y de importancia relativa baja (< 10%). Cinco órdenes no fueron mostrados en la gráfica tridimensional de datos de los tractos digestivos porque presentaron valores menor a 0.5% de importancia relativa.

En secas se examinaron 58 tractos digestivos (uno de los cuales no contuvo alimentos). En esta temporada, en términos de abundancia (% N_i), los principales órdenes fueron Ephemeroptera (44%) y Diptera (36.3%), seguido de Trichoptera (6.2%), Podocopida (3.4%), Odonata (2.9%) y Coleoptera (2.4%). Basándose en el método de frecuencia de observación (% F_i) se determinó que Ephemeroptera fue el orden más frecuente (101.8%), seguido de Diptera (89.5%), Trichoptera (38.6%), Coleoptera (21.1%), Podocopida (19.3%) y Megaloptera (17.3%). En términos de biomasa (% P_i), Ephemeroptera constituyó el 27.7%, seguido de Megaloptera (17.6%), Odonata (16.6%), Trichoptera (13.2%), Characiformes (9.4%) y Diptera (4.6%) (Cuadro 28). De acuerdo a la representación gráfica de datos de los tractos digestivos (% N_i , % F_i y % P_i) y al índice de importancia relativa (% I_{IR}), se determinó que Ephemeroptera fue el alimento preferencial en secas (58.1%), seguido de Diptera (29.2%), considerado como alimento secundario (Figura 59, b). El resto de los taxa registrados presentaron valores de importancia relativa baja y fueron categorizados como de consumo ocasional (< 10%). Nueve órdenes no fueron mostrados en la gráfica tridimensional de datos de los tractos digestivos porque presentaron valores menor a 0.9% de importancia relativa.

Cuadro 39. Dieta de *R. laticauda* por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Se indican los resultados del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i), gravimétrico (P_i) e índice de importancia relativa (I_{IR}); y n es el número de observaciones en cada orden. Además se indican los resultados de los índices cuantitativos de los tractos digestivos.

Lluvias ($n = 55$)					
Categoría trófica	n	% N_i	% F_i	% P_i	% I_{IR}
Diptera	108	44	85.5	11.6	54.6
Ephemeroptera	74	30.1	60	14	30.4
Trichoptera	17	6.9	23.6	22.5	8
Coleoptera	18	7.3	23.6	2.7	2.7
Megaloptera	5	2	7.3	20.3	1.9
Decapoda	6	2.4	5.5	25.5	1.8
Hymenoptera	5	2	9.1	1.7	0.4
Hemiptera	2	0.8	3.6	0.7	0.1
Bassomatophora	9	3.7	1.8	0.2	0.1
Plecoptera	1	0.4	1.8	0.8	<0.1
Lepidoptera	1	0.4	1.8	<0.1	<0.1
Total	246	100	223.6	100	100
Índice de Berger-Parker (D)			0.44		
Índice de Shannon-Wiener (H')			1.55		
Máxima diversidad esperada (H'_{max})			2.40		
Índice de Equidad de Pielou (J')			0.64		
Índice de estandarizado de Levins (B_A)			0.24		

Secas ($n = 57$)					
Categoría trófica	n	$\%N_i$	$\%F_i$	$\%P_i$	$\%I_{IR}$
Ephemeroptera	260	44	101.8	27.7	58.1
Diptera	215	36.3	89.5	4.6	29.2
Trichoptera	37	6.2	38.6	13.2	6
Megaloptera	10	1.7	17.5	17.6	2.7
Odonata	17	2.9	14	16.6	2.2
Podocopida	20	3.4	19.3	1.7	0.8
Coleoptera	14	2.4	21.1	1.9	0.7
Characiformes	1	0.2	1.8	9.4	0.1
Hemiptera	4	0.7	7	0.8	0.1
Trombidiformes	6	1	5.3	0.2	< 0.1
Araneae	1	0.2	1.8	2	< 0.1
Cyprinodontiformes	1	0.2	1.8	2	< 0.1
Plecoptera	2	0.3	1.8	1.2	< 0.1
Lepidoptera	3	0.5	3.5	0.3	< 0.1
Anura	1	0.2	1.8	0.8	< 0.1
Veneroida	1	0.2	1.8	0.1	< 0.1
Total	593	100	328	100	100
Índice de Berger-Parker (D)			0.44		
Índice de Shannon-Wiener (H')			1.46		
Máxima diversidad esperada (H'_{max})			2.77		
Índice de Equidad de Pielou (J')			0.52		
Índice de estandarizado de Levins (B_A)			0.13		

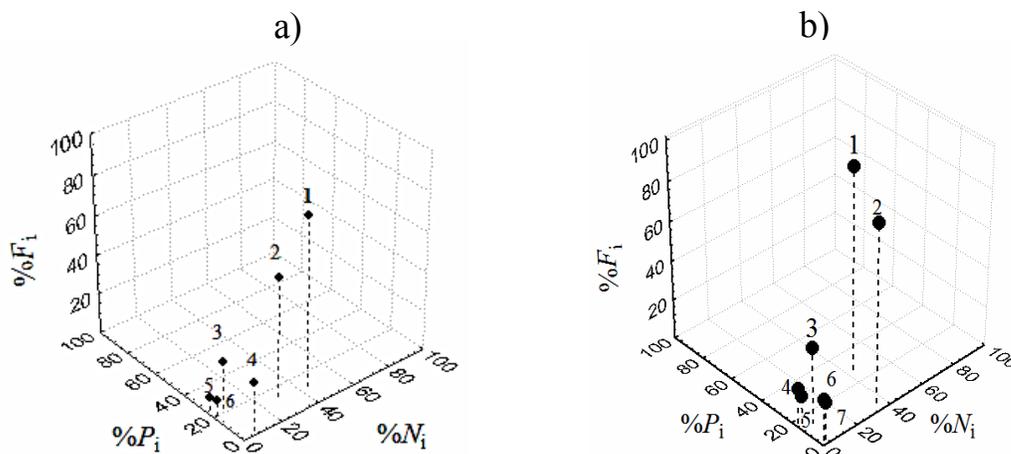


Figura 59. Gráficas tridimensionales de alimentos consumidos de *R. laticauda* por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Cada punto con número representa un orden con relación a los porcentajes del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i) y gravimétrico (P_i). Para lluvias son las siguientes (a): 1. Diptera. 2. Ephemeroptera. 3. Trichoptera. 4. Coleoptera. 5. Megaloptera. 6. Decapoda; y para secas son (b): 1. Ephemeroptera. 2. Diptera. 3. Trichoptera. 4. Megaloptera. 5. Odonata. 6. Podocopida. 7. Coleoptera.

En lluvias y secas el índice de Berger-Parker fue de 0.44, siendo Diptera y Ephemeroptera los órdenes más dominantes en la dieta respectivamente (Figura 60). La diversidad alimentaria para la época lluviosa fue media ($H' = 1.55$) acercándose en un 64% a la máxima diversidad esperada, mientras que en la época de seca fue baja ($H' = 1.46$) porque representó un 52% de la máxima diversidad esperada.

La prueba t de Hutcheson señaló que la diversidad alimentaria de *R. laticauda* no difiere significativamente por temporadas del año ($t = 1.17, p = 0.24$). El índice de Levins estimado tanto para lluvias ($B_A = 0.24$) como en secas ($B_A = 0.13$) sugieren que esta especie presentó una dieta especializada, originado por la marcada dominancia de Diptera en lluvias y por la abundancia de Ephemeroptera en secas.

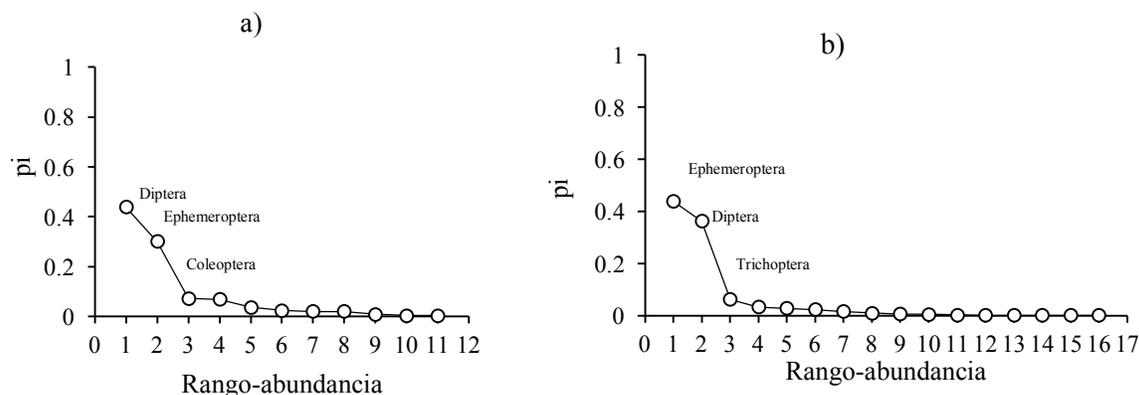


Figura 60. Curva de rango-abundancia para las presas de *R. laticauda* por temporadas en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Época lluviosa (a) y seca (b).

La composición numérica de la dieta de *R. laticauda* fue significativamente diferente entre temporadas del año ($\chi_0^2 = 35.1, g. l. = 5, p < 0.05$, Cuadro 40). La fuente principal de variabilidad provino de los raspadores ($\chi_i^2 = 16.8$), en este caso, en particular, se debe a que en ambas temporadas existió una gran diferencia entre el número observado y el número esperado de raspadores y como consecuencia incrementó la χ_i^2 estimada por fila (Sokal y Rohlf, 2009; Zar, 2010).

Cuadro 40. Prueba de χ^2 de la dieta de *R. laticauda* por temporadas del año en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Los valores son números observados con valores esperados entre paréntesis.

Grupo funcional trófico	Lluvias	Secas	N_i	χ_i^2
Colectores	124 (153.1)	405 (376.0)	529	7.8
Depredadores	17 (16.8)	41 (41.2)	58	0.0
Filtradores	54 (44.6)	100 (109.5)	154	2.8
Fragmentadores	7 (3.2)	4 (7.8)	11	6.4
Raspadores	39 (22.6)	39 (55.4)	78	16.8
Vertebrados	0 (0.9)	3 (2.1)	3	1.2
Total	241	592	833	35.1*

Chi-cuadrado de tablas ($\chi_\alpha^2 = 11, p = 0.0000014485$ por lo que $p < 0.05$).

Basándose en lo anterior, *R. laticauda* fue considerado para la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán como un bagre invertívoro acuático y consumidor secundario principalmente del bentos, mostrando una diversidad alimentaria media en lluvias y baja en secas y una clara especialización dietaria en las dos épocas del año.

8.9.3.2.3 Dieta por subcuencas

Se examinaron 93 tubos gástricos (uno de los cuales no presentó alimento) de esta especie en la subcuenca del Quiotepec. Basándose en los resultados del método numérico ($\%N_i$), Ephemeroptera y Diptera fueron los órdenes más importantes (41% y 35.3%), seguido de Trichoptera (7.4%), Coleoptera (3.8%), Podocopida (2.7%) y Odonata (2.3%). Con base al método de frecuencia de aparición ($\%F_i$), Ephemeroptera y Diptera fueron los insectos más frecuentes encontrados (91.3% y 84.8%), seguido de Trichoptera (38%), Coleoptera (26.1%), Megaloptera (13%) y de Podocopida (12%). En relación a la biomasa ($\%P_i$), el orden Ephemeroptera fue el mejor representado (24.4%), seguido de Megaloptera (16.9%), Trichoptera (16%), Odonata (13%) y Characiformes (7.4%) (Cuadro 41). La gráfica tridimensional de datos de los tractos digestivos (abundancia, ocurrencia y biomasa) y los valores del índice de importancia relativa ($\%I_{IR}$), destacó que Ephemeroptera fue el alimento preferencial o primario en la subcuenca río Quiotepec (54.3%). Como alimento secundario se identificó a Diptera con un 31.9% (Figura 61, a); 17 órdenes adicionales tuvieron menos del 10% de importancia relativa y fueron considerados como de consumo ocasional. 13 órdenes no fueron mostrados en la gráfica tridimensional de datos de los tractos digestivos porque presentaron valores menor a 0.5% de importancia relativa.

Se determinaron siete órdenes en los tractos digestivos de 20 organismos provenientes de la subcuenca del Salado. Con respecto al método numérico se determinó que los principales órdenes fueron Diptera (60.2%) y Ephemeroptera (30.6%), seguido de Megaloptera (1.9%), Coleoptera (3.7%), Hemiptera (0.9%) y Lepidoptera (0.9%). Basándose en la frecuencia de observación ($\%F_i$), Diptera fue el orden más frecuente (100%), seguido de Ephemeroptera (35%), Coleoptera (20%), Megaloptera (10%) e Hymenoptera (10%). En relación a la biomasa ($\%P_i$), Megaloptera constituyó el 58.5% de la dieta, seguido de Ephemeroptera (24.3%), Diptera (10.6%), Coleoptera (3.5%) e Hymenoptera (2.3%) (Cuadro 41). Con base al gráfico tridimensional de datos de los tractos digestivos (abundancia, ocurrencia y biomasa) y al índice de importancia relativa ($\%I_{IR}$), se evidenció que Diptera fue el alimento preferencial o primario (72.2%) en la subcuenca del río Salado, seguido de Ephemeroptera considerado como alimento secundario (19.6%) (Figura 61, b); y cinco órdenes adicionales se clasificaron como alimentos ocasionales por presentar valores de importancia relativa menor al 10%. Tres órdenes no fueron mostrados en la gráfica tridimensional de datos de los tractos digestivos porque presentaron valores menor a 0.5% de importancia relativa.

Cuadro 41. Dieta de *R. laticauda* por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Se indican los resultados del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i), gravimétrico (P_i) e índice de importancia relativa (I_{IR}) están dados en porcentajes; y n es el número de observaciones en cada orden. Además se indican los resultados de los índices cuantitativos de los tractos digestivos.

Subcuenca río Quiotepec ($n = 92$)					
Categoría trófica	n	$\%N_i$	$\%F_i$	$\%P_i$	$\%I_{IR}$
Ephemeroptera	301	41	91.3	24.4	54.3
Diptera	258	35.3	84.8	6.2	31.9
Trichoptera	54	7.4	38	16	8.1
Megaloptera	13	1.8	13	16.9	2.2
Coleoptera	28	3.8	26.1	2	1.4
Odonata	17	2.3	8.7	13	1.2
Podocopida	20	2.7	12	1.3	0.4
Decapoda	6	0.8	3.3	6.3	0.2
Hemiptera	5	0.7	5.4	0.8	0.1
Characiformes	1	0.1	1.1	7.4	0.1

Trombidiformes	6	0.8	3.3	0.1	< 0.1
Lepidoptera	3	0.4	2.2	0.2	< 0.1
Plecoptera	3	0.4	2.2	1.2	< 0.1
Veneroida	1	0.1	1.1	0.1	< 0.1
Bassomatophora	9	1.2	1.1	0.1	< 0.1
Hymenoptera	3	0.4	3.3	0.3	< 0.1
Araneae	1	0.1	1.1	1.6	< 0.1
Cyprinodontiformes	1	0.1	1.1	1.6	< 0.1
Anura	1	0.1	1.1	0.6	< 0.1
Total	731	100	300	100	100
Índice de Berger-Parker (D)			0.41		
Índice de Shannon-Wiener (H')			1.59		
Máxima diversidad esperada (H'_{max})			2.94		
Índice de Equidad de Pielou (J')			0.54		
Índice de estandarizado de Levins (B_A)			0.13		
Subcuenca río Salado ($n = 20$)					
Categoría trófica	n	$\%N_i$	$\%F_i$	$\%P_i$	$\%I_{IR}$
Diptera	65	60.2	100	10.6	72.2
Ephemeroptera	33	30.6	35	24.3	19.6
Megaloptera	2	1.9	10	58.5	6.2
Coleoptera	4	3.7	20	3.5	1.5
Hymenoptera	2	1.9	10	2.3	0.4
Hemiptera	1	0.9	5	0.8	0.1
Lepidoptera	1	0.9	5	0.1	0.1
Total	108	100	185	100	100
Índice de Berger-Parker (D)			0.60		
Índice de Shannon-Wiener (H')			1.02		
Máxima diversidad esperada (H'_{max})			1.95		
Índice de Equidad de Pielou (J')			0.52		
Índice de estandarizado de Levins (B_A)			0.20		

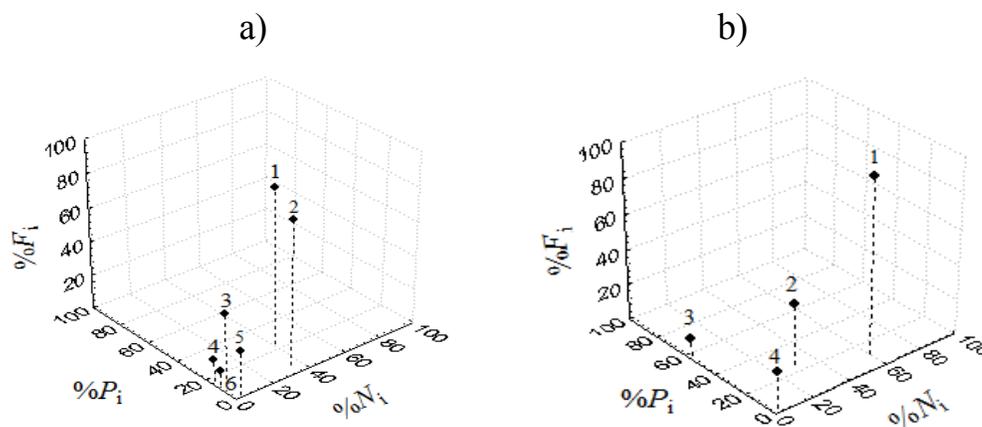


Figura 61. Gráficas tridimensionales de alimentos consumidos de *R. laticauda* por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Cada punto con número representa un orden con relación a los porcentajes del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i) y gravimétrico (P_i). Para la subcuenca río Quiotepec son las siguientes (a): 1. Ephemeroptera. 2. Diptera. 3. Trichoptera. 4. Megaloptera. 5. Coleoptera. 6. Odonata; y para la subcuenca río Salado son (b): 1. Diptera. 2. Ephemeroptera. 3. Megaloptera. 4. Coleoptera.

En la subcuenca del río Quiotepec, Ephemeroptera fue el orden más abundante según el índice de Berger-Parker ($D = 0.41$) (Figura 62). En la subcuenca del río Salado, Diptera fue el alimento más dominante ($D = 0.60$). La diversidad alimentaria fue media ($H' = 1.59$) en la subcuenca del río Quiotepec porque se aproximó en un 54% de la máxima diversidad esperada con base al índice de Pielou. La diversidad alimentaria fue baja ($H' = 1.02$) en la subcuenca del río Salado acercándose en un 52% de la máxima diversidad esperada según el índice de Pielou. La prueba t de Hutcheson señala que la diversidad difiere significativamente por subcuencas ($t = 5.37, p < 0.05$). En ambas subcuencas estudiadas los valores del índice de Levins (B_A) sugieren una dieta especializada ($B_A = 0.13$ para la subcuenca río Quiotepec y 0.20 para la subcuenca del río Salado), ocasionado porque se observó una marcada dominancia de Ephemeroptera en la subcuenca del río Quiotepec y una evidente dominancia Diptera en la subcuenca del río Salado (Cuadro 41).

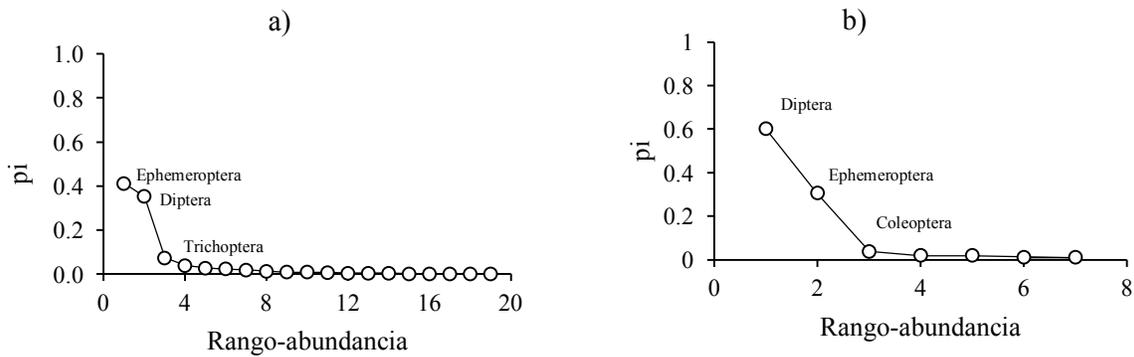


Figura 62. Curva de rango-abundancia para las presas de *R. laticauda* por subcuencas en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Subcuenca del río Quiotepec (a) y Subcuenca del río Salado (b).

La composición numérica de la dieta de *R. laticauda* no fue significativamente diferente entre subcuencas ($\chi_0^2 = 7.1, g. l. = 5, p > 0.05$, Cuadro 42).

Cuadro 42. Prueba de χ^2 de la dieta de *R. laticauda* por subcuencas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Los valores son números observados con valores esperados entre paréntesis.

Grupo funcional trófico	Subcuenca río Quiotepec	Subcuenca río Salado	N_i	χ_i^2
Colectores	457 (457.3)	67 (66.7)	524	0.0
Depredadores	57 (53.2)	4 (7.8)	61	2.1
Filtradores	127 (134.4)	27 (19.6)	154	3.2
Fragmentadores	7 (7.0)	1 (1.0)	8	0.0
Raspadores	76 (72.4)	7 (10.6)	83	1.4
Vertebrados	3 (2.6)	0 (0.4)	3	0.4
Total	727	106	833	7.1

Chi-cuadrado de tablas ($\chi_0^2 = 11, p = 0.21259$ por lo que $p > 0.05$).

Lo anterior, permite considerar a *R. laticauda* para la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán como un bague invertívoro acuático y consumidor secundario principalmente del bentos, mostrando una diversidad alimentaria media en la subcuenca río Quiotepec y baja en la subcuenca río Salado y una tendencia clara hacia la especialización en las dos subcuencas.

8.9.3.2.4 Dieta intersexual

Para el análisis por sexos, se contó con los tractos digestivos de 52 hembras y 57 machos (uno de los cuales no contuvo alimento), el resto de la muestra fueron juveniles ($n = 4$). En los tractos digestivos de las hembras, se determinó a partir del método numérico ($\%N_i$) que Diptera (47%) y Ephemeroptera (35.6%) fueron los órdenes más abundantes, seguido por Trichoptera (4.6%), Coleoptera (4.1%), Megaloptera (1.4%), Odonata (1.1%) y Hemiptera (1.1%). A través del método de frecuencia de aparición ($\%F_i$) se determinó que Diptera y Ephemeroptera fueron los órdenes más frecuentes encontrados (ambos con 80.8%), seguido de Trichoptera (30.8%), Coleoptera (28.8%), Megaloptera (11.5%) y Hemiptera (9.6%). Con respecto a la biomasa ($\%P_i$), Ephemeroptera y Trichoptera ocuparon la mayor proporción (34% y 17%), seguido de Megaloptera (15.7%), Odonata (9.7%), Decapoda (7.8%) y Diptera (7.3%) (Cuadro 43). De acuerdo a la representación gráfica de los datos de los tractos digestivos ($\%N_i$, F_i y $\%P_i$) y al índice de importancia relativa ($\%I_{IR}$), se evidenció a Ephemeroptera (50.1%) como el alimento preferencial o primario de las hembras; Diptera fue considerado como alimento secundario (39.4%) (Figura 63, a); y 12 órdenes adicionales fueron clasificados como de consumo ocasional o terciarios porque presentaron valores de menos 10% de importancia relativa. Ocho órdenes no fueron mostrados en la gráfica tridimensional de datos de los tractos digestivos porque presentaron valores menor a 0.5% de importancia relativa.

