

Patrones taxonómicos y ecológicos entre comunidades de peces en ríos y arroyos en el oeste de Jalisco, México

JOHN LYONS*
NORMAN MERCADO SILVA**

Resumen. Se utilizó un análisis multifactorial indirecto de gradientes para evaluar la importancia que los factores zoogeográficos a gran escala y las características específicas de un hábitat tienen sobre la composición de la comunidad de peces en ríos y arroyos en el oeste de Jalisco, México. Este es un análisis útil para eliminar las tendencias sobre los ejes que pueden originarse en los análisis multifactoriales comúnmente utilizados. Se estudiaron las especies de peces y los datos sobre los gremios ecológicos de 35 sitios en ríos pertenecientes a cinco cuencas: Ameca, Armería, Coahuayana, Marabasco y Purificación. Se encontraron un total de 25 especies (9 endémicas, 4 exóticas) que conformaron 17 gremios ecológicos (4 exóticos). En este estudio, ninguna especie o gremio se observó en la totalidad de las cuencas. La mayoría de los gremios estuvieron representados sólo por una o dos especies, por lo cual los resultados en el análisis de las especies y los gremios fueron similares. De las variables analizadas, la cuenca fue la más importante para explicar las diferencias en especies y la composición de los gremios entre los sitios de colecta, presentándose especies y gremios únicos en cuatro de las cinco cuencas