



# Universidad Autónoma de Tlaxcala

---

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta  
Posgrado en Ciencias Biológicas

Caracterización de la dieta de dos ecotipos lacustres  
del género *Astyanax* (Teleostei, Characidae)

## T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**MAESTRO (A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

P r e s e n t a

Ma. Pamela Bermúdez González

Directores

Dra. Claudia Patricia Ornelas García  
Dr. Amando Bautista Ortega

Tlaxcala, Tlax.

Octubre, 2014





# Universidad Autónoma de Tlaxcala

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta  
Posgrado en Ciencias Biológicas

Caracterización de la dieta de dos ecotipos lacustres  
del género *Astyanax* (Teleostei, Characidae)

## T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRO (A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Ma. Pamela Bermúdez González

### Comité Tutorial

Dra. Claudia Patricia Ornelas García

Dr. Amando Bautista Ortega

Dr. Carlos Salvador Pedraza Lara

Dr. Jorge Vázquez Pérez

Dra. Isabel López Rull

Tlaxcala, Tlax.

Octubre, 2014



Universidad Autónoma de Tlaxcala  
Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta



COORDINACIÓN MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA  
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA  
P R E S E N T E

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del Proyecto de tesis que **María Pamela Bermúdez González** realiza para la obtención del grado de Maestra en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es “**Caracterización de la dieta de dos ecotipos lacustres del género *Astyanax* (Teleostei, Characidae)**”.

Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
TLAXCALA, TLAX., JULIO 16 DE 2014

  
\_\_\_\_\_  
DRA. CLAUDIA PATRICIA ORNELAS GARCÍA

  
\_\_\_\_\_  
DR. JORGE VÁZQUEZ PÉREZ

  
\_\_\_\_\_  
DR. AMANDO BAUTISTA ORTEGA

  
\_\_\_\_\_  
DRA. ISABEL LÓPEZ RULL

  
\_\_\_\_\_  
DR. CARLOS PEDRAZA LARA



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado Bajo la Norma:  
ISO 9001:2000-NMX-CC-9001-IMNC-2000



Km. 1.5 Carretera Tlaxcala-Puebla CP 90070 Tel/Fax: 01(246)462-15-57 e-mail: [posgradoctbcuat@gmail.com](mailto:posgradoctbcuat@gmail.com)  
Tlaxcala, Tlax.

## **Agradecimientos**

Al posgrado en Ciencias Biológicas del CTBC, UAT por brindarme la oportunidad de estudiar una maestría y concluirla satisfactoriamente.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para el desarrollo de mis estudios de maestría.

### **A mis Tutores,**

Dra. Claudia Patricia Ornelas García por el apoyo, asesoría y tiempo invertido en cada una de las fases de la tesis, en especial en aquellas que fueron críticas para llevar a buen término este proyecto. Paty, no sólo quiero agradecer por la ayuda para llevar a cabo esta tesis, sino porque durante todo este tiempo influiste sustancialmente en la consolidación de mi formación académica.

Dr. Amando Bautista por el tiempo, asesoría y los comentarios siempre enriquecedores para llevar a cabo esta tesis.

### **Al Comité Tutoral,**

Dra. Claudia Patricia Ornelas García, Dr. Amando Bautista Ortega, Dra. Isabel López Rull, Dr. Carlos Salvador Pedraza Lara y Dr. Jorge Vázquez Pérez. Agradezco su tiempo, interés y comentarios que permitieron el mejoramiento de este trabajo.

### **Al jurado del Examen Cerrado,**

Dra. Claudia Patricia Ornelas García.

Dr. Amando Bautista Ortega.

Dr. Carlos Salvador Pedraza Lara.

Dra. Isabel López Rull

Dr. Jorge Vázquez Pérez

A todos gracias por sus comentarios y sugerencias durante el examen.

### **Al jurado del Examen de Grado,**

Dra. Claudia Patricia Ornelas García.

Dr. Amando Bautista Ortega.

Dr. Carlos Salvador Pedraza Lara.

Dr. Jorge Vázquez Pérez

Dr. Gerardo Pérez Ponce de León.

Dra. Margarita Martínez

Gracias a todos por los comentarios y sugerencias al documento final de la tesis

## **Agradecimientos a título personales**

A Paty, gracias por permitirme formar parte de este proyecto, por el apoyo y la infinita paciencia durante desarrollo de este trabajo, por tú entusiasmo que me enseñó a disfrutar de la ciencia. Además, porque has sido una parte muy importante en mi formación académica durante el desarrollo de esta tesis y hasta este momento en que cierro esta etapa.

Al Dr. Carlos por el apoyo, el tiempo, asesoría y las recomendaciones siempre enriquecedoras para el mejoramiento de este trabajo en cada una de las diferentes etapas.

A César Maya Bernal y Ana Santa Cruz gracias por el apoyo en el trabajo de campo, en la colecta de datos.

A Norman Mercado Silva y Fernando Córdova Tapia, gracias por el apoyo en el trabajo de laboratorio y asesoría durante los análisis de isótopos estables.

A Berenit Mendoza Garfías por su apoyo y asesoría durante la toma de las fotos de microscopia electrónica de barrido.

Al Dr. Gerardo Pérez Ponce de León por permitirme el uso de su laboratorio.

### **A quienes con sus comentarios y sugerencias me ayudaron en el proyecto,**

Dra. Claudia Patricia Ornelas García, Dr. Amando Bautista Ortega, Dr. Carlos Salvador Pedraza Lara, Dr. Jorge Vázquez Pérez, Dra. Isabel López Rull y Dr. Gerardo Pérez Ponce de León.

### **A mis amigos y compañeros,**

A Alejandra Partida Pérez, Evelin Guadalupe Quiroz López, Isidora Reyes Márquez, Sheridan Jael Maya, Shendy Oliva, David García Jacome.

A José Alberto Muños Manzano, por el apoyo incondicional en todo momento, por las pláticas, siempre interminables y por estar siempre a mi lado.

### **A mi familia,**

A mis padres, a mis hermanos, gracias por su apoyo y por entender que seguiré el curso de mi camino.

*“It is not the strongest of the species that survives  
or the most intelligent that survives. It is the one  
that is the most adaptable to change”*

*Darwin*

## RESUMEN

El estudio de los mecanismos que promueven la especiación es una de las preguntas principales en biología evolutiva. La selección natural divergente entre y dentro de poblaciones que explotan diferentes recursos, es una de las bases fundamentales del polimorfismo trófico. En este sentido la fauna lacustre y en particular las comunidades de peces, se han caracterizado por ser un modelo en el estudio de la especiación ecológica, principalmente asociada a la diversificación en hábitos tróficos. Nuestro sistema de estudio comprende dos especies hermanas del género *Astyanax*, que fueron originalmente descritas como diferentes géneros (*Astyanax aeneus* y *Bramocarax caballeroi*), sin embargo, recientes estudios moleculares han mostrado que estos géneros corresponden con dos ecotipos lacustres que podrían estar asociados a una especialización trófica. En el presente estudio se determinó la ecología trófica de estos dos ecotipos presentes en el Lago Catemaco (*Astyanax aeneus* y *A. caballeroi*), mediante el análisis de contenido estomacal y morfología del primer arco branquial de 275 peces, en 9 sitios de muestreo en el Lago Catemaco, para las temporadas de lluvias y estiaje correspondientes a los años 2011, 2012 y 2013. Nuestros resultados mostraron que existe variación en la dieta entre los ecotipos presentes en el Lago, también, se encontraron diferencias en la ingesta de alimento entre los ecotipos respecto a la estacionalidad del Lago. En particular se observó que la dieta de *A. aeneus* corresponde a un ecotipo omnívoro con una alta abundancia de las siguientes categorías alimentarias: materia vegetal, artrópodos, detritus, gasterópodos, anfípodos y ácaros. En contraste con el ecotipo *A. caballeroi* el cual presentó una dieta carnívora, y en particular más especializada conforme aumentaba la talla, siendo los ejemplares más grandes los que presentaron una mayor abundancia en la dieta de peces completos. En cuanto a las especializaciones morfológicas, la profundidad del cuerpo, orientación y posición de la cabeza, hocico hacia arriba, un menor número y longitud de las espinas 1, 3 e intermedia de los huesos ceratobranquial y epibranquial del primer arco branquial, son características relacionadas con una dieta carnívora en *Astyanax caballeroi*, en contraste con *A. aeneus* quien presentó un cuerpo profundo, hocico romo, una boca proyectada hacia arriba, una mayor

longitud de espinas branquiales y una dieta omnívora. Los resultados sugieren que existe una variación en la dieta de los ecotipos *A. aeneus* y *A. caballeroi*, en donde *A. aeneus* es un organismos generalista y *A. caballeroi* es especialista, estas diferencias en la dieta se ven influidas por las diferencias estacionales, la distribución espacial de las especies y características morfológicas como, el número y forma de las espinas branquiales propias de cada ecotipos. Estas diferencias morfológicas y de dieta permiten que ambos ecotipos coexistan en el sistema lago de Catemaco.

# ÍNDICE

## RESUMEN

<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>13</b>
a) Especiación intralacustre.....	13
b) Variación ontogenética y ambiental asociada con la dieta.....	14
c) Correlación entre la dieta y la morfología.....	16
d) La especie <i>Astyanax aeneus</i> como modelo de estudio.....	20
<b>2. HIPÓTESIS</b> .....	<b>22</b>
<b>3. OBJETIVOS</b> .....	<b>23</b>
a) Objetivos general.....	23
b) Objetivos particular.....	23
<b>4. METODOLOGÍA</b> .....	<b>25</b>
a) Área de estudio.....	25
b) Muestreo.....	25
c) Estructura de tallas.....	28
d) Análisis de la macrodieta.....	28
e) Método de Hyslop.....	29
f) Método de Amundsen estrategia alimentaria.....	30
g) Análisis de la microdieta.....	31
h) Adaptaciones morfológicas.....	32
i) Índice intestinal.....	32
j) Primer arco branquial.....	33
k) Análisis estadísticos.....	33

<b>5.RESULTADOS .....</b>	<b>34</b>
a) Composición de la dieta.....	34
b) Estructura de tallas.....	37
c) Estrategia alimentaria.....	37
d) Estacionalidad (lluvias vs secas) y variación espacial en la dieta.....	39
e) Segregación espacial de las especies.....	39
f) Especialización morfológica.....	41
f1) Relación longitud estándar vs índice intestinal.....	41
f2) Primer arco branquial.....	42
f3) Espinas branquiales.....	43
f4) Análisis de espinas de branquiales (componentes principales).....	44
f5) Análisis de espinas branquiales (discriminantes).....	45
f6) Morfología de espinas branquiales.....	47
<b>6. DISCUSIÓN .....</b>	<b>49</b>
a) Composición de la dieta.....	49
b) Variación ontogenética.....	50
c) Variación temporal.....	52
d) Variación espacial.....	53
e) Morfología.....	54
e.1) Índice intestinal.....	54
e.2) Filamentos y espinas branquiales.....	55
<b>7. CONCLUSIONES .....</b>	<b>58</b>
<b>8. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS .....</b>	<b>59</b>

<b>9. ANEXOS .....</b>	<b>71</b>
------------------------	-----------

## 1. INTRODUCCIÓN

### a) *Especiación intralacustre*

La relación entre el ambiente y el origen de nuevas especies, es un aspecto fundamental de la biología evolutiva (May 1942, Lu y Bernachez 1999, Coyne y Orr 2004). En este sentido, desde la postulación de la teoría de la evolución (Darwin 1859), el proceso de especiación ha sido el foco de estudio desde entonces y el término fue acuñado para referirse a los procesos que dan lugar a nuevas especies (Darwin 1859, Dobzhansky 1935, Coyne y Orr 2004, Begón y cols. 2006, Ruiz-Gutiérrez y Rodrigo Caso 2009). Existen diferentes modos de clasificar a este proceso de especiación, y en cuanto a la correspondencia con la presencia de barreras geográficas podríamos sugerir los siguientes modelos: alopátrica, peripátrica, aloparapátrida, parapátrida y simpátrica (Coyne y Orr 2004, Futuyma 2005). El modelo de especiación simpátrica ocurre cuando se diferencian una o más especies a partir de una especie ancestral sin que exista una barrera geográfica entre sus poblaciones (May 1942, Freeman y Herron 2002, Coyne y Orr 2004). Dentro de este modelo se incluye la especiación ecológica y se refiere a la segregación en diversos hábitats de la especie ancestral. Van Valen (1976), acuña el concepto de especie ecológica y la define como, “*un conjunto de linajes estrechamente relacionados que ocupan una zona adaptativa mínimamente diferente en su área de distribución, los cuales han evolucionado de forma independiente del resto de linajes fuera de dicha área de distribución*”. En este sentido uno de los ejemplos más emblemáticos de especiación ecológica corresponde con los peces espinosos (*Gasterosteos aculeatus*), que habitan en la región central de Canadá (British Columbia). En dichas poblaciones se han descrito dos ecotipos (población localmente adaptada que poseen caracteres distintivos que son resultado del ambiente local) (Turrill 1946, Futuyma 2005). Por un lado, una forma bentónica, en donde los organismos son robustos (una mayor altura del cuerpo), presentan espinas sobre el dorso y vientre, filamentos branquiales cortos y se alimentan principalmente de pequeños invertebrados. Por el otro, una forma limnética en donde los organismos son delgados, más hidrodinámicos, con filamentos branquiales largos y se alimentan de zooplancton presente en la columna de agua. Estas diferencias morfológicas aunadas a la segregación de nichos permiten que ambos ecotipos coexistan en el mismo lago en simpatría (Rundle y Schluter 2004, Taylor y cols. 2006).

A pesar de que la especiación ecológica es un fenómeno poco común en la naturaleza (Schluter 2001), la diversificación intralacustre de su ictiofauna es uno de los fenómenos más estudiados (Meyer 1989,1990, Bernatchez 1999, Lu y Bernatchez 1999, Schluter 2000, Barluenga 2006, Muschick y 2011). Se ha descrito que a partir de la competencia intra o inter específica, un uso diferencial de recursos se puede ver favorecido, y a consecuencia, la selección natural afectará rasgos morfológicos, fisiológicos o de comportamiento trófico (dieta y selección del hábitat). Finalmente, esta segregación espacial y de comportamiento, aunada a la selección de caracteres, estaría aunado al aislamiento reproductivo y con esto la divergencia adaptativa (Schluter y McPhail 1992, Schluter 2000). En el tabla 1 se presentan algunos ejemplos que se han descrito para la diversificación intralacustre, donde en estos sistemas se han descrito: diferentes niveles de aislamiento reproductivo, uso diferencial de recursos, adaptaciones morfológicas asociadas a la especialización trófica, entre otros (Schluter 1995, Hatfield y Schluter 1996, Lu y Bernachez 1999, Klemetsen y cols. 2003, Woo y cols. 2008). En este sentido la especialización trófica ha sido de particular relevancia, ya que el alimento es un componente esencial para el desarrollo de los organismos en diferentes aspectos de sus ciclos de vida tales como: sobrevivencia, crecimiento y reproducción. Por otro lado, tanto la cantidad como la calidad del alimento son factores que pueden influir en el éxito reproductivo de los organismos (Clifton y Philip 1998, Wootton 2000, Gadsen y Palacios-Orona 2000).

#### ***b) Variación ontogenética y ambiental asociada con la dieta***

Existen factores tanto bióticos como abióticos que pueden influir en la dieta de los organismos. Entre ellos se encuentran: el modo de forrajeo, las limitantes fisiológicas, la disponibilidad de recursos, la biomecánica de las estructuras de alimentación y la talla (Vitt y Pianka 2007). Así mismo en peces se ha registrado que su dieta y cantidad de alimento puede estar en función de su desarrollo ontogenético, que de manera directa puede asociarse con la cantidad y el tamaño de presas consumidas (Paulissen 1987, Gannon y cols. 1990). Por ejemplo, la especie cola partida del Balsas (*Ilyodon whitei*) presentó una relación entre su talla y dieta, donde los jóvenes mostraron preferencias por alimento de origen animal y los adultos por alimento vegetal (Trujillo-Jiménez y Díaz-Pardo 1996). Así mismo el góbido (*Gymnogobius isaza*) del lago Biwa (Japón), presentó diferencias en la dieta durante diferentes estadios de su desarrollo donde

para las etapas juveniles, ingirió mayoritariamente zooplancton pulgas de agua (e.g. *Bosmina* sp., *Daphnia* sp.) mientras que los adultos consumían gammáridos.

La dieta también puede verse relacionada con cambios estacionales o regiones geográficas (Best y Gennaro 1985, Pianka 1970, Gadsen y Palacios-Orona 2000). En donde para el poecílido (*Pseudoxiphophorus bimaculata*), se ha registrado una variación en el porcentaje de ingesta entre estaciones, siendo más abundante el consumo de semillas y tricopteros durante el estiaje, mientras que en la temporada de lluvias se presentó una mayor abundancia de himenópteros (Trujillo-Jiménez y Héctor-Toledo 2007).