En los tractos digestivos examinados de los machos ($n = 56$) la dieta consistió de ocho órdenes; siendo Ephemeroptera y Diptera los más abundantes (42% y 29.6%), seguido de Trichoptera (8.4%), Podocopida (4.6%), Coleoptera (3.8%) y Odonata (3.2%). Con respecto a la frecuencia de aparición ($\%F_i$), Diptera fue el alimentos más importante (92.9%), seguido de Ephemeroptera (78.6%), Trichoptera (32.1%), Coleoptera (17.9%), Podocopida (14.3%) y Megaloptera (14.3%). Con base a la biomasa ($\%P_i$), se determinó que Megaloptera constituyó la mayor proporción de la dieta (21.5%), seguido de Odonata (16.1%), Characiformes (15.6%), Trichoptera (13.2%) y Ephemeroptera (12.6%) (Cuadro 43). De acuerdo a la representación gráfica de los datos de los tractos digestivos (abundancia, ocurrencia y biomasa) y el índice de importancia relativa ($\%I_{IR}$), se determinó que Ephemeroptera fue el alimento preferencial o primario (47.6%) de los machos; secundariamente consumieron a Diptera (35.8%) (Figura 63, b); y 16 órdenes adicionales se consideraron como de importancia relativa baja (<10%) y de consumo ocasional. 11 órdenes no fueron mostrados en la gráfica tridimensional de datos de los tractos digestivos porque presentaron valores menor a 0.5% de importancia relativa.

Cuadro 43. Dieta intersexual de *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Se indican los resultados del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i), gravimétrico (P_i) e índice de importancia relativa (I_{IR}) están dados en porcentajes; y n es el número de observaciones en cada orden. Además se indican los resultados de los índices cuantitativos de los tractos digestivos.

Categoría trófica	Hembras ($n = 52$)				
	n	$\%N_i$	$\%F_i$	$\%P_i$	$\%I_{IR}$
Ephemeroptera	155	35.6	80.8	34	50.1
Diptera	207	47	80.8	7.3	39.5
Trichoptera	20	4.6	30.8	17	5.9
Megaloptera	6	1.4	11.5	15.7	1.8
Coleoptera	18	4.1	28.8	1.8	1.5
Odonata	5	1.1	5.8	9.7	0.6
Hemiptera	5	1.1	9.6	1.1	0.2
Decapoda	3	0.7	1.9	7.8	0.1
Hymenoptera	4	0.9	7.7	0.3	0.1
Araneae	1	0.2	1.9	2.9	0.1

Podocopida	3	0.7	5.8	0.1	<0.1
Trombidiformes	4	0.9	3.8	0.2	<0.1
Lepidoptera	3	0.7	3.8	0.4	<0.1
Plecoptera	2	0.5	1.9	1.8	<0.1
Total	436	100	275	100	100
Índice de Berger-Parker (D)			0.47		
Índice de Shannon-Wiener (H')			1.38		
Máxima diversidad esperada (H'_{\max})			2.64		
Índice de Equidad de Pielou (J')			0.52		
Índice de estandarizado de Levins (B_A)			0.14		
Machos ($n = 56$)					
Categoría trófica	n	$\%N_i$	$\%F_i$	$\%P_i$	$\%I_{IR}$
Ephemeroptera	156	42	78.6	12.6	47.6
Diptera	110	29.6	92.9	5.1	35.9
Trichoptera	31	8.4	32.1	13.2	7.7
Megaloptera	9	2.4	14.3	21.5	3.8
Odonata	12	3.2	8.9	16.1	1.9
Coleoptera	14	3.8	17.9	2.4	1.2
Podocopida	17	4.6	14.3	2.7	1.2
Characiformes	1	0.3	1.8	15.6	0.3
Decapoda	3	0.8	3.6	4.4	0.2
Cyprinodontiformes	1	0.3	1.8	3.3	0.1
Bassomatophora	9	2.4	1.8	0.1	0.1
Anura	1	0.3	1.8	1.3	<0.1
Hymenoptera	1	0.3	1.8	0.6	<0.1
Hemiptera	1	0.3	1.8	0.5	<0.1
Trombidiformes	2	0.5	1.8	0.1	<0.1
Lepidoptera	1	0.3	1.8	<0.1	<0.1
Plecoptera	1	0.3	1.8	0.4	<0.1
Veneroidea	1	0.3	1.8	0.2	<0.1
Total	371	100	280.4	100	100
Índice de Berger-Parker (D)			0.42		
Índice de Shannon-Wiener (H')			1.68		
Máxima diversidad esperada (H'_{\max})			2.89		
Índice de Equidad de Pielou (J')			0.58		
Índice de estandarizado de Levins (B_A)			0.15		

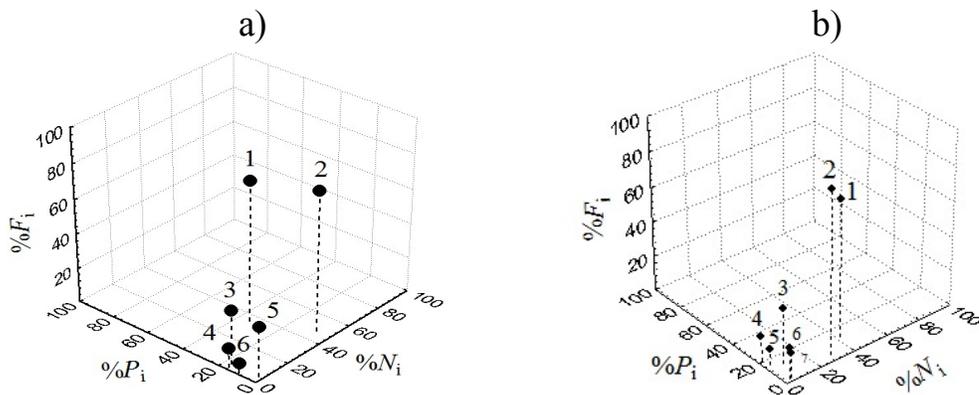


Figura 63. Gráficas tridimensionales de alimentos consumidos por sexos de *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Cada punto con número representa un orden con relación a los porcentajes del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i) y gravimétrico (P_i). Para las hembras son las siguientes (a): 1. Ephemeroptera. 2. Diptera. 3. Trichoptera. 4. Megaloptera 5. Coleoptera. 6. Odonata; y para los machos son (b): 1. Ephemeroptera. 2. Diptera. 3. Trichoptera. 4. Megaloptera. 5. Odonata. 6. Coleoptera. 7. Podocopida.

En la dieta de las hembras el alimento más dominante fue Diptera de acuerdo con el índice de Berger-Parker ($D = 0.47$), mientras que en la dieta de los machos fue Ephemeroptera ($D = 0.42$) (Figura 64). La diversidad alimentaria para machos fue media ($H' = 1.68$) porque se aproximó en un 58% de la máxima diversidad esperada según el índice de Pielou. La diversidad trófica para hembras fue baja ($H' = 1.38$) acercándose en un 52% de la máxima diversidad esperada de acuerdo con el índice de Pielou. La prueba t de Hutcheson confirma que la diversidad difiere estadísticamente por sexos ($t = -4.00, p < 0.05$). Los valores del índice Levins estimados para ambos sexos ($B_A = 0.14$ para hembras y 0.15 para machos), sugieren una dieta especializada, causado por la dominancia de Diptera en la dieta de las hembras y por la dominancia de Ephemeroptera en la dieta de los machos.

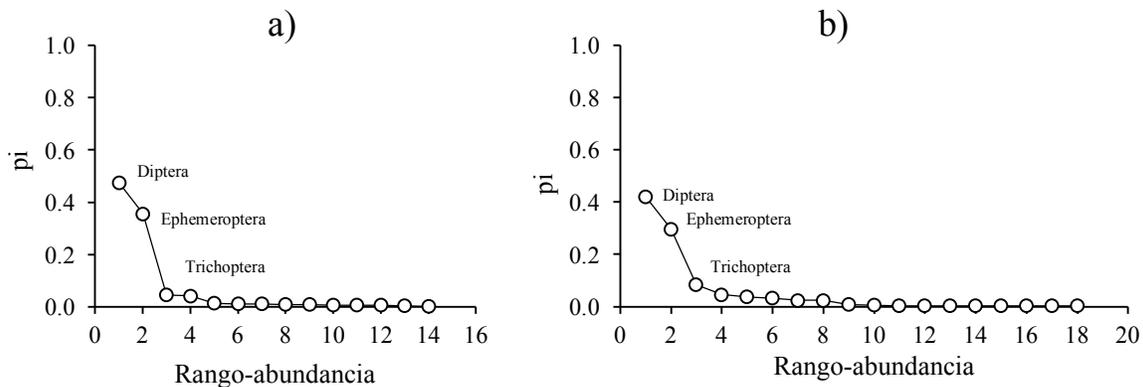


Figura 64. Curva de rango-abundancia para las presas de *R. laticauda* por sexos en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Hembras (a) y machos (b).

La composición numérica de la dieta de *R. laticauda* no fue significativamente diferente por sexos ($\chi^2_0 = 8.8, g. l. = 5, p > 0.05$, Cuadro 44).

Cuadro 44. Prueba de de la dieta intersexual de *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Los valores son números observados con valores esperados entre paréntesis.

Grupo funcional trófico	Hembras	Machos	N_i	χ_i^2
Colectores	290 (274.4)	220 (235.6)	510	1.9
Depredadores	29 (31.2)	29 (26.8)	58	0.3
Filtradores	74 (79.6)	74 (68.4)	148	0.9
Fragmentadores	6 (5.9)	5 (5.1)	11	0.0
Raspadores	32 (38.2)	39 (32.8)	71	2.2
Vertebrados	0 (1.6)	3 (1.4)	3	3.5
Total	431	370	801	8.8

Chi-cuadrado de tablas ($\chi^2_{\alpha} = 11, p = 0.11755$ por lo que $p > 0.5$).

El análisis intersexual de la dieta *R. laticauda* para la parte de Oaxaca de la RBTC permite clasificar a las hembras y los machos como invertívoros acuáticos y consumidores secundarios principalmente del bentos, mostrando una diversidad alimentaria baja para hembras y media para machos, con una clara especialización en los dos sexos.

8.9.3.2.5 Dieta por tallas

Se analizaron los tractos digestivos de 51 juveniles y 61 adultos (uno de los cuales no presentó alimento). Con respecto al método numérico ($\%N_i$), Diptera fue el orden más abundante en los juveniles (44%), seguido de Ephemeroptera (39.1%), Trichoptera (7%), Coleoptera (3.5%), Megaloptera (1.3%) y Hemiptera (1.1%). La frecuencia de aparición ($\%F_i$) mostró que Ephemeroptera fue el orden más frecuente encontrado (80.4%), seguido de Diptera (78.9%), Trichoptera (29.4%), Coleoptera (19.6%), Megaloptera (9.8%), Hemiptera (7.8%) y Lepidoptera (3.9%). En cuanto a la biomasa ($\%P_i$), Ephemeroptera (34.4%) y Megaloptera (23.7%) formaron la mayor parte de la dieta, seguido de Trichoptera (12.7%), Odonata (9.6%) Diptera (8.1%) y Araneae (4.4%) (Cuadro 45). Con base a la gráfica tridimensional de datos de los tractos digestivos ($\%N_i$, $\%F_i$ y $\%P_i$) y el índice de importancia relativa ($\%I_{IR}$), se determinó que el orden Ephemeroptera fue el alimento principal para los juveniles (53.7%), como alimento secundario se identificó a Diptera (37.2%) (Figura 65, a); 11 órdenes adicionales tuvieron menos del 10% de importancia relativa y fueron categorizados como alimentos ocasionales. Ocho órdenes no fueron mostrados en la gráfica tridimensional de datos de los tractos digestivos porque presentaron valores menor a 0.5% de importancia relativa.

La dieta de los adultos ($n = 61$) consistió en 18 órdenes, a través del método numérico ($\%N_i$) se determinó que Diptera y Ephemeroptera fueron los órdenes más abundantes (40% y 33.9%), seguido de Trichoptera (6%), Coleoptera (4.1%) Podocopida% (3.9%), Odonata (3.4%) y, en menores cantidades, Megaloptera (2.1%) y Bassomatophora (1.9%). Con base a la frecuencia de aparición ($\%F_i$), se determinó que Diptera fue el orden más frecuente registrado (91.8%), seguido por Ephemeroptera (77%) y, en menor frecuencia, Trichoptera (31.1%) y Coleoptera (24.6%). Con respecto a la biomasa ($\%P_i$), Ephemeroptera, Trichoptera y Megaloptera fueron los órdenes más importantes (20.2%, 18.2% y 16.2%, respectivamente), seguido de Odonata (15.2%), Characiformes (11.8%) y Diptera (5.7%) (Cuadro 45). Con base al gráfico tridimensional de datos de los tractos digestivos (abundancia, ocurrencia y abundancia) y al índice de importancia relativa ($\%I_{IR}$), se destacó que Ephemeroptera fue el alimento preferencial o primario de los adultos (47.35%). En menor porcentaje se registró a Diptera (36.9%), cuyo orden fue categorizado como alimento secundario (Figura 65, b). Los 16 órdenes adicionales tuvieron porcentajes menor al 10% de importancia relativa

y fueron clasificados como de consumo ocasional. 11 órdenes no fueron mostrados en la gráfica tridimensional de datos de los tractos digestivos porque presentaron valores menor a 0.5% de importancia relativa.

Cuadro 45. Dieta de *R. laticauda* por tallas en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Se indican los resultados del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i), gravimétrico (P_i) e índice de importancia relativa (I_{IR}) están dados en porcentajes; y n es el número de observaciones en cada orden. Además se indican los resultados de los índices cuantitativos de los tractos digestivos.

Juveniles ($n = 51$)					
Categoría trófica	n	$\%N_i$	$\%F_i$	$\%P_i$	$\%I_{IR}$
Ephemeroptera	146	39.1	80.4	34.4	53.7
Diptera	165	44	78.4	8.1	37.3
Trichoptera	26	7.0	29.4	12.7	5.3
Megaloptera	5	1.3	9.8	23.7	2.2
Coleoptera	13	3.5	19.6	1.7	0.9
Hemiptera	4	1.1	7.8	1.6	0.2
Odonata	1	0.3	2.0	9.6	0.2
Araneae	1	0.3	2.0	4.4	0.1
Plecoptera	2	0.5	2.0	2.7	0.1
Lepidoptera	3	0.8	3.9	0.5	0.1
Hymenoptera	3	0.8	3.9	0.3	<0.1
Podocopida	2	0.5	3.9	0.1	<0.1
Trombidiformes	2	0.5	2.0	0.1	<0.1
Total	373	100	245	100	100
Índice de Berger-Parker (D)			0.44		
Índice de Shannon-Wiener (H')			1.33		
Máxima diversidad esperada (H'_{max})			2.56		
Índice de Equidad de Pielou (J')			0.51		
Índice de estandarizado de Levins (B_A)			0.15		
Adultos ($n = 61$)					
Categoría trófica	n	$\%N_i$	$\%F_i$	$\%P_i$	$\%I_{IR}$
Ephemeroptera	188	40	77.0	20.2	47.4
Diptera	158	33.9	91.8	5.7	36.9
Trichoptera	28	6.0	31.1	18.2	7.7
Megaloptera	10	2.1	14.8	16.2	2.8
Odonata	16	3.4	11.5	15.2	2.2
Coleoptera	19	4.1	24.6	2.4	1.6
Podocopida	18	3.9	14.8	2.0	0.9
Decapoda	6	1.3	4.9	3.3	0.2
Characiformes	1	0.2	1.6	11.8	0.2
Cyprinodontiformes	1	0.2	1.6	2.5	<0.1
Bassomatophora	9	1.9	1.6	0.1	<0.1
Trombidiformes	4	0.9	3.3	0.1	<0.1
Hemiptera	2	0.4	3.3	0.4	<0.1
Hymenoptera	2	0.4	3.3	0.4	<0.1
Anura	1	0.2	1.6	1.0	<0.1
Plecoptera	1	0.2	1.6	0.3	<0.1
Veneroida	1	0.2	1.6	0.1	<0.1

Lepidoptera	1	0.2	1.6	<0.1	<0.1
Total	466	100	291.8	100	100
Índice de Berger-Parker (D)			0.40		
Índice de Shannon-Wiener (H')			1.66		
Máxima diversidad esperada (H'_{\max})			2.89		
Índice de Equidad de Pielou (J')			0.57		
Índice de estandarizado de Levins (B_A)			0.15		

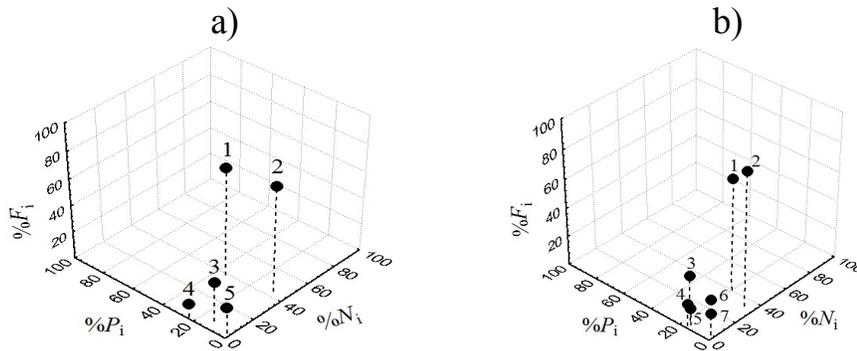


Figura 65. Gráficas tridimensionales de alimentos consumidos por tallas de *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Cada punto con número representa un orden con relación a los porcentajes del método numérico (N_i), frecuencia de observación (F_i) y gravimétrico (P_i). Para los juveniles son los siguientes (a): 1. Ephemeroptera. 2. Diptera. 3. Trichoptera. 4. Megaloptera. 5. Coleoptera; y para los adultos son (b): 1. Ephemeroptera. 2. Diptera. 3. Trichoptera. 4. Megaloptera. 5. Odonata. 6. Coleoptera.

Según el índice de Berger-Parker la dieta de los juveniles fue dominada por Diptera ($D = 0.44$), mientras que la dieta de los adultos fue dominada por Ephemeroptera ($D = 0.44$) (Figura 66). La diversidad alimentaria para los juveniles fue baja ($H' = 1.33$) porque se aproximó en un 51% a la máxima diversidad esperada según el índice de Pielou. La diversidad trófica fue media ($H' = 1.66$) para los adultos acercándose en un 57% a la máxima diversidad esperada según el índice de Pielou. La prueba t de Hutcheson confirma que la diversidad alimentaria difiere estadísticamente entre tallas ($t = -4.00, p < 0.05$). El índice de Levins fue similar por tallas de *R. laticauda* ($B_A = 0.15$), sugiriendo que tanto los juveniles como los adultos muestran una dieta especializada.

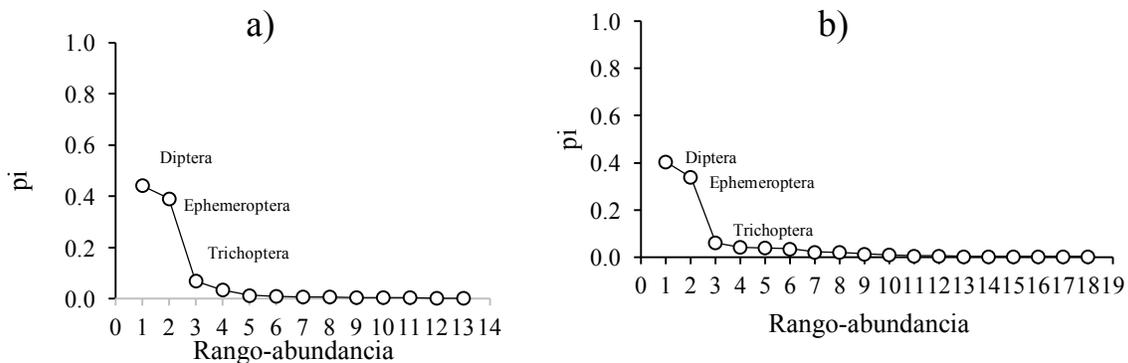


Figura 66. Curva de rango-abundancia para las presas de *R. laticauda* por tallas en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Juveniles (a) y adultos (b).

La composición numérica de la dieta de *R. laticauda* fue significativamente diferente por tallas ($\chi_0^2 = 17$, g. l. = 5, $p < 0.05$, Cuadro 46). La fuente principal de variabilidad provino de los fragmentadores ($\chi_i^2 = 6.4$), puesto que este grupo fue consumido únicamente en los tractos digestivos de los adultos.

Cuadro 46. Prueba de χ^2 de la dieta por tallas de *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Los valores son números observados con valores esperados entre paréntesis.

Grupo funcional trófico	Juveniles	Adultos	N_i	χ_i^2
Colectores	246 (230.8)	275 (290.2)	521	1.8
Depredadores	24 (27)	37 (34)	61	0.6
Filtradores	51 (63)	93 (80.2)	144	4.6
Fragmentadores	0 (3.5)	8 (4.5)	8	6.4
Raspadores	48 (42.5)	48 (53.5)	96	1.3
Vertebrados	0 (1.3)	3 (1.7)	3	2.4
Total	369	464	833	17*

Chi-cuadrado de tablas ($\chi_\alpha^2 = 11$, $p = 0.0044587$ por lo que $p < 0.05$).

El análisis de la dieta por tallas de *R. laticauda* para la porción de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, permite considerar tanto a los juveniles como a los adultos como invertívoros acuáticos y consumidores secundarios principalmente del bentos, mostrando un incremento en la diversidad alimentaria conformen aumentan en talla los peces y una evidente especialización en los dos grupos examinados.

8.9.4 Sobre posición de nicho trófico

La sobre posición entre las dos poblaciones generales de los peces fue alta (0.78), indicando que la composición de la dieta (en términos del índice de importancia relativa) de los peces fue similar en la parte de Oaxaca de la RBTC (Cuadro 47). Causado porque los bagres compartieron el 47.9% del total de los alimentos registrados en conjunto (19 órdenes). Los alimentos que contribuyeron a este traslape fueron Diptera (*R. guatemalensis* = 42.2% I_{IR} y *R. laticauda* = 37.7% I_{IR}) y Ephemeroptera (*R. guatemalensis* = 22.3% I_{IR} y *R. laticauda* = 50.2% I_{IR}) principalmente.

En la época de lluvias se determinó un traslape alto (0.83), sugiriendo una dieta semejante en dicha época, consecuencia de que en lluvias los bagres compartieron el 66.7% del total de los alimentos (12 órdenes), además se debe a la marcada tendencia hacia el consumo de Diptera (*R. guatemalensis* = 35.2% I_{IR} y *R. laticauda* = 54.61% I_{IR}) y Ephemeroptera (*R. guatemalensis* = 20% I_{IR} y *R. laticauda* = 30.44% I_{IR}). Durante secas, nuevamente se registró un traslape alto (0.64), indicando una dieta equivalente, debido a que en dicha época, los bagres compartieron seis de los 18 órdenes registrados en la dieta, además de que ambos peces tuvieron una preferencia hacia el consumo de dos órdenes de insectos (Diptera y Ephemeroptera).

Entre las mismas subcuencas, los datos sugieren una sobre posición de recursos moderado en la subcuenca del río Quiotepec (0.48), que implica que los bagres tuvieron un uso discretamente diferente de sus alimentos y que compartieron algunos (ocho órdenes de invertebrados) de los mismos recursos para alimentarse. En la subcuenca del río Salado se estimó un traslape evidente (0.77), indicando que en esta subcuenca los bagres tuvieron una dieta semejante, debido a que en dicha subcuenca los bagres compartieron el 50% del total de alimentos registrados (10 órdenes), además del consumo Ephemeroptera y Diptera primordialmente.

Entre los mismos sexos, en las hembras se obtuvo un sobre posición moderada (0.42), indicando que este grupo realizó un uso discretamente diferente de alimentos, consecuencia de que las hembras compartieron siete taxones del total de los componentes alimentarios (16 órdenes). En los machos se estimó un traslape alto (0.78), indicando de que sus dietas son equivalentes, debido a que se compartieron siete taxones de los 18 órdenes registrados en la dieta, así como la marcada tendencia al consumo de efimeras y dípteros. Por tallas, la sobre posición más alta se dio entre los juveniles de las dos especies (0.99), indicando que tuvieron una composición dietaria similar, consecuencia de que compartieron el 40% del total de alimentos (15 órdenes). Entre los adultos se observó un traslape moderado (0.41), indicando que aparentemente este grupo tuvo dietas diferentes, por lo que los adultos de ambos bagres hacen uso de algunos (nueve órdenes) de los mismos recursos para alimentarse (Figura 67).

Cuadro 47. Índice de Pianka (*O*) mostrando el traslape trófico entre *R. guatemalensis* y *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Letras en negritas reflejan un traslape alto.

Muestra	<i>O</i>
Población general	0.78
Lluvias	0.83
Secas	0.64
Subcuenca del río Quiotepec	0.48
Subcuenca del río Salado	0.77
Hembras	0.42
Machos	0.78
Juveniles	0.99
Adultos	0.41

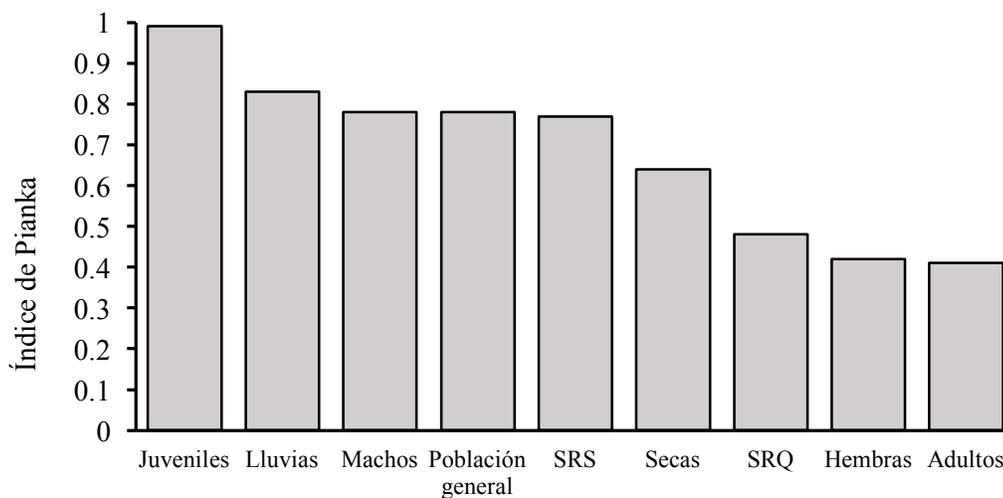


Figura 67. Valores del índice de Pianka que reflejan el traslape alimentario entre *R. guatemalensis* y *R. laticauda* en la parte de Oaxaca de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. SRQ = Subcuenca del río Quiotepec y SRS = Subcuenca del río Salado.

9 DISCUSIÓN

9.1 Edad y crecimiento

La talla es un carácter clave para la sistemática y la taxonomía (Granado, 1996; Froese *et al.*, 2014), sin embargo, los resultados obtenidos para *R. guatemalensis* en este trabajo discrepan de los reportados por otros autores ya que se observó que la longitud estándar máxima encontrada (213.05 mm) fue menor a la reportada por la literatura (Chávez *et al.* 1989; Greenfield y Thomerson, 1997; Martínez, 1999; Miller *et al.* 2009) que oscila entre 280 mm a 308 mm de longitud estándar. En tanto que para *R. laticauda* se registró un talla máxima de 133.4 mm, la cual está dentro del intervalo de 129.9 mm a 225 mm registrado en otras investigaciones (Greenfield y Thomerson, 1997; Bussing, 1998; Martínez, 1999; Astudillo-Sebastián y Soto-Galera, 2004; Miller *et al.*, 2009). Esta información es importante y debe ser tomada en cuenta a la hora del proceso de clasificación, identificación y determinación taxonómica de los bagres, con el propósito de prevenir errores taxonómicos o de manejo de las especies, debido a que *R. guatemalensis* generalmente se confunde con *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la RBTC y porque son morfológicamente similares. Basándose en las estimaciones de la edad de este estudio para la población general de *R. guatemalensis* y para *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la RBTC los resultados obtenidos corresponden con tres clases de edad, clase I como juveniles y las clases II y III como adultos. Estos resultados coinciden con lo obtenidos por Cruz (2009), Santiago (2010) y Ortiz-Cruz (2011) difiriendo de las cuatro clases de edad obtenidos por (Muñoz-Sosa, 1992). Dichos resultados se deben a que el método de Cassie (1954) se basa en el análisis de la distribución de frecuencias acumuladas porcentuales (F_i) y los intervalos de talla en la muestra mediante el uso de un papel probabilístico, donde se ubican los puntos de inflexión (Cassie, 1956; Gómez-Márquez, 1994), por lo que la apreciación de estos últimos correspondientes a las clases de edad superior de los peces suele resultar muy difícil (García *et al.*, 1993; Bhattacharya, 1967); estos puntos de inflexión son necesarios para poder extraer cada componente desde las F_i y determinar la talla media de las clases de edad de los peces (Gómez-Márquez, 1994). Según Das (1994) los métodos indirectos (p. ej. Harding, 1949; Cassie, 1954; Bhattacharya, 1967) son aplicables a los peces jóvenes en sus primeros tres a cuatro años de edad en especies con una longevidad relativamente larga y hasta aproximadamente de uno a dos años en el caso de especies de vida corta. Los datos de este estudio permiten señalar que la población general de *R. guatemalensis* y *R. laticauda* está compuesta principalmente por organismos de la clase II, seguido de la clase I, y en menor medida por individuos de la clase III. La presencia de pocos organismos en la clase de edad III podría deberse a los siguientes eventos: 1. La sobrevivencia de los juveniles es extremadamente baja entre los peces con una fecundidad elevada (p. ej. los peces estudiados) y los adultos invierten su energía en la reproducción en la época lluviosa (Winemiller y Rose, 1992), y que la mortalidad de las hembras y machos tras la reproducción sea posiblemente alta. 2. Los hábitos criptobióticos (organismos que viven en galerías escavadas, presentan sensibilidad a la luz y tienden a ocultarse) característicos de las especies del género *Rhamdia* (Wilkens *et al.*, 1991; Weber, 2003), influyendo en los resultados ya que los adultos son los que se ocultan con mayor frecuencia en comparación con los juveniles (Bichuette y Trajano, 2005), hace que su captura sea más difícil. Estos resultados también concuerdan con Matthews (2012); dicho autor señaló que cuando se encuentra una baja abundancia (o porcentaje) en los grupos de mayor edad en una determinada muestra, sugiere que muy pocos organismos sobreviven hasta la edad máxima, como es típico en la mayoría de los peces.

Con las tallas medias obtenidas a partir del método de Cassie (1954) se pueden generar curvas de crecimiento en talla y biomasa mediante la ecuación de crecimiento de Bertalanffy (1938), estas curvas de crecimiento forman asíntotas, que indican la talla y biomasa máxima que los peces alcanzarían si se les permitiera vivir y crecer indefinidamente en condiciones naturales (Smylie *et al.*, 2016; Ogle, 2016). No obstante, se podría sugerir que por ejemplo, en un estanque experimental en

el que la cantidad y calidad del agua y la temperatura sean más adecuadas, combinados con una dieta específica, los peces alcanzarían un mayor crecimiento en talla y biomasa en menos tiempo comparado con las condiciones naturales (Benaduce *et al.*, 2006; Comolli *et al.*, 2013). Desde la perspectiva de la piscicultura las asíntotas son elementales, debido a que indican la edad en la que los organismos cultivados alcanzarían su crecimiento máximo en talla y biomasa, por lo que se puede determinar el momento en el que los peces pueden ser cosechados para el consumo o venta (Santiago, 2010; Ortíz-Cruz, 2011). Para la población general de *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la RBTC se determinaron tres clases de edad con sus respectivas longitudes estándar promedio: I (69 mm), II (138 mm) y III (188 mm), lo que indica un menor crecimiento en talla y biomasa en comparación con las cinco clases de edad, con longitudes totales medias que van de 70 hasta 201 mm, obtenidas por Cruz (2009). La diferencia observada puede estar influenciada por el número de individuos examinados ($n = 36$), la talla empleada (longitud total) y el intervalo de talla y biomasa registrada (60.25–219 mm LT y 2.2–98.5 g), puesto que el método de Cassie (1954) es sensible a la distribución de las F_i y los intervalos de tallas registrados en la muestra (Gómez-Márquez, 1994).

En esta investigación para la población general de *R. laticauda* las tres clases de edad y los parámetros de la ECVB en la parte de Oaxaca de la RBTC obtenidos coinciden en parte con lo reportado por Cruz (2009). Las diferencias respecto al trabajo mencionado con el presente estudio puede estar relacionado con la longitud utilizada (longitud total) y al intervalo más amplio de talla y peso registrado (45.09–223.12 mm LT y 1.18–61.02 g). Los resultados del presente estudio son importantes debido a que se encontró que la población general de *R. guatemalensis* presentó ciertas características deseables en piscicultura como un mayor crecimiento en talla y biomasa comparado con *R. laticauda*, por lo tanto, esta información permite tomar decisiones más concretas en la selección de especies para el cultivo. Desde el punto de vista ecológico y evolutivo, esta divergencia en talla y biomasa, puede permitir la coexistencia en una comunidad (ensamblaje) de taxones filogenéticamente relacionados y es una manera eficiente de evitar la sobre posición directa en el uso de los recursos, como el alimento y el espacio (Werner y Gilliam, 1984; Steele y López-Fernández, 2014; Sishir, 2015).

Por épocas del año, los datos sugieren que *R. guatemalensis*, durante la época lluviosa alcanzó un mayor crecimiento en talla y biomasa y decayó en secas, por el contrario, para *R. laticauda* se observó un crecimiento en talla bastante similar por temporadas del año, sin embargo, esta especie mostró un peso máximo mayor durante la época lluviosa que en secas. Estos resultados podrían deberse porque al final de la temporada de lluvias se incrementan la producción primaria de la vegetación acuática y por consiguiente su fauna alóctona y autóctona, siendo éstas más diversas y abundantes en comparación con la época de seca (Lowe-McConnell, 1964); lo que resultó en una mayor disponibilidad de alimentos y un mayor crecimiento en los dos bagres estudiados, porque el crecimiento dependen de la energía y nutrientes generados por la ingesta de alimento (Gerking, 1994; Wootton, 1998). Esta información es relevante con el propósito de captura de los bagres para estudios experimentales de cultivo, captura de organismos reproductores o estudios de comportamiento, porque se ha determinado que la temporada donde se pueden conseguir individuos de mayor talla y biomasa de *R. guatemalensis* y *R. laticauda* es en la época de lluvias.

Espacialmente, para *R. guatemalensis* se observó que la talla, biomasa y la longevidad fueron mayores en la subcuenca del río Salado que en la subcuenca del río Quiotepec, mientras que para *R. laticauda* mostró un la relación inversa, es decir, el mayor crecimiento en talla y biomasa, así como la longevidad se presentó en la segunda subcuenca mencionada que en la primera subcuenca. Según Thiéry (1991), las longitudes asíntóticas (L_{∞}), las constantes de crecimiento (K) y el comportamiento alimenticio, son factores importantes en la separación de las fases de crecimiento (período embrionario, larvario, juvenil, adulto y senescente) de las especies. Esta separación de las especies entre subcuencas probablemente limita los encuentros entre éstas, reduciendo la competencia

interespecífica por espacios, alimentos y potenciales apareamientos interespecíficos de los organismos sexualmente maduros o adultos (Eberhard *et al.*, 2011), lo cual constituye un posible mecanismo que explique la coexistencia de los bagres en la zona de Oaxaca de la RBTC. Otros autores (Majkowsky y Hampton, 1989; Espino-Barr *et al.*, 2010; Gallardo-Cabello *et al.*, 2014) señalan que las diferencias de los parámetros de crecimiento en los distintos cuerpos de agua (p. ej. entre subcuencas) pueden ser causado por la temperatura, la disponibilidad de alimentos, la actividad metabólica y reproductiva, los patrones de mortalidad y la estacionalidad en el crecimiento, lo cual se refleja en la talla, biomasa y longevidad obtenidas. Dado al escaso conocimiento que se tiene sobre las dos especies de *Rhamdia* en la zona de Oaxaca de la RBTC, la presente información es relevante con fines de manejo, conversación y para la captura de reproductores, porque *R. guatemalensis* alcanza mayor talla y biomasa en la SRS que en la SRQ, mientras que *R. laticauda* consigue mayor longitud estándar y biomasa en la SRQ que en la SRS.

Sparre y Venema (1995) indican que los parámetros de la ECVB pueden variar en función del sexo, por lo que los valores de la talla máxima (L_{∞}), biomasa máxima (P_{∞}), constante de crecimiento (K) y la tallas inicial (t_0) deben ser estimados por separado para machos y hembras. En general, el dimorfismo sexual es toda diferencia entre los sexos de una especie, que no sea la de los órganos directamente involucrados en el proceso reproductivo (gónadas y órganos copulatorios) (Py-Daniel y Cox-Fernandes, 2005). Lo anterior permite señalar que *R. guatemalensis* muestra un marcado dimorfismo sexual en cuanto a la talla y biomasa; y una clara diferenciación en la longevidad, puesto que las hembras presentan una talla y biomasa más grande y son más longevas que los machos, sin embargo, los resultados estimados para *R. laticauda* indican que hubo poco dimorfismo sexual tanto en la talla como en biomasa, así como en la longevidad. Estos resultados están acordes a Winemiller (1992), puesto que señaló que en las especies de la familia Heptapteridae, a menudo, las hembras presentan mayor tamaño corporal en relación con sus opuestos masculinos, no obstante, puede que exista poca diferencia del tamaño entre los sexos. Ecológicamente en los peces, el dimorfismo sexual en talla y biomasa aparentemente juega un papel importante para reducir la competencia intraespecífica (Wootton, 1998). Para un mejor aprovechamiento o con fines de manejo esta información es fundamental, puesto que lo ideal sería tener un sistema de cultivo de poblaciones de monosexo de hembras de *R. guatemalensis* y *R. laticauda*, debido a que se determinó que estas alcanzaron un mayor crecimiento en talla y biomasa, aunque fue más marcado en la primera especie. Hasta el momento no existen trabajos de la variación del crecimiento por sexos de los dos bagres estudiados, no obstante, Günther (1864) reportó una longitud total de 300.48 mm en la descripción de una hembra de *Pimelodus guatemalensis* (= *R. guatemalensis*) colectada en la Laguna Huamuchal, Guatemala; coincidiendo con la talla máxima teórica ($L_{\infty} = 295$ mm LE) estimada para las hembras de *R. guatemalensis* en el presente estudio. Los resultados de la variación de crecimiento encontrada por sexos de los dos bagres examinados estuvieron también acordes a los presentados en Weis (1980) y Gómez *et al.* (2000), donde se informa el dimorfismo sexual en el tamaño corporal de *Rhamdia quelen*, un bagre que se distribuye desde el sur de México hasta Argentina (Froese y Pauly, 2017). Weis (1980) menciona que en condiciones naturales el macho de *R. quelen* crece más rápidamente que la hembra hasta el primer o segundo año de vida, momento en el cual la hembra de esta especie comienza a tener un crecimiento mayor, esto es para la talla como en la biomasa. Gomes *et al.* (2000) señalaron que la talla asintótica (L_{∞}) calculada para las hembras de *R. quelen* es de aproximadamente 66.5 cm LT y para machos es de 52 cm LT, por ende las hembras presentan una mayor talla y edad que los machos, siendo 21 años la longevidad teórica de las hembras y 11 años para machos. Weis y Castello (1983) determinaron siete grupos de edad (años) con sus correspondientes longitudes totales promedio (en cm) para hembras: I (19.1), II (26.8), III (31.6), IV (35.1), V (38.6) y VI (41.8); y seis grupos de edad para machos: I (17.4), II (26.6), III (31.3), IV (34.8), V (38.3) y VI (41.6) de *R. quelen* a través de otolitos y vertebras en Santa Catarina, Brasil. Estas tallas promedio descritas fueron ocupadas por Benaduce *et al.* (2006) para determinar el dimorfismo sexual en biomasa de *R. quelen* mediante el método de Beverton y Holt (descrito en Kot, 2001), dentro de los resultados, estimaron

que las hembras de dicho bagre alcanzaron un peso máximo (P_{∞}) de 3 kg aproximadamente a la edad de 18 años, mientras que los machos consiguieron su peso máximo 1 kg a la edad aproximada de 12 años, en condiciones naturales de los pantanos de Santa Catarina, Río Grande del sur, Brasil. A pesar de que Weis y Castello (1983) emplearon un método directo, es decir, que se basa en estructuras duras para determinar la edad de *R. quelen*, se observó que las tallas medias de cada edad fueron mayores en las que hembras que en los machos, lo cual coincide de cierta manera con los resultados del presente estudio. Más tarde Benaduce *et al.* (2006) confirmaron el dimorfismo sexual en biomasa para la misma especie, siendo más pesadas las hembras en comparación con los machos, lo cual coincide con los presentes resultados.

A partir de la constante de crecimiento (K) y la talla inicial (t_0) fue posible calcular la longevidad teórica (Taylor, 1960) de los dos bagres estudiados. Das (1994) menciona que regularmente se piensa que los peces con tallas pequeñas (p. ej. *R. laticauda* con un intervalo de talla: 37.8–133.4 mm LE) tienen una longevidad corta, pero esto puede no ser cierto en algunos casos, este patrón fue observado en los bagres estudiados, puesto que la longevidad general de *R. laticauda* fue mayor (12 años) que la estimada para *R. guatemalensis* (10 años), siendo esta última especie la que mostró un intervalo de longitud estándar más amplio (40.56–213.05 mm LE). Las diferencias en las longevidades de los bagres estudiados podría deberse a una serie de factores como el sexo, temperatura, dieta, reproducción, edad de madurez sexual y genética (Das, 1994). En general la longevidad de los bagres, para las diferentes muestras de *R. guatemalensis* en esta investigación varió de cinco a 10 años, mientras que para *R. laticauda* varió de ocho a 13 años. Estos datos indican que los bagres presentan una longevidad relativamente larga, tal como lo sugiere Das (1994). Winemiller y Rose (1992) estimaron que la longevidad (edad máxima en años) promedio de 12 especies de Siluriformes fue de 7.6 años (desviación estándar = 5.1), basándose en una extensa revisión bibliográfica, lo cual es parecido a las longevidades estimadas para los dos bagres estudiados. Das (1994), reportó que la longevidad de los peces varía entre y dentro de una misma especie, no obstante, en el caso de los teleósteos, varía entre dos a 15 años, por lo tanto, la longevidad de los bagres están dentro del intervalo esperado y da confiabilidad a los resultados estimados en este estudio.

La forma y el tipo de crecimiento son adaptaciones importantes a ambientes y épocas del año específicas para facilitar la explotación de los recursos (p. ej. alimentos y espacios) (Granado, 1996; Herler, 2007). El análisis de la relación talla (LE) y biomasa (P), mostró un crecimiento de tipo alométrico negativo ($b < 3$) para la mayor parte de las muestras examinadas de *R. guatemalensis* (población general, durante lluvias, por subcuencas y por sexos) en el cual los individuos presentaron una ganancia en longitud estándar mayor en relación con el peso, no obstante, durante secas se determinó que para este mismo bagre reveló un crecimiento de tipo isométrico en el cual los organismos presentaron un crecimiento proporcional entre la longitud estándar y peso, indicando que este bagre presentó variación del tipo de crecimiento por temporadas del año, quizás para facilitar la explotación de los recursos alimentarios por épocas del año en la zona de Oaxaca de la RBTC, considerada como una área con una marcada temporalidad (Enge y Whiteford, 1989; Dávila *et al.*, 1998; Ortíz-García *et al.*, 2012). El tipo de crecimiento que se obtuvo para la población general de *R. guatemalensis* en este trabajo, está en disconformidad con Chávez *et al.* (1989) y Cruz (2009); los primeros autores determinaron un crecimiento alométrico positivo ($b > 3$) en Chiapas que indicó una ganancia en peso mayor en comparación con la talla; el segundo autor para la misma especie estableció un crecimiento isométrico ($b = 3$) en el área de Oaxaca de la RBTC (Cuadro 32). A partir de estos trabajos citados se podría confirmar que esta especie presenta variación en el tipo de crecimiento según la zona geográfica posiblemente para facilitar la utilización de los recursos como alimentos y espacios (Granado, 1996; Herler, 2007). Las diferencias en los valores de b observados en los trabajos citados respecto a los obtenidos en la presente investigación (Cuadro 32), también pueden atribuirse a una combinación de uno o más factores (Froese *et al.*, 2014): 1. el número de individuos examinados; 2. hábitat de los peces; 3. la disponibilidad del alimento en sus hábitats; 4. el

sexo; 5. la maduración gonadal; y 6. las diferencias en los intervalos de tallas y pesos observados de los peces capturados. En cuanto a *R. laticauda* el análisis de la relación talla y biomasa en la zona de Oaxaca de la RBTC, mostró un crecimiento de tipo alométrico negativo para todas las muestras examinadas (población general, por temporadas, por subcuencas y por sexos), que implica que los individuos tienden a aumentar principalmente en talla que en biomasa, que es similar al crecimiento alométrico negativo encontrado por Cruz (2009) en la misma zona de estudio (Cuadro 32). Los resultados obtenidos en este estudio para *R. laticauda*, está en discordancia con lo reportado por Astudillo-Sebastián y Soto-Galera (2004), quienes determinaron un crecimiento alométrico positivo ($b > 3$) en este taxón en Chiapas (Cuadro 32). Según Granado (1996) es común que la relación entre la talla y biomasa de los peces, presente variaciones de la pendiente (b), porque al emplear el peso total del pez, se incluye el peso de la gónada, y menor medida el del tracto digestivo, el cual varía en los distintos meses del año y es la causa de que la relación presente variaciones a lo largo del ciclo anual (variaciones de la pendiente). Ecológicamente, la forma corporal y el hábitat de cualquier especie dada están estrechamente relacionados (Karachle y Stergiou, 2012). El tipo de crecimiento alométrico negativo indica que el cuerpo de los bagres es fusiforme (Julián-Caballero *et al.*, 2017) y levemente comprimido, es decir, con forma elipsoidal alargada y con pequeñas aletas (pectorales, dorsales y anales), lo que les facilita la movilidad y velocidad en los ríos para la captura de sus presas que ocurren en el bentos, puesto que es la forma que ofrece la menor resistencia (King, 1997) cuando se mueven a través del fondo de los ríos.

Una de las ventajas de este tipo de crecimiento alométrico negativo ($b < 3$), es que los peces presentan una ganancia en talla mayor que en peso (Karachle y Stergiou, 2012), por lo tanto, para las hembras de las especies que presenten este tipo de crecimiento les proporciona un mayor espacio en la cavidad celómica para la maduración ovárica y producción de ovocitos, por lo que se esperaría una fecundidad elevada. Froese *et al.* (2014) señalaron, con respecto a la relación entre la talla y biomasa de los peces que el valor de la pendiente (b) presenta valores de entre 2.5 y 3.5. Esto indica que los valores de las pendientes obtenidos para *R. guatemalensis* (entre 2.63 y 2.99) y *R. laticauda* (entre 2.52 y 2.8) fueron validos, y da confianza a los resultados obtenidos en esta investigación.

Cuadro 32. Longitud máxima observada y relación longitud-peso de *R. guatemalensis* y *R. laticauda* reportada en la literatura y este estudio.