**Tabla 1.** Modelos de evolución ecológica lacustre que han divergido ante un uso diferencial de recursos alimenticios.

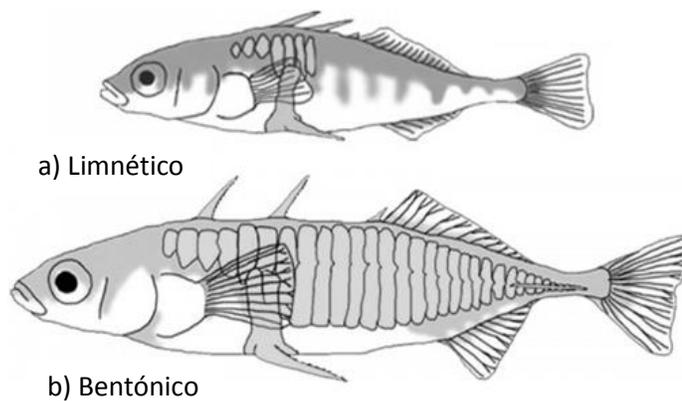
<b>ESPECIE</b>	<b>MORFOTIPO</b>	<b>DIETA</b>	<b>CITA</b>
<i>Coregonus cupleaformis</i>	Población de individuos enanos y de tamaño normal	Planctívoros Psicívoros	Lu y Bernachez 1999
<i>Gasterosteos acuelatus</i>	Población de individuos enanos y de tamaño normal	Planctívoros Psicívoros	Hatfield y Schluter 1999
<i>Salvenilus alpinus</i>	Poblaciones limnéticas y bentónicas	Planctívoros Psicívoros	Klemetsen y cols. 2003
<i>Salmo trutta</i>	Poblaciones de organismos robustos y pequeños, diferencias en color	Planctívoros Psicívoros	Schluter 1998
<i>Osmerus mordax</i>	Poblaciones de organismos robustos y pequeños,	Copepodos Cladoceros	Lecomte y Dodson 2004
<i>Coregonus cupleaformis</i>	Población de individuos enanos y de tamaño normal	Planctívoros Bentívoros	Lu y Bernatchez 1999

### *c) Correlación entre la dieta y la morfología*

La morfología puede determinar la capacidad y habilidad de los organismos para obtener su alimento. En el caso particular de los peces, estos toman alimento estrictamente en las proporciones que este ocurre en el ambiente, o tiende a mostrar una cierta selectividad en presas seleccionándolas óptimamente en relación a su valor energético así, el forrajeo de un animal maximiza el beneficio y minimiza el costo de captura. Con base en esto, se ha sugerido que las estructuras morfológicas asociadas con la adquisición del alimento podrían estar sujetas a una fuerte presión de selección Meyer (1987) ya que, un pez debe obtener del alimento micronutrientes (vitaminas y minerales), para un metabolismo efectivo y macronutrientes (proteínas, lípidos y carbohidratos) para la producción de energía, y síntesis de nuevo tejido en forma de crecimiento (Wootton 2000). Por lo tanto bajo este escenario, existe una relación entre la morfología, el hábitat y el comportamiento de forrajeo. Por lo tanto, es posible esperar que el cuerpo de los peces sea de especial importancia ecológica y evolutiva (Klingenberg y cols. 2002, Carlson y cols. 2009).

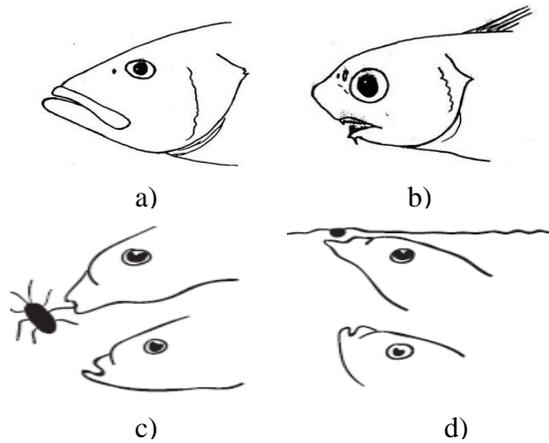
Algunos autores han sugerido que de acuerdo a su función, el plano corporal de los peces se puede definir en tres regiones primarias: 1) la Cola o cauda, principal órgano de impulso, permite la propulsión periódica, 2) región media o el cuerpo, donde se insertan las aletas pectorales y pélvicas, y que permiten la propulsión y giro y 3) la cabeza, donde se encuentran la cavidad bucal y branquiespinas (Álvarez 1988, Wootton 1998, Matthew 2006).

En este sentido, diferentes formas corporales han sido asociadas con un uso particular de hábitat, donde formas alargadas suelen presentarse en zonas liménticas (Figura 1a) mientras que formas de cuerpo altos o profundos pueden asociarse con zonas litorales o bentónicas (Figura 1b, Schluter 1993). En cuanto al tipo de dieta también se ha correlacionado con la forma del cuerpo, por ejemplo, peces piscívoros suelen presentar cuerpos alargados para una rápida aceleración, mientras que peces generalistas tienen cuerpos profundos y de menor longitud con una alta maniobrabilidad (Wootton 2000).



**Figura 1.** Tipos de cuerpo. a) Cuerpo de un organismos limnético, b) cuerpo de un organismo bentónico.

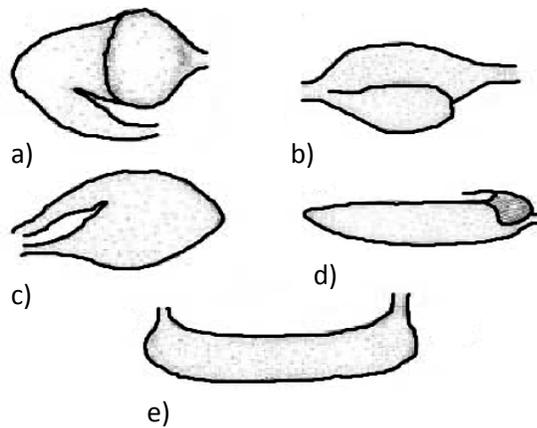
Por su parte la cavidad bucal es responsable de la ingesta de alimento e influye en la captura y trituración del alimento (Robinson y Pearson 2002). A partir de su morfología se puede inferir el modo de captura del alimento, a través de atributos tales como la posición, tamaño y forma de boca. Donde bocas terminales (Figura 2a) se relacionan con hábitos herbívoros, bocas terminales con protrusiones tubulares (Figura 2b) ingieren larvas de insectos, crustáceos, moluscos y peces, bocas ventro terminales se relacionan con peces que se alimentan del bentos, bocas ínferas se relacionan con la ingesta de organismos presentes en el sustrato (Wootton 1990). En cuanto a su tamaño, aquellas de menor tamaño se encuentran relacionadas con una ingesta de materia vegetal, plancton o pequeños animales bentónicos, mientras que las de gran tamaño con el consumo de peces (Wainwright y Barton 1995). Adicionalmente, características como la altura y ancho de la cavidad bucal, junto con variables relacionadas con la cabeza (e.g. longitud y altura), han sido relacionadas con el tipo de presa (Wainwright y Barton 1995, Webb 1966). Donde el tamaño de la boca, y en especial su diámetro (correspondiente al ancho máximo de la cavidad), determina el tamaño óptimo de la presa (Barón-Mendoza 2006).



**Figura 2.** Tipos de bocas. a) Boca terminal. a) Boca inferior. c) Boca protusible. d) Boca superior.

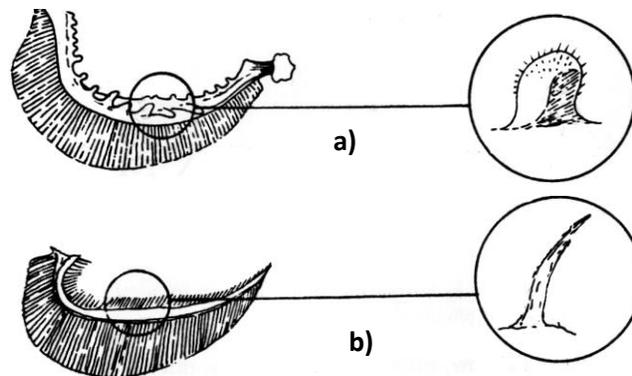
En cuanto a las estructuras del sistema digestivo se han reportado adaptaciones relacionadas con el número y longitud de espinas y filamentos branquiales, forma del estómago y longitud del tubo digestivo (Chen 2002, Kimmo y cols. 2011).

El estómago puede ser clasificado en las siguientes formas: asimétrico, bilobado, en forma de bolsa, alargado y oblongo (Figura 3, Sánchez y cols. 2003). La presencia y número de ciegos pilóricos están asociados con intestinos cortos ya que éstos ayudan en el proceso de degradación del alimento, mientras que en intestinos largos suelen estar ausentes (Ramírez 2004). A su vez la forma del estómago tiene relación con la dieta, peces que se alimentan de detritus, algas, materia vegetal, arena y lodo, generalmente tienen intestinos largos lo que representa una mayor superficie de absorción mientras que en especies carnívoras se presentan intestinos cortos (Moyle y Cech 2000).



**Figura 3.** Formas del estómago. a) Estómago en forma de bolsa asimétrica. b) Estómago bibolado, c). Estómago en forma de bolsa. d) Estomago oblongo (Modificado de Sánchez y cols. 2003).

Las espinas branquiales difieren en forma y cantidad en relación a la dieta (Kimmo y cols. 2011). Peces que se alimentan de partículas pequeñas presentan un mayor número de branquiespinas alargadas, actuando como tamiz para la filtración, en cambio en peces de hábitos carnívoros presentan un menor número de branquiespinas, las cuales son más cortas y espaciadas en comparación con organismos filtradores (Figura 4, Rodríguez y Menin 2006). En organismos piscívoros, es relativamente común un mayor número de espinas branquiales, en contraste con organismos bentónicos y planctívoros (Gibson 1998).



**Figura 4.** Diagrama representativo de las espinas branquiales. a) Espinas branquiales de organismos carnívoros. b) espinas branquiales de organismos herbívoros.

Algunas especies presentan una especialización extrema y discreta correspondiendo con fenotipos discontinuos (polimorfismo trófico), tanto para el forrajeo, detención de presa, captura y ataque (Smith y Skúlason 1996). Por lo tanto, existen estudios en peces donde se ha puesto a prueba la asociación entre dichas adaptaciones morfológicas y la ingesta diferencial de alimento, donde se ha puesto de manifiesto que ciertas modificaciones presentan una fuerte relación con el alimento (Margalef 1982, Caldecutt y Adams 1998, Mittelbach y cols. 1999, McKarey y cols. 2002, Klingenberg y cols. 2003, Svanbäck y Eklöv 2003, Hulsey 2006, Barluenga y cols. 2006 Clifton y De Witt 2007).

#### **d) La especie *Astyanax aeneus* como modelo de estudio**

En el presente estudio se consideró al género *Astyanax*, perteneciente a la familia Characidae, como modelo de estudio debido a que presenta un alto grado de diversidad morfológica y plasticidad fenotípica (Jeffery 2001). De manera particular, dentro de este género (*Astyanax*), se han descrito ecotipos tróficos que han evolucionado durante diferentes episodios de la historia evolutiva del género en sistemas lacustres. Estos ecotipos lacustres presentan un alto grado de diferenciación morfológica lo que ha ocasionado que se consideren como géneros diferentes, *Astyanax* spp. y *Bramocharax* spp. En trabajos recientes, se ha observado que al menos existen 5 sistemas lacustres donde el género *Astyanax* presenta dos ecotipos, Lago de Catemaco, Lago de Naha y Metzabook, Lago de Nicaragua y La Candelaria. Nuestro sistema lacustre, el Lago Catemaco, corresponde con la población más septentrional, donde los dos ecotipos se encuentran en simpatria: *Astyanax aeneus* y *A. caballeroi*. Ambos ecotipos presentan un alto grado de diferenciación morfológica, entre las que se destacan para *A. caballeroi* un cuerpo fusiforme, hocico proyectado hacia arriba y una joroba en la vista dorsal, dientes uni-cúspides, branquiespinas alargadas (Contrera-Balderas y Rivera-Teillery 1985, Miller 2009). Este ecotipo se ha descrito como una forma limnética, adaptada a aguas abiertas. Mientras que *Astyanax aeneus* corresponde con un ecotipo omnívoro (Miller 2009), que presenta un cuerpo más profundo, hocico rombo y dientes multi-cúspides en la maxila y el dentario (Ornelas-García y cols. 2014). Con base en un estudio reciente que ha corroborado dicha diferenciación morfológica entre los ecotipos ha sugerido que ambos ecotipos pueden presentar diferentes hábitos alimenticios (Ornelas-García y cols. 2014). Con base en lo anterior el presente trabajo

pretendió generar información respecto a la dieta de ambos ecotipos la cual, permitiera esclarecer si las diferencias morfológicas presentes en los ecotipos, se deben a una ingesta diferencial de alimento.

## 2. HIPÓTESIS

### *Hipótesis*

La diferenciación morfológica externa existente entre: *Astyanax aeneus* y *A. caballeroi*, está relacionada con una ingesta diferencial de los recursos alimenticios.

### *Predicciones*

- a) El ecotipo *Astyanax caballeroi*, que posee un cuerpo fusiforme, dientes unicuspides y un hocico proyectado hacia arriba, se asocia a una dieta carnívora.
- b) El ecotipo *A. aeneus*, que posee un cuerpo más alto, dientes multicuspides y una boca terminal, presentará una dieta omnívora, similar a la que presenta en otros ambientes dicha morfología.

### *Hipótesis*

La disponibilidad de los recursos no es homogénea en el Lago de Catemaco, y se ve afectada por la estacionalidad (lluvias vs secas).

### *Predicciones*

- Existirá una diferencia en la ingesta de categorías de presa en *Astyanax aeneus* y *A. caballeroi* dependiendo de la ubicación espacial dentro de lago.
- En términos de estacionalidad (lluvias y secas), la disponibilidad del alimento cambia y con ello esperamos que exista una mayor variabilidad de los recursos alimenticios consumidos por ambas especies en lluvias a diferencia a lo esperado en estiaje.

### ***Hipótesis***

La diferencia en dieta entre ecotipos se corresponde con las diferencias en estructuras morfológicas internas tales como: la morfología del primer arco branquial y la longitud del intestino.

### ***Predicciones***

- a) El ecotipo *Astyanax caballeroi* presentará espinas branquiales e intestino corto como resultado de una dieta carnívora.
- b) El ecotipo *Astyanax aeneus* presentará espinas branquiales e intestino largo como resultado de una dieta omnívora.

### 3. OBJETIVOS

#### *a. Objetivo general*

Caracterizar y comparar la dieta de *Astyanax aeneus* y *A. caballeroi* así como evaluar la influencia espacio - temporal en su variación.

#### *b. Objetivos particulares*

1. Caracterizar la macrodieta y microdieta de los dos ecotipos (*Astyanax aeneus* y *Astyanax caballeroi*), del Lago Catemaco.
2. Evaluar el efecto de la estacionalidad (lluvias vs estiaje), en la dieta de los ecotipos *A. aeneus* y *A. caballeroi*.
3. Evaluar la segregación espacial de los ecotipos *A. aeneus* y *A. caballeroi* dentro del Lago Catemaco.
4. Determinar el grado de especialización morfológica interna medida por medio del índice intestinal y la morfología del primer arco branquial y evaluar la posible relación entre la morfología externa y dieta en ambos ecotipos.

## 4. METODOLOGÍA

### *a. Área de estudio*

El presente trabajo se llevó a cabo con peces colectados en el Lago de Catemaco (Figura 4), perteneciente a la cuenca del río Papaloapan y el cual se encuentra en la Reserva de la Biosfera los Tuxtlas, (Sureste de México). El cuerpo de agua presenta una forma casi cuadrangular, con una superficie de 72.543 km<sup>2</sup>, un volumen de 551.52 m<sup>3</sup> y una profundidad máxima de 22m. El clima es tipo húmedo cálido, con una temperatura promedio anual de 24.1 °C y con una vegetación de tipo selva alta perennifolia (*sensu* Miranda y Hernández 1963) y suelos de origen volcánico (Pérez-Rojas y Torres-Orozco 1992, CONABIO 2011).

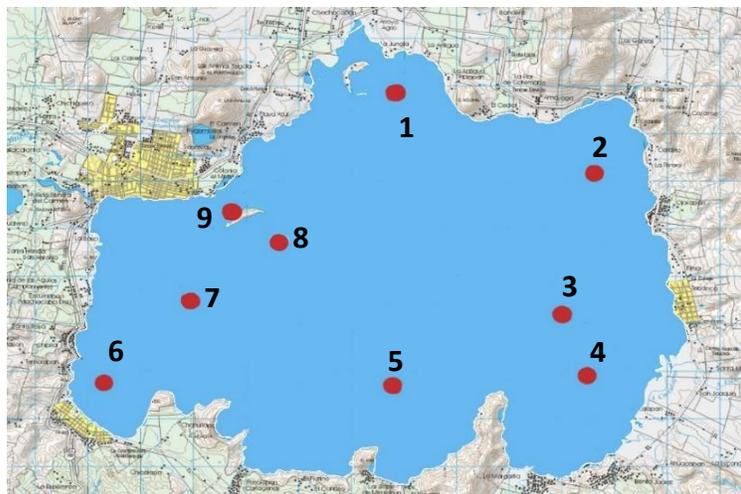
Los sedimentos predominantes son arcillas en la parte central del lago y limos arcillosos; con arenas gravosas en las riveras. Con una conductividad de 140-170 mmS cm<sup>-1</sup>; pH = 8 a 9. Presenta circulación constante de oxígeno en la columna de agua; y sus aguas se clasifican como blandas; los contenidos de amonio, nitritos y nitratos son reducidos y los fosfatos altos, lo que lo convierten en un ambiente eutrófico. La penetración de luz varía entre 0.53 y 2 m de profundidad (CONABIO 2011).

Los sedimentos predominantes son arcillas en la parte central del lago y los limos arcillosos y las arenas gravosas en las riveras; presenta una conductividad de 140-170 mmS cm<sup>-1</sup>; pH = 8 a 9. Presenta circulación constante de oxígeno en la columna de agua; y sus aguas se clasifican como blandas; los contenidos de amonio, nitritos y nitratos son reducidos y los fosfatos altos, lo que lo convierten en un ambiente eutrófico. La penetración de luz varía entre 0.53 y 2 m de profundidad. (CONABIO 2011).

### *b. Muestreo*

Se llevaron a cabo 2 muestreos en 9 localidades dentro del Lago de Catemaco, (Figura 5, Tabla 2), correspondientes a las temporadas de estiaje y lluvias, en los meses de abril y agosto del 2013. Así mismo se incluyeron en el análisis organismos que habían sido colectados previamente durante los meses de abril de 2011 y 2012 y septiembre de 2011 y 2012. Los muestreos se realizaron de manera sistemática a fin de incluir los distintos microhábitats

presentes en el lago, considerando puntos que presentaran condiciones contrastantes en profundidad, sustrato e influencia de ríos y manantiales presentes en el lago.



**Figura 5.** Puntos de muestreo en el Lago Catemaco. 1) Isla Changos, 2) Coyame, 3) Tebanca, 4) La Margarita, 5) Mimiahua, 6) La Victoria, 7) Excuinapan 8) Isla Tanaspi, 9) Isla Agaltepec.