Autores	Especie	Localidad	<i>n</i>	Intervalo de talla	L_{\max}	RLP ($P = aL^b$)	r^2	Crecimiento
Chávez <i>et al.</i> (1989)	<i>R. guatemalensis</i>	Río San Pedro, Tabasco, México	355	nd	nd	$P = 0.0000018L^{3.31}$	0.97	CAP
Greenfield y Thomerson (1997)	<i>R. guatemalensis</i>	Belice	nd	nd	280 mm LE	nd	nd	nd
Martínez (1999)	<i>R. guatemalensis</i>	Oaxaca, México	298	34–308 mm LE	308 mm LE	nd	nd	nd
Miller <i>et al.</i> (2009)	<i>R. guatemalensis</i>	México	nd	nd	300 mm LE	nd	nd	nd
Cruz (2009)	<i>R. guatemalensis</i>	Zona de Oaxaca de la RBTC, México	36	60.25–219 mm LT	219 mm LT	$P = 0.000009L^{3.01}$	0.97	I
Presente estudio*	<i>R. guatemalensis</i>	Zona de Oaxaca de la RBTC, México	124	40.56–213.05 LE	213.05 mm LE	$P = 0.00003L^{2.79}$	0.97	CAN
Greenfield y Thomerson (1997)	<i>R. laticauda</i>	Belice	nd	nd	145 mm LE	nd	nd	nd
Bussing (1998)	<i>R. laticauda</i>	Costa Rica	nd	nd	225 mm LE	nd	nd	nd
Martínez (1999)	<i>R. laticauda</i>	Oaxaca, México	83	34–137 mm LE	137 mm LE	nd	nd	nd
Astudillo-Sebastián y Soto-Galera (2004)	<i>R. laticauda</i>	Chiapas, México	193	40–129.9 mm LE	129.9 mm LE	$P = 0.000007L^{3.23}$	0.98	CAP
Cruz (2009)	<i>R. laticauda</i>	Zona de Oaxaca de la RBTC, México	202	45.09–170.39 LT	223.12 LT	$P = 0.00002L^{2.85}$	0.90	CAN
Miller <i>et al.</i> (2009)	<i>R. laticauda</i>	México	nd	nd	200 mm	nd	nd	nd
Presente estudio*	<i>R. laticauda</i>	Zona de Oaxaca de la RBTC, México	210	37.80–133.40 LE	133.40 mm LE	$P = 0.00003L^{2.77}$	0.93	CAN

n = Tamaño de muestra, nd = Datos no disponibles, LE = Longitud estándar, LT = Longitud total, L_{\max} = Longitud máxima observada de la muestra, RLP = Relación longitud-peso estimadas mediante el modelo de regresión potencial ($P = aL^b$), r^2 = Coeficiente de determinación, CAP = Crecimiento alométrico positivo, I = Crecimiento isométrico, CAN = Crecimiento alométrico negativo. *Se indica los valores de la población general de cada bagre analizado.

9.2 Maduración gonadal

La proporción sexual de 1:1 (un macho por cada hembra) aumenta la probabilidad de éxito reproductivo (Pianka, 2000; Oso *et al.*, 2011) y en peces la proporción teórica es de 1:1 (Nikolsky, 1963; Wootton, 1998; Nandikeswari *et al.*, 2016). La proporción sexual de machos y hembras de *R. guatemalensis* no difirió significativamente de la proporción esperada de 1:1 en todas las muestras examinadas (población general, por temporadas y por subcuencas). En esta investigación se esperaba que el sexo dominante para *R. guatemalensis* fueran las hembras, puesto que su dominancia fue documentada en dos trabajos (Chávez *et al.*, 1989; Soto-Galera, 2006) (Cuadro 33) y porque en Quintana Roo fue reportado que la proporción sexual de este bagre fue de casi dos hembras por cada macho (Schmitter-Soto, 1998). En esta investigación, las hembras de *R. guatemalensis* no dominaron sobre los machos, causado probablemente porque exista una pesca sesgada hacia las hembras en la zona de Oaxaca de la RBTC, debido a que éstas alcanzan una mayor longitud estándar y peso que los machos, lo cual podría hacer variar la proporción sexual (Rodríguez-Félix *et al.*, 2016). Si la proporción natural es 1:1 o dominan las hembras, entonces es más importante la producción de ovocitos que el suministro de esperma, y la proporción observada reflejaría alteración de hábitat o sobrepesca de hembras (Rodríguez-Félix *et al.*, 2016). Entonces, para *R. guatemalensis* se debe procurar proteger a las hembras en la zona estudiada debido a que éstas se encuentran más expuestas a la pesca selectiva, por lo tanto, es necesario establecer una talla mínima de captura para las hembras de esta especie. El predominio de las hembras de *R. guatemalensis* en los trabajos anteriores es posiblemente el resultado de diferentes longevidades estimadas en este trabajo, ya que las hembras parecen tener mayores longevidades (ocho años) que los machos (cinco años), por lo tanto, esta diferenciación tan marcada en la longevidad intersexual puede determinar el predominio de hembras (Vazzoler, 1996; Fitz *et al.*, 2016) en el río San Pedro, Tabasco (Chávez *et al.*, 1989), en Quintana Roo (Schmitter-Soto, 1998) y en los corredores biológicos de Chiapas (Soto-Galera, 2006). Para la misma especie, se encontró una proporción sesgada hacia los machos en el área de Oaxaca de la RBTC (Cruz, 2009). Por otra parte, la proporción sexual de machos y hembras de *R. laticauda* no difirió significativamente de la proporción esperada de 1:1 en todas las muestras examinadas (población general, por temporadas y por subcuencas), lo cual es similar a lo reportado en la bibliografía (Soto-Galera, 2006; Cruz, 2009) (Cuadro 33). Como esta proporción fue 1:1 para las poblaciones de *R. laticauda* estudiadas (incluyendo los resultados de este estudio), entonces para este bagre es más importante la producción de ovocitos que el suministro de esperma (Rodríguez-Félix *et al.*, 2016). Lo anterior también posiblemente se debe porque en el apartado de crecimiento de este estudio (apartado 8.2.2.4) se estimó que *R. laticauda* presenta una ligera diferenciación en la longevidad teórica intersexual (machos = 12 años y hembras = 13 años). Esto hace que las hembras y los machos de *R. laticauda* sean capturados de manera equitativa y que la proporción sexual no sea sesgada hacia un determinado sexo (Kraak y Pen, 2002). En caso contrario, si dominaran los machos, significaría que para la población de peces estudiados es más importante asegurar el suministro de esperma que maximizar la producción de huevos (Rodríguez-Félix *et al.*, 2016), sin embargo, para muchos Siluriformes esto no suele ocurrir y es común registrar un dominio de hembras o una proporción de 1:1 (Soto-Galera, 2006; Cruz, 2009; y en esta investigación). Por ejemplo en *R. quelen* (familia Heptapteridae) la proporción sexual encontrada fue 1:1.6 siendo las hembras las que dominaron el río Sinú Colombia (Olaya-Nieto *et al.*, 2010). Para *Pseudoplatystoma tigrinum* (familia Pimelodidae) la proporción sexual fue de 1:2 a favor de las hembras en la Cuenca del río Apure, Venezuela (Pérez *et al.*, 2012). Para *Pimelodella lateristriga* (familia Pimelodidae) la proporción sexual fue 1:1.7 nuevamente a favor de las hembras en Brasil (Moraes *et al.*, 2013). Varios autores (Nikolsky, 1963; Vazzoler, 1996; Wootton, 1998) han señalado que la proporción sexual también puede variar según los hábitats, los recursos tróficos y las épocas del año.

Cuadro 33. Proporción sexual registrada para las especies de *Rhamdia* en la literatura y este estudio.

Autores	Especie	Localidad	Tamaño de muestra	Número de machos	Número de hembras	Proporción sexual (macho: hembra)	χ^2_0
Chávez <i>et al.</i> (1989)	<i>R. guatemalensis</i>	río San Pedro, Tabasco, México	262	76	186	0.41:1	46.1*
Soto-Galera (2006)	<i>R. guatemalensis</i>	Chiapas, México	40	11	29	0.38:1	8.1*
Cruz (2009)	<i>R. guatemalensis</i>	Zona de Oaxaca de la RBTC	18	15	3	5:1	8*
Este estudio (Población general)	<i>R. guatemalensis</i>	Zona de Oaxaca de la RBTC	60	32	28	1.14:1	0.27
Soto-Galera (2006)	<i>R. laticauda</i>	Chiapas, México	60	34	26	1.31	1.06
Cruz (2009)	<i>R. laticauda</i>	Zona de Oaxaca de la RBTC	91	50	41	1.22	0.89
Este estudio (Población general)	<i>R. laticauda</i>	Zona de Oaxaca de la RBTC	109	57	52	1.10:1	0.23

* = indica diferencias significativas de la proporción sexual esperada (1:1) con base a la prueba de χ^2 .

La temporada de reproducción y desove para las hembras de *R. guatemalensis* y *R. laticauda*, determinada por los estadios de maduración gonadal que describe Nikolsky (1963) y el índice gonadosomático y hepatosomático, permiten aseverar que para ambos taxones ocurre tanto en la época lluviosa como en la temporada de secas en la zona de Oaxaca de la RBTC, puesto que los valores del índice gonadosomático se registraron inversos con los del índice hepatosomático, lo cual indica que ambos bagres estudiados exhiben un período reproductivo amplio, coincidiendo con lo reportado en la literatura siguiente. Chávez *et al.* (1989) para *R. guatemalensis* establecieron una época de reproducción que incluye los meses de junio a septiembre, seguido de un reposo que va de octubre a abril-mayo en la cuenca del río San Pedro, Tabasco. Asimismo, Schmitter-Soto (1998) observó que las poblaciones de la misma especie presentan una amplia época de reproducción en Quintana Roo, abarcando de marzo a julio. Soto-Galera (2006) apunta que en los meses de enero, junio y noviembre se detectaron hembras de *R. guatemalensis* con gónadas completamente maduras en los corredores biológicos de Chiapas (Sierra Madre del Sur y Selva Maya-Zoque). Por otro lado, para *R. laticauda*, Astudillo-Sebastián y Soto-Galera (2004) en algunos ríos de Chiapas, informaron que se percibieron hembras maduras durante enero y noviembre de 2003. En ese mismo estado, pero específicamente en la Sierra Madre del Sur y Selva Maya-Zoque, se han registrado hembras de *R. laticauda* próximas a reproducirse en los meses de enero y febrero (Soto-Galera, 2006). En el Alto Uruguay, el desove de *R. quelen* tiene lugar a lo largo del año, aunque con una mayor intensidad en la primavera (Zaniboni-Filho y Schulz, 2003). La información brindada por los autores citados permiten confirmar que para las especies del género *Rhamdia* suelen existir variaciones importantes en el período reproductivo, causado porque las especies de la familia Heptapteridae (Winemiller, 1992) muestran una sincronía entre la temporada de mayor precipitación de la zona geográfica y la época de reproducción, por lo tanto, las épocas reproductivas y de desove de estos taxa están bajo la influencia de condiciones ambientales que les sean favorables, como la temperatura y el fotoperiodo (Granado, 1996; Wootton, 1998; Winemiller, 2005). Los datos anteriores son importantes porque permiten señalar que para *R. guatemalensis* y *R. laticauda*, el período de reproducción tendría lugar con mayor intensidad posiblemente entre junio y septiembre, coincidiendo con las mayores posibilidades de lluvia en la zona de Oaxaca de la RBTC (Enge y Whiteford, 1989; Ortíz-García *et al.*, 2012), por lo que ambos peces deberían ser protegidos en esos meses del año (junio y septiembre) en la zona estudiada.

Morris (1987) definió con precisión el macrohábitat como el área espacial en la que las especies realizan todas sus funciones biológicas. Con base a los resultados de este estudio se podría considerar la parte de Oaxaca de la RBTC como un importante macrohábitat en el ciclo de vida de *R. guatemalensis* y *R. laticauda*, donde se pueden encontrar machos y hembras sexualmente inmaduros y maduros y donde los bagres encuentran diversos alimentos (Cruz, 2009; y los resultados de esta investigación) y refugios (Martínez, 2007; Martínez *et al.*, 2007). Mediante la escala macroscópica de maduración gonadal (Nikolsky, 1963) y los índices gonadosomático y hepatosomático se determinó que las dos bagres estudiados ocupan tanto la subcuenca río Salado como la del río Quiotepec para reproducirse y desovar, debido a que se logró observar en ambas subcuencas hembras sexualmente maduras, y porque se encontró una relación inversa entre el índice gonadosomático y hepatosomático entre subcuencas. La presente información es esencial para proponer medidas de conservación dirigidas a evitar la explotación de organismos en condición reproductiva en la zona de Oaxaca de la RBTC, dado que si el mecanismo de reproducción se interrumpe capturando individuos que aún no se han reproducido al menos una vez en su vida, las especies pueden desaparecer localmente (Nandikeswari, 2016; Rahman, 2016), sin embargo, para lograr este objetivo es necesario conocer la talla de primera madurez sexual de los organismos.

9.3 Talla de primera madurez sexual

El conocimiento de la talla de primera madurez sexual (L_m) y la temporada de desove detecta la longitud y cuándo los peces deben ser protegidos y por lo tanto es importante para el correcto manejo y conservación de las especies de peces autóctonas (Granado, 1996). En campo fue observado que *R. guatemalensis* y *R. laticauda* no se pueden diferenciar los machos y hembras por su colorido, o en términos científicos, no presentan dicromatismo sexual (Bell y Zamudio, 2012), la forma más práctica de distinguir entre los sexos en su hábitat es cuando están maduros o en estadio de predesove cuando las hembras presentan un ensanchamiento en la región abdominal y por la coloración amarilla que exhiben los ovocitos maduros, pudiéndose observar a simple vista porque los dos bagres no presentan escamas. Debido a estas características mencionadas es esencial establecer una L_m para ambos sexos o para la población general de cada bagre en la zona estudiada, debido a que es común confundir las hembras de los machos. Basándose en lo anterior, se estableció que la L_m estimada mediante la curva logística para población general de *R. guatemalensis* fue 70 mm LE, para lo cual se requiere establecer una talla mínima de captura de 7 cm de longitud estándar para la conservación de este bagre en la zona de Oaxaca de la RBTC. Este resultado estimado para *R. guatemalensis* fue cercano a otros reportes: de entre 90 a 100 mm LE (Schmitter-Soto, 1998) y 80 mm LE (Soto-Galera, 2006), dado que la talla de primera madurez sexual es afectada por las condiciones ambientales de cada zona geográfica, la temperatura, el fotoperiodo y disponibilidad de alimento (Rahman, 2016). Por sexos los resultados de las curvas logísticas sugieren que los machos de *R. guatemalensis* alcanzaron la L_m a una talla menor (84 mm LE) que las hembras (100 mm LE). Estos resultados coinciden notablemente con las estimaciones del programa de Froese y Binohlan (2000): 83.47 mm LE para machos y 124.52 mm LE para hembras. Un patrón similar fue reportado para *R. guatemalensis* en Tabasco (Chávez *et al.*, 1989), en dicha investigación se estimó que los machos maduraron sexualmente a una talla menor (170 mm LT) que las hembras (215 mm LT). En otros estudios (Narahara *et al.*, 1985; Gomes *et al.*, 2000; Olaya-Nieto *et al.*, 2010) se mencionan resultados semejantes a los de este trabajo, es decir, apuntan que para *Rhamdia quelen*, los machos alcanzan la madurez sexual a una talla menor que las hembras (Cuadro 33). Pérez *et al.* (2012) encontró un patrón similar para el bagre *Pseudoplatystoma tigrimum* (Siluriformes: Pimelodidae) en la cuenca río Apure, Venezuela; los resultados de esta investigación sugieren que los machos alcanzaron la L_m a una longitud furcal menor (56.4 cm) que las hembras (69.4 cm). Para *R. laticauda* la L_m calculada mediante a la curva logística fue de 90 mm LE para ambos sexos para lo cual se requiere establecer un talla mínima de captura de 9 cm de longitud estándar para la conservación de este pez en el área de Oaxaca de la RBTC. Es resultado

obtenido fue cercano a lo estimado por Soto-Galera (2006) en Chiapas para la misma especie: 64.5 mm LE. Por sexos de *R. laticauda* la L_m estimada por medio de las curvas logísticas fue de 92 mm LE para machos y 99 mm LE para hembras. Estos resultados fueron parecidos a los cálculos del programa de Froese y Binohlan (2000): 70.95 mm LE para machos y 95.06 mm LE para hembras. Sin embargo, Astudillo-Sebastián y Soto-Galera (2004) presentaron una talla de madurez sexual opuesta a lo estimado en esta investigación; en dicho trabajo los autores reportaron que las hembras de *R. laticauda* maduraron antes (75.5 mm LE) que los machos (98.6 mm LE) en Chiapas. Sin embargo, los resultados obtenidos mediante las curvas logísticas y el programa permiten confirmar que los machos de las dos especies de *Rhamdia* examinadas, entran a la madurez sexual a menores tallas que las hembras. Lo anterior podría estar relacionado con el proceso de maduración gonadal y las características reproductivas de cada sexo (King, 2007). Los machos son maduros y fértiles a menores tallas, porque destinan la energía principalmente a la maduración testicular para la producción de espermatozoides (Graeff *et al.*, 2008), este rasgo permite que los machos entren al estado de madurez sexual a menores tallas que las hembras. En las hembras, el retraso en la talla de madurez evitaría el desvío de energía a la maduración ovárica (Licandeo *et al.*, 2006) y permitiría incrementar la talla corporal, que es necesaria para proveer un mayor espacio en la cavidad celómica para la producción de ovocitos (Shine, 1988; Licandeo *et al.*, 2006). Comparando los resultados de esta investigación con la literatura (Cuadro 33) permiten señalar que para las especies del género *Rhamdia* suelen existir variaciones importantes en las tallas de madurez sexual según la zona geográfica, causado porque la primera maduración gonadal de estos bagres esta estrechamente relacionado con los mayores niveles de precipitaciones de cada zona geográfica (Ortega-Lara *et al.*, 2002).

Cuadro 33. Valores de la talla de primera madurez sexual (L_m) registrada para de las especies del género *Rhamdia* de la literatura y este estudio.

Autores	Especie	Localidad	L_m
Chávez <i>et al.</i> (1989)	<i>R. guatemalensis</i>	río San Pedro, Tabasco, México	M = 170 mm LT; H = 215 mm LT
Schmitter-Soto (1998)	<i>R. guatemalensis</i>	Quintana Roo	AS = 90–100 mm LE
Soto-Galera (2006)	<i>R. guatemalensis</i>	Chiapas, México	AS = 80 mm LE
Presente estudio*	<i>R. guatemalensis</i>	Zona de Oaxaca de la RBTC, México	AS = 70 mm LE M = 84 mm LE; H = 100 mm LE
Astudillo-Sebastián y Soto-Galera (2004)	<i>R. laticauda</i>	Chiapas, México	M = 98.6 mm LE; H = 73.5 mm LE
Soto-Galera (2006)	<i>R. laticauda</i>	Chiapas, México	AS = 64.5 mm LE
Presente estudio*	<i>R. laticauda</i>	Zona de Oaxaca de la RBTC, México	AS = 90 mm LE; M = 91 mm LE; H = 99 mm LE
Narahara <i>et al.</i> (1985)	<i>R. hilarii</i> (= <i>R. quelen</i>)	río Jaguari, Brasil	M = 134 mm LT; H = 140 mm LT
Gomes <i>et al.</i> (2000)	<i>R. quelen</i>	Brasil	M = 134 mm LT; H = 165 mm LT
Olaya-Nieto <i>et al.</i> (2010)	<i>R. quelen</i>	río Sinú, Colombia	M = 236 mm LT; H = 241 mm LT

AS = Ambos sexos, M = Machos, H = Hembras, LE = Longitud estándar, LT = Longitud total. * = se indican los resultados de las curvas logísticas para realizar la comparación con la literatura, puesto que es más común.

Para la población general, machos y hembras de las dos especies de *Rhamdia* inspeccionados, la talla de primera madurez necesaria para la reproducción, se alcanzó durante el primer año de edad. Los presentes resultados coinciden notablemente con lo consignado en la bibliografía siguiente. Gomes *et al.* (2000) menciona que los individuos de ambos sexos de *R. quelen* maduran sexualmente alrededor de un año de edad. Según Ortega-Lara *et al.* (2002) en la mayoría de las especies del género *Rhamdia* la primera madurez sexual se presenta al final del primer año de vida, coincidiendo con la

estación lluviosa de la zona geográfica estudiada. Ghiraldelli *et al.* (2007) reportan que los machos de *R. quelen* presentaron una actividad reproductiva precoz (siete meses), comparado con las hembras (10 meses), basándose en la caracterización de los estadios gonadales de organismos cultivados en viveros de tierra de la región sur de Brasil (estado de Santa Catarina). Por su parte, Graeff *et al.* (2008) mencionan que los machos de *R. quelen* son capaces de reproducirse en la naturaleza en torno a los 180 días, mientras que para hembras es alrededor del primer año de vida, basándose en la observación de organismos cultivados en el estado de Santa Catarina, Brasil.

9.4 Fecundidad

Para *R. guatemalensis* la fecundidad promedio fue de 9 347 ovocitos, mientras que para *R. laticauda* fue 2 379 ovocitos, sugiriendo un mayor potencial reproductivo para la primera especie. La baja fecundidad absoluta estimada en las hembras de *R. laticauda*, podría deberse a que las hembras mostraron un menor intervalo de talla ($n = 14$, 83.63–111 LE mm), implicando un menor espacio en la cavidad celómica que limita la producción de ovocitos (Shine, 1998) comparado con las hembras de *R. guatemalensis* que presentaron mayor intervalo de talla ($n = 13$, 90.36–213.05 LE mm). Esta alta fecundidad absoluta estimada sugiere que ambos taxones presentan una estrategia reproductiva en común, dado que producen un elevado número de ovocitos por hembra que posiblemente está asociado a una ausencia de cuidado parental y a una alta mortalidad natural de los juveniles y de adultos debido al esfuerzo reproductivo (Granado, 1996; Bockmann y Guazelli, 2003; Winemiller, 2005). Desde el punto de vista de la producción acuícola, el número de ovocitos que podrían ser producidos a partir de un individuo reproductor permite evaluar el potencial reproductivo y comercial de una población de peces (Nandikeswari, 2016); y con el conocimiento previo de la fecundidad puede inducirse el desove e incubación de huevos en condiciones artificiales para obtener organismos para el consumo, ornamentación y repoblación en los cuerpos acuáticos (Jan *et al.*, 2014; Wagle, 2014). Los presentes resultados son menores a lo reportado por Chávez *et al.* (1989) para *R. guatemalensis* ($n = 15$) en la Cuenca del río San Pedro, Tabasco, debido a que esta especie mostró un valor de fecundidad absoluta promedio de 51 893 ovocitos para un promedio de 287 mm LT. La fecundidad absoluta de *R. guatemalensis* en los corredores biológicos de Chiapas (Sierra Madre del Sur y Selva Maya-Zoque), fluctúa entre los 1 400 y 16 000 ovocitos en hembras menores de 115 mm LE (Soto-Galera, 2006), lo cual es cercano en parte al intervalo conseguido en el presente estudio (2 994–20 310 ovocitos). Para *R. laticauda* en el estado de Chiapas, la fecundidad varía de entre 950 y 1 100 ovocitos por hembra (Soto-Galera, 2006), lo cual fue menor al intervalo obtenido en el presente trabajo (997–11 455 ovocitos). Recientemente, Olaya-Nieto *et al.* (2010) estimaron mediante el método gravimétrico un valor de fecundidad absoluta media para *R. quelen* ($n = 125$) de 26 305 ovocitos para un intervalo de 184 mm a 350 mm LT, en el Bajo río Sinú, Colombia, resultado que es notablemente menor a lo estimado para *R. guatemalensis* y *R. laticauda* en el presente trabajo. La información citada permite señalar que una mayor talla en las hembras de las especies del género *Rhamdia* puede mejorar el éxito reproductivo, en particular mediante la producción de ovocitos (Winemiller, 1992). Varios autores (Jan *et al.*, 2014; Jahan *et al.*, 2015; Marčić *et al.*, 2017) señalan que la fecundidad varía entre especies y dentro de una misma especie, dependiendo de la edad de las hembras, la talla de los peces examinados y las condiciones ambientales (temperatura del agua, disponibilidad de alimentos y temporada del año).