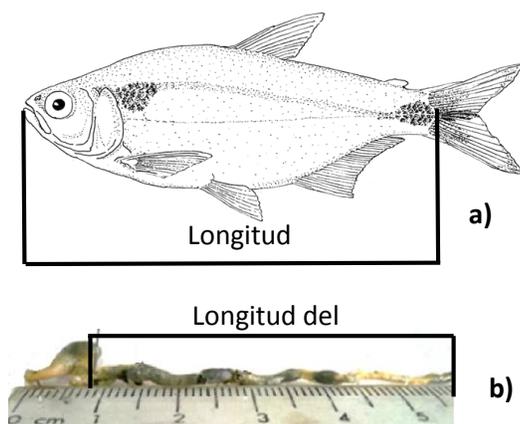
**Tabla 2.** Tamaño de muestra de Los ecotipos *Astyanax aeneus* y *Astyanax caballeroi* respecto a las localidades de colecta.

LOCALIDAD	NÚMERO DE ORGANISMOS	ECOTIPOS	
		<i>Astyanax aeneus</i>	<i>Astyanax caballeroi</i>
Isla Agaltepec	56	35	21
Coyame	53	23	30
Excuinapan	10	8	2
Tebanca	43	21	22
Isla Changos	29	11	18
Isla Tanaspi	4	2	2
La Victoria	26	16	10
Margaritas	23	17	6
Mimiahua	31	21	10

La unidad de esfuerzo para todas las estaciones de monitoreo se estableció en función del tiempo de colecta, siendo de 60 min por sitio, utilizando 2 redes agalleras multimalla (2 m de alto por 35 m de largo), una pelágica y otra bentónica, en el caso de la pelágica corresponde con una capturabilidad desde la superficie y 2 m hacia abajo, mientras que en el caso de la bentónica cae al fondo en cada punto y flota por encima de éste 2 metros. Para cada estación de muestreo se registró la profundidad y la transparencia. Se registró la abundancia de cada ecotipo por red y sitio de colecta, así como la abundancia relativa para el resto de especies presentes en el lago, mismas que fueron liberadas después del conteo.

Los peces de interés para el estudio fueron transportados vivos al laboratorio para ser analizados. Previo a su disección, los peces fueron anestesiados con esencia de clavo disuelto en etanol al 95%. Posteriormente a cada organismo se le tomó la longitud estándar (LE) con el uso de un vernier digita marca Truper (Figura 6 a) y se llevó a cabo la extracción del tubo digestivo mediante un corte longitudinal por encima de la línea media ventral y dos cortes transversales, uno detrás del opérculo y otro a la altura del ano, para dejar expuesta la cavidad visceral y extraer así todo el tubo digestivo, el cual fue colocado en un tubo de 1.5 mL con etanol al 70%, para su preservación y posterior análisis en el laboratorio. Los vouchers (material de referencia) fueron etiquetados individualmente y fijados en etanol al 70 %.

En el laboratorio, los tubos digestivos se rehidrataron con agua estéril y glicerina al 10% y se registró la longitud total del tubo digestivo (Figura 6 b). La macrodieta y microdieta se determinó a partir del análisis del contenido estomacal.



**Figura 6.** a) Longitud estándar tomada en los ejemplares de estudio y b) longitud del intestino.

### *c. Estructura de tallas.*

A partir de la longitud estándar individual de los organismos se realizó la identificación de las clases de talla, a partir de la distribución de la frecuencia de tallas, aplicando el método de Cassie (1954). El análisis fue llevado a cabo utilizando el paquete estadístico Statistica v10.

### *d. Análisis de la macrodieta.*

Para el estudio de la dieta se llevó a cabo la revisión del contenido estomacal de los peces, para ello se usaron diferentes técnicas implementadas de acuerdo a las características de la muestra. Por un lado, se separó el estómago del intestino y el contenido del primero se vació en una probeta y se aforó con etanol al 70 % hasta un volumen final de 5 mL. Las muestras contenidas en la probeta fueron vaciadas lo más homogéneamente posible sobre un cuadrante de vidrio de 36 cm<sup>2</sup> que se encontraba en una caja Petri. El contenido estomacal se dividió en las siguientes categorías: material vegetal, restos de peces, moluscos, insectos, ácaros y detritus. Con la ayuda de un microscopio estereoscópico se llevó a cabo el conteo de los ítems y se obtuvo la proporción para cada categoría. Finalmente, cada categoría de los contenidos estomacales por muestra se colocó en tubos eppendorf de 1.5 mL y fueron secados en una estufa a 64 °C durante 24 horas. Cada categoría se pesó en una balanza analítica (0.0001 mg de sensibilidad). Se llevó a cabo la identificación de los diferentes recursos alimenticios presentes en las especies hasta

el nivel taxonómico más bajo posible, para lo cual se contó con la ayuda de claves de identificación de insectos de agua dulce (Robert 1968, Lars-Henrik y cols. 2001).

Para cuantificar los diferentes tipos de organismos presas consumidas se utilizaron dos metodologías: El método de Hyslop (1980) y el método de estrategia alimentaría propuesto por, Amundsen y cols. (1996), los cuales se describen a continuación.

**e. Método de Hyslop (1980).**

Este método permite cuantificar los diferentes organismos presa consumidos por el depredador.

**Método Numérico:** Con este método se contabiliza el número de organismos de cada tipo presa, por cada estómago analizado. Los valores obtenidos del análisis se expresaron en porcentajes, respecto al total de organismos presa presentes en todos los estómagos analizados (Hyslop 1980).

$$N = n / NT * 100$$

Donde:

n= Número total de presas de una determinada especie.

NT= Número total de presas de todas las especies.

**Método Gravimétrico:** Este método se empleó para obtener información respecto a la biomasa de las presas consumidas. Cada tipo de alimento fue separado por categorías y su peso fue registrado en una balanza analítica. El peso de cada ítem fue registrado en gramos (g), y referido respecto al peso total de todas las presas contenidas en los estómagos analizados. El valor se expresó en porcentaje, como se expresa en la ecuación (Hyslop 1980).

$$P = P/PT * 100$$

Donde:

p= Peso (g) de una determinada categoría de presa alimenticia.

PT = Peso (g) de la totalidad de especies.

**Método de frecuencia de ocurrencia:** Con este método, se obtuvo el número de estómagos que contenían uno o más tipos de categorías de organismos presa del total de

categorías alimenticias. Se estimó mediante el registro del número de estómagos en los cuales se encuentra un determinado tipo de presa. Los resultados se expresan como porcentaje de una especie, con respecto al número total de los estómagos con alimento analizado con la siguiente fórmula:

$$\% FO = N/NT \times 100$$

Donde:

N = Es el número de estómagos en el cual apareció un determinado tipo de presa

NT= Es el número total de estómagos con alimento.

Los resultados obtenidos de los métodos cuantitativos antes mencionados se emplearon para analizar las variaciones por ecotipos (*A. aeneus* y *A. caballeroi*) y época del año (lluvias y secas) en la dieta.

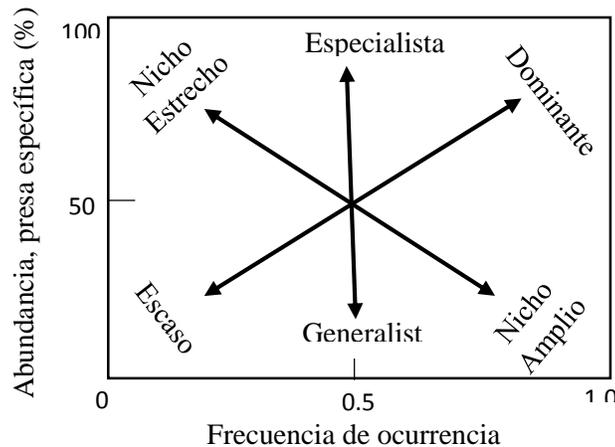
**f. Método de Amundsen (Estrategia alimentaria).**

Para determinar la frecuencia de la presencia y abundancia de presas específicas en la dieta de *Astyanax aeneus* y *A. caballeroi* se utilizó el método descrito por Amundsen (1996). En la representación gráfica de dicho método (Figura 7) se muestra el producto de la abundancia de una presa específica y su frecuencia de presencia (expresada en fracción), la cual es igual a la abundancia de la presa y debe tomarse en cuenta que la cantidad promedio de los diferentes contenidos estomacales es independiente de cada categoría de presa consumida, por lo cual posteriormente la cantidad de alimento presente en cada estomago se estandariza al 100%, así, para cada punto en el diagrama, la abundancia de presa está representada por el área encerrada por todas las coordenadas de los dos ejes. La abundancia de la presa específica, es definida como el porcentaje que comprende una presa o taxón respecto a todos los recursos alimenticios respecto a ese depredador. En términos matemáticos se expresa como:

$$Pi = \left( \sum Si / \sum Sti \right) \times 100$$

Donde  $Pi$  es la abundancia de la presa  $i$ ,  $Si$ , es el contenido estomacal (volumen, peso o número) comprendido de la presa  $i$ , y  $Sti$  es el total de estómagos en los cuales se encuentra la presa ( $i$ ). Estos valores de frecuencia y ocurrencia son graficados en dos dimensiones.

Diferencias en estrategias alimentarias se relacionan entre y dentro de los fenotipos. En una población con altos componentes entre fenotipos, diferentes individuos se especializan en diferentes usos de recurso.

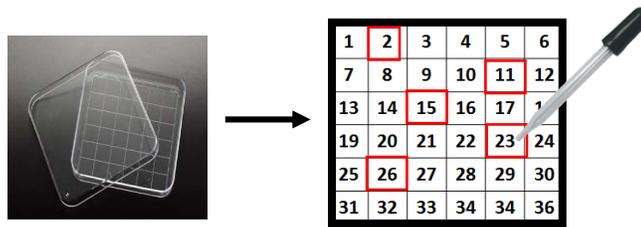


**Figura 7.** Esquema de la interpretación del análisis de estrategia alimentaria (Amundsen y cols. 1996)

**g. Análisis de la microdieta.**

Para el estudio de la microdieta se tomaron 5 submuestreos de los cuadrantes de la caja de petri antes mencionada en el análisis de macrodieta (figura 8). Este muestreo fue aleatorizado, y se tomaron con un gotero cinco muestras de 1 cm<sup>2</sup> del cuadrante, de un total de 36 cm<sup>2</sup> presentes en la placa de petri. Cada submuestra se colocó sobre una cámara de Neubauer, y se contabilizó, mediante un microscopio óptico, el fitoplancton y zooplancton presente en cada una muestra.

El zooplancton y fitoplancton se identificaron con el uso de claves específicas de algas microscópicas del lago de Catemaco, así como claves de invertebrados acuáticos las cuales se realizaron mediante una recopilación bibliográfica (Zanatta-Juarez y cols. 1995, Torres- Orosco 1995, Jaroslava Komárková y Rosaluz Tavera 2003, Martinez y cols 2013).



**Figura 8.** Esquema representativo del cuadrante colocado dentro de la caja Petri, de donde fueron tomadas 5 submuestras mediante un gotero, para el análisis de microdieta.

Para cuantificar los diferentes tipos de organismos presas consumidas se utilizó el método de Hyslop (1980), antes descrito.

#### *h. Adaptaciones morfológicas.*

Con la finalidad de determinar el grado de especialización trófica entre las especies se analizaron algunos caracteres morfológicos internos que han sido previamente asociados con especializaciones tróficas.

#### *i. Índice intestinal (Ii).*

Dentro del estudio de la ecología trófica de los peces, se considera importante la relación existente entre la longitud del tubo digestivo y la longitud total del pez, la cual se ha denominado índice intestinal (Ii), y ha sido correlacionado con los hábitos alimenticios de cada especie.

La longitud del tubo digestivo puede ser estimada como la distancia entre el inicio del esófago y el ano.

$$Li = Li / LS$$

Donde:

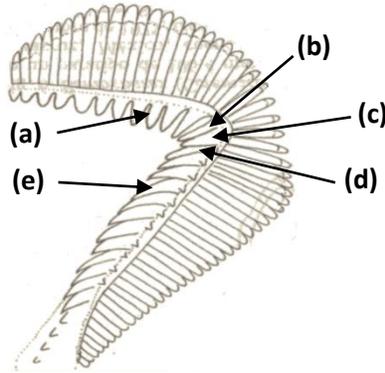
Li: Longitud del intestino

LS: Longitud estándar

Mediante el análisis de correlación se determinó la relación entre la longitud estándar de los organismos vs el índice intestinal.

**j. Primer arco branquial.**

De los organismos colectados se seleccionaron 224 individuos a los cuales se les extrajo el primer arco branquial, y se contabilizó el número de filamentos y espinas branquiales mediante el uso de un microscopio estereoscópico. Así mismo fueron medidas la primera y cuarta espina del hueso epibranquial y ceratobranquial, también se incluyó la longitud de la espina media es decir aquella que se encuentra entre ambos huesos (ceratobranquial y epibranquial), estas medidas se tomaron con un vernier digital marca Truper (Figura 9).



**Figura 9.** Esquema de las espinas branquiales que fueron analizadas. (a y b) corresponden a la espina 1 y 4 del hueso epibranquial, (d y e) representan la espina primera y cuarta del hueso ceratobranquial, (c) señala a la espina intermedia del primer arco branquial (Modificado de Contreras-Balderas y Rivera-Teillery 1985).

**k. Análisis estadísticos**

Para evaluar la existencia de variación en la longitud, número de filamentos y espinas braquiales entre los ecotipos *Astyanax aeneus* y *A. caballeroi* se utilizó el análisis de discriminantes, componentes principales (CP) y U de Mann-Whitney (*U-test*), utilizando los programas SPSS statistics 22.0, Statistica 8.0 y Past 1.

Para determinar la relación entre la longitud estándar de los ecotipos respecto al índice intestinal se utilizó un análisis de regresión. Todas las pruebas se aceptaron como estadísticamente significativas cuando  $P \leq 0.05$  (Zar 1999).

## 4 RESULTADOS

### a. Composición de la dieta.

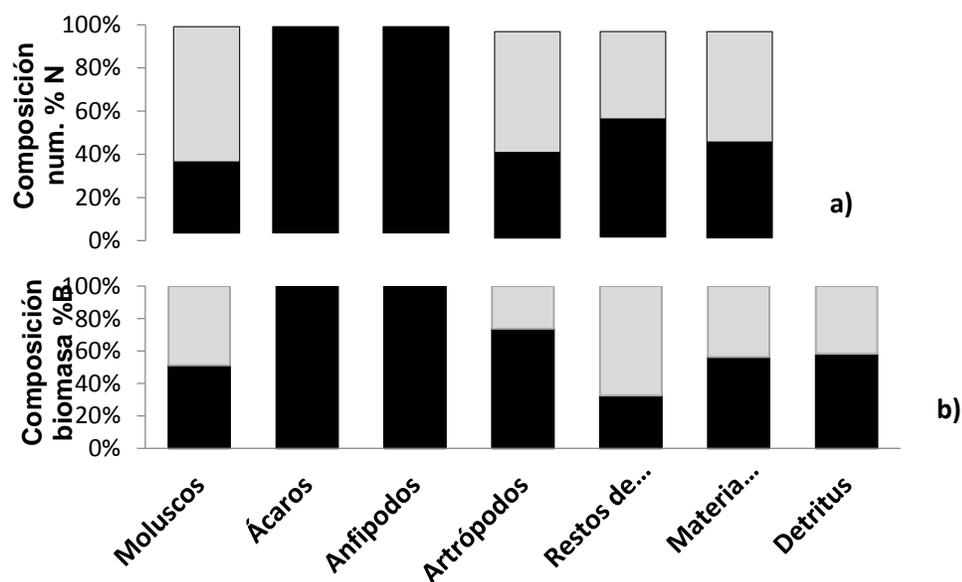
Se analizó un total de 275 organismos, de los cuales 175 corresponden al ecotipo *Astyanax aeneus* y 100 con *A. caballeroi*, de estos, 27 se encontraron con los estómagos vacíos, 16 *A. aeneus* y 11 *A. caballeroi*. Un total de 41 moluscos, 4 ácaros, 15 anfípodos, 758 artrópodos, 1932 restos de peces y 1927 segmentos de materia vegetal, fueron encontrados en la dieta de ambos ecotipos. Respecto al método numérico, restos de peces (%N<sub>RP</sub> = 41.273) seguido por materia vegetal (%N<sub>MV</sub> = 41.166), corresponden con los ítems en mayor número consumidos. En el índice gravimétrico (biomasa) las presas con mayor representatividad fueron restos de peces (%B<sub>RP</sub> = 33.006) y detritus (%B<sub>D</sub> = 45.034). Finalmente para el índice de frecuencia de ocurrencia, la materia vegetal (%FO<sub>MV</sub> = 62.727), seguida de detritus (%FO<sub>D</sub> = 82.77) correspondieron con las categorías más comunes. Para ambos ecotipos la dieta presentó otras categorías en menor frecuencia numérica, gravimétrica y ocurrencia, tales como moluscos, ácaros, anfípodos y artrópodos (Tabla 3).

**Tabla 3.** Composición total de la dieta en términos de método numérico (%N), biomasa (%B) y frecuencia de ocurrencia (%FO).

Presas	%N	%B	%FO	Total
Moluscos	0.961	10.788	5.454	41
Ácaros	0.085	0.204	1.363	4
Anfípodos	0.320	0.204	0.909	15
Artrópodos	16.193	5.227	55.454	758
Restos de peces	<b>41.273</b>	<b>33.006</b>	48.636	<b>1932</b>
Materia Vegetal	<b>41.166</b>	5.718	<b>62.727</b>	<b>1927</b>
Detritus	0	<b>45.034</b>	<b>82.77</b>	0

\*Los valores más altos encontrados están resaltados en negritas.

El análisis de la composición numérica (%N) y biomasa (%B) entre ecotipos (Figura 12), permite observar diferencias tanto cuantitativas como cualitativas, por ejemplo para las categorías de ácaros y anfípodos fueron consumidos exclusivamente por *Astyanax aeneus*. En tanto que en la categoría de restos de peces se observan valores invertidos de %N y %B para ambos ecotipos, teniendo un mayor %N en la primera, sin embargo %B fue mayor en *A. caballeroi*. En cuanto a los artrópodos observamos que %B fue mayor en *A. aeneus* que en *Astyanax caballeroi*, sin embargo en esta última hubo un incremento en %N. Las categorías de materia vegetal y detritus fueron ingeridos de manera similar en ambos ecotipos.