9.5 Dieta

Los valores medios del índice intestinal, presentados para la población general de *R. guatemalensis* y *R. laticauda* evidencian una dieta carnívora, coincidiendo con lo obtenido por Becker *et al.* (2010) para *Rhamdia quelen*; dichos autores para siete ejemplares estimaron el índice intestinal y obtuvieron un valor medio de 0.65 en el estado de Santa María, Brasil; y concluyen que la dieta de este bagre es

carnívora. En general, los peces carnívoros poseen estómagos voluminosos con pH ácido y presencia de jugos gástricos, principalmente pepsinógenos (García *et al.*, 1993) para digerir exoesqueleto, escamas, carne y hueso de las presas ingeridas; y tienen el intestino más corto que los peces herbívoros u omnívoros porque la cantidad de alimento ingerido es menor y la calidad superior, provocando una digestión más rápida (Pouilly *et al.*, 2003; Dinh *et al.*, 2016; Yang *et al.*, 2017). Por lo tanto, la alimentación carnívora en los peces se considera más ventajosa en términos de energía, mientras que las dietas herbívoras u omnívoras requieren cantidades mayores de alimentos o adaptaciones morfológicas como intestinos más largos para satisfacer con las demandas energéticas (Wootton, 1998; Karachle y Stergiou, 2012). Sin embargo, a pesar de que el índice intestinal es un buen indicador de la dieta de las especies de peces (Ruiz, 2010; Becker *et al.*, 2010), el análisis cualitativo de los tubos digestivos es necesario para conocer el origen (acuático o terrestre), hábitat y el estadio de desarrollo de las presas consumidas por los peces, con el fin de conocer el hábito alimentario que presenta los organismos estudiados. Por otro lado, el análisis cuantitativo de la dieta determina la abundancia, frecuencia y biomasa de los alimentos y permite cuantificar la diversidad, especialización y sobre posición dietaria, confirmando el nivel trófico de los peces y para conocer la repartición del recurso trófico en una comunidad ictiofaunística.

El análisis general de la dieta de *R. guatemalensis* para la zona de Oaxaca de la RBTC permite categorizarlo como un pez invertívoro acuático-carnívoro (Golstein y Simon, 1998) y consumidor terciario (Yáñez-Arancibia, 1978; Sharma, 2009), presentando un hábito bentófago, mostrando una diversidad alimentaria media y una dieta especializada, ratificando los resultados previamente reportados en México para el mismo bagre (Chávez *et al.*, 1989; Schmitter-Soto, 1998; Soto-Galera, 2006; Cruz, 2009; Anzueto *et al.*, 2013), donde se concluye que esta especie tiene una preferencia hacia el consumo de invertebrados acuáticos y los peces de la familia Poeciliidae principalmente (Cuadro 34). Por otra parte, *R. laticauda* fue considerado para la zona de Oaxaca de la RBTC como un pez invertívoro acuático y consumidor secundario, presentado un hábito bentófago (Golstein y Simon, 1998; Sharma, 2009), mostrando una diversidad alimentaria media ($H' = 1.55$) y una evidente especialización ($B_A' = 0.12$), alimentándose primariamente de Ephemeroptera (50.1% I_{IR}), coincidiendo con la literatura (Astudillo-Sebastián y Soto-Galera, 2004; Soto-Galera, 2006; Cruz, 2009; Anzueto *et al.*, 2013), donde se describe que este bagre se alimenta primordialmente de los invertebrados acuáticos y ocasionalmente de los peces (Cuadro 34). En los dos bagres el hábito bentófago de alimentación estuvo estrechamente relacionado con la posición ventral de la boca y la presencia de barbillones sensoriales que es lo común en el orden Siluriformes (Miller, 1984; Kobelkowsky y Castillo-Rivera, 1995; Kobelkowsky, 1998) y en la familia Heptapteridae (Bockmann y Guazelli, 2003). Los dos bagres presentaron una diversidad alimentaria media (Margalef, 1998), originado porque fueron clasificados tróficamente como carnívoros mediante el índice intestinal (Yang *et al.*, 2017), lo cual determinó que la cantidad de alimento ingerido fuese menor y calidad fuese superior (Pouilly *et al.*, 2003). Asimismo, se determinó que los dos bagres analizados presentaron una tendencia hacia la especialización dietaria (amplitud alimentaria reducida) indicando que no consumen indiscriminadamente cualquier organismo que este dentro de su espectro de aceptabilidad, por el contrario, fueron selectivos al momento de alimentarse y prefirieron ciertos alimentos que ocurren en el bentos como Ephemeroptera, Trichoptera, Diptera, Megaloptera (consumido por ambos bagres), Plecoptera y Odonata (consumido exclusivamente por *R. laticauda*). Esta discriminación por parte de *R. guatemalensis* y *R. laticauda* se debe a la presencia de tres pares de barbillones sensoriales y táctiles, los cuales están relacionados con la detección (mediante papilas gustativas) y selección del alimento antes de ser ingerido (Miller, 1984; Kobelkowsky y Castillo-Rivera, 1995; Kobelkowsky, 1998). Los presentes resultados coinciden con lo reportado por Pouilly *et al.* (2006) para *R. quelen*; en dicha investigación para 28 organismos estimaron el índice estandarizado de Levins (B_A) y obtuvieron un valor de 0.16 en la cuenca andina del Alto-Beni, Bolivia; y concluyen que es un bagre invertívoro especialista. Determinar la especialización dietaria (como en esta investigación) o el hábitat de los organismos es útil para comprender las disminuciones

de las poblaciones de una especie dada, y para abordar medidas de conservación adecuadas (Costa *et al.*, 2015). Esto porque a menudo, las especies especialistas tienen dietas y requerimientos de hábitat muy específicos, y son potencialmente más vulnerables a la fragmentación del medio y disminución de los alimentos, y como resultado son más propensas a la extinción que las especies generalistas (Pianka, 2000; Costa *et al.*, 2015). Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera son cuatro órdenes pertenecientes a la clase Insecta que ocurren en una zona específica de los ríos que es el bentos y forman el índice Ephemeroptera Plecoptera y Trichoptera para determinar la calidad del agua, porque son sensibles a las perturbaciones ambientales (Klemm *et al.*, 1990; Merrit *et al.*, 2008). La importancia de los órdenes EPT sensibles a la alteración del medio en la dieta de *R. guatemalensis* y *R. laticauda* los posiciona como modelos indicadores de la calidad del agua (Martínez-Ramírez, 2002) y la vulnerabilidad de los bagres a la fragmentación del hábitat (principalmente por la construcción de caminos, la extracción desmedida de grava y arena, y al verter aguas residuales domésticas e industriales al cauce de los ríos) en la zona de Oaxaca de la RBTC.

Cuadro 34. Dieta de las especies del género *Rhamdia* en México. *n* = Tamaño muestra. IT = Intervalo de talla, LT = Longitud total, LE = Longitud estándar, DN = Datos no disponibles.

Especie	<i>n</i>	IT (mm)	Dieta	Autor (es)
<i>R. guatemalensis</i>	35	DN	Consume peces, macrocrustáceos, insectos, vegetales superiores, moluscos, vermes, arácnidos y vertebrados terrestres.	Chávez <i>et al.</i> (1989)
<i>R. guatemalensis</i>	DN	DN	Se alimenta de peces (<i>Astyanax</i> y <i>Poecilia</i>), invertebrados acuáticos (insectos, crustáceos), invertebrados terrestres, frutos y restos de plantas	Schmitter-Soto (1998)
<i>R. guatemalensis</i>	40	DN	Esta especie tiene una dieta variada aunque es claramente carnívora al consumir larvas y ninfas de insectos bentónicos en tallas pequeñas; y en tallas medianas logra capturar decápodos y peces.	Soto-Galera (2006)
<i>R. guatemalensis</i>	19	66–219 LT	Consume ninfas de insectos hemimetábolos (efemerópteros, hemípteros y plecópteros), larvas de insectos holometábolos (megalópteros, coleópteros, dípteros, tricópteros, lepidópteros e himenópteros); y peces de la familia Poeciliidae.	Cruz (2009)
<i>R. guatemalensis</i>	DN	DN	Es una especie de hábito carnívoro, alimentándose principalmente de larvas de insectos acuáticos y en baja proporción, pequeños crustáceos; y peces pequeños.	Anzuetto <i>et al.</i> (2013)
<i>R. laticauda</i>	193	40–160 LE	Es un pez predominantemente entomófago en tallas pequeñas (40–69.9 mm LE), carcinófago y entomófago en tallas medianas (70–99.9 mm y 100–129.9 mm LE) y	Astudillo-Sebastián y Soto-Galera (2004)

			carcinófago en tallas grandes (130–160 mm LE).	
<i>R. laticauda</i>	60	DN	Consume invertebrados bentónicos, preferentemente efímeras y tricópteros en tallas pequeñas; y en tallas medianas (150 y 200 mm LE) esta especie consume en bajas proporciones a decápodos.	Soto-Galera (2006)
<i>R. laticauda</i>	99	40–179 LT	Consume ninfas de insectos hemimetábolos (efemerópteros, hemípteros, plecópteros y odonatos), larvas de insectos holometábolos (megalópteros, coleópteros, dípteros, tricópteros, lepidópteros e himenópteros), peces de la familia Poeciliidae, ostrácodos, arácnidos, restos de vegetales, algas; y semillas.	Cruz (2009)
<i>R. laticauda</i>	DN	DN	En tallas pequeñas prefiere a efímeras y tricópteros, mientras que en tallas medianas además de las categorías taxonómicas antes citadas consumen en baja proporción a decápodos hasta que este último grupo se convierte casi en el único elemento de la dieta en los individuos de entre 150 y 200 mm LE.	Anzueto <i>et al.</i> (2013)
<i>R. parryi</i>	50	DN	Consume larvas y ninfas de insectos que ocurren en el bentos y presenta variaciones ontogenéticas en el tamaño de las presas consumidas conforme aumentan en talla los peces.	Soto-Galera (2006)

Temporalmente, se observó que en lluvias *R. guatemalensis* fue un pez invertívoro acuático-carnívoro y consumidor terciario, alimentándose secundariamente de cuatro órdenes de insectos con base al índice de importancia relativa: Diptera (35.2%), Cyprinodontiformes (26.2%), Ephemeroptera (20%) y Megaloptera (10.5%). En cambio, en secas *R. guatemalensis* fue considerado como un pez invertívoro acuático y consumidor secundario, alimentándose preferentemente de Diptera (40.6% I_{IR}). Por otra parte, *R. laticauda* fue considerado para la zona de Oaxaca de la RBTC como un bagre invertívoro acuático y consumidor secundario tanto en la época lluviosa como en secas, aunque en lluvias el alimento preferencial fue Diptera (54.6% I_{IR}) y en secas fue Ephemeroptera (58.1% I_{IR}). El análisis temporal de la dieta de ambos bagres evidencian que Diptera y Ephemeroptera son la base de su alimentación en la época lluviosa y de seca. La prueba de χ^2 confirmó que hubieron diferencias significativas entre la dieta de los dos bagres estudiados por épocas del año y las dos especies analizadas mostraron una diversidad alimentaria media en lluvias y una diversidad baja en secas y una dieta especializada en las dos temporadas estudiadas. Lo anterior, porque la temporada de lluvias es una época importante en cuanto al ciclo de vida de los peces (p. ej. *R. guatemalensis* y *R. laticauda*) que presentan una estrategia estacional (largo periodo de vida, baja sobrevivencia de juveniles y adultos, madurez sexual ≥ 1 año de edad, fecundidad elevada y sin cuidados parentales) (Winemiller,

1992; Winemiller y Rose, 1992; Winemiller, 2005), puesto que en dicha época del año, los peces deben consumir un número importante de alimentos, debido a que se da inicio el ciclo reproductivo, en otras palabras, es la etapa previa a la maduración gonadal (gónadas en maduración y maduras) y de reproducción de los peces (Lowe-McConnell, 1964; Wootton, 1998; Winemiller, 1992), por lo que el coincidir el período reproductivo con la estación lluviosa, puede ser una estrategia evolutiva para que los juveniles aprovechen la abundancia de recursos, ya que la productividad y diversidad de la materia de origen autóctono y alóctono es mayor durante esa época en comparación con la temporada de seca (Winemiller, 1990). Las diferencias en la dieta de las dos especies analizadas entre épocas del año también puede ser como consecuencia del resultado de la disponibilidad temporal de los alimentos en la zona de Oaxaca de la RBTC (Valle de Cuicatlán), debido que esta zona presenta dos estaciones bien marcadas, la época de lluvias (entre junio y septiembre) y la de estiaje (entre noviembre hasta abril) (Arriaga *et al.*, 2000; Ortiz-García *et al.*, 2012). Ortaz *et al.* (2011) han señalado que la época de secas (aguas bajas) se considera como la de menor disponibilidad de alimento para los peces invertívoros, lo cual concuerda con esta investigación. El hecho de registrar una menor diversidad y amplitud alimentaria en secas en la zona de Oaxaca de la RBCT, puede ser consecuencia de la disminución en la disponibilidad de insectos acuáticos bentónicos por condiciones ambientales adversas como (Ortiz *et al.* 2011): la reducción del nivel hidrométrico del río y la difusión de oxígeno por la disminución de la turbulencia, puesto que los insectos acuáticos a menudo presentan respiración acuática.

Los bagres analizados no son especies migratorias de acuerdo con Martínez-Ramírez (com. pers.), esto indica que los peces analizados permanecen en un sitio determinado durante todo su ciclo de vida, por lo que la dieta de estos bagres, puede ser utilizado para conocer la abundancia relativa de las presas a través del análisis de los tractos digestivos de manera espacial. Los cambios en el comportamiento alimentario de los bagres por subcuencas podría deberse por varias causas: el crecimiento de los peces, por los cambios estacionales en la disponibilidad del alimento, por la competencia interespecífica o bien como resultado de las diferencias en la estructura del hábitat (Granado, 1996). Las divergencias espaciales en la composición de la dieta de los bagres entre subcuencas en la zona de Oaxaca de la RBTC, podrían relacionarse con los intervalos de tallas registradas y con la disponibilidad de los alimentos. Para *R. guatemalensis* se registró un intervalo de talla más amplio en la subcuenca del río Salado en relación con la del río Quiotepec, lo cual originó que en la primera subcuenca se consumieran exclusivamente a los peces Cyprinodontiformes (*Poecilia sphenops*, *Poeciliopsis fasciata* y *Poeciliopsis gracilis*), por lo que se clasificó como un consumidor terciario, mostrando una diversidad alimentaria media y una dieta especializada, mientras que en la subcuenca río Quiotepec el mismo bagre fue un consumidor secundario, mostrando una diversidad baja y una dieta especializada. Por otra parte, para *R. laticauda* se determinó un intervalo más amplio de talla en la subcuenca del río Quiotepec en comparación con la del río Salado, lo cual determinó que en los tractos digestivos revisados de la primera subcuenca se encontraran alimentos como vertebrados (Characiformes, Cyprinodontiformes y Anura), Odonata, Decapoda, Megaloptera, siendo estos tres últimos considerados como presas relativamente grandes (Merrit *et al.*, 2008; Lancaster y Downes, 2013). Este análisis indica que los bagres estudiados presentan una gran adaptabilidad a la disponibilidad espacial y abundancia de los recursos tróficos para su dieta (Gerking, 1994) entre la subcuenca del río Quiotepec y la del río Salado, sin embargo, fue más marcado en *R. guatemalensis* puesto que tiene la capacidad de ocupar distintos niveles tróficos por subcuencas.

R. guatemalensis presentó diferencias alimentarias por sexos, permitiendo considerar a las hembras como invertívoras acuáticas-carnívoras y consumidoras terciarias, mostrando una diversidad dietaria media con una tendencia hacia la especialización, alimentándose de Megaloptera preferentemente según el índice de importancia relativa. En cambio, los machos fueron considerados como invertívoros acuáticos y consumidores secundarios, mostrando una diversidad dietaria baja y una

dieta especializada, alimentándose de Diptera principalmente de acuerdo con el índice de importancia relativa.

Las diferencias de la dieta intersexual puede estar condicionadas al desarrollo de estructuras morfológicas externas (la talla, el tamaño de la boca y cabeza) e internas (la dentición y el tracto intestinal) (Wootton, 1998). La diferenciación de la talla (que es un tipo de dimorfismo sexual) es una medida por el cual las especies pueden evitar la competencia interespecífica e intraespecífica, porque el tamaño de los depredadores suele estar correlacionado con el tamaño de las presas y puede dar lugar a diferentes estrategias de forrajeo a través del paisaje (Gerking, 1994; Adams y Rohlf, 2000; Pianka, 2000). *R. guatemalensis* presentó un marcado dimorfismo sexual, siendo las hembras las que consiguieron tallas mayores en comparación con los machos y el índice intestinal fue mayor en las hembras que en relación a los machos, es decir, entre los sexos de *R. guatemalensis* se observó una marcada variación morfológica externa e interna, lo cual podría explicar la divergencia intersexual de la dieta y el nivel trófico de machos (consumidores secundarios) y hembras (consumidoras terciarias), además se atribuyó al hecho de que las hembras requieren más alimentos y tienen una mayor demanda energética para su maduración gonadal, producción de ovocitos y desove en comparación con los machos (Wootton, 1998). Por otra parte, la prueba χ^2 mostró que *R. laticauda* no presentó diferencias alimentarias por sexos, puesto que ambos sexos consumen los mismos componentes tróficos, con inclinación por las efímeras, dípteros y tricópteros, lo cual permite clasificar a las hembras y los machos como invertívoros acuáticos y consumidores secundarios para la zona de Oaxaca de la RBTC. Los machos y hembras de *R. laticauda* presentaron una amplitud de nicho similar ($B_A = 0.14$ y 0.15 respectivamente) aunque la diversidad alimentaria fue baja para hembras y media para machos. La ausencia de diferencia alimentarias sexuales en esta especie posiblemente se debe a que presentó poco dimorfismo sexual en talla y porque el índice intestinal para los machos y hembras fue bastante similar, es decir, esta especie mostró poca variación morfológica externa e interna, lo cual podría determinar que los machos y las hembras consuman los mismos taxa, ocasionando que ambos sexos posean una amplitud alimentaria similar y posean el mismo nivel trófico.

De acuerdo con Wootton (1998) las alteraciones de la dieta de los peces pueden estar condicionadas al desarrollo ontogenético de las estructuras morfológicas de las especies, como la dentición, el tracto intestinal, el tamaño de la boca y una mejor locomoción en el medio acuático, principalmente durante la fase de transición entre juveniles y adultos. Dado que los organismos en crecimiento requieren más energía y nutrientes, los cambios de la capacidad estructural, por ejemplo el incremento de la longitud intestinal, deben realizarse para que esas necesidades se cumplan (Karachle y Stergiou, 2012). En esta investigación los valores medios del índice intestinal de los juveniles de las dos especies estudiadas fueron más bajos en comparación con los valores de los adultos (Cuadro 26), lo que da una variación significativa dietética por tallas, al respecto, los cambios estructurales del intestino asegurarán que los alimentos serán retenidos más tiempo en el tracto digestivo y más nutrientes serán absorbidos (Karachle y Stergiou, 2012). En los adultos de *R. guatemalensis* se observó que los peces Cyprinodontiformes ocuparon un mayor porcentaje de importancia relativa ($9.7\%I_{IR}$) a diferencia de los juveniles ($< 0.1\%I_{IR}$). Esto permite considerar a los juveniles como invertívoros acuáticos y consumidores secundarios, mientras que los adultos fueron considerados como invertívoros acuáticos-carnívoros y consumidores terciarios. Una de las diferencias en la composición de la dieta por tallas de *R. laticauda* fue que en los tractos digestivos de los adultos aparecieron decápodos ($0.2\%I_{IR}$) y vertebrados ($0.3\%I_{IR}$) a diferencia de los juveniles, aunque ambos grupos alimentarios fueron considerados como de consumo terciario porque se encontraron en porcentajes inferiores a 10% de importancia relativa. Esta información permite catalogar a los juveniles y a los adultos de *R. laticauda* como invertívoros acuáticos y consumidores secundarios. Las dos especies analizadas mostraron un incremento en la diversidad alimentaria conforme aumentaron en talla los individuos; y en los dos grupos examinados (juveniles y adultos) de cada bagre se observó una evidente

especialización dietaria. Esto concuerda notablemente con Wootton (1998), puesto que indica que a medida que los peces crecen, la diversidad y amplitud trófica se amplía, debido a las limitaciones morfológicas para capturar ciertos alimentos. Por lo tanto, el consumo de presas grandes por los bagres juveniles puede ser limitada por la apertura de la boca (García *et al.*, 1993). Por otra parte, Granado (1996) y Wootton (1998) señalaron que la variación de la dieta por tallas de cualquier pez se relaciona con el crecimiento y los estados de madurez de éstos, debido a que los requerimientos energéticos y nutricionales pueden ser distintos en la historia de vida del depredador. La variación de la composición de la dieta por tallas encontrada en este estudio es similar a lo reportado por otros estudios para *R. guatemalensis* (Cruz, 2009; Soto-Galera, 2006; Anzueto *et al.*, 2013), para *R. laticauda* (Cruz, 2009; Soto-Galera, 2006; Anzueto *et al.*, 2013) y para *Rhamdia parryi* (Soto-Galera, 2006), concluyendo que los juveniles serían incapaces de consumir peces y decápodos por no poseer la capacidad y el tamaño para la captura y el procesamiento de dichos alimentos (Cuadro 34). Biológicamente la información presentada es importante, porque confirma que los dos bagres analizados puedan ser considerados como verdaderos depredadores en la zona de Oaxaca de la RBTC, al capturar animales macroscópicos (García *et al.*, 1993; Granado, 1996; Cummins *et al.*, 2005; Merrit *et al.*, 2008) y consumir más de un tipo de alimento durante su vida (Michálek *et al.*, 2017).

El índice de Pianka (1973) señaló una sobre posición alimentaria moderada-alta, derivado del consumo de dos órdenes de insectos abundantes (Diptera y Ephemeroptera) en los biomas lóticos (Barber-James *et al.*, 2008; Merrit *et al.*, 2008). Esta moderada-alta sobre posición trófica no indica necesariamente que los bagres compitan por el alimento pues se observó una segregación espacial en cuanto a la utilización del microhábitat en la zona estudiada: *R. guatemalensis* prefirió la zona bentónica de los márgenes de los ríos con abundante sustrato vegetal (p. ej. troncos, hojas y ramas) y con corrientes lentas, por el contrario, *R. laticauda* presentó un hábito saxícola (Pianka, 2000), ocupando el sustrato pesado como grava, rocas y con corrientes rápidas, coincidiendo con la literatura (Miller, 1984; Martínez, 1999; Hernández, 2015). Además en esta investigación se determinó que *R. guatemalensis* mostró un crecimiento mayor en talla y biomasa en comparación con *R. laticauda*, está divergencia en talla y biomasa es una manera eficiente de evitar la sobre posición directa en el uso de alimentos y espacios (Sishir, 2015), lo cual constituye un factor importante que favorece la coexistencia de estas especies y la repartición de los alimentos en la zona estudiada. Como han señalado Taylor *et al.* (2011), si la composición y sobre posición de las dietas se basa en recursos tróficos muy abundantes, entonces lo más probable es que esté ocurriendo un aprovechamiento oportunista de dichos recursos, lo cual indica que la moderada a alta sobre posición trófica estimada entre los bagres no implicó la competencia entre los bagres estudiados. Esta moderada a alta sobre posición alimentaria quizás fue también originado por las similitudes ecológicas que presentan los peces estudiados como por ejemplo una morfología externa similar: cuerpo fusiforme y crecimiento de tipo alométrico negativo (Julián-Caballero *et al.*, 2017), posición ventral de la boca y tres pares de barbillones sensoriales, lo que determina que consuman presas similares. Los bagres analizados presentaron una dieta especializada en la parte de Oaxaca de la RBTC que es sinónimo de una repartición diferencial de recursos y ocurre cuando los recursos alimentarios son abundantes y diversos, lo que significa que la competencia interespecífica sea nula (García *et al.*, 1993; Hynes, 2001). El hecho de que Diptera haya sido uno de los órdenes más consumidos en este estudio por parte de las dos bagres estudiados, se relaciona con las tallas de éstos insectos, pues las larvas son pequeñas, que se encuentran adheridas a la grava, rocas (sustrato que elige *R. laticauda* para alimentarse), troncos, ramas y tallos (sustrato que prefiere *R. guatemalensis* para alimentarse), encontrándose en colonias y presentando movimientos lentos, por lo que su captura es relativamente más fácil por parte de los depredadores (Merrit *et al.*, 2008); además los dípteros son un recurso abundante para los peces que habitan en los biomas lóticos (Cummins *et al.*, 2005), haciéndolos más propensos para la captura de los bagres en la zona de Oaxaca de la RBTC. El otro orden de insectos más dominante en la dieta de los bagres fue Ephemeroptera, esto se debe a que son un componente conspicuo del bentos en sus estadios ninfales al encontrarse en los cuerpos hídricos casi todo el año,

puesto que los adultos solo emergen y se reproducen en una temporada específica del año, esto hace que las ninfas de las efímeras sean recursos alimenticios de gran abundancia en los biomas lóticos y alimento para los depredadores (Barber-James *et al.*, 2008; Merrit *et al.*, 2008).

9.6 Historias de vida de los bagres estudiados

MacArthur y Wison (1967) acuñaron los términos “selección r ” y “selección K ”, r es la máxima tasa intrínseca de crecimiento natural (r_{\max}) y K se refiere a la capacidad de carga del entorno local. La selección que más se acoplaría a las características reproductivas (pocos organismos alcanzaron el tercer año de edad, para los bagres es más importante la producción de ovocitos que el suministro de esperma y presentaron períodos reproductivos amplios, elevados esfuerzos reproductivos, madurez sexual conseguida en el primer año de edad, fecundidad elevada y ausencia de cuidado parental) de *R. guatemalensis* y *R. laticauda* en la parte de Oaxaca de la RBTC, es la selección “ r ” de acuerdo con Pianka (1970). Por otra parte, los resultados de este trabajo apuntan que los peces estudiados siguen aparentemente una estrategia estacional de acuerdo con Winemiller (1989, 2005) y Winemiller y Rose (1992), puesto que está estrategia es caracterizada por especies que muestran un período reproductivo estacional y cíclico (a menudo anual) sincronizada con el comienzo de la época lluviosa; las hembras regularmente son más grandes que los machos con poca o ninguna diferencia de coloración (no presentan dicromatismo sexual); los organismos maduran sexualmente a una edad ≥ 1 año; presentan una fecundidad elevada y pequeñas inversiones en la producción de descendientes (ovocitos pequeños y sin cuidados parentales) y tiempos de generación relativamente largos (generalmente coincidiendo con el ciclo reproductivo), siendo peces omnívoros e insectívoros que tienden a explotar los recursos tróficos más abundantes que les proporciona la temporada del año y la zona geográfica.

10 CONCLUSIONES

Se obtuvieron tres clases de edad en las poblaciones generales de los dos bagres, así como en las muestras por épocas del año, por subcuencas y por sexos; y la distribución por edades en todas las muestras señaladas está compuesta principalmente por organismos de la clase II, seguido de la clase I y en menor medida por individuos de la clase III.

La población general de *R. guatemalensis* presentó un mayor crecimiento en talla y biomasa en comparación con *R. laticauda*. Esta divergencia en talla y biomasa podría evitar la sobre posición directa en el uso de alimentos y espacios.

Temporalmente, *R. guatemalensis* presentó un mayor crecimiento en talla y biomasa durante la época lluviosa y decayó durante secas, en cambio, para *R. laticauda* el crecimiento en talla fue poco variable por épocas del año, sin embargo, la biomasa fue mayor durante lluvias que en secas.

Espacialmente, *R. guatemalensis* alcanza una mayor talla y biomasa en la subcuenca del río Salado que en la del río Quiotepec, mientras que para *R. laticauda* se encontró una relación inversa, puesto el mayor crecimiento en talla y biomasa se presentó en la segunda subcuenca que en la primera.

Las hembras de *R. guatemalensis* presentan una talla y biomasa mayor en relación con sus opuestos masculinos, sin embargo, *R. laticauda* mostró un ligero dimorfismo sexual tanto en la talla como en biomasa.

R. guatemalensis mostró un crecimiento alométrico negativo en la mayoría de las muestras examinadas (población general, durante lluvias, por subcuencas y por sexos) en el cual los individuos presentaron una mayor ganancia en talla en comparación con la biomasa, no obstante, durante secas se determinó un crecimiento isométrico en el cual los organismos presentaron un crecimiento proporcional entre la talla y biomasa.

R. laticauda mostró un crecimiento alométrico negativo para todas las muestras analizadas (población general, por temporadas, por subcuencas y por sexos), que implica que los individuos tienden a aumentar principalmente en talla que en biomasa.

No se observó predominancia en el número de individuos de un sexo sobre el otro en las diferentes muestras (población general, por temporadas y por subcuencas) de los dos bagres analizados, sugiriendo que para estas especies es más importante la producción de ovocitos que el suministro de esperma.

Los estadios y los índices de maduración gonadal sugieren que el período reproductivo de los dos bagres en la subcuenca del río Quiotepec y del río Salado de la zona de Oaxaca de la RBTC fue amplio reproduciéndose y desovando tanto en la época lluviosa como en secas.

Para ambos sexos de *R. guatemalensis* la madurez sexual se obtiene a los 70 mm LE, por el contrario, *R. laticauda* alcanza la madurez a los 90 mm LE, siendo las longitudes en la que deben ser protegidos los bagres en la zona de Oaxaca de la RBTC.

La madurez sexual de *R. guatemalensis* se consigue al primer año de edad a una talla comprendida entre 83.47 y 84 mm LE en los machos y 100 y 124.52 mm LE en hembras.

La madurez sexual de *R. laticauda* se obtiene al primer año de edad a una talla comprendida entre 70.95 y 91 mm LE en los machos y 95.06 y 99 mm LE en hembras.

R. guatemalensis presentó una mayor fecundidad absoluta media de 9 347 ovocitos por hembra, relegando en segundo lugar a *R. laticauda* con un promedio de 2 379 ovocitos.

La dieta del género *Rhamdia* en la zona de Oaxaca de la RBTC es carnívora que incluye en orden de importancia invertebrados acuáticos, vertebrados acuáticos e invertebrados terrestres.

R. guatemalensis es un pez invertívoro acuático-carnívoro y consumidor terciario principalmente de organismos del bentos, mostrando una diversidad alimentaria media con un hábito trófico especialista.

R. laticauda es un bagre invertívoro acuático y consumidor secundario, con un hábito bentófago, mostrando una diversidad alimentaria media con un hábito trófico especialista.

La conformación trófica intersexual de *R. guatemalensis* fue diferente, siendo las hembras consumidoras terciarias y los machos consumidores secundarios.

La conformación de la dieta por sexos de *R. laticauda* fue similar, siendo los machos y hembras consumidores secundarios.

Las especies analizadas mostraron una variación de la dieta por épocas del año, así como también en la diversidad alimentaria, siendo media en lluvias y baja en secas, aunque en las dos temporadas presentaron un hábito trófico especialista.

Las diferencias observadas en el nivel trófico entre *R. guatemalensis* (consumidor terciario) y *R. laticauda* (consumidor secundario) en la subcuenca del río Salado, así como las similitudes en la del río Quiotepec (ambos peces fueron consumidores secundarios), evidencian el papel que desempeñan dentro de las redes tróficas de la zona estudiada.

Los bagres presentan diferencias alimentarias por tallas; y mostraron un incremento en la diversidad trófica conforme aumentaron en talla los individuos, lo cual permite considerarlos como auténticos depredadores al consumir más de un alimento durante su vida.

R. guatemalensis y *R. laticauda* presentaron una sobre posición de dieta moderada-alta derivado del consumo de dos órdenes de insectos abundantes (Diptera y Ephemeroptera) en los biomas lóticos de la zona de estudio, indicando que posiblemente no exista competencia en la dimensión trófica del nicho.

Los bagres estudiados siguen una selección *r* y una estrategia estacional.

11 LITERATURA CITADA

- Abobi, S. M., E. H. Alaskan & I. O. Asare. 2015. Analysis of the Fecundity and Gonadal stages of African carp, *Labeo senegalensis* (Valenciennes, 1842) from the White Volta, Ghana. *Elixir Appl. Zoology* 79, 30438–30443.
- Álvarez, del V. J. 1970. *Peces mexicanos (claves)*. Serie Investigaciones Pesqueras. Instituto Nacional de Investigaciones Biológica Pesqueras. Est. 1. D.F., México. 166 p.
- Angulo, A., C. A. Garita-Alvarado, W. A. Bussing & M. I. López. 2013. Annotated checklist of the freshwater fishes of continental and insular Costa Rica: additions and nomenclatural revisions. *Journal of species lists and distribution. Check List* 9(5), 987–1019.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa. 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Escala de trabajo 1:1 000 000. CONABIO. D.F., México. 609 p.
- Astudillo-Sebastián, M. A. y E. G. Soto-Galera. 2004. Algunos aspectos de la biología de *Rhamdia laticauda* (Heckel), de algunos ríos de Chiapas. Memoria de resúmenes del IX Congreso Nacional de Ictiología, Villahermosa, Tabasco. 29 p.
- Barber-James, H. M., J. L. Gattolliat, M. Sartori & M. D. Hubbard. 2008. Global diversity of mayflies (Ephemeroptera, Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia* 595, 339–350.
- Barros, G., J. Zuanon & C. Deus. 2017. Effects of species co-occurrence on the trophic niche breadth of characids in Amazon forest streams. *J. Fish. Biol.* 90(1), 326–340.
- Becker, A. G., L. O. Garcia, E. R. Behr, D. L. Graça, M. K. Filho, T. Martins & B. Baldisserotto. 2010. Morphometric parameters comparisons of the digestive tract of four teleosts with different feeding habits. *Cienc. Rural* 40(4), 862–866.
- Benaduce, A. P. S, L. A. D. Rodrigues, D. C. Mistro & B. Baldisserotto. 2006. A mathematical model for growth in weight of silver catfish (*Rhamdia quelen*) (Heptapteridae, Siluriformes, Teleostei). *Cienc. Rural* 36(5), 1606–1610.
- Bell, R. C. & K. R. Zamudio. 2012. Sexual dichromatism in frogs: natural selection, sexual selection and unexpected diversity. *Proc. R. Soc. B* 279, 4687–4693.
- Berger, W. H. & F. L. Parker. 1970. Diversity of Planktonic Foraminifera in Deep-Sea sediments. *Science* 168(3937), 1345–1347.
- Bernatchez, S., M. Laporte, C. Perrier, P. Sirois & L. Bernatchez. 2016. Investigating genomic and phenotypic parallelism between piscivorous and planktivorous Lake Trout (*Salvelinus namaycush*) ecotypes by means of RADseq and morphometrics analyses. *Mol. Ecol.* 25(19), 4773–4792.
- Bertalanffy, L. von. 1938. A Quantitative Theory of Organic Growth (Inquiries On Growth Laws. II). *Hum. Biol.* 10(2), 181–213.
- Beverton, R. J. H. & S. J. Holt. 1957. *On the Dynamics of Exploited Fish Populations*. Gt. Britain, Fishery Invest. Ser. II. (19). 533 p.
- Bhattacharya, C. G. 1967. A Simple Method of Resolution of a Distribution into Gaussian Components. *Biometrics* 23(1), 115–135.
- Bichuette, M. E. & E. Trajano. 2005. A new cave species of *Rhamdia* (Siluriformes: Heptapteridae) from Serra do Ramalho, northeastern Brazil, with notes on ecology and behaviour. *Neotrop. Ichthyol.* 3(4), 587–595.
- Bockmann, F. A. & G. M. Guazelli. 2003. Family Heptapteridae (Heptapterids). pp. 406–441. In: *Checklist of the freshwater fishes of South and Central America*. Reis R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris (eds.). Edipucrs, Porto Alegre, Brazil.
- Bonato, K. O. & C. B. Fialho. 2014. Evidence of Niche Partitioning under Ontogenetic Influences among Three Morphologically Similar Siluriformes in Small Subtropical Streams. *PloS ONE* 9(10), 1–12.
- Bussing, W. A. 1998. *Peces de las aguas continentales de Costa Rica*. 2ª ed. Editorial de la Universidad de Costa Rica. 468 p.
- Canseco-Márquez, L y G. Gutiérrez-Mayén. 2010. *Anfibios y Reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. CONABIO. México, D. F. 302 p.
- Cassie, R. M. 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 5, 513–522.

- Cassie, R. M. 1956. Age and Growth of the Snapper *Chrysophrys auratus* Forster. in the Hauraki Gulf. *Trans. Roy. Soc. New Zealand.* 84(2), 329– 339.
- Centeno-García, E. 2004. Configuración geológica del estado. pp. 29–42. In: A. J. García-Mendoza, M. J. Ordoñez y M. Briones-Salas (eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*. México: Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund.
- Comolli, J., J. P. Roux, S. Sánchez y D. Hernández. 2013. Engorde de bagres (*Rhamdia quelen*) en sistemas de cultivo intensivo por sexos separados. *Rev. vet.* 24(2), 113–118.
- CONANP. 2000. Áreas Naturales Protegidas de México. D. F. México. 107 p.
- CONANP. 2004. Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán. Fauna. Aplicación de Red. (<http://tehuacan-cuicatlan.conanp.gob.mx>). [Versión Electrónica] Acceso 30/01/2016.
- Contreras-Balderas, S., G. Ruiz-Campos, J. J. Schmitter-Soto, E. Díaz-Pardo, T. Contreras-McBeath, M. Medina-Soto, L. Zambrano-González, A. Varela-Romero, R. Mendoza-Alfaro, C. Ramírez-Martínez, M. A. Leija-Tristan, P. Almada-Villela, D.A. Hendrickson & J. Lyons. 2008. Freshwater fishes and water status in Mexico: A country-wide appraisal. *Aquat. Ecosyst. Health. Manag.* 11(3), 246–256.
- Contreras-MacBeath, T., M. B. Rodríguez., V. Sorani, C. Goldspink & G. M. Reid. 2014. Richness and endemism of the freshwater fishes of Mexico. *J. Threat. Taxa* 6(2), 5421–5433.
- Contreras-Ramos, A. & S.C. Harris. 1998. The immature stages of *Platyneuromus* (Corydalidae), with a key to the genera of larval Megaloptera of Mexico. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 17(4), 489–517.
- Costa, A., S. Salvidio, M. Posillico, G. Matteucci, B. De Cinti & A. Romano. 2015. Generalisation within specialization: inter-individual diet variation in the only specialized salamander in the world. *Sci. Rep.* 5. 13260, 1–10.
- Cort, J. S. & V. D. Estruch. 2016. Analysis of the Length–Weight Relationships for the Western Atlantic Bluefin Tuna, *Thunnus thynnus* (L.). *Rev. Fish. Sci.* 24(2), 126–135.
- Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54, 726–738.
- Cortés, E., C. A. Manire & R. E. Hueter. 1996. Diet, feeding habits, and diel feeding chronology of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, in Southwest Florida. *Bull. Mar. Sci.* 58(2), 353–367.
- Cruz, A. E. 2009. Contribución a la biología y cultivo experimental de algunos peces Oaxaqueños de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Licenciatura. ITVO. México. 210 p.
- Cummins, K. W., R. W. Merritt & P. C. N. Andrade. 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 40(1), 69–89.
- Chaves, P.T.C. 1991. Testículos: estructura e dinâmica de maturação. pp. 47–54. In: Chaves, P.T.C (ed.). *Histologia de peixes*. Jaboticabal. Funed.
- Chávez, L., A. E. Matthews y M. H. Pérez. 1989. *Biología de los peces del río San Pedro en vista de determinar su potencial para la piscicultura*. INIREB-FUCID. 222 p.
- Das, M. 1994. Age Determination and Longevity in Fishes. *Gerontology* 40, 70– 96.
- Dávila, P. 1997. Tehuacan Cuicatlan Region, Mexico: Middle America. pp. 139–143. In: *Centres of Plant Diversity. A guide and strategy for their conservation*. Davis, S. D., V. H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos & A. C. Hamilton. (eds.). Vol. 3. IUCN & WWF, Information Press. Oxford, Inglaterra.
- Dávila, P., J. L. Villaseñor, R. Medina, A. Ramírez, A. Salinas, J. Sánchez-Ken y P. Tenorio. 1993. Listado Florístico del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Listados florísticos VIII. Instituto de Biología, UNAM, México. 195 p.
- Dávila, P., M. C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J. L. Villaseñor, A. Casas & R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacan-Cuicatlan Valley, Mexico. *Biodivers. Conserv* 11, 421–442.
- Dinh, Q. M., J. Guang, D. Sabine & D. Tran. 2016. Seasonal variation of food and feeding in burrowing goby *Parapocryptes serperaster* (Gobiidae) at different body sizes. *Ichthyol. Res.* 1–11.
- Domínguez-Cisneros, S. y Rodiles-Hernández, R. 1998. *Guía de peces del río Lacanjá, Selva Lacandona, Chiapas, México. Guías Científicas*. ECOSUR. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México. 68 p.

- Domínguez, E. & H. Fernández. 2001. *Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos Sudamericanos*. UNT. Facultad de Ciencias Naturales. Instituto M. Lillo. Editorial universitaria de Tucumán. Tucumán, Argentina. 237 p.
- Dudgeon, D., A. H. Arthington, M. O. Gessner, Z. Kawabata, D. J. Knowler, C. Lévêque, R. J. Naiman, A. H. Prieur-Richard, D. M. Soto, M. L. J. Stiassny & C. A. Sullivan. 2006. Freshwater biodiversity: important, threats, status and conservation challenges. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 81, 163–182.
- Duque-Dávila, D. L., E. Martínez-Ramírez, F. J. Botello-López y V. Sánchez-Cordero. 2013. Distribución, abundancia y hábitos alimentarios de la nutria (*Lontra longicaudis annectens* Major, 1897) en el Río Grande, Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca, México. *Therya* 4(2), 281–296.
- Eberhard, M. J. B., M. D. Picker & K. Klass. 2011. Sympatry in Mantophasmatodea, with the description of a new species and phylogenetic considerations. *Org. Divers. Evol.* 11, 43–59.
- Enge, K. & S. Whiteford. 1989. Ecology, irrigation, and the state in the Tehuacan Valley, Mexico. pp. 19–40. In: *Human Systems Ecology: studies in the Integration of Political Economy, Adaptation, and Socionatural Regions*. Smith, S. & E. Reeves (eds.). Westview Press. University of Texas Press. Houston, USA.
- Eschmeyer, W. N., R. Fricke & R. van der Laan. 2016. Catalog of Fishes: Genera, Species, References. [en línea]: (www.calacademy.org/scientists/projects/catalog-of-fishes) Acceso 05/01/2016.
- Espino-Barr, E., M. Gallardo-Cabello, K. Granados-Flores, E.G. Cabral-Solís, A. García-Boa & M. Puente-Gómez. 2010. Growth analysis of *Microlepidotus brevipinnis* from the Pacific coast of Jalisco Mexico. *J. Fish. Aquat. Sci.* 5, 293–303.
- Espino-Barr, E., M. Gallardo-Cabello, E.G. Cabral-Solís & M. Puente-Gómez. 2015. Reproduction of *Gerres cinereus* (Percoidae: Gerreidae) off the Mexican Pacific coast. *Rev. Mar. Cost.* 7, 83–98.
- Espinosa-Pérez, H. & H. Ramírez. 2015. Exotic and invasive Fishes in Mexico. *Check List* 11(3), 1–13.
- Espinosa-Pérez, H. 2014. Biodiversidad de peces en México. *Rev. Mex. Biodiv.* 85, S450–S459.
- Ferraris, C. J. 2007. Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. Magnolia Press. *Zootaxa* 1418, 1–628.
- Feinsinger, P. 2001. Designing field studies for Biodiversity Conservation. The Nature Conservancy, Island Press. Washington, DC, USA. 212 p.
- Fitz, R. C., C. A. Rodenbush, R. B. Dala-Corte & M. A. Azevedo. Life history traits of *Characidium pterostictum* (Characiformes, Crenuchidae) along the longitudinal gradient of a Neotropical river in southern Brazil. *Iheringica, Série Zoologia*. 107: e2017002.
- Ford, E. 1933. An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924 to 1933. *J. Mar. Biol. Ass.* 19, 305–384.
- Froese, R. & C. Binohlan. 2000. Empirical relationships to estimate asymptotic length, length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes, with a simple method to evaluate length frequency data. *J. Fish. Biol.* 56, 758–773.
- Froese, R. & C. Binohlan. 2003. Simple methods to obtain preliminary growth estimates for fishes. *J. Appl. Ichthyol.* 19, 376–379.
- Froese, R. 2006. Cube law, condition factor and weight-length relationships: History, meta-analysis and recommendations. *J. Appl. Ichthyol.* 22(4), 241–253.
- Froese, R., J. T. Thorson & R. B. Reyes. 2014. A Bayesian approach for estimating length-weight relationships in fishes. *J. Appl. Ichthyol.* 30(1), 78–85.
- Froese, R. & D. Pauly. 2017. FishBase. [en línea] www.fishbase.org Acceso 15/01/2017.
- Gallardo-Cabello, M., E. Espino-Barr, E. G. Cabral-Solís, A. García-Boa & M. Puente-Gómez. 2014. Growth of the Shortnose Mojarra *Diapterus brevirostris* (Perciformes: Gerreidae) in Central Mexican Pacific. *Av. Investig. Agropecu.* 18(2). 27–40.
- García, de J. L. D., R. M. Mayo, R. F. Hervella, C. E. Barceloy C. T. Fernández. 1993. *Principios y técnicas de gestión de la pesca en aguas continentales*. Mundi-Presa (Ed.). Madrid, España. 247 p.
- Gerking, S. D. 1994. *Feeding Ecology of Fish*. Academic Press. San Diego, CA, USA. 416 p.
- Gerringer, M. E., B. N. Popp, T. D. Linley, A. J. Jamieson & J. C. Drazen. 2017. Comparative feeding ecology of abyssal and hadal fishes through stomach content and amino acid isotope analysis. *Deep-Sea Research Part I*(121), 110–120.