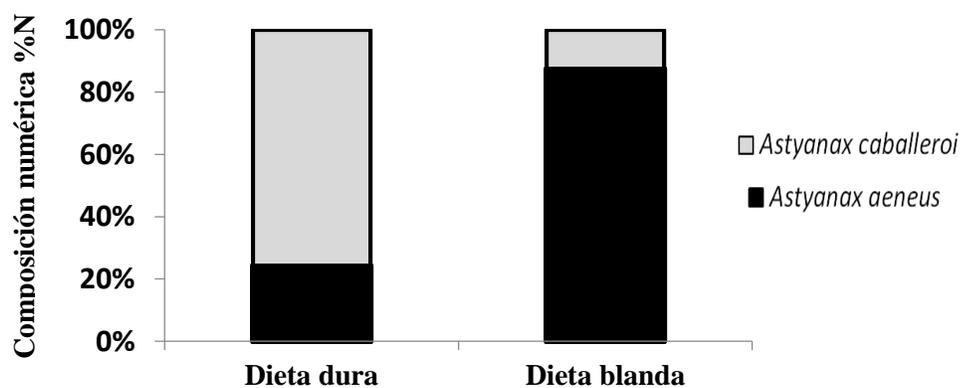
**Figura 12.** Composición de los recursos alimenticios presentes en la dieta de *Astyanax aeneus* (Negro) y *Astyanax caballeroi* (Gris) a) Composición numérica (%N). b) Composición en biomasa (%B).

En un análisis de contingencia para la composición numérica (%N) de la categoría alimenticia restos de peces, se observaron diferencias significativas para la mayoría de ítems incluidos en la categoría (Tabla 4). Particularmente, se observa que escamas, radios, dientes, ojos, branquias y huesos, los cuales se agruparon como alimentos duros, son más consumidos

por *Astyanax caballeroi* (Figura 13), mientras que *Astyanax aeneus* incrementa el consumo de huevos, correspondiente con grupo blando.

**Tabla 4.** Tabla de contingencia del ítem alimenticio restos de peces, consumido por *Astyanax aeneus* y *A. caballeroi*.

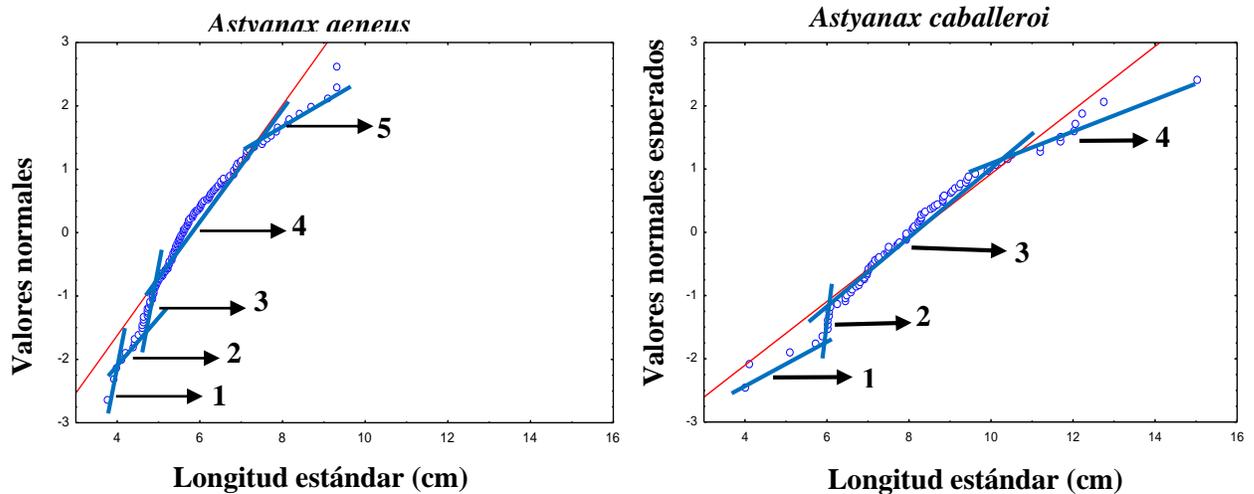
Ítem	Alimentos duros			Ítem	Alimentos blandos		
	gl	N	Valor de P		gl	n	Valor de P
Escamas	1	275	<b>0.0001</b>	Huevos	2	275	<b>0.0001</b>
Radios	1	275	<b>0.0001</b>				
Dientes	1	275	<b>0.0001</b>				
Vertebras	1	275	0.46				
Ojos	1	275	<b>0.045</b>				
Branquias	1	275	<b>0.0004</b>				
Peces	1	275	0.133				
Huesos	1	275	<b>0.0005</b>				



**Figura 13.** Composición numérica para la categoría restos de peces, tanto para alimento duro (escamas, peces, ojos, huevos de peces y vertebras) y blando (huevos de otros peces) en *Astyanax aeneus* (negro) y *Astyanax caballeroi* (gris).

### b. Estructura de tallas

Mediante el método de Cassie (1954), se determinaron las clases de talla corporal de los ecotipos de estudio (Figura 14). Donde para *A. aeneus* se identificaron cinco clases de talla y cuatro en *A. caballeroi*. El intervalo de tallas para *A. aeneus* fue de 3.5 cm a 9.5 cm, mientras que en *A. caballeroi* fue de 4 cm y 15 cm la máxima.

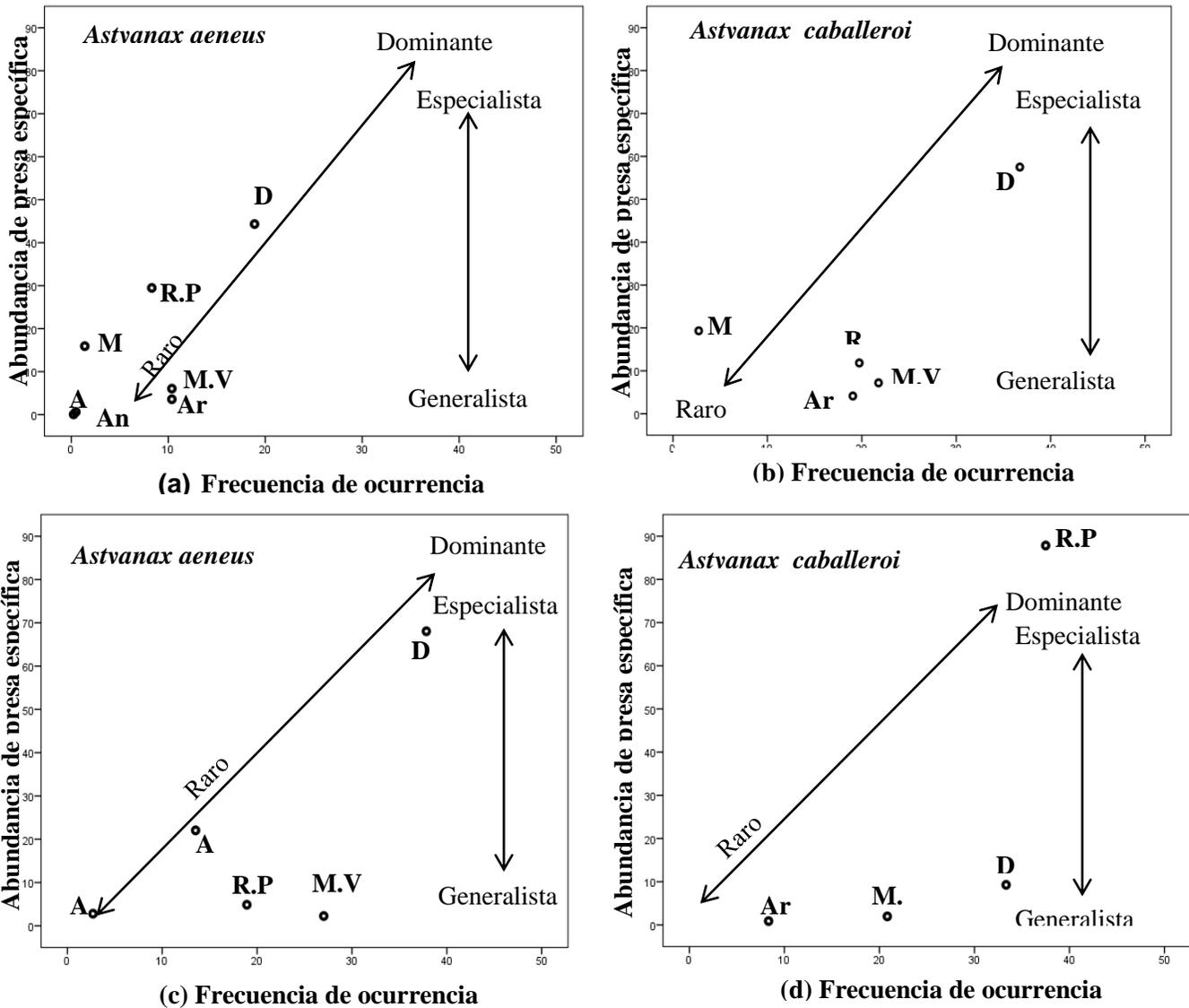


**Figura 14.** Gráfico de las clases de tallas observadas para *A. aeneus* (izquierda) y *A. caballeroi* (derecha), basadas en longitud estándar y abundancia de los ejemplares.

### c. Estrategia alimentaria (Composición de la dieta)

La gráfica de abundancia de presa específica (Figura 15) muestra que ecotipos de *Astyanax aeneus* y *A. caballeroi* de la clase de talla entre 5 y 7 cm (Figura 15a, b) mantienen una dieta generalista que incluye las siguientes categorías: ácaros, restos de peces, materia vegetal y artrópodos. El recurso alimenticio de mayor consumo en la dieta de ambos ecotipos fue detritus. Respecto a la clase de talla que incluye a organismos de 7 a 10 cm de ambos ecotipos (Figura 15c, d), encontramos que *Astyanax aeneus* presenta una dieta generalista

compuesta de materia vegetal, artrópodos, restos de peces, sin embargo ingiere en mayor cantidad detritus, y ácaros es el alimento que consume de manera ocasional o rara. *Astyanax caballeroi* se especializa en el consumo de restos de peces, e ingiere de manera generalista artrópodos, materia vegetal y detritus.



**Figura 15.** Gráficos de estrategia alimentaria para ambas especies. (a y b) representan el consumo generalista o especialista de distintos ítems alimenticios consumidos por ecotipos de 5 a 7 cm de *A. aeneus* y *A. caballeroi*. (c y d) Ítems alimenticios consumidos ecotipos de 7 a 10 cm en términos de dominancia y especificidad en *A. aeneus* y *A. caballeroi*, en donde: (D) detritus, (A) ácaros, (RP) restos de peces, (Mv) Materia vegetal y (Ar) artrópodos.

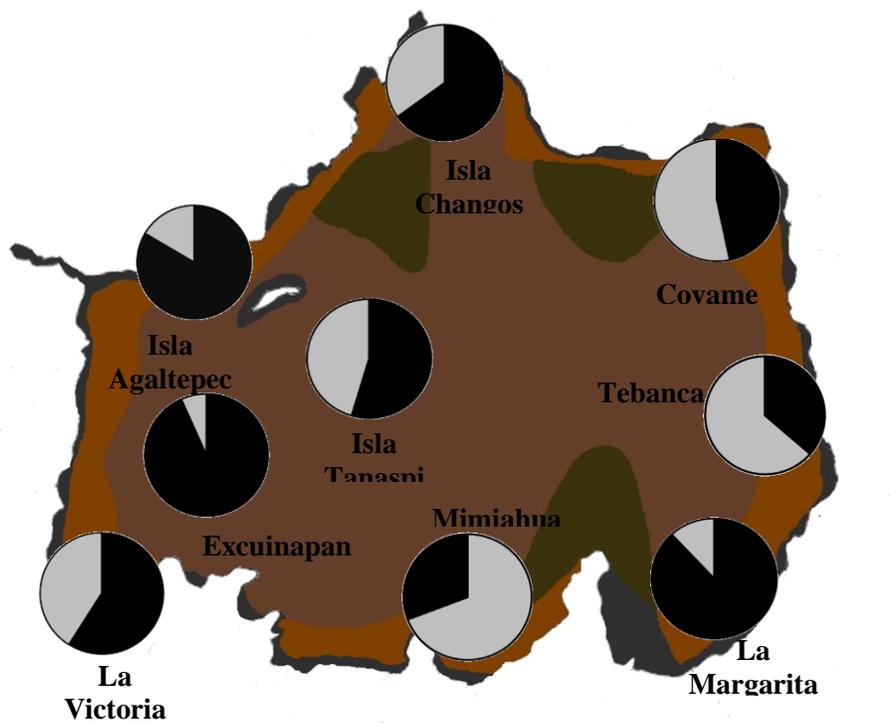
#### ***d. Variación espacial y temporal de la dieta entre ecotipos***

De los dos ecotipos analizados *Astyanax aeneus* y *A. caballeroi* presentes en el Lago Catemaco, en ambos se encontraron diferencias en la ingestas de recursos alimenticios respecto a la temporalidad (Anexo 1). En lluvias *Astyanax aeneus* consume moluscos y artrópodos en contraste con *A. caballeroi* que limita su dieta a la ingesta de moluscos, materia vegetal e incrementa el consumo de restos de peces. En secas *Astyanax aeneus* se alimenta de restos de peces, ácaros, artrópodos y mayoritariamente de materia vegetal mientras que, *A. caballeroi* incrementa el consumo de materia vegetal y artrópodos. El ítem alimenticio materia vegetal se encuentra presente en la dieta de ambos ecotipos durante la temporada de estiaje y lluvias, lo que nos podría estar indicando que es abundante en el lago.

En el análisis de la composición numérica de la microdieta la cual fue dividida en dos grandes grupos: fitoplancton y zooplancton (Anexo 2). *Astyanax aeneus* incrementa el consumo de las algas microscópicas Euglenophyta, *Choroococcus limneticus*, *Merismopedia elegans* y Cyanophytasa a diferencia de *A. caballeroi* que ingiere en mayor abundancia el alga *Anabaena elenkinii* en la temporada de lluvias. En secas *Astyanax caballeroi* presenta en su dieta una cantidad mayor del alga microscópica *Merismopedia elegans* y *A. aeneus* de Cyanophytas y el alga microscópicas *Gloeocapsa*. En casi todas las localidades y en ambos ecotipos el alga microscópica *Alaucoseira granulata*, se encontró de manera abundante en los estómagos, lo que nos podría sugerir su alta abundancia en el sistema.

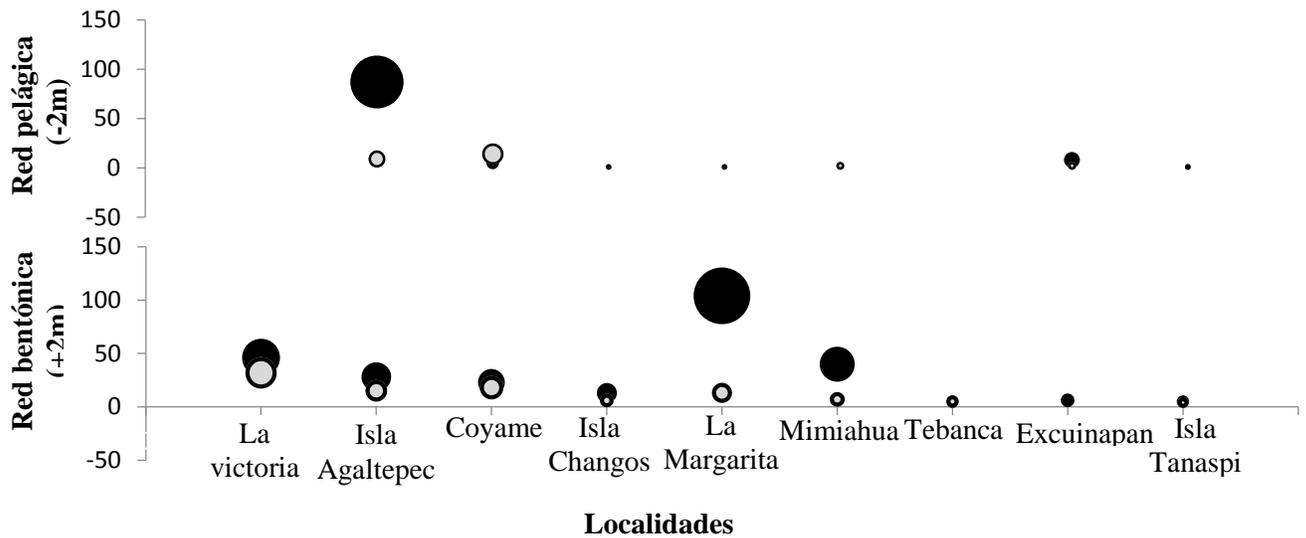
#### ***e. Segregación espacial de los ecotipos.***

En la figura 10 se muestran los resultado de la abundancia para las dos ecotipos del género *Astyanax* dentro del Lago Catemaco. Como se puede observar la mayor abundancia corresponde con *Astyanax aeneus*. Por un lado, las áreas de mayor abundancia de *A. aeneus* son: Isla Agaltepec, Excuinapan, La Margarita, Isla Changos y La Victoria, mientras que para *A. caballeroi* se encontró en mayor abundancia en las localidades de: Coyame, Tebanca y Mimiahua. En la Isla Tanaspi, la abundancia de ambos ecotipos es similar aunque se puede apreciar que *A. caballeroi* es ligeramente más abundante.



**Figura 10.** Abundancia de los ecotipos *Astyanax aeneus* (negro) y *Astyanax caballeroi* (gris), en las localidades de muestreo en el Lago Catemaco.

De manera general se observó que ambos ecotipos, *Astyanax aeneus* y *Astyanax caballeroi*, se encuentran en mayor abundancia en la red de tipo bentónica. En Isla Agaltepec y Excuinapan se obtuvo un mayor número de ejemplares de *Astyanax aeneus* en la red pelágica, así como en Coyame, se obtuvo una mayor abundancia del ecotipo *Astyanax caballeroi* en la red de pelágica. (Figura 11).

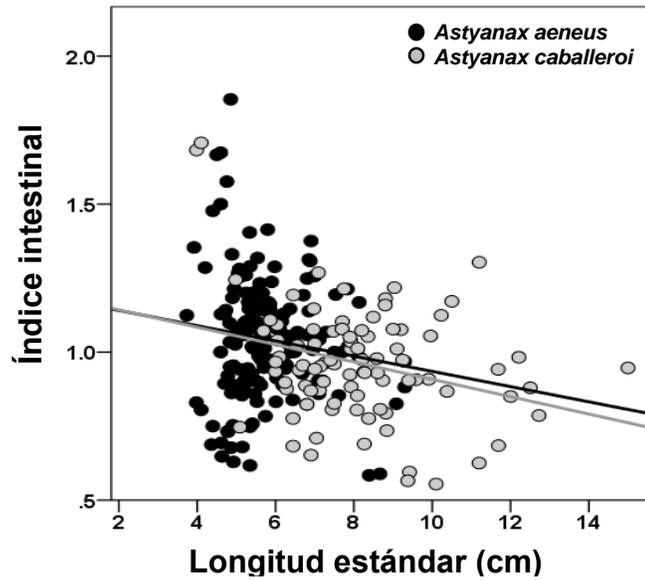


**Figura 11.** Abundancia de los ecotipos *Astyanax aeneus* (negro) y *Astyanax caballeroi* (gris) por tipo de red (bentónica y pelágica).

### *f. Especialización morfológica*

#### *f.1. Relación longitud estándar vs índice intestinal*

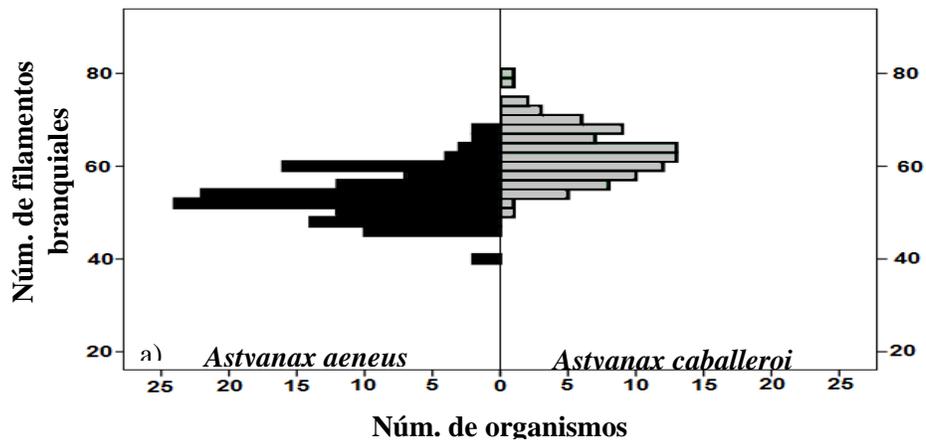
El análisis de regresión nos permitió observar, la relación entre la longitud estándar y el índice intestinal de *Astyanax aeneus* ( $m = -0.0294$ ,  $p = 0.0079$ ) *Astyanax caballeroi* ( $m = -0.0255$ ,  $p = 0.0079$ ), permitió también identificar que existe una relación negativa entre la longitud del intestino vs la longitud estándar en ambos ecotipos. Para ambos ecotipos mientras mayor es el individuo menor es el tracto digestivo (Figura 16), sin embargo como podemos observar la pendiente en *A. caballeroi* es más acusada con respecto a *Astyanax aeneus* ( $m = -0.0294$  vs  $-0.0255$  respectivamente). Más aún esta relación es significativa para el caso de *Astyanax caballeroi* ( $p = 0.0079$ ).



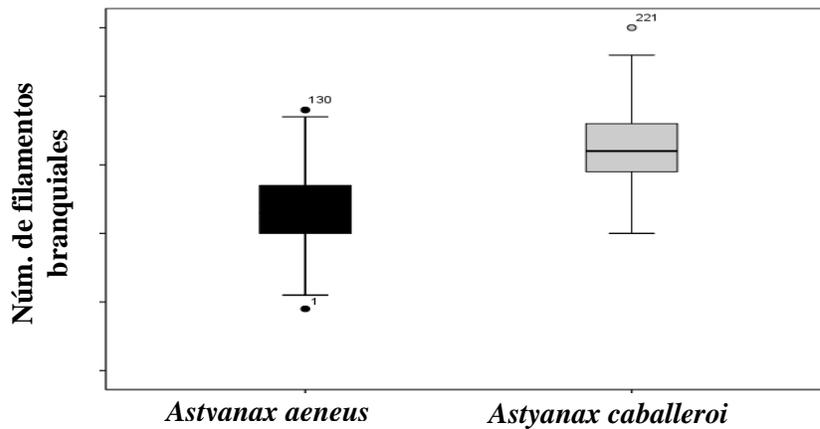
**Figura 16.** Regresión lineal entre la longitud estándar y el índice intestinal en *Astyanax aeneus* (negro) ( $m = -0.0294$ ,  $p = 0.0079$ ) y *Astyanax caballeroi* (Gris) ( $m = -0.0255$ ,  $p = 0.0079$ ).

### *f.2. Primer arco branquial.*

Se analizó un total de 224 arcos branquiales de los cuales 132 corresponden a *Astyanax aeneus*, 92 a *Astyanax caballeroi*. Se observó que el número de filamentos branquiales para *Astyanax aeneus* fue de 39 a 68 y *Astyanax caballeroi* de 39 a 80 (Figura 17a). Estas diferencias fueron significativas entre especies (*Mann-Whitney U-test* = 1493.500,  $gl_{131, 92}$ ,  $p = 0.0001$ ) (Figura 18b).



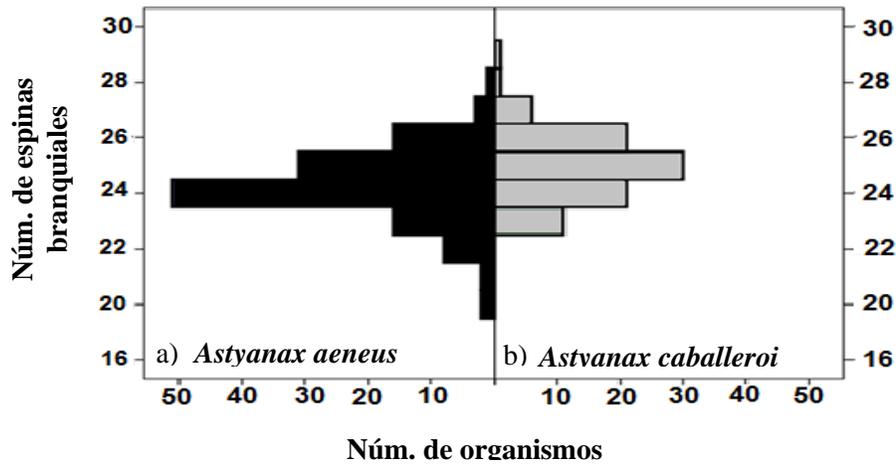
**Figura 17.** Distribución del número de filamentos en el primer arco branquial de *Astyanax aeneus* y *Astyanax caballeroi*.



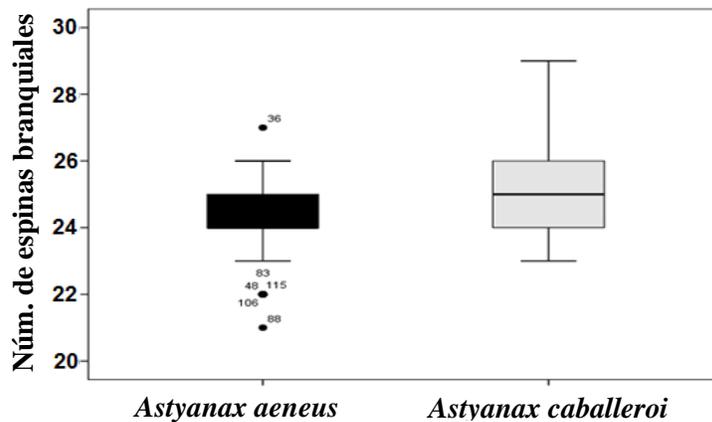
**Figura 18** Mediana ( $\pm$  SE) del conteo de los filamentos en el primer arco branquial de *Astyanax aeneus* (negro) y *Astyanax caballeroi* (gris).

### *f.3. Espinas branquiales.*

En el análisis de la frecuencia de las espinas branquiales (Figura 18 y 19), *Astyanax aeneus* presentó un intervalo de 20 a 28 espinas, mientras que *Astyanax caballeroi* de 23 a 29. Las diferencias en el número de espinas branquiales fueron significativas (*Mann-Whitney U-test* = 4259.000,  $g_{131, 92}$ ,  $p = 0.0001$ )



**Figura 18.** Distribución del número de espinas del primer arco branquial de *Astyanax aeneus* (a) y *Astyanax caballeroi* (b).

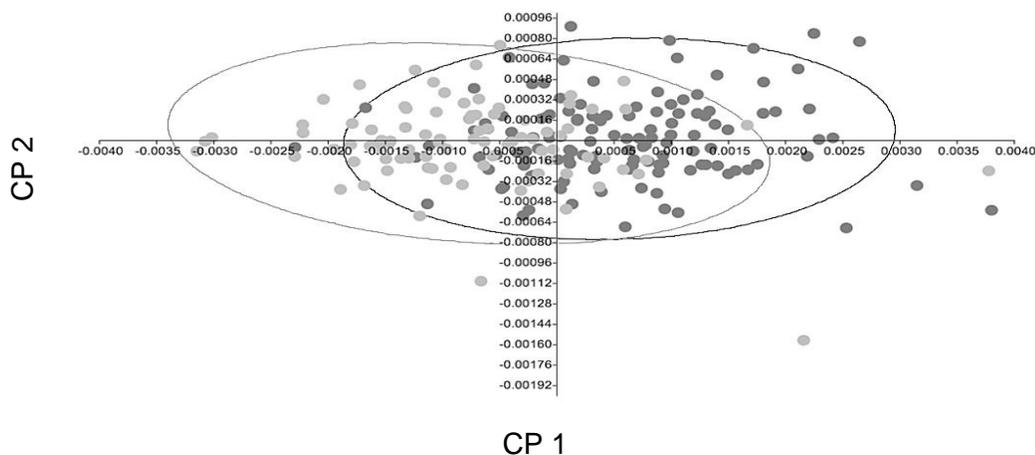


**Figura 19.** Diagramas de caja de las medianas del número de espinas del primer arco branquial de *Astyanax aeneus* y *Astyanax caballeroi*.

#### *f.4. Análisis de espinas branquiales (componentes principales)*

En el análisis de componentes principales de la longitud de las espinas ceratobranquiales y epibranquiales se obtuvo una varianza acumulada del 98.33 % para los primeros tres componentes (Figura 20). El primer componente explicó el 85.34 % de la varianza, siendo las variables que determinaron su ordenamiento positivo las espinas 1 y 4 del hueso epibranquial y la espina intermedia del primer arco branquial en *Astyanax aeneus*. El segundo componente le

dio mayor peso a la longitud de las espinas 1 y 4 del hueso ceratobranquial de *Astyanax aeneus* respecto al ordenamiento negativo del componente explicado por el 5.99 % de la varianza. En conjunto el primer y el segundo componente explicaron el 91.33 % de la varianza



**Figura 20.** Gráfico de dispersión del componente uno y dos de la longitud de 5 filamentos branquiales de los ecotipos de *Astyanax aeneus* (gris) y *Astyanax caballeroi* (blanco).

#### *f.5 Análisis de espinas branquiales (Análisis de discriminantes)*

El análisis de discriminante logró clasificar correctamente a 98 individuos del ecotipo *Astyanax aeneus* (75.39 %), mientras que 32 fueron clasificados en el ecotipo de *Astyanax caballeroi* (79.35 %), 73 individuos del ecotipo *Astyanax caballeroi* fueron clasificados correctamente, 19 fueron clasificados con *Astyanax aeneus* (Tabla 5, Figura 21). De este análisis se observaron diferencias significativas en la primer espina ceratobranquial del arco branquial ( $Wilks' \lambda = 0.710, p < 0.007$ ; Tabla 6).

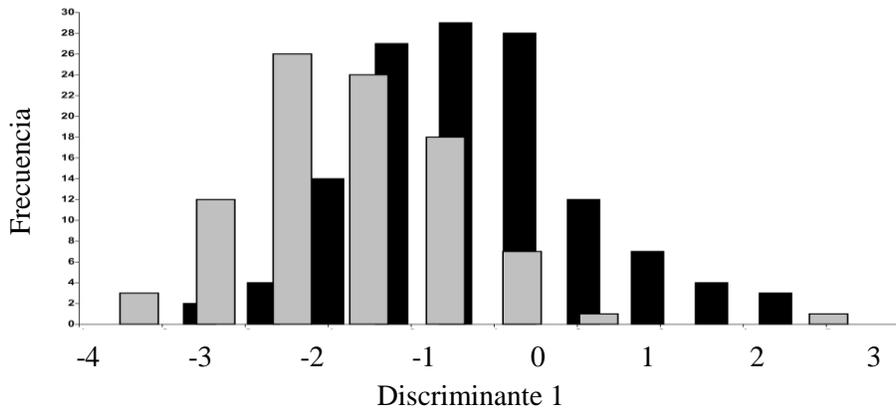
**Tabla 5.** Análisis discriminante: Clasificación por especie.

Pertenecieron	Especies	Clasificados		Total
		<i>Astyanax aeneus</i>	<i>Astyanax caballeroi</i>	
		<i>Astyanax aeneus</i>	<b>98 (75.39%)</b>	
<i>Astyanax caballeroi</i>	19 (20.65%)	<b>73 (79.35%)</b>	92	

\*Las clasificaciones correctas se encuentran en la diagonal y en negritas.

**Tabla 6.** Análisis discriminante: Tabla de aporte de cada variable

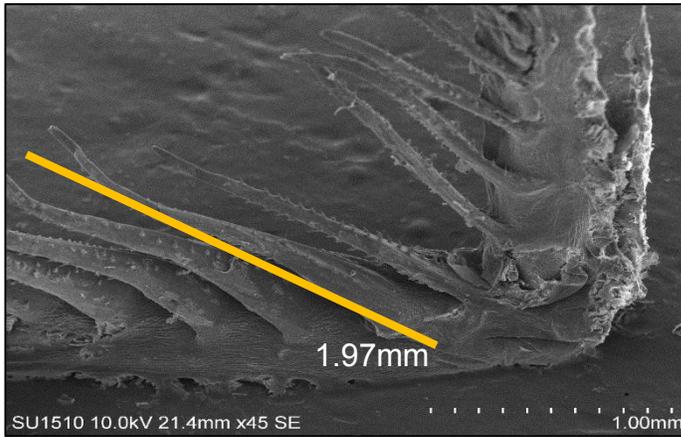
Espinas branquiales	Lambda de Wilks'	R <sup>2</sup>	Grados de libertad	P
<b>Epibranquial (E1)</b>	0.689	0.725	221	0.384
<b>Epibranquial (E4)</b>	0.687	0.535	221	0.862
<b>Ceratobranquial (C1)</b>	0.710	0.801	221	<b>0.007</b>
<b>Ceratobranquial (C4)</b>	0.689	0.763	221	0.465
<b>Intermedia (GI)</b>	0.695	0.661	221	0.106



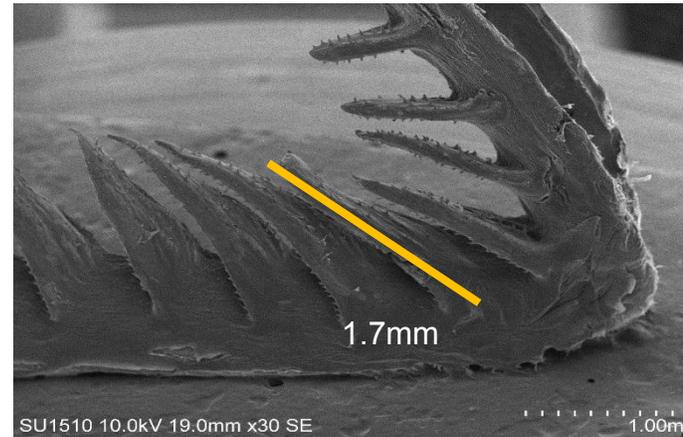
**Figura 20.** Distribución de frecuencia del resultado de la función de discriminantes de la longitud de 5 espinas branquiales de *Astyanax aeneus* (negro) y *Astyanax caballeroi* (gris). El análisis de la función de discriminantes fue altamente significativo para la longitud de la espina ceratobranquial entre los dos morfotipos ( $Wilks' \lambda = 0.710$ ,  $p < 0.007$ ).

#### ***f.6. Morfología de espinas branquiales.***

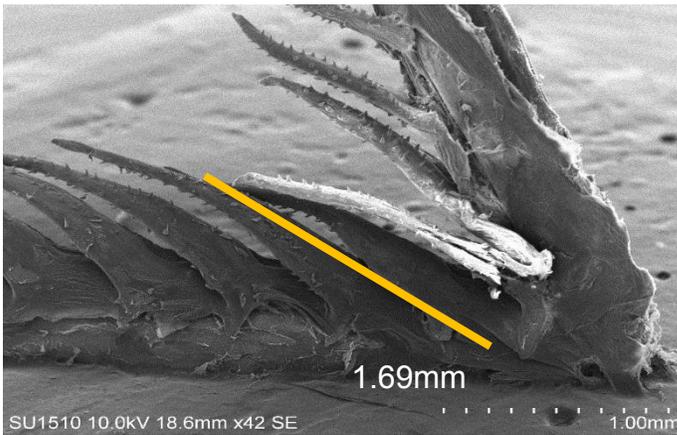
Las fotografías de microscopía electrónica de barrido revelan diferencias morfológicas en longitud y forma de las espinas uno y cuatro de los huesos ceratobranquiales y epibranquiales, así como de la espina intermedia del primer arco branquial (Figura 21). Los individuos de *Astyanax aeneus* y *Astyanax caballeroi* correspondientes a la talla 1, que incluye ecotipos de 5 a 7 cm, presentan espinas branquiales de mayor longitud, siendo estas las espinas 1 y 4 del hueso ceratobranquial mientras que para *Astyanax caballeroi* la longitud de la espina ceratobranquial primera fue menor. Esta característica también es observable en organismos que corresponden a individuos adultos que son representados por organismos de 7 a 10 cm en donde en *Astyanax aeneus* se puede visualizar una mayor longitud de las espinas 1 y 4 del hueso ceratobranquial e intermedias del primer arco branquial en contraste con *A. aeneus* en donde la longitud de las espinas se reduce.