- Ghiraldelli, L. C. Machado, D. Machado-Fracalossi & E. Zaniboni. 2007. Desenvolvimento gonadal do jundiá, *Rhamdia quelen* (Teleostei, Siluriformes), em viveiros de terra, na região sul do Brasil. *Acta Sci. Biol. Sci.* 29(4), 349–356.
- Gibb, T. J. & C. Y. Oseto. 2006. Laboratory and field techniques. Arthropod collection and identification. Elsevier Inc. Academic Press. 311 p.
- Gómez-Márquez, J. L. 1994. *Métodos para determinar la edad en los organismos acuáticos*. FES Zaragoza, UNAM, México, D.F. 89 p.
- Golstein, R. M & Simon T. P. 1998. Toward a United Definition of Guild Structure for Feeding Ecology of North America. pp. 123-138. *In*: Simon, T. P. (ed.). *Assessing the Sustainability and Biological Integrity of Water Resources Using Fish Communities*. CRC Press.
- Gomez, C. L. De., J. I. Golombieski, A. R. Gomes & B. Baldisserotto. 2000. Biología do Jundiá *Rhamdia quelen* (Teleostei, Pimelodidae). *Cienc. Rural* 30(1), 179–185.
- Gračan, R., D. Zavodnik, P. Krstinić, B. Dragičević & B. Lazar. 2017. Feeding ecology and trophic segregation of two sympatric mesopredatory sharks in the heavily exploited coastal ecosystem of the Adriatic Sea. *J. Fish. Biol.* 90(1), 167–184.
- Graeff, A., C. A. Segalin, E. N. Pruner & H. J. Amaral. 2008. Produção de alevinos de Jundiá (*Rhamdia quelen*). EPAGRI Boletim Técnico 140. Florianópolis, Brasil. 34 p.
- Granado, L. C. 1996. *Ecología de peces*. Secretariado de Publicaciones de la Universidad de Sevilla, España (45). 353 p.
- Greenfield, D. W. & J. E. Thomerson. 1997. *Fishes of the Continental Water of Belize*. University Press of Florida. 311 p.
- Günther, A. C. L. G. 1864. Catalogue of the Physostomi, containing the families Siluridae, Characinae, Haplochitonidae, Sternoptychidae, Scopelidae, Stomiidae in the collection of the British Museum. *Catalogue of the fishes in the British Museum* 5. 455 p.
- Hammer, Ø. & D. Harper. 2006. *Paleontological Data Analysis*. Blackwell Publishing. Oxford, U. K. 351 p.
- Haddon, M. J. 2011. *Modelling and Quantitative Methods in Fisheries*. 2^a ed. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL. 433 p.
- Harding, J. P. 1949. The use of probability paper for graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. Mar. Biol. Ass.* 18(1), 141–153.
- Harrison, I. J. & M. L. J. Stiassny. 1999. *The quiet crisis: a preliminary listing of the freshwater fishes of the World that are extinct or "missing in action"*. pp. 271–332. *In*: *Extinctions in near time: causes, contexts, and consequences*. MacPhee, R. D. E. (ed.). Kluwer Academic/Plenum Publishers, NY, USA.
- Herler, J. 2007. Microhabitats and ecomorphology of coral-and coral rock-associated gobiid fish (Teleostei: Gobiidae) in the northern Red Sea. *Mar. Ecol.* 28, 82–94.
- Hernández, D. R., M. Pérez-Gianeselli & H. A. Domitrovic. 2009. Morphology, Histology and Histochemistry of the Digestive System of South American Catfish (*Rhamdia quelen*). *Int. J. Morphol.* 27(1), 105–111.
- Hernández, T. C. L. 2015. Species Delimitation, Phylogenetics, and Biogeography of the Catfish Genus *Rhamdia* Bleeker (Heptapteridae) of Central America and the Trans-Andean Region of Colombia. Doctor's dissertation. University of Southern Mississippi. 144 p.
- Hernández, T. C. L., A. Ortega-Lara, G. C. Sánchez-Garcés & M. H. Alford. 2015. Genetic and Morphometric Evidence for the Recognition of Several Recently Synonymized Species of Trans-Andean *Rhamdia* (Pisces: Siluriformes: Heptapteridae). *Copeia* 103(3), 563–579.
- Hurlbert, S. H. 1978. The Measurement of Niche Overlap and Some Relatives. *Ecology* 59(1), 67–77.
- Hutcheson, K. 1970. A Test for Comparing Diversities Based on the Shannon Formula. *J. Theor. Biol.* 29, 151–154.
- Hynes, H. B. N. 2001. *Ecology of running waters*. Blackburn Press. 555 p.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis – a review of the methods and their application. *J. Fish. Biol.* 17, 411–430.
- Ibarra-Trujillo, E. J. & C. A. García-Alzate. 2017. Ecología trófica y reproductiva de *Hemibrycon sierraensis* (Characiformes: Characidae), pez endémico del río Gaira, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 65(3), 1033–1045.

- INEGI. 2005. Principales resultados por localidad. II Censo de población y vivienda. [en línea]: (<http://www.inegi.gob.mx/>) Acceso 04/09/2015.
- INEGI. 2015. Marco Geoestadístico ver. 6. 2. Áreas Geoestadísticas Estatales [en línea]: (<http://www.inegi.org.mx/>) Acceso 02/01/2016.
- INEGI. 2016b. SIATL. ver. 3.1. Escala: 1:50,000. [en línea]: (http://antares.inegi.org.mx/analisis/red_hidro/SIATL/#) Acceso 02/01/2016.
- Infante, G. S y Zárate de Lara. 1990. *Métodos Estadísticos: un enfoque multidisciplinario*. 2ª ed. Ed. Trillas. México. 639 p.
- ITIS (Integrated Taxonomic Information System). 2016. Base de datos: [en línea]: (<http://www.itis.gov/>) Acceso 05/01/2016.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources). 2014. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. Summary Statistics for Globally Threatened Species. Table 1: Numbers of threatened species by major groups of organisms (1996–2014). [en línea]: (www.iucnredlist.org) Acceso 31/01/2016.
- IUCN. 2015. IUCN Red List of Threatened Species. Gland, Switzerland and Cambridge, UK. [en línea]: (www.iucnredlist.org). Acceso 31/01/2016.
- Jahan, A. D., A. H. M. Kohinoor, M. Khan & S. Minor. 2015. Gonad Histology and Biological Aspects of freshwater Gobi, *Glossigobius giurus* (Hamilton, 1822). *Trends in Fisheries Research* 4 (1), 20–24.
- Jan, M., U. Jan & G. M. Shah. 2014. Studies on fecundity and Gonadosomatic index of *Schizothorax plagiostomus* (Cypriniformes: Cyprinidae). *J. Threat. Taxa* 6(1), 5375–5379.
- Juárez, L. F. y M. García. 2007. Análisis osteológico con la técnica de transparentación en 14 especies del área oaxaqueña de la Resera de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Informe de Servicio Social. ITVO. CIIDIR. IPN. 39 p.
- Julián-Caballero, C. C., E. Martínez-Ramírez & R. M. Gómez-Ugalde. 2017. Relación Longitud-Peso de dos especies de *Rhamdia* en un Área Natural Protegida de Oaxaca, México. *Rev. Mex. de Agroecosistemas* 4(1), 1-11.
- Karachle, P. K. & Stergiou, K. I. 2010a. Intestine Morphometrics: a Compilation and Analysis of Bibliographic Data. *Acta Ichthyol. Pisc.* 40(1), 45–54.
- Karachle, P. K. & K. I. Stergiou. 2010b. Gut length for several marine fish: relationships with body length and trophic implications. Marine Biological Association of the United Kingdom. *Mar. Biodivers. Rec.*(3), 1–10.
- Karachle, P. K. & K. I. Stergiou. 2012. *Morphometrics and Allometry in Fishes*. pp. 65-86. In: Morphometrics. C. Wahl (ed). Editorial InTech.
- Kareem, O. K., E. K. Ajani & A. N. Orisasona. 2015. The Sex Ratio, Gonadosomatic Index, Diet Composition and Fecundity of African Pike, *Hepsetus odoe* (Bloch, 1794) in Eleyele Lake, Nigeria. *J. Fisheries Livest. Prod.* 3(3), 1–4.
- King, M. G. 2007. Fisheries Biology, Assessment and Management. 2ª ed. Blackwell Publishing. University of California, USA. 382 p.
- Klecka, J. & D. S. Boukal. 2012. Who Eats Whom in a Pool? A Comparative Study of Prey Selectivity by Predatory Aquatic Insects. *PLoS ONE* 7(6), 1–13.
- Klemm, D. J. P. A. Lewis, F. Fulk & J. M. Lazorchak. 1990. Macroinvertebrate field and laboratory methods for evaluating the biological integrity of surface waters. EPA. Environmental Monitoring systems Laboratory. Cincinnati, Ohio. 253 p.
- Kner, R. 1858. Ichthyologische Beiträge. II. Abtheilung. Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse (Wien) 26, 373–448.
- Kobelkowsky, A. 2012. Morphological Diversity of the Ovaries of the Mexican Teleost Fishes. *Int. J. Morphol.* 30(4), 1353–1362.
- Kobelkowsky, D. A. & Castillo-Rivera, M. 1995. Sistema digestivo y alimentación de los bagres (Pisces: Ariidae) del Golfo de México. *Hidrobiológica* 5(1-2), 95-103.
- Kobelkowsky, D. A. 1998. Sistema Digestivo y Vejiga Natatoria del Bagre del Balsas *Ictalurus balsanus* (Pisces: Ictaluridae). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 48, 87-93.
- Kot, M. 2001. *Elements of mathematical ecology*. Cambridge University. 453 p.

- Kraak, S. B. M. & I. Pen. 2002. *Sex-determining mechanisms in vertebrates*. pp. 158–177. In: Hardy, I. C. W. (ed.). *Sex Ratios: Concepts and Research Methods*. Cambridge. Cambridge University Press.
- Kramer, D. L. & M. J. Bryant. 1995a. Intestine Length in the Fishes of a Tropical Stream: 1. Ontogenetic Allometry. *Environ. Biol. Fishes*(42), 115–127.
- Lancaster, J. & B. J. Downes. 2013. *Aquatic Entomology*. Oxford University Press, U.K. 285 p.
- Landa, A. 1989. Un nuevo método de análisis de distribuciones polimodales en biología pesquera. *Instituto del Mar del Perú Boletín* 13(1), 1–37.
- Lawson, E. O., S. L. Akintola & F. A. Awe 2013. Length-Weight Relationships and Morphometry for Eleven (11) Fish Species from Ogudu Creek, Lagos, Nigeria. *Adv. Biol. Res.* 7(4), 122–128.
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA. 120 p.
- Licandeo, R. R., J. C. Lamilla, P. G. Rubilar & R. M. Vegas. 2006. Age , growth, and sexual maturity of the yellownose skate *Dipturus chilensis* in the south-eastern Pacific. *J. Fish. Biol.* 68, 488–506.
- López-García, J., A. Navia, P. Mejía-Falla & E. Rubio. 2012. Feeding habits and trophic ecology of *Dasyatis longa* (Elasmobranchii: Myliobatiformes): sexual, temporal and ontogenetic effects. *J. Fish. Biol.* 80(5), 1563–1579.
- Lorenzoni, M., A. Carosi, G. Pedicillo, L. Pompei & M. Rocchini. 2011. Reproductive properties of the chub *Squalius squalus* (Bonaparte, 1837) in the Assino Creek (Umbria, Italy). *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 9(403), 1–10.
- Lowe-McConnell, R. H. 1964. The fishes of the Rupununi savanna district of British Guiana, South America. *J. Linn. Soc. (Zool.)*. 45(304), 103–144.
- Lucano-Ramírez, G., S. Ruiz-Ramírez & J. A. Rojo-Vázquez. 2006. Composición por tallas y ciclo reproductivo de *Pseudupeneus grandisquamis* (Pisces: Mullidae) en el Pacífico central Mexicano. *Rev. Biol. Trop.* 54(1), 195–207.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J. 203 p.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. 2ª ed. Blackwell Science Ltd, USA. 256 p.
- Maine, J. J., J. E. Whitney & K. B. Gido. 2014. Dietary overlap of invertivorous fishes and macroinvertebrates in the Gila River, New Mexico. *Southwest. Nat.* 59(2), 292–295.
- Majkowsky, J. & J. Hampton. 1989. Length-based method for stock assessment and their robustness: a review with emphasis on some Australian experience. pp. 267-278. In: *Proceedings of the Australia-Mexico*
- Marčić, Z., A. Milković, M. Čaleta, I. Buj, D. Zanella & P. Mustafić. 2017. Reproductive biology of the endemic dace *Telestes karsticus* Marčić and Mrakovčić, 2011 (Cyprinidae, Leuciscinae), in Croatia. *J. Appl. Ichthyol.* 1, 1–6.
- Margalef, R. 1998. *Ecología*. 9ª ed. Ediciones Omega, S. A. Barcelona, España. 951 p.
- Martínez-Muñoz, M. A. & A. A. Ortega-Salas. 2010. Growth and mortality of the fish *Citharichthys xanthostigma* (Pleuronectiformes: Paralichthyidae) off the Western coast of Baja California, México. *Rev. Biol. Trop.* 58(2), 689–705.
- Martínez, R. E. 1999. *Taxonomía y zoogeografía de la ictiofauna dulceacuícola del Estado de Oaxaca, México*. Tesis Doctoral, Facultad de Biología, Universidad de Barcelona, Barcelona, España. 507 p.
- Martínez-Ramírez, E. 2007. *Los peces del área oaxaqueña de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca. Hoja de cálculo SNIB-CONABIO proyecto N°. DT002. México D. F.
- Martínez-Ramírez, E., E. Cruz-Arenas, G. I. Cruz-Ruiz y R. M. Gómez-Ugalde. 2013. Los peces de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Región Oaxaca. pp. 130-144. En: M. Briones-Salas, G. Manzanero-Medina y G. González-Pérez (eds.). *Estudios en zonas áridas de Oaxaca. Homenaje al Dr. Alejandro Flores Martínez*. CIIDIR-IPN Unidad Oaxaca, México.
- Martínez-Ramírez, E., I. Doadrio-Villarejo y A. de Sostoa-Fernández. 2004. Peces continentales. En: García-Mendoza, A. J.; Ordoñez, M. J. y Briones-Salas, M. (eds.), *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México. pp. 357–373.

- Martínez-Ramírez, R. E. 2002. *Rhamdia guatemalensis*. Propuesta de categorías de riesgo para la ictiofauna dulceacuícola de Oaxaca. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional-Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W021. México. D.F. 15 p
- Martínez, R. E. & U. R. M. Gómez. 2006. Los peces de las cuencas hidrológicas de Oaxaca, México. Centro de Investigaciones Pesqueras. *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras* 24(1), 46–50.
- Martínez, R. E., U. R. M. Gómez, A. E. Cruz, R. G. I. Cruz y J. A. Estrada. 2010. Viviparous Fishes from Oaxacan Area of the Biosphere Reserve Tehuacán-Cuicatlán. pp. 437-441. In: *Viviparous Fishes II*. Uribe, M. C & H. Grier (eds.) New Life Publications, Homestead, Florida.
- Martínez, R. E., U. R. M. Gómez, J. A. Estrada, V. M. Reyes, V. N. V. Victoria, C. D. G. Rodríguez, A. E. Cruz, R. G. I. Cruz y O. R. Rojas, 2007. Proyecto. Los peces del área oaxaqueña de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Convenio CONABIO-IPN NÚM. FB1104/DT002/05. Informe técnico final integrado del 30/Junio/2005-15/Octubre/2006. Oaxaca, México. 21 p.
- Matthews, W. J. 2012. Patterns in Freshwater Fish Ecology. 3ª ed. Springer Science & Business Media. Norman, Oklahoma, USA. 756 p
- McCafferty, W. P. 2011. New Mexican and Central American Ephemeroptera Records, with First Species Checklists for Mexican States. *T. Am. Entomol. Soc.*, 137(3 & 4), 317–327.
- Merrit, R. W., K. W. Cummins & M. B. Berg. 2008. *An introduction to the Aquatic insects of North America*. 4ª ed. Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. 1158 p.
- Michálek, O., L. Petráková & S. Pekár. 2017. Capture efficiency and trophic adaptations of a specialist and generalist predator: a comparison. *Ecol. Evol.* 7(8), 2756–2766.
- Miller, R. R. 1984. *Rhamdia reddelli*, new species, the first blind pimelodid Catfish from Middle America, with a key to the Mexican species. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.* 20 (8), 135–144.
- Miller, R. R. 1986. Composition and derivation of the freshwater fish fauna of Mexico. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol.* 30, 121–153.
- Miller, R. R., W. L. Minckley & S. Norris. 2009. *Peces dulceacuícolas de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Sociedad Ictiológica Mexicana A.C., El Colegio de la Frontera Sur, Desert Fishes Council. Ciudad de México. 559 p.
- Mirghiyasi, S., H. Reza-Esmaili & M. Nokhbatolfighahai. 2016. Morpho-histological characteristics of gonads and reproductive index in an endemic fish species, *Oxynoemacheilus persa* (Heckel, 1847) (Teleostei: Nemacheilidae) from Kor River basin, Iran. *Int. J. Aquat. Biol.* 4(1), 31–42.
- Molina, C. I. & K. P. Puliafíco. 2016. Life cycles of dominant mayflies (Ephemeroptera) on a torrent of the high Bolivian Andes. *Rev. Biol. Trop.* 64(1), 275–287.
- Moraes, M., J. J. Da Silva-Filho, R. Costa, J. C. Miranda, C. F. Rezende & R. Mazzoni. 2013. Life history and ontogenetic diet shifts of *Pimelodella lateristriga* (Lichtenstein, 1823) (Osteichthyes, Siluriformes) from a coastal stream of Southeastern Brazil. *North West. J. Zool.* 9(2), 300–309.
- Morris, D. W. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology* 68, 362–369.
- Morris, E. K, T. Caruso, F. Buscot, M. F. C. Hancock, T. S. Maier, T. Meiners, C. Muller, E. Obermaier, D. Prati, S. A. Socher, I. Sonnemann, N. Wäschke, T. Wubet, S. W. & M. C. Rilling. 2014. Choosing and using diversity indices: insights for ecological applications from the German Biodiversity Exploratories. *Ecol. Evol.* 4(18), 3514–3524.
- Muñoz-Sosa, D.L. 1992. Estimación de edad y crecimiento en la “Pacora” (*Plagioscion surinamensis* Bleeker, 1873) por medio de la comparación de los métodos de análisis de distribución de frecuencias y las marcas en escamas y otolitos. *Acta Amazon.* 22(3), 369–380.
- Nandikeswari, R. 2016. Size at first maturity and maturity stages of *Terapon jarbua* (Forsskal, 1775) from Pondicherry Coast, India. *J. Fish.* 4(2), 385–389.
- Nandikeswari, R., M. Sambasivam & V. Anandan. 2014. Estimation of Fecundity and Gonadosomatic Index of *Terapon jarbua* from Pondicherry Coast, India. World Academy of Science, Engineering and Technology. *International Journal of Biological, Biomolecular, Agricultural, Food and Biotechnological Engineering* 8 (1), 61–65.
- Narahara, M. Y., H. M. Godinho, N. Fenerichverani & E. Romagosa. 1985. Weight-length relationship and condition factor of *Rhamdia hilarii* (Valenciennes, 1840) (Osteichthyes, Siluriformes, Pimelodidae). *B. Inst. Pesca* 12(4), 13–22.

- Narváez, A. E. & S. R. Ron. 2013. Feeding habits of *Engystomops pustulatus* (Anura: Leptodactylidae) in Western Ecuador. *South Am. J. Herpetol.* 8(3), 161–167.
- Nava-Ortega, R. A., E. Espino-Barr, M. Gallardo-Cabello, A. García-Boa, A. Puente-Gómez & E. G. Cabral-Solis. 2012. Growth analysis of the Pacific sierra *Scomberomorus sierra* in Colima, Mexico. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr* 47(2), 273–281.
- Nelson, J. S., T. C. Grande & M. V. H. Wilson. 2016. Fishes of the world. 5^a ed. John, W. & Sons (eds.). Hoboken, New Jersey, USA. 650 p.
- Nikolsky, G. V. 1963. *The Ecology of Fishes*. Department of ichthyology, Biology-soil Faculty Moscow State University. Academic Press Inc. 351 p.
- Ogle, D. H. 2016. *Introductory Fisheries Analyses with R*. Volume 32 of Chapman & Hall/CRC The R Series. CRC Press. Ashland, Wisconsin, USA. 317 p.
- Olden, J. D., M. J. Kennard, F. Leprieur, P. A. Tedesco, K. O. Winemiller & E. García-Berthou. 2010. Conservation biogeography of freshwater fishes: recent progress and future challenges. *Divers. Distrib.* 16, 496–513.
- Ornelas-García, C. P., E. Martínez-Ramírez & I. Doadrio. 2015. A new species of killifish of the family Profundulidae from the highlands of the Mixteca region, Mexico. *Rev. Mex. Biodiv.* 86, 926–933.
- Ortega-Lara, A., A. Aguiño y G. C. Sánchez. 2002. Los peces del Alto Cauca: caracterización de la ictiofauna nativa de los principales ríos de la cuenca alta del río Cauca en el departamento del Cauca. Primera parte. FUNINDES y CRC. Popayán, Colombia. 142 p.
- Ortiz-Cruz, V. M. 2011. Análisis del crecimiento y madurez sexual de *Cichlasoma trimaculatum* (Günther, 1867) de la subcuenca Río Atoyac-Paso de la Reina de la Cuenca Río Atoyac, Oaxaca. Tesis de Maestría. CIIDIR-OAXACA. IPN, México. 87 p.
- Ortiz-García, A. I., M. I. Ramos-Robles, L. A. Pérez-Solano y S. Mandujano. 2012. Distribución potencial de los ungulados silvestres en la Reserva de Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Therya* 3(3), 333–348.
- Oso, J. A., E. O. Idowu, O. Fagbuaro, T.S. Olaniran & B. E. Ayorinde. 2011. Fecundity, Condition Factor and Gonado-Somatic Index of *Hepsetus odoe* (African Pike) in a Tropical Reservoir, Southwest Nigeria. *World J. Fish & Marine Sci.* 3(2), 112–116.
- Pauly, D. 1979. Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of von Bertalanffy's growth formula. Institut für Meereskunde. 136 p.
- Pauly, D. 1984. Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculators. ICLARM. Studies and Reviews 8. Manila, Phillipines. 325 p.
- Pauly, D. & J. L. Munro. 1984. Once more on growth comparison un fish and invertebrates. *Fishbyte* 2(1), 21–22.
- Pérez, A., O. Castillo, A. Barbarino & N. Fabrè. 2012. Aspectos reproductivos del bagre rayado *Pseudoplatystoma tigrinum* (Siluriformes, Pimelodidae) en la Cuenca del río Apure, Venezuela. *Zootecnia Trop.* 30(3), 251–262.
- Pianka, E. R. 1970. On r- and K-Selection. *Am. Nat.* 104(940), 592–597.
- Pianka, E. R. 1973. The Structure of Lizard Communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4, 53–74.
- Pianka, E. R. 1974. Niche Overlap and Diffuse Competition. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 71(5), 2141–2145.
- Pianka, E. R. 2000. *Evolutionary Ecology*. 6^a ed. Harper and Row, NY. USA. 512 p.
- Pielou, E. C. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. Wiley-Interscience. John Wiley & Sons, New York, USA. 286 p.
- Portella, T., J. Lobón-Cerviá, L. R. Manna, H. G. Bergallo & R. Mazzoni. 2017. Eco-morphological attributes and feeding habits in coexisting characins. *J. Fish. Biol.* 90(1), 129–146.
- Pouilly, M., F. Lino, J. G. Bretenoux & C. Rosales. 2003. Dietary morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *J. Fish. Biol.* 62, 1137–1158.
- Pouilly, M., T. Yunoki, C. Rosales & L. Torres. 2004. Trophic structure of fish assemblages from Mamoré River floodplain lakes (Bolivia). Blackwell Munksgaard. *Ecol. Freshw. Fish.* 13(4), 245–257.
- Pouilly, M., S. Barrera & C. Rosales. 2006. Changes of taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an environmental gradient in the Upper Beni watershed (Bolivia). *J. Fish. Biol.* 68(1), 137–156.