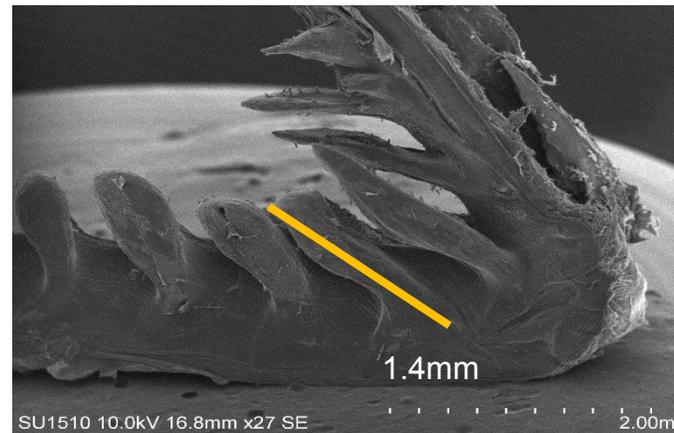
(a) *Astyanax aeneus*



(b) *Astyanax caballeroi*



(c) *Astyanax aeneus*



(d) *Astyanax caballeroi*

**Figura 21.** Microfotografía del primer arco branquial, en donde se observan las espinas branquiales de los ecotipos: (a, c) *Astyanax aeneus* y (b, d) *Astyanax caballeroi*, representan las micrografías de las espinas branquiales de organismos que corresponden a la talla 1 la cual incluye a organismos de 5 a 7 cm; (c y d) corresponde a organismos de la talla 2 que incluye a organismos de 7 a 10 cm.

## **g. DISCUSIÓN**

### ***a. Composición de la dieta***

En este estudio nos preguntamos si las diferencias morfológicas entre los ecotipos *Astyanax aeneus* y *Astyanax caballeroi* presentaban una relación con su dieta, en el sistema lacustre del Lago Catemaco. A fin de completar este objetivo se llevó a cabo la caracterización de la dieta de 275 organismos en 9 estaciones de muestreo dentro del lago. Además de considerar la variación ambiental dentro del lago, también se tuvo en consideración la estacionalidad presente, por lo que fue necesario realizar muestreos durante las estaciones de lluvias y estiaje.

De forma consistente observamos que ambas especies presentaron una amplia diversidad en su nicho trófico, donde se registraron las siguientes categorías alimentarias: materia vegetal, detritus, artrópodos, restos de peces y artrópodos. Estos resultados son similares a los reportados para otros Characiformes, en donde especies de las familias Anostomoidae, Chilodontidae, Curimatidae y Prochilodontidae se alimentan de una gran variedad de plantas, invertebrados y detritus (Sidlauskas 2007). En particular para las especies cercanas a nuestro modelo de estudio, *Astyanax fasciatus* y *Astyanax bimaculatus*, se ha reportado por Eichbaum-Estevez y Galetti (1995) que estas especies pueden ser consideradas omnívoras las cuales consumen insectos predominantemente. Mientras que Chaires-Martínez (2000) encontró que los organismos de mayor consumo en la región de Morelos para la especie *Astyanax fasciatus* fueron odonatos (*Archilestes sp.*) y efemerópteros (*Ephemerella sp.*).

Para nuestro modelo de estudio la categoría de mayor consumo fue “restos de peces”, tanto para el método de biomasa como para el numérico. De manera particular dicha categoría fue encontrada en su mayoría en el ecotipo *Astyanax caballeroi* en donde la ingesta de escamas, radios de aletas, dientes, ojos, branquias y huesos fue mayor, lo cual sugiere hábitos piscívoros para la especie, y coincide con lo que había sido propuesto previamente por Miller (2009). Este autor sugiere que *Astyanax caballeroi*, tiene una dieta carnívora. En contraste con el ecotipo *Astyanax aeneus*, la cual presentó una dieta constituida principalmente de artrópodos, ácaros, anfípodos, gasterópodos y materia vegetal, este resultado es congruente con lo reportado por

Miller (2009), quien menciona a *Astyanax aeneus* como una especie omnívora consumidora de materia vegetal, artrópodos e incluso peces pequeños. Con base en lo anterior podemos corroborar los resultados obtenidos en el presente trabajo, ya que el ecotipo *A. aeneus* presentó una dieta generalista este resultado es comparable con lo reportado por Chaires- Martínez (2009) el describe que la dieta de *Astyanax aeneus* está compuesta principalmente de artrópodos, materia vegetal y pequeños peces. Por otro lado el ecotipo *A. caballeroi* presentó una dieta más especializada resultado paralelo a lo reportado por Miller (2009), el describe a este ecotipo como un organismos especialistas (carnívoro).

### ***b. Variación ontogenética***

Los peces en contraste con otros grupos faunísticos, presentan gran plasticidad trófica y muestran diferentes hábitos alimenticios durante su crecimiento, en relación al tipo de alimento disponible y consumido como respuesta a sus requerimientos fisiológicos y nutricionales (Wootton 1990, Poot-Salazar y cols. 2005).

En este sentido, los resultados obtenidos sugieren que *Astyanax aeneus* y *Astyanax caballeroi* de tallas menores a siete centímetros consumen una mayor cantidad de materia vegetal, ácaros, artrópodos, anfípodos, restos de peces y detritus, lo que nos está indicando una dieta generalista entre ecotipos, sin embargo ante un incremento de talla en donde los ecotipos presentan una longitud mayor a los siete centímetros se observa una segregación de la dieta entre ecotipos, ya que *A. aeneus* ingiere una mayor cantidad de materia vegetal y *A. caballeroi* se especializa en la ingesta de peces. Estos resultados son congruentes con trabajos previos en donde se registra una diferencia en la dieta durante la ontogenia de las especies.

Ejemplo de esto es lo reportado por Chaires-Martínez (2000), el menciona que organismos de la especie *Astyanax aeneus* correspondientes a tallas menores de seis centímetros ingieren una mayor cantidad de artrópodos y materia vegetal e individuos de 12 cm consumen otros peces tales como pez mosco (*Gambusia sp*) y algunos artrópodos, este resultado podría relacionarse con lo reportado en el presente trabajo en donde organismos del ecotipo *A. aeneus* de tallas menores consumen una gran cantidad de materia vegetal y artrópodo mientras que tallas mayores consumen peces, ya que durante el análisis de la dieta en *A. aeneus* algunos ejemplares

se pudieron identificar algunos restos de peces, estas variaciones el consumo de alimento durante las distintas etapas de desarrollo de los organismos, se ha reportado en otros trabajos como el de Consoli y cols. (2008) ellos obtuvieron que en el atún blanco (*Thunus alalunga*) en su edad adulta presenta hábitos carnívoros, predominantemente con una dieta en peces mesopelágicos de mayor tamaño, mientras que durante su etapa juvenil presenta una dieta compuesta de peces de menor tamaño. Así también, Briones y cols (2012) este resultado podría estar relacionado con lo que, encontramos en *A. caballeroi* ya que es el ecotipo que presenta una dieta carnívora en organismos de tallas mayores. Resultados similares se han reportado en la dieta del góbido Isaza (*Gymnogobius isaza*), (Japón), donde se evidenció que el consumo del cladóceros (*Daphnia sp.*) y zoobentos (amphipoda) cambia en relación al tamaño del pez. En etapas juveniles los organismos de *G. isaza* se alimentan principalmente de *Daphnia sp* en contraste con su etapa adulta en donde su dieta está basada en anfípodos (Gammarídeos).

Otro ejemplo es el descrito por Glynn y cols. (1972) ellos determinaron que la dieta del pez globo pintado *Arothron. meleagris* en individuos con intervalos de tallas de 1-13 a 0-18 cm, está compuesta por coral, algas calcáreas, bivalvos y ofiuroides. Se ha mencionado que estas diferencias ontogenéticas en la dieta permiten a los organismos cubrir los requerimientos energéticos que necesitan en las diferentes etapas de desarrollo y también reducir la competencia y permite la coexistencia de organismos este hecho podría estar ocurriendo en los ecotipos estudiados ya que se genera una segregación alimenticia entre ecotipos.

En este sentido previamente se han registrado algunos ejemplos de segregación ecológica intraespecífica en el ecotipos *Astyanax*, donde *Astyanax aeneus* y *A. bimaculatus* del sur de Brasil, mostraron durante las etapas juveniles preferencia por presas de menor dimensión como cladóceros copépodos y los adultos seleccionan preferentemente pulgas de agua (*Daphnia gesseneri*) y *Moina micrura* (Arcifa y cols. 1991).

Para el pescado blanco (*Chirostoma humboldtianum*) en el embalse Danxhó (Estado de México) se ha registrado, que, selecciona diferentes géneros de cladóceros de acuerdo a la talla, por lo que el consumo de pulgas de agua (*Daphnia sp*) es mayor en los peces de 70 a 100mm, mientras que los cladóceros (*Bosmina*) es preferida por peces de 30 a 70mm (Sanchez-Merino y Navarrete-Salgado 1994).

Lo expuesto previamente coincide de manera general con los resultados del presente trabajo donde podemos observar segregación alimenticia tanto entre los ecotipos, como con respecto a las tallas. También se pone de manifiesto que existe una plasticidad en la dieta de estos Characidos ya que se demostró que tienen la capacidad de sustituir la dieta de generalista a una mayor especialización en tallas mayores con tendencias carnívoras en *A. caballeroi* y omnívora en *A. aeneus*. Los resultados descritos referentes a la selectividad alimentaria por las especies y por tallas, han sido registrados en otras especies de agua dulce a fin de reducir la competencia inter e intra específica (Werner y Hall 1974, Lawlor 1980, Werner y cols. 1981, 1983 y Mittelbach 1991).

La competencia por los recursos en peces de agua dulce puede afectar las tasas de crecimiento dependiendo de las interacciones bióticas. Por ejemplo Belk y Lydeard (1994), observaron un efecto negativo en las tasas de crecimiento del pez cola de espada (*Heterandria formosa*) cuando se encontraba en simpatria con poblaciones de pez mosco (*Gambusia holdbrooki*). Este tipo de interacciones podrían ser importantes en nuestro sistema de estudio, por lo que valdría la pena en el futuro abordar el efecto de *A. caballeroi*, que presenta un mayor tamaño con respecto a *A. aeneus*.

### ***c. Variación temporal***

El clima desempeña un papel importante en determinar la abundancia y distribución de los individuos de una especie (Winemiller 1996, Pusey y Arthington 2003, Begon y cols. 2006). La variación estacional en la composición de la dieta y cantidad de alimento, está estrechamente relacionada con las limitantes abióticas del ambiente, tales como fluctuaciones en la precipitación y temperatura, lo cual puede generar una diferencia en la disponibilidad de presas a lo largo del año o un cambio en la conducta de alimentación (Best y Genaro 1985, Gadsen y Palacios-Orona 2000, Begon y col. 2006).

Con nuestros datos, observamos cierta variación en la abundancia y no en la diversidad de la dieta dependiendo de la estacionalidad, esto es que no hubo diferencias en el tipo dieta entre lluvias y estiaje para ambas especies, pero si en la cantidad de alimento, siendo más abundante la presencia de algas en la temporada de lluvias que en la de estiaje. Esto contrasta

con trabajos llevados a cabo en otros grupos, por ejemplo, Prieto (2000) reportó que el caracido (*Hemigrammus bellottii*) ingiere una alta proporción de materia vegetal terrestre que de invertebrados acuáticos en secas, mientras que en temporada de lluvias su ingesta de invertebrados acuáticos y terrestres aumenta. En el pecílidos (*Phallichthys* y *Poecilia*), la dieta cambia de manera estacional, donde para la temporada de secas su dieta está compuesta por un mayor número de categorías alimentarias, en contraste con la estación de secas, mientras que en lluvias ambas especies incrementan la diversidad de ítems consumidos (Ridley 1988, Winemiller 1993). Nuestros resultados podrían estar asociados a que en los sistemas tropicales, como es el caso de nuestro sistema de estudio, la variación en abundancia y diversidad específicas no es tan contrastante como en sistemas a otras latitudes (Carel y cols. 1993, Pusey y Arthington 2003). Estudios posteriores, incluyendo la diversidad del sistema resultarían importantes a fin de esclarecer el nivel de selectividad trófica de acuerdo a las fluctuaciones ambientales.

#### *d. Variación espacial*

La segregación espacial en los peces es una de las respuestas que pueden disminuir la competencia intra e inter específica, y parte de esta capacidad está dada por la flexibilidad que presenta este grupo de vertebrados en términos tróficos (Schluter 1996, Schluter 2001, Barluenga y cols. 2006.). Con base en esto existen estudios donde diversos grupos de especies hermanas en peces se han especializado en hábitos tróficos divergentes, tales como forrajeadores en aguas abiertas, mientras que su especie hermana se alimenta de invertebrados de zonas bentónicas (Schluter 1996).

En nuestro estudio pudimos encontrar que existe una segregación espacial entre las dos especies del género *Astyanax* en el Lago de Catemaco. Lo anterior es con base en nuestros resultados de abundancia para ambas especies, que aunque ambas especies fueron más abundantes en la zona bentónica del lago, la distribución dentro del Lago Catemaco mostró que *Astyanax aeneus* fue más abundante en las localidades de: La Victoria, Isla Agaltepec, La Margarita, Excuinapan y Mimiahua. Las localidades antes descritas son las que presentan una mayor influencia de la Cuenca del Papaloapan, y podría ser la razón por la que este ecotipo es más abundante, ya que en dicha cuenca solo se encuentra *A. aeneus* y no *A. caballeroi* (Ornelas-

García y cols. 2008, Miller 2009, Ornelas–García y cols. 2014), siendo mucho más evidente en las localidades de Excunipan y La Margarita, que corresponden a la entrada y salida respectivamente del río Papaloapan, y donde *A. aeneus* es más abundante. En cuanto a *A. caballeroi*, ésta fue más abundante en: Isla Tanaspi, Mimiahua, Coyame y Tebanca, éstas localidades presentaron en común mayor profundidad y substrato arenoso. Las localidades de Coyame y Tebanca, son dos sitios que se encuentran bajo la influencia de manantiales y río endorreico del lago. Asociado a estos microhábitats se pudo observar que había una mayor abundancia y diversidad de peces, y a su vez fue en estos sitios donde obtuvimos las tallas máximas para la especie *A. caballeroi* ( $SL_{MAX}=14.5$  cm). Esto sugiere que debido a la presencia de ríos y manantiales podría estar aportando una mayor cantidad de nutrientes al lago que aumentaría la capacidad de mantener comunidades más complejas (microhábitats más heterogéneos) y a su vez ejemplares de mayor tamaño (Giller y Malmqvist 1998). Este resultado podría ser comparable con un estudio realizado por Ribbink y Marsh (1981) ellos encontraron que en el lago Malawi coexisten tres especies de peces *Petrotilapia* las cuales dos se distribuyen en profundidades no mayores a 8 metros, mientras que la otra especie puede desplazarse en profundidades de 0 a 27 metros, estas diferencias en la distribución espacial les confiere un nicho ecológico con características bióticas y abióticas que permite a los organismos cubrir sus requerimientos, evitar la competencia y coexistir (Wilson y Cousseau 2004).

#### **e. Morfología.**

##### ***e.1. Índice Intestinal***

Muchas especies de peces experimentan cambios en el uso de los recursos alimenticios y comportamiento en el forrajeo, estas variaciones en la dieta a menudo están acompañadas de cambios morfológicos en estructuras alimenticias que influyen en la captura y digestión del alimento (Mummert y Drenner 1986). En nuestro modelo de estudio observamos una relación negativa entre la longitud del intestino de ambos ecotipos *Astyanax aeneus* y *Astyanax caballeroi*, y la longitud estándar de los organismos, sin embargo, fue en *A. caballeroi*, que esta relación fue más acusada. En trabajos previos se ha registrado que existe una relación entre el tamaño del intestino y su dieta, presentando intestinos largos aquellos organismos de hábitos

herbívoros, y más cortos en organismos carnívoros (Sánchez y cols. 2003). *A. aeneus* presentó una longitud mayor del intestino, y considerando sus hábitos podría estar asociado a su dieta omnívora, en la cual se incluye la ingesta de detritus, materia vegetal y algas microscópicas. Este resultado se relaciona a lo reportado en otros trabajos como el de Sánchez (2003), describe que los organismos cabeza manchada *Chilodus punctatus* y *Caenotropus labyrinthicus*, se alimentan principalmente de micro-algas, a consecuencia de esta dieta presentan un estómago oblongo, un intestino casi dos veces su longitud estándar lo que les permite una mejor digestión de las micro-algas.

En contraste *A. caballeroi*, presentó un intestino más corto, y este atributo ha sido registrado en otros organismos de hábitos piscívoros (Castro y Sánchez 1994), lo cual pudo ser corroborado con nuestro datos obtenidos del análisis de contenido estomacal, donde la especie presentó una mayor abundancia de restos de peces. Además de la presencia de este intestino corto, una boca terminal superior y dientes de la premaxila y dentario presentan una forma cónica, con la apofisis central alargada en forma de caninos que son relacionados con organismos de hábitos carnívoros y que podrían estar presentado una dieta generalista principalmente carnívora como se observó en el ecotipo *A. caballeroi*. Estos resultados son congruentes con otros grupos de peces que presenta patrones de diversificación intralacustre como en los organismos analizados (Labropoulou y Eleftheriou 1996), tal es el caso de los cíclidos del lago Tanganyika, donde organismos de hábitos carnívoros presentaron longitudes de intestinos menores que organismos de hábitos omnívoros o herbívoros (Fryer y Iles 1972).

### ***e.2. Filamentos y espinas branquiales***

La comparación del número de espinas y filamentos branquiales mostró diferencias significativas entre los ecotipos presentes en el Lago Catemaco. Estas diferencias se observaron principalmente en la longitud de las espinas branquiales, y en concreto en la espina ceratobranquia I (C1,  $p < 0.005$ ). Esta diferencia es similar a lo que se había sugerido previamente por Conteras-Balderas y Lozano Vilano, (1954), donde sugieren que los filamentos branquiales de *A. caballeroi* son de mayor tamaño en comparación con otras especies del género *Astyanax* spp. Por otro lado en ese mismo trabajo, se observó que el número de branquiespinas de *A. caballeroi* iba de 25 a 29, sin embargo en nuestro estudio dicho intervalo incrementó en su límite

inferior de 23 a 29. Por otro lado las fotografías de microscopia electrónica se observaron diferencias en tamaño de las espinas 1 y 4 del hueso ceratobranquial entre los ecotipos, donde *Astyanax caballeroi* presentó espinas de menor longitud ( $t = 9.635$ ,  $gl_{1,219}$ ,  $p < 0.05$ ) y mayor grosor en comparación con *Astyanax aeneus*. Por otro lado también mediante en las micrografías de microscopia, se pudo observar que tanto para *Astyanax caballeroi* como *Astyanax aeneus*, algunos organismos presentaron bifurcaciones en la espina ceratobranquial primera y espina intermedia. La presencia de dichas bifurcaciones había sido reportada antes por Contreras-Balderas y Lozano Vilano, (1985) como una característica distintiva de la especie *Astyanax dorioni*, y en el presente trabajo pudimos corroborar que está presente en otras especies del género.

Las diferencias encontradas en el número y tamaño de espinas branquiales entre ecotipos de nuestro sistema de estudio podría estar relacionado con la diferencia en la dieta como ha sido sugerido para otros grupos de peces (Magnuson y Heitz 1971, MacNeill y Brandt 1990, Amundsen y cols. 2003, Pouilly y cols. 2003, Tanaka y cols. 2006, Bhagat y cols. 2011, Pfaender y cols. 2011). Donde previamente se ha observado que organismos que presentan un mayor número y longitud de espinas branquiales corresponden con organismos filtradores que se alimentan de pequeñas partículas, mientras que individuos con menos espinas y menor longitud de filamentos branquiales corresponden a organismos carnívoros

De manera particular, diferencias en el número de espinas branquiales han sido reportadas en modelos de segregación ecológica lacustre, tal es el caso del pescado blanco europeo (*Coregonus lavaretus*) donde se observa una variación en el número de espinas branquiales entre los ecotipos bentónicos y pelágicos (Osbyey y cols. 2006), siendo mayor el número de branquiespinas en el morfotipo pelágico. Kahilainen y cols. (2011) documentan una fuerte relación entre un número elevado de espinas branquiales y una dieta basada en materia vegetal, mientras que observaron un menor número de espinas asociado a dietas bentónicas, y finalmente un número intermedio en un ambiente litorales. Con nuestros resultados pudimos dar evidencia que ambos ecotipos presentes en el lago presentan un alto grado de especialización morfológica tanto en la longitud del intestino como modificaciones en el número, tamaño y

forma de las branquiespinas en relación con su dieta, en futuros estudios valdría la pena evaluar si en el resto de ecotipos lacustres del género *Astyanax* presenta adaptaciones similares.

## 7. CONCLUSIONES.

- Existe una diferencia en la dieta de los ecotipos *A. aeneus* y *A. caballeroi*, la cual es relacionada con su morfología siendo el ecotipo *A. caballeroi* el posee un cuerpo fusiforme, dientes unicuspides y un hocico proyectado hacia arriba, se observó una dieta carnívora, mientras que *A. aeneus*, con un cuerpo más alto, dientes multicuspides y una boca terminal media, presentó una dieta omnívora.
- Los resultados mostraron una segregación trófica entre clases de talla para las dos especies, siendo para el caso de la clase de talla mayor, una especialización del ecotipo *A. caballeroi* más piscívoro, y *A. aeneus* omnívoro, mientras que ambos ecotipos presentaron una dieta más genalista en tallas menores.
- Se registraron diferencias estacionales en la dieta de ambas especies, donde la abundancia de algas fue mayor para la temporada de lluvias y menor en secas.
- Existen diferencias en la segregación espacial de las especies *Astyanax aeneus* y *A. caballeroi* dentro del Lago Catemaco, siendo *Astyanax aeneus* la especie más abundante en el sistema.
- Se observaron adaptaciones morfológicas en relación con la dieta de ambas especies presentes en el lago, de forma particular *A. caballeroi*, presentó una menor longitud de espinas branquiales y longitud del intestino y *A. aeneus* presentó una longitud mayor del intestino y mayor número de espinas branquiales, así como que éstas fueron de mayor longitud en comparación con *A. caballeroi*.

## 8. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Amundsen P, Bohn T, Vaga GH. 2003. Gill raker morphology and feeding ecology of two sympatric morphs of European whitefish (*Coregonus lavaretus*) An. Zool. Fennici 41:291-300.
- Amundsen PA, Gabler HM y Staldvik FJ. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data—modification of the Costello (1990) method J Fish Biol 48: 607-614.
- Amundsen PA, Gabler HM, y Staldvik FJ. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data—modification of the Costello (1990) method. J fish biol. 48:607-614.
- Arcifa, MS, Northcote TG y Froehlich O. 1991. Interactive ecology of two cohabiting characin fishes (*Astyanax fasciatus* and *Astyanax bimaculatus*) in eutrophic Brazilian reservoir J Trop Ecol 7: 257–268.
- Barluenga M, Stolting K, Salzburger W, Muschick M y Meyer A. 2006. Sympatric speciation in Nicaragua crater lake Crater Lake cichlid fish Nat 439:719-723.
- Barón-Mendoza BC. 2006. Relaciones ecomorfológicas y dieta en siete especies de peces (Characidae) en afluentes de la quebrada Yahuaraca (Amazonia Colombiana) capturados en un periodo de época seca. Tesis Profesional en Biología. Facultad de Ciencias Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá.
- Baumgartner JV. 1992. Spatial Variation of Morphology in A Fresh-Water Population of the Tree-spine Stickleback, *Gasterosteus aculeatus* Can J Zol 70:1140-1148.
- Begon M, Colin RT, John LH. 2006. Ecology: From Individuals To Ecosystems. Wiley-Blackwell. Liverpool. UK.
- Bernatche L, Chouinard A Lu GQ. 1999. Integrating molecular genetics and ecology in studies of adaptive radiation: whitefish, *Coregonus sp.*, as a case study Biol J Linn Soc. 68:173-194.

- Bernatchez L, Chouinard A y LU G. 1999. Integrating molecular genetics and ecology in studies of adaptive radiation: whitefish, *Coregonus sp.*, as a case study Biol J Linn Soc. 68:173–194
- Best TL y Gennaro AL. 1985. Food habitats of the western whiptail lizard (*Cnemidophorus tigris*) in southeastern New Mexico. Gre Bas Nat 45:527-534.
- Bhagat y Fox GM y Ferreira TM. 2011. Trophic polymorphism in introduced pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) inhabiting Iberian reservoirs. Environ Biol Fish 91:203-217.
- Bond CE. 1979. Biology of Fishes, W. B. Saunders Philadelphia. PA.Saunders, Philadelphia.
- Briones CJ, Tsal C, Nakasawa T, Sakai y Papa SDR Hsieh C. y Okuda N. 2012. Long-Term Changes in the Diet of *Gymnogobius isaza* from Lake Biwa, Japan: Effects of Body Size and Environmental Prey Availability PLoS ONE 7: e53167.
- Carlsson NO, Sarnelle O, y Strayer DL. 2009. Native predators and exotic prey-an acquired taste?. Frontiers in Ecol and the Envir 7: 525-532.
- Cassie RM. 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. Marine and Freshwater Research. 5: 513-522.
- Castro, W. y RM. Sánchez. 1994. Estudio íctico comparativo entre dos ambientes del río Yucao, Departamento Chen Li-Shun. 2002. Post-settlement Diet Shift of *Chlorurus sordidus* and *Scarus schlegeli* (Pisces: Scariadae). Zoological Studies. 41: 47-58.
- Clifton KB. Y Motta PJ. 1998. Feeding Morphology, Diet, and Ecomorphological Relationships among Five Caribbean Labrids (Teleostei, Labridae) Copeia. 953.
- Cody, ML. y Smallwood J. 1996. *Long-Term Studies of Vertebrate Communities*. (Academic Press., 1996).
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad 2011. Los Tuxtlas. [http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/rhp\\_080.html](http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/rhp_080.html)
- Consoli P, Romeo T, Battaglia P, Castriota L, Esposito V y Andaloro F. 2008. Feeding habits of the albacore tuna *Thunnus alalunga* (Perciformes, Scombridae) from central Mediterranean Sea. Mar Biol. 155:113-120.

- Conteras-Barderas S, Rivera-Teillery R. 1985. *Bramocharax* (Catemaco) *caballeroi* Subgén. Et.sp.nv., del Lago de Catemaco, Veracruz, México Inst Inv Cient UANL 2:7-29.
- Cook A. 1996. Ontogeny of feeding morphology and kinematics in juvenile fishes: a case study of the cottid fish *Clinocottus analis*. J exp biolboil. , 1961–1971
- Coyne JA y Orr H. 2004. Speciation. Speciation. Sinauer associates Inc. Sunderland, Massachusett. U.S.A. 545.
- Darwin C. 1859. El origen de las especies. Feedbooks. España. 456pp.
- Dobzhansky T. 1935. A. Critique of the Species Concept in Biology. Philosophy of Science 2:344.
- Esteves KE y Galetti JrPM. 1995. Food partitioning among some characids of a small Brazilian floodplain lake from the Paraná River basin Env Biol Fis 42:375–38.
- Esteves KE, Lobo AVP y Faria MDR. 2008. Trophic structure of a fish community along environmental gradients of a subtropical river (Paraitinga River, Upper Tietê River Basin, Brazil) Hydrobiol 598: 373–387
- Freeman S y Herron JC. 2002. Análisis Evolutivo. Editorial. Prentice Hall. Espana. 72pp.
- Fryer G y Iles TD. 1972. The Cichlid Fisher of the Great Lakes of Africa, Oliver and Boyd. Edinburgh.
- Funes M y M Matal. 1989. Estudio sobre la reproducción y alimentación de la Pargueta' *Lutjanus argentiventris* (Lutjanidae) en Los Cobanos, Departamento de Sonsonete, El Salvador, Centro América. Tesis de Licenciatura. Universidad de El Salvador, El Salvador.
- Futuyma DJ. 2005. Evolution. Editorial. Sinauer Associates. U.S.A.
- Jeffery WR. 2001. Cave fish as a model system in evolutionary developmental biology. Developmen Biol 231:1-12.
- Gadsden H y Palacios-OronaL. 2000. Composición de dieta de *Cnemidophorus tigris marmoratus* (Sauria: Teiidae) en Dunas del desierto Chihuahuense Acta Zool Mex 79:61-76.

- Gadsden H. y Palacios-Orona LE. 2000. Composición de dieta de *Cnemidophorus tigris marmoratus* (Sauria: Teiidae) en dunas del centro del desierto Chihuahuense. *Acta Zool Mex* (79: 61-76.
- Garduño-Solózano G, Rodríguez-Palacios MC, Martínez-García M, Quintanar-Zúñiga, RE, Lozano-Ramírez C, Campos-Contreras JE y Monsalvo-Reyes AC. 2011. Cultivos de microalgas del lago de Catemaco, Veracruz. *Revista Latinoamericana de Biotecnología Ambiental y Algal* 2:2.
- Gavrilets S. y Losos JB. 2009. Adaptive Radiation: Contrasting Theory with Data. *Science* 323:732–737.
- Glynn PW, Stewart RH y Mccosker JE. 1972. Pacific coral reefs of Panama: structure, distribution and predators *Geol. Rundschau*. 61:483-519.
- Grant PR y Grant BR. 2008. Pedigrees assortative mating and speciation in Darwin's finches *Royal Soc B-Biol Science* 275: 661-668.
- Grant PR. 1999. *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*, 2da ed. Princenton: Princenton University Press.
- Gutiérrez-García G. 2011. Climate and climate change in the región of Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico): A. statistical analysis. *Atmósfera* 24:347-373.
- Hatfield T y Schluter D. 1996. A test for sexual selection on hybrids of two sympatric sticklebacks. *Evolution* 50: 2429-2434.
- Hatfield T y Schluter D. 1999. Ecological speciation in sticklebacks: environment-dependent hybrid fitness. *Evol.* 866-873.
- Hyploy FJ 1980: Stomach contents analysis: a review of methods and their application *J Fish Biol.* 17: 411-429.
- Hyslop EJ. 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *J fish biol.* 17:411-429.
- Kahilainen KK, Siwertsson A, Gjelland QK, Knudsen R, Bohn T y Per-Arne A. 2011. The role Of gill raker number variability in adaptative radiation of coregonus fish. *Evol. Ecol.* 25:573-588.

- Kapoor BG, Smith H, Verighnia IA. 1975. The alimentary canal and digestion in teleoststeleost Adv. Mar. Biol. 13:109-239.
- Keast A. 1978. Trophic and spatial interrelationships in the fish species of an Ontario temperate lake Env. Biol. Fish 3: 7-31.
- Keenleyside MHA. (1979). Diversity and Adaptation in Fish Behaviour, Springer Verlag, Berlin.
- Kimmo KKA, Siwertssonk Q, Gjelland R, Knudsen TB y Admunsen P. 2011. The role of gill raker number variability in adaptative radiation of coregonid fish Evol Ecol. 25: 573:588.
- Klemetsen A, Elliott JM, Knudsen R y Soronse P. 2002. Evidence for genetic differences in the offspring of two sympatric morphs of Artic charr. J. Fish Biol 60:933-950.
- Klemetsen A, Amundsen PA, Dempson JB, Jonsson B, Jonsson N, O'connell MF y Mortensen E. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. Ecol of freshwater fish 12: 1-59.
- Klingenberg C, Barluenga M y Meyer A. 2002. Shape analysis of symmetric structure: quantifying variation among individuals and asymmetry. Evolution 56:1909-1920.
- Komárková J, y Tavera R. 2003. Steady state of phytoplankton assemblage in the tropical Lake Catemaco (Mexico). In *Phytoplankton and Equilibrium Concept: The Ecology of Steady-State Assemblages* Springer Netherlands.
- Kornfield I, PF Smith. 2000. African cichlid fishes: Model systems for evolutionary biology Annu. Rev Ecol Syst 31:163-196.
- Kornfield I, Smith DC, Gagnon PS y Taylor JN. 1982. The cichlid fish of Cuatro Ciénagas, Mexico: direct evidence of conspecificity among distinct trophic morphs. Evol 36:658-664.
- Krebs CP.1989. Ecological Methodology. New York, NY: Harper Collins.

- Labropoulou M y Eleftheriou A. 1997. The foraging ecology of inprey selection. *J. Fish Biol* two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics 50: 324-340.
- Langerhans RB, Layman CA. 2003. Langerhans, A. K. & Dewitt, T. J. Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biol Jof the Linn Soc* 689–698.
- Lavin PA, McPhail JD. 1993. Parapatric lake and stream stickleback on northern Vancouver Island: disjunct distribution or parallel evolution? *Can. J. Zool* 71: 11–17.
- Lecomte F, y Dodson JJ. 2004. Role of early life-history constraints and resource polymorphism in the segregation of sympatric populations of an estuarine fish. *Evol Ecol* 6:631-658.
- Lecomte, F. y Dodson JJ. 2002. Distinguishing trophic and habitat partitioning among sympatric populations of the estuarine fish *Osmerus mordax* Mitchill. *J Fish Biol* 66: 1601–162.
- Lee HJ, Kusche H y Meyer A. 2012. Handed Foraging Behavior in Scale-Eating Cichlid Fish: Its Potential Role in Shaping Morphological Asymmetry *PLoS ONE* 7, e44:670
- Liem KF, Kaufman LS. 1998. Intraespecific macroevolution and functional biology of the polymorphic cichlid species *Cichlasoma minckleyi*. In *Evolution of Species Flocks*, ed. AA Echelle, I Korn field. 203-2016.
- Lu G, Bernatchez L. 1999. Correlated trophic specialization and genetic divergence in sympatric lake whitefish ecotypes (*Coregonus clupeaformis*): support for the ecological speciation hypothesis *Evol* 53:1491–1505.
- Mabragaña E y Gilberto DA. 2012. Feeding ecology and abundance of two sympatric skates, the shortfin sand skate *Psammobatis normani* McEachran, and the smallthorn sand skate *P. rudis* Günther (Chondrichthyes, Rajidae), in the southwest Atlantic.
- MacNeill BD y Brandt SB. 1990. Ontogenetic Shifts in Gill-raker Morphology and Predicted Prey Captute Efficiency of the Alewife, *Alosa pseudoharengus*. *JSTOR* 1:164-171.

- Magnuson JJ y Heitz GJ. 1971. Gill raker apparatus and food selectivity among mackerels, tuna, and dolphins Fis Bulletin 2:361-370
- Marsh CA. y Ribbink AJ. 1981. A comparison of the abilities of three sympatric species of *Petrotilapia* (Cichilidae, Lake Malawi) to penetrate des water Env. Bio. Fish. 6:367-369.
- Martínez MGO, Ortega JLG y Ramos CAZ 2013. Biodiversidad del fitoplancton de aguas continentales en México. Revista Mexicana de Biodiversidad 85.
- Maury ME. 1995. Diet Composition of the Greater Earless Lizard (*Cophosaurus texanus*) in Central Chihuahua Desert J Herpetol. 29:266-272.
- Mayr E. 1942. Systematics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York.
- Meyer A. 1987. Phenotypic plasticity and heterochrony in *Cichlasoma managuense* (Pscas, Cichlidae) and their implications for speciation in cichlid fishes Evol. 41:1357-1369.
- Meyer A. 1990. Ecological and evolutionary consequences of the trophic polymorphism in *Cichlasoma citrinellum* (Pisces: Cichlidae) Biol J Linn Soc 39:279.
- Meyer A. 1990. Morphometrics and allometry in the tropically polymorphic cichlid fish, *Cichlasoma citrinellum*: alternative adaptation and ontogenetic changes in shape J. Zool 221:237-260.
- Miranda F y Hernández EX. 1963. Los Tipos de Vegetación de México y su Clasificación. Biol.Soc. Bot. Mex. 29:1-179.
- Moyle PB y Cech JJ. 2000. Fishes:an introduction to ichthyoyology. Pretice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. USA.
- Muschick M, Barluenga M, Salzburger W y Meyer A. 2011. Adaptive phenotypic plasticity in the Midas cichlid fish pharyngeal jaw and its relevance in adaptive radiation. evol boil 11:116.
- Nikolsky GV. 1963. The ecology of fishes. Academic Press, London 352.