- R Development Core Team. 2016. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Consultado mayo 2017. Disponible en: <http://www.r-project.org>
- Rahman, M. M. 2016. Gonadosomatic index-based size at first sexual maturity of male and female *Amblygaster clupeioides* (Bleeker, 1849) (Clupeidae) on the east coast of the Malaysian peninsular. *J. Appl. Ichthyol.* 1, 1–4.
- Ramírez, A & P. E. Gutiérrez-Fonseca. 2014. Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Rev. Biol. Trop.* 62(2), 155–167.
- Randolph, R. P. & W. P. McCafferty. 2000. Mexican mayflies: inventory and additions (Ephemeroptera). *Annls Limnol.* 36(2), 113–121.
- Rao, Y., N. K. Veni & R. Sirisha. 2015. Biology of orange fin pony fish, *Photopectoralis bindus* (Valenciennes, 1835), Off Visakhapatnam, East coast of India. *International Journal of Environmental Sciences* 5(6), 1159–1171.
- Revenga, C., I. Campbell, R. Abell, P. de Villiers & M. Bryer. 2005. Prospects for monitoring freshwater ecosystems towards the 2010 targets. *Philos. Trans. R. Soc. Lond B* 360, 397–413.
- Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of Biological Statistics of fish populations. Bulletin 191. Fisheries Research Board of Canada. 382 p.
- Rodríguez, C. D. G. 2008. Hábitos alimentarios de *Poeciliopsis fasciata* (Meek, 1904) y *Poeciliopsis gracilis* (Heckel, 1948) en la porción oaxaqueña de la reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Maestría. CIIDIR-OAXACA. IPN. México. 91 p.
- Rodríguez-Félix, D., M. A. Cisneros-Mata, E. A. Aragón-Noriega & J. A. Arreola-Lizárraga. 2016. Influencia de la proporción sexual y del ambiente en la tasa de crecimiento poblacional de *Callinectes bellicosus* (Decapoda: Portunidae) del Golfo de California. *Rev. Biol. Trop.* 64(3), 1259–1271.
- Rodríguez-Gutiérrez, M. 1992. *Técnicas de evaluación cuantitativa de la madurez gonádica en peces*. AGT (Ed.), México, D. F. 79 p.
- Román-Palacios, C. y C. Román-Valencia. 2015. Hábitos tróficos de dos especies sintópicas de carácidos en una quebrada de alta montaña en los Andes colombianos. *Rev. Mex. Biodiv.* 86(3), 782–788.
- Ruiz, L. 2010. Morfología del tracto digestivo y hábitos alimentarios de *Thalassophryne maculosa* (Pisces: Batrachoididae) en la bahía de Mochima, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.* 1(44), 51–62
- Py-Daniel, R. L. H. & C. Cox-Fernandes. 2005. Dimorfismo sexual em Siluriformes e Gymnotiformes (Ostariophysi) da Amazônia. *Acta Amazonica* 35(1), 97–110.
- Sabagh, L. T., R. D. S. Mello & C. F. D. Rocha. 2012. Food niche overlap between two sympatric leaf-litter frog species from Central Amazonia. *Zoologia* 29(1), 95–98.
- Salas, S., L. Schibli, E. Torres, G. Ramírez y A. González. 1995. Análisis de la vegetación y uso actual del suelo en el estado de Oaxaca III. (Cañada y Mixteca). Informe técnico final SERBO A.C. The John D. And Catherine T. MacArthur Foundation y WWF. México. 202 p.
- Santiago, P. E. Q. 2010. Evaluación del crecimiento de tilapia del Nilo (*Oreochromis niloticus*) revertida sexualmente en San Isidro Chacalapa, San Pedro Huamelula, Tehuantepec, Oaxaca. ITVO. Tesis de Licenciatura. ITVO. México. 101 p.
- Scharpf, C. 2006. Annotated Checklist of North American Freshwater Fishes, Including Subspecies and Undescribed Forms. Part II: Catostomidae Through Mugilidae. Publication of the North American Native Fishes Association. *American Currents* 32(4), 1–40.
- Scharpf, C. & K. J. Lazara. 2015. Order Siluriformes: Families Heptapteridae, Cetopsidae, Aspredinidae and Nematogenyidae. The ETYFish Project. Fish Name Etymology Database. [en línea] <http://www.etyfish.org/siluriformes8/> Acceso 08/06/2015.
- Schmitter-Soto, J. J. 1998. *Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo*. Guías Científicas. ECOSUR. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México. 227 p.
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, 30 de diciembre de 2010. México. 78 p.
- SEMARNAT. 2013. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. CONANP. México, D. F. 336 p.

- Shannon, C. E. & W. Weaver. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana, IL. 144 p.
- Sharma, J. P. 2009. *Environmental Studies*. 3^a ed. University Science Press. Laxmi Publications. 221 p.
- Shiklomanov, I. A. 1993. World freshwater resources. pp. 3–24. In: *Water in crisis: a guide to the world's fresh water resources*. Gleick, P. H. (ed.). Oxford University Press. NY, USA.
- Shine, R. 1988. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *Am. Nat.* 131, 124–131.
- Silfvergrip, A. M. C. 1996. A systematic revision of the Neotropical catfish genus *Rhamdia* (Teleostei, Pimelodidae). Department of Zoology, Stockholm University and Department of Vertebrate Zoology, Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Sweden. 156 p.
- Sishir, A. 2015. World-wide body size patterns in freshwater fish by geography, size class, trophic level, and taxonomy. Doctor's dissertation. Wright State University. 94 p.
- Smylie, M., V. Shervette & C. McDonough. 2016. Age, Growth, and Reproduction in Two Coastal Populations of Longnose Gars. *Trans. Am. Fish. Soc.* 145(1), 120–135.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 2009. *Introduction to Biostatistic*. 2^a ed. Dover Publications Inc (ed). NY. USA. 382 p.
- Soto-Galera, E. 2006. Ictiofauna de los corredores biológicos Sierra Madre del Sur y Selva Maya Zoque. IPN. Informe final SNIB-CONABIO proyecto N°. Y026. México D. F.
- Sparre, P. y S. C. Venema. 1995. *Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales*. Parte 1. Documento Técnico de Pesca N°306. FAO, Roma. 420 p.
- StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system) version 7. www.statsoft.com.
- Steele, S. E. & H. López-Fernández. 2014. Body Size Diversity and Frequency Distributions of Neotropical Cichlid Fishes (Cichliformes: Cichlidae: Cichlinae). *PLoS ONE* 9(9), 1–11.
- Taylor, C. C. 1960. Temperature, Growth and Mortality—The Pacific Cockle. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 26(1), 177–124.
- Taylor, H. L., M. A. Paulissen, J. M. Walker & E. C. James. 2011. Breadth and Overlap of Diet Between Syntopic Populations of Parthenogenetic *Aspidoscelis tessellata* C and Gonochoristic *Aspidoscelis sexlineata* (Squamata:Teiidae) in Southeastern Colorado. *Southwes. Nat.* 56(2), 180–186.
- Teixeira, S. F., Y. F. Duarte & B. P. Ferreira. 2010. Reproduction of the fish *Lutjanus analis* (mutton snapper; Perciformes: Lutjanidae) from Northeastern Brazil. *Rev. Biol. Trop.* 58(3), 791–800.
- Terborgh, J. & C. Schaik. 1999. ParksWatch. (<http://www.parkswatch.org/>) [Versión Electrónica] Acceso 06/09/2015.
- Thiéry, A. 1991. Multispecies coexistence of branchiopods (Anostraca, Notostraca & Spinicaudata) in temporary ponds of Chaouia plain (western Morocco): sympatry or syntopy between usually allopatric species. *Hydrobiologia* 212(1), 117–136.
- Thorp, J. H. & A. P. Covich. 2010. *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. 3^a ed. Academic Press, Elsevier, London, UK. 1021 p.
- Thorp, J. H. & D. C. Rogers. 2011. *Field Guide to Freshwater Invertebrates of North America*. Academic Press, Elsevier, London, UK. 273 p.
- Trejo, I. 2004. Clima. En: García-Mendoza, A. J.; Ordoñez, M. J. y Briones-Salas, M. (eds.), *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México. pp. 67–85.
- Valiente-Banuet, A., A. Casas, A. Alcántara, P. Dávila, H. N. Flores, A. Ma. Del C. Arizmendi, J. L. Villaseñor y J. Ortega. 2000. La vegetación del valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Bol. Soc. Bot. México* 67, 24–74.
- Vazzoler, A. E. 1996. *Biología da Reprodução de peixes Teleósteos: Teoria e Prática*. Maringá. EDUEM. 169 P.
- Velázquez-Velázquez, E., M. Maza-Cruz, A. E. Gómez-González & J. A. Navarro-Alberto. 2015. Length-weight relationships for 32 fish species in the Grijalva River Basin, Mexico. *J. Appl. Ichthyol.* 31(2), 413–414.
- Vié, J. C., C. Hilton-Taylor & S. N. Stuart. 2009. Wildlife in a Changing World-An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species. Gland, Switzerland. IUCN. 180 p.

- Vogt, S., F. Villiers, F. Ihlow, D. Rödder & J. Measey. 2017. Competition and feeding ecology in two sympatric *Xenopus* species (Anura: Pipidae). PeerJ5: e3130. Disponible en: doi:10.7717/peerj.3130. Descargado el 30 de Abril de 2017.
- Vörösmarty, C. J., P. B. McIntyre, M. O. Gessner, D. Dudgeon, A. Prusevich, P. Green, S. Glidden, S. E. Bunn, C. A. Sullivan, C. Reidy-Liermann & P. M. Davies. 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467(7315), 555–561.
- Wagle, S. K. 2014. Studies on Gonadosomatic Index, Fecundity and Hatchability of Domesticated Stock of Asala *Schizothorax richardsonii* (Gray) from Nallu River of Lalitpur District. *Our Nature* 12(1), 19–27.
- Walford, L. A. 1946. A new graphic method of describing the growth of animal. *Biol. Bull.* 90(2), 141–147.
- Walsh, S. J. & P. Chakrabarty. 2016. A New Genus and Species of Blind Sleeper (Teleostei: Eleotridae) from Oaxaca, Mexico: First Obligate Cave Gobiiform in the Western Hemisphere. *Copeia* 104(2), 506–517.
- Wang, Q. L., H. T. Zhang, Y. Q. Ren & Q. Zhou. 2016. Comparison of growth parameters of tiger puffer *Takifugu rubripes* from two culture systems in China. *Aquaculture* 453, 49–53.
- Weber, A. & H. Wilkens. 1998. *Rhamdia macuspanensis*: a new species of troglobitic pimelodid catfish (Siluriformes: Pimelodidae) from a cave in Tabasco, México. *Copeia* 1998(4), 998–1004.
- Weber, A. 2003. Taxonomie und Artstatus höhlenbewohnender und oberirdischer Welse der Gattung *Rhamdia* (Pimelodidae, Teleostei) in Mexiko. Dissertation Zur Erlangung des Doktorgrades Fachbereich Biologie. Universität Hamburg. 105 p.
- Weber, A., G. Allegrucci & V. Sbordoni. 2003. *Rhamdia laluchensis*, a new species of troglobitic catfish (Siluriformes: Pimelodidae) from Chiapas, Mexico. *Ichthyol. Explor. Freshw.* 14(3), 273–280.
- Weis, M. L. C. & J. P. Castello. 1983. Interpretação da idade e cálculo da curva de crescimento do jundiá, *Rhamdia quelen* (Quoy & Gaimard, 1824) do Banhado de Santa Catarina. *Ciênc. Nat.* 5. 103–126.
- Weis, M. L. C. 1980. Interpretação da idade e cálculo da curva de crescimento do jundiá, *Rhamdia quelen* (Quoy & Gaimard, 1824) do banhado de Santa Catarina. Dissertação (Mestrado em Zootecnia). Universidade Federal de Santa Maria, Brasil. 93 p.
- Werner, E. E. & J. F. Gilliam. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15, 393–425.
- Wilkens, H. 2001. Convergent adaptations to cave life in the *Rhamdia laticauda* catfish group (Pimelodidae, Teleostei). *Environ. Biol. Fishes* 62, 251–261.
- Wilkens, H., P. Junge & T. G. Langecker. 1991. Speciation of troglobites: studies in the San Antonio cave (Oaxaca, Mexico). *Int. J. Speleol.* 20, 1–13.
- Winemiller, K. O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81(2), 225–241.
- Winemiller, K. O. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecol. Monogr.* 60, 331–362.
- Winemiller, K. O. & K. A. Rose. 1992. Patterns of Life-History Diversification in North American Fishes: Implications for Population Regulation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49, 2196–2218.
- Winemiller, K. O. 2005. Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62 (4), 872–885.
- Wootton, R. J. 1998. *Ecology of Teleost Fishes*. 2^a ed. Institute of Biological Sciences. Kluwer Academic Publishers. The University of Wales Aberystwyth, UK. Fish and Fisheries Series 24. 387 p.
- Yáñez-Arancibia, A. 1978. Taxonomía, ecología y estructura de las comunidades de peces en lagunas costeras con bocas efímeras del Pacífico de México. Centro de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. 303 p.
- Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez, A. Aguirre-León, S. Díaz-Ruiz, S., F. Amescua-Linares & P. Chavance. 1985. Ecología de poblaciones de peces dominantes en estuarios tropicales: Factores ambientales que regulan las estrategias biológicas y la producción. pp. 311–365. In: *Ecología de comunidades de peces en estuarios y lagunas costeras*. Yáñez-Arancibia (ed.). UNAM, D.F. México.

- Yang, L., J. Fang, X. Peng, H. Cui, M. He, Z. Zuo, Y. Z & Z. Yang. 2017. Study on the morphology, histology and enzymatic activity of the digestive tract of *Gymnocypris eckloni* Herzenstein. *Fish Physiology and Biochemistry*.
- Zaniboni-Filho, E. & U. H. Schulz. 2003. *Migratory Fishes of the Uruguay River*. pp. 157–194. In: *Migratory Fishes of South America: Biology, social importance and conservation status*. Carolsfeld, J., B. Harvey, C. Ross & A. Baer (eds.). The International Bank for Reconstruction and Development/The World Bank, Ottawa, Canada.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5^a ed. Pearson Prentice Hall (ed). Upper Saddle River, New Jersey. USA. 944 p.

12 ANEXOS

Anexo 1. Sitios de muestreo para la colecta científica de *R. guatemalensis* en la zona de Oaxaca de la RBTC.

Fecha de Colecta	MEX	Localidad	Lat. N	Long. O.	Altitud (m snm)
20/10/15	500	Río Calapa u Hondo; Paraje Barranca seca; Ejido San Pedro Teotitlán; Mpio. San José Miahuatlán, Pue.	18°10'14.8"	97°14'35.1"	959
21/10/15	502	Río Calapa u Hondo; Paraje camino a la Esmeralda; Agcia. Mpal. San Gabriel Casa Blanca; Mpio. San Antonio Nanahuatípam, Oax.	18°08'26.1"	97°11'26.2'	844
23/10/15	507	Río Los Sabinos; Paraje Los Sabinos bajo el Puente Encajonado en la entrada del Santuario de la Guacamaya Verde; Mpio. Santa María Tecomavaca, Oax.	17°51'52.7"	97°01'47.6"	595
26/10/15	514	Río Chiquito; Paraje a 600 m al Oeste del Hospital, Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, Oax.	17°48'41.7"	96°57'38.7"	653
27/10/15	517	Río Chiquito; Paraje Puente de Río Chiquito, Agcia. Mpal. San Pedro Chicozapotes, Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, Oax.	17°46'1.4"	96°57'17"	614
28/10/15	520	Río Las Vueltas; Paraje Barranca la Canoa, al Oeste de la Agcia. Mpal. Zoquiapam Boca de los Ríos, Mpio. San Juan Bautista Atlatluca, Oax.	17°33'38.4"	96°51'11.4"	918
23/11/15	531	Paraje Río Sendo, Agcia. Mpal. Santiago Quiotepec, Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, Oax.	17°53'56.4"	96°58'59.7"	527
24/11/15	536	Paraje a 300 m al Suroeste del Puente el Salado, Mpio. Santa María Tecomavaca, Oax.	17°55'50.2"	97°00'31.5"	537
24/11/15	537	Paraje a 400 m al Nornoroeste de la Agcia. Mpal. Ignacio Mejía, Mpio. Teotitlán de Flores Magón, Oax.	18°06'2.9"	97°06'59.5"	738
25/11/15	538	Paraje El Cambio a 10.5 km al Noroeste del Mpio. de Santa María Tecomavaca, Oax.	17°59'48.3"	97°03'34.7"	615
26/11/15	539	Paraje Tierra grande o Calapa a 33.05 km al Noroeste del Mpio. de Tepelmeme Villa de Morelos, Oax.	18°09'29.9"	97°17'51.4"	1031
23/02/16	547	Paraje Barranca Seca: Ejido San Pedro Teotitlán, Mpio. San José Miahuatlán, Pue.	18°10'14.8"	97°14'34.7"	937
23/02/16	548	Paraje a 800 m al Oeste del Puente Calapa Ejido San Pedro Teotitlán, Mpio. San José Miahuatlán, Pue.	18°09'37.1"	97°15'56.6"	994
24/02/16	551	Paraje después de Barranca Oscura, a 5 km al suroeste de la Agcia. Mpal. Ignacio Mejía, Mpio. San Juan de los Cués, Oax.	18°03'53"	97°06'58.8"	703
25/02/16	553	Paraje Camino a la Esmeralda; Agcia. Mpal. San Gabriel Casa Blanca, Mpio. San Antonio Nanahuatípam, Oax.	18°08'25.7"	97°11'26.5"	839

25/02/16	557	Paraje a 300 m al suroeste del Puente el Salado. Mpio. Santa María Tecomavaca, Oax.	17°55'50.2"	97°00'31.5"	541
26/02/16	558	Paraje a 100 m al sur del Puente El Cacahuatal, Agcia. Mpal. Santiago Quiotepec, Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, Oax.	17°51'58.5"	96°59'9.1"	575
26/02/16	559	Paraje a 30 m al Norte del puente del ferrocarril, Agcia. Mpal. Santiago Quiotepec, Municipio San Juan Bautista Cuicatlán, Oax.	17°52'29.2"	96°59'32.2"	547
26/02/16	561	Paraje Río Sendo, Agcia. Mpal. Santiago Quiotepec, Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, Oax.	17°53'56.5"	96°53'59.8"	527
28/02/16	565	Paraje a 600 m al Oeste del Hospital, Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, Oax.	17°48'41.5"	96°57'38.5"	653
01/03/16	572	Paraje Barranca la Canoa, al oeste de la Agcia. Mpal. Zoquiapam Boca de los Ríos, Municipio San Juan Bautista Atlatlahuca, Oax.	17°33'38.2"	96°51'11.4"	918

Anexo 2. Sitios de muestreo para la colecta científica de *R. laticauda* en la zona de Oaxaca de la RBTC.

Fecha de Colecta	MEX	Localidad	Lat. N	Long. O.	Altitud (m snm)
20/10/15	500	Río Calapa u Hondo; Paraje Barranca seca; Ejido San Pedro Tetitlán; Mpio. San José Miahuatlán, Pue.	18°10'14.8"	97°14'35.1"	959
21/10/15	501	Río Calapa u Hondo; Paraje a 800 m al Oeste del Puente Calapa; Ejido San Pedro Tetitlán; Mpio. San José Miahuatlán, Pue.	18°09'36.9"	97°15'56.8"	977
21/10/15	502	Río Calapa u Hondo; Paraje camino a la Esmeralda; Agcia. Mpal. San Gabriel Casa Blanca; Mpio. San Antonio Nanahuatípam, Oax.	18°08'26.1"	97°11'26.2"	844
22/10/15	504	Río Xiquila; Paraje Los Quebrachos, límites entre los municipios San Antonio Nanahuatípam y Santa María Tecomavaca; Mpio. Santa María Tecomavaca, Oax.	18°02'58.6"	97°07'52.5"	706
23/10/15	507	Río Los Sabinos; Paraje Los Sabinos bajo el Puente Encajonado en la entrada del Santuario de la Guacamaya Verde; Mpio. Santa María Tecomavaca, Oax.	17°51'52.7"	97°01'47.6"	595
26/10/15	514	Río Chiquito; Paraje a 600 m al Oeste del Hospital, Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, Oax.	17°48'41.7"	96°57'38.7"	653
27/10/15	517	Río Chiquito; Paraje Puente de Río Chiquito, Agcia. Mpal. San Pedro Chicozapotes, Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, Oax.	17°46'1.4"	96°57'17"	614
28/10/15	519	Río Zoquiapam; Paraje camino rumbo a Zoquiapam Pueblo Viejo, Agcia. Mpal. Zoquiapam Boca de los Ríos, Mpio. San Juan Bautista Atlatlahuca, Oax.	17°35'41.5"	96°50'11.5"	976
23/11/15	531	Paraje Río Sendo, Agcia. Mpal. Santiago Quiotepec, Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, Oax.	17°53'56.4"	96°58'59.7"	527

24/11/15	532	Paraje a 100 m al sur del Puente El Cacahuatal, Agcia. Mpal. Santiago Quiotepec, Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, Oax.	17°51'58.9"	96°59'9.5"	575
24/11/15	536	Paraje a 300 m al Suroeste del Puente el Salado, Mpio. Santa María Tecomavaca, Oax.	17°55'50.2"	97°00'31.5"	537
26/11/15	539	Paraje Tierra grande o Calapa a 33.05 km al Noroeste del Mpio. de Tepelmeme Villa de Morelos, Oax.	18°09'29.9"	97°17'51.4"	1031
23/02/16	547	Paraje Barranca Seca: Ejido San Pedro Teotitlán, Mpio. de San José Miahuatlán, Pue.	18°10'14.8"	97°14'34.7"	937
25/02/16	548	Paraje a 800 m al Oeste del Puente Calapa Ejido San Pedro Teotitlán, Mpio. de San José Miahuatlán, Pue.	18°09'37.1"	97°15'56.6"	994
24/02/16	550	Paraje los Quebrachos, limites entre los municipios San Antonio Nanahuatípam. Mpio. de Santa María Tecomavaca, Oax.	18°02'58.9"	97°07'52.2"	706
24/02/16	551	Paraje después de Barranca Oscura, a 5 km al suroeste de la Agcia. Mpal. Ignacio Mejía, Mpio. San Juan de los Cués, Oax.	18°03'53"	97°06'58.8"	703
25/02/16	553	Paraje Camino a la Esmeralda; Agcia. Mpal. San Gabriel Casa Blanca, Mpio. San Antonio Nanahuatípam, Oax.	18°03'53"	97°06'58.8"	842
25/02/16	555	Paraje el Cambio: a 10.5 km al Noroeste del Mpio. Santa María Tecomavaca, Oax.	17°59'48.3"	97°03'34.7"	615
25/02/16	556	Paraje los Sabinos bajo el Puente Encajonado en la entrada del Santuario de la Guacamaya Verde. Mpio. Santa María Tecomavaca, Oax.	17°51'52.7"	97°01'47.6"	595
25/02/16	557	Paraje a 300 m al suroeste del Puente el Salado. Mpio. Santa María Tecomavaca, Oax.	17°55'50.2"	97°00'31.5"	541
26/02/16	558	Paraje a 100 m al sur del Puente El Cacahuatal, Agcia. Mpal. Santiago Quiotepec, Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, Oax.	17°51'58.5"	96°59'9.1"	575
26/02/16	559	Paraje a 30 m al Norte del puente del ferrocarril, Agcia. Mpal. Santiago Quiotepec, Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, Oax.	17°52'29.2"	96°59'32.2"	557
26/02/16	560	Paraje El Mezquite, al Oeste de la Agcia. Mpal. Santiago Quiotepec, Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, Oax.	17°54'19.4"	96°59'5.8"	524
26/02/16	561	Paraje Río Sendo, Agcia. Mpal. Santiago Quiotepec, Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, Oax.	17°53'56.5"	96°58'59.8"	527
27/02/16	564	Paraje Puente de Río Chiquito, Agcia. Mpal. San Pedro Chicozapotes, Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, Oax.	17°46'1.5"	96°57'17.1"	614
28/02/16	565	Paraje a 600 m al Oeste del Hospital, Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, Oax.	17°48'41.5"	96°57'38.5"	653
02/03/16	573	Paraje Camino rumbo a Zoquiapam Pueblo Viejo, Agcia. Mpal. Zoquiapam Boca de los Ríos, Mpio. San Juan Bautista Atlatlahuca, Oax.	17°35'41.5"	96°50'11.8"	976

03/03/16	576	Paraje Tierra grande o Calapa a 33.05 km al Noroeste del Mpio. Tepelmeme Villa de Morelos, Oax.	17°35'41.5"	96°50'11.8"	963
----------	-----	---	-------------	-------------	-----

Anexo 3. Criterios de selección para la disección de los peces.

Existieron tres criterios de selección para la disección de *Rhamdia*: 1. Los organismos fueron elegidos con base al número de ejemplares colectados por sitio de muestreo (MEX), durante las dos épocas de estudio y por subcuencas, de tal forma que no se procedió a diseccionar, cuando solo un espécimen se colectó por MEX. 2. Se seleccionaron organismos de diferentes tallas (LE en mm) registradas en las diferentes muestras (por temporadas y subcuencas), que abarcaran juveniles (desde el inicio en la formación del fenotipo definitivo hasta la primera maduración sexual) y adultos (desde la primera madurez sexual hasta el inicio del declive reproductivo). 3. Se eligieron organismos que tuvieran la mejor condición de fijación, en otras palabras que no estuvieran torcidos.