- Ornelas-Garcia CP, Bastir M, Doadrio I. 2014. Morphometric Variation Between Two Morphotypes Within the *Astyanax* Baird and Girard, 1854 (Actinopterygii:Characidae) genus, From a Mexican Tropical Lake. *J Morph* 0:1-11.
- Ornelas-Garcia CP, Dominguez-Dominguez O, Doadrio I. 2008. Evolutionary history of the fish genus *Astyanax* Baird y Girard (1854) (Actinopterygii, Characidae) in Mesoamerica reveals multiple morphological homoplasies *Evol Biol* 8:340.
- Ornelas-Garcia CP. 2011. Relaciones filogenéticas y procesos evolutivos del género *Astyanax* Baird y Girard, 1854 (Teleostei, Characiformes) en Mesoamérica. Tesis doctoral en Biología. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. España.
- Ostbye K. Amundsen A. Bernatchez L. Klemetsen A. Knudsen R. Kristoffersen R. Naesje TF. Hindar K. 2006. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times. *Mol Ecol* 15:3983-4001.
- Paulissen MA. 1987. Optimal foraging and intraspecific diet differences in the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. *Oecologia*, 71: 439-446.
- Pérez-Rojas A y R Torres-Orozco B. 1992. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Geomorfología y batimetría del Lago de Catemaco, Veracruz, México Univ. Nal. Autón. México.19:19-24.
  - Pianka ER. 1970. On r-and K-selection. *American naturalist* 592-597.
- Pianka ER. 1981. Competition and niche theory in *Theoretical Ecology*. Blackwell, Oxford 167-196.
- Poot-Salazar AV, Canto WG, Vega ME (2005) Hábitos alimenticios de *Floridichthys polyommus* Hubbs, 1936 (Pices: Cyprinodontidae) en dos sistemas lagunares costeros. *Hidrobiol.* 15: 183-194.
- Pouilly M, Lino F, Bretenoux GJ y Rosales C. 2003. Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of Bolivian Amazonian floodplain. *J Fish Biol* 62:1137-1158.

- Ramírez F. 2004. Morfología del aparato bucal y digestivo y su relación con la dieta de algunas especies de peces en una quebrada de aguas negras (Amazonia colombiana). Tesis de grado. Carrera de Biología. Pontificia Universidad Javeriana Bogotá.
- Reilly SM, Lauder G.V. y Collins JP. 1992. Performance consequence of a trophic polymorphism: Feeding behavior in typical and cannibal phenotypes of *Ambystoma tigrinum*. *Copeia* 672-679.
- Reyes-Bonilla H. y Calderón-Aguilera LE. 1999. Population density, distribution and consumption rates of three corallivores at Cabo Pulmo Reef, Gulf of California, México. *Marine Ecol.* 20:347-357.
- Ridley M. 1988. Mating frequency and fecundity in insects. *Biol Rev Comp Philos Soc* 63:509-549.
- Robinson BW y Parson KJ. 2002. Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes Canadian *J. Fisheries and Aquat Sci.* 59:1819-1833.
- Robinson BW, Wilson DS, Margosian AS y Lotipo PT. 1993. Ecological and morphological differentiation of pumpkinseed sunfish in lakes without bluegill sun fish *Evol Ecol* .7:451-464.
- Ruiz-Gutiérrez R, y Rodríguez-Caso JM. 2009. Especiación: Teorías, modelos y polémicas. En: Morrone, JJ, y P. Magaña (eds.), *Evolución biológica: Una versión actualizada desde la revista Ciencias*, Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F, 297-334.
- Rundle HD y Schluter D. 2004. Natural selection and speciation in sticklebacks *Evol* 52:1-21.
- Sánchez RM, Galvis G y Victoriano PF. 2003. Relación entre características del tracto digestivo y los hábitos alimentarios de peces del Río Yucao, sistema del Río Meta (Colombia). *Guayana*. [online]. 67: 75-87. <http://www.scielo.cl/scielo>.
- Sánchez-Hernández J, Vieira-Lanero R, Servia MJ y Cobo F. 2011. Feeding habits of four sympatric fish species in the Iberian Peninsula: keys to understanding coexistence using prey traits *Hydrobiol.* 667:119–132 .

- Schluter D y McPhail JD. 1991. Ecological Character Displacement and Speciation in Sticklebacks *Am Nat.* 140:85.
- Schluter D y McPhail JD. 1992. Ecological Character Displacement and Speciation in Sticklebacks *Am Nat.* 140: 85.
- Schluter D, Marchinko KB, Barrett RDH y Rogers SM. 2010. Natural selection and the genetics of adaptation in threespine stickleback. *Royal Soc B: Biol Sciences* 365, 2479–2486.
- Schluter D. 1995. Adaptive Radiation in Sticklebacks: Trade-Offs in feeding performance and growth. *Ecology* 76:82-90
- Schluter D. 1996. Ecological Causes of Adaptive Radiation *Am Nat.* 148:S40-S64.
- Schluter D. 2000. The ecology of adaptive radiation. Oxford University Press. Oxford. New York.
- Sidlauskas B. 2008. Continuous and arrested morphological diversification in sister clades of Characiformes fishes: a phylomorphospace approach *Evol* 62:3135-3156.
- Sidlauskas B 2007. Testing for unequal rates of morphological diversification in the absence of detailed phylogeny: a case study from Characiform fishes *Evol.* 62(2):299-316.
- Skúlason S, Snorrason SS, Otas D y Noakes DL. (1993). Genetically based differences in foraging behaviour among sympatric morphs of arctic charr (Pisces: Salmonidae) *Anim Behav.* 45:1179:1192.
- Smith AJ, Baumgartners LJ, Suthers IM, Taylor MD. 2011. Generalist niche, specialist strategy: the diet of an Australian percichthyid *J Fish Biol.* 78:1183-1199.
- Smith JD, Witte and GD y PowelE. 1996. Differences between inter and intraspecific architectonic adaptations to pharyngeal mollusk crushing in cichlid fishes *Biol J Linn Soc.* 59:367-387.
- Smith JD, Witte F y Van Veen FG. 1996. Functional changes in the anatomy of the pharyngeal jaw apparatus of *Astatoreochromis alluaudi* (Pisces, Cichlidae) and their effects on adjacent structures *Biol J Linn Soc.* 59: 389-409.

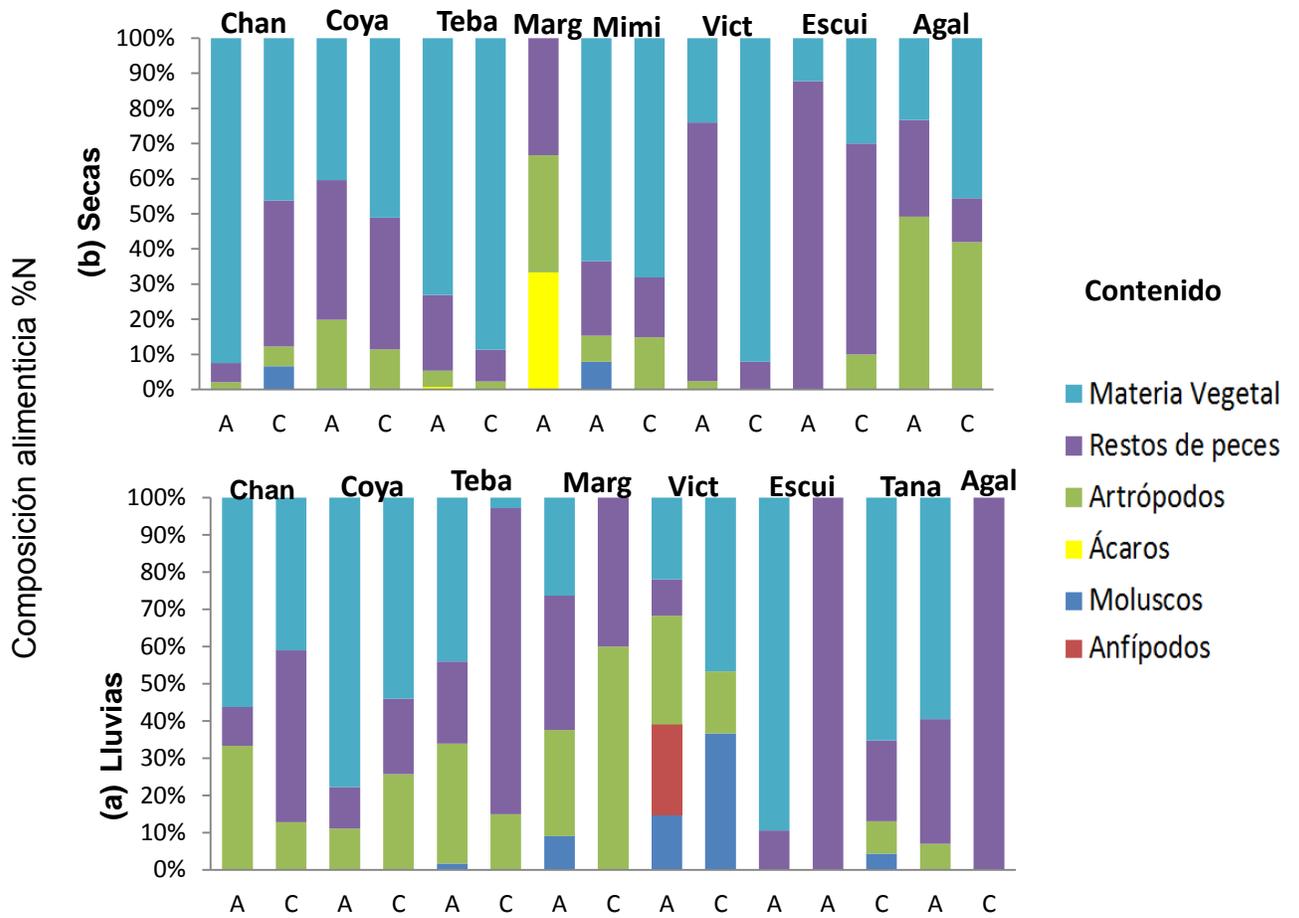
- Smith TB, Skúlason S. 1996. Evolutionary Significance of Resource Polymorphism in fish, amphibians and birds. *Ann Rev and Ecol and Systematic*. 27, 111-133.
- Snorrason SS, Skúlason S, Jonsson B, Malmquist HJ, Jonasson PM, Sandlund JT, Lindem T. 1994. Trophic specialization in Artic charr *Salvenilus alpinus* (Pisces; Salmonidae): morphological divergence and ontogenetic niche shifts *J Fish Biol*. 52, 1-18.
- Swanson B, Gibb A, Marks J y Hendrickson DA. 2007. Variation in foraging behavior facilitates resource partitioning in a polymorphic cichlid, *Herichthys minckleyi*. *Envior Biol of fish*. *Envir biol of fishes*, 83:147-154.
- Tanaka H, Aoki I y Ohshimo S. 2006. Feeding habits and gill raker morphology of three planktivorous pelagic fish species off the coast of northern and western Kyushu in summer *J Fish Biol*. 68:1041-1061.
  - Torres-Orozco B, Roberto E, y Zanatta SA. 1998. Species composition, abundance and distribution of zooplankton in a tropical eutrophic lake: Lake Catemaco, Mexico. *Revista de biología tropical* 46:285-296.
- Torres-Orozco RE, Jimenes-Sierra C, Pérez-Rojas A. 1996. Some limno-logical features of three lakes from Mexican neotropics *Hidrobiol* 431: 91-99.
- Trujillo-Jiménez P y Toledo Beto H. 2007. Alimentación de los peces dulceacuícolas tropicales *Heterandria bimaculata* y *Poecilia sphenops* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Revista de biología tropical* 55:603-615.
- Turrill BW. 1946. The ecotype concept. *New Phytology* 45:34-43
- Uchii K, Okuda N, Yonekura R, Karube Z, Matsui K y Kawabata Z. 2007. Trophic polymorphism in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) introduced into Lake Biwa: evidence from stable isotope analysis. *Lim*. 8: 59-63.
- Van Valen L. 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon* 25:233-239.
- Vitt LG y Pianka ER. 2007. Feeding ecology in the natural world. *Lizard ecology: the evolutionary consequences of foraging mode*. Cambridge University Press, Cambridge
- Wainwright P, Barton R. 1995. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes *Environ. Biol. Fishes* 44: 97-113.

- Walker JA. 1997. Ecological morphology of lacustrine threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. (Gasterosteidae) body shape. *Biol J Linn Soc* 61:3-50
- Webb PW 1984. Body Form, Locomotion and Foraging in Aquatic Vertebrates. *Amer Zool* 24:107-120.
- Wilson WG y Richards SA. 2000. Evolutionary stable strategies for consuming a structured resource. *American Naturalist*. 155:83-100.
- Woo KJ, Elliott KH, Davidson M, Gaston AJ y Davoren GK. 2008. Individual specialization in diet by a generalist marine predator reflects specialization in foraging behavior. *J. An Ecol* 77:1082-1091.
- Wood CC y Foote CJ. 1990. Genetic differences in early development and growth of sympatric sockeye salmon and Kokanee (*Oncorhynchus nerka*) and their hybrids *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47:2250-2260.
- Wootton JR. 2000. *Ecology of Teleost Fishes*. Editorial. Chapman y Hall. Great Britain. 71.
- Zar H. J. 1999. *Biostatistical Analyzer*. Editorial. Prentice Hall, U.S.A., 663pp.

## **9. ANEXOS**

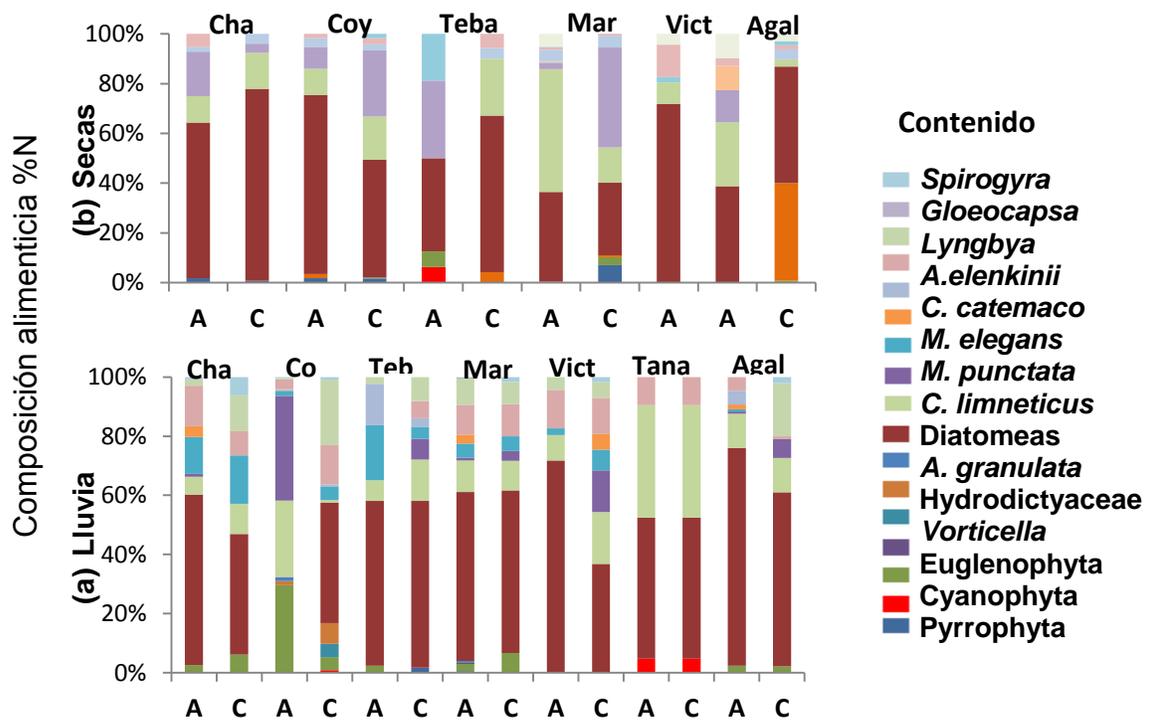
---

**ANEXO 1. COMPOSICIÓN NÚMERICA DE LA MACRODIETA DE *Astyanax aeneus* y *A. caballeroi***



**Figura 1.** Temporalidad de la composición numérica de cada ítem alimenticio en la dieta de *Astyanax aeneus* (A) y *Astyanax caballeroi* (C). (a) lluvias y (b) secas. Las abreviaciones indican las localidades. Isla changos (chan), Coyame (coya), Tebanca (Teba), Margarita (Marg), Victoria (Vict), Excuinapan (Escui), Isla Tanaspi (Tana) e Isla Agaltepec (Agal).

**ANEXO 2. COMPOSICIÓN NÚMERICA DE LA MACRODIETA DE *Astyanax aeneus*  
y *A. caballeroi***



**Figura 2.** Temporalidad de la composición numérica de cada ítem alimenticio en la dieta de *Astyanax aeneus* (A) y *Astyanax caballeroi* (C). (a) lluvias y (b) secas. Las abreviaciones indican las localidades. Isla changos (chan), Coyame (coya), Tebanca Teba), Margarita (Marg), Victoria (Vict), Excuinapan (Escui), Isla Tanaspi (Tana) e Isla Agaltepec (Agal).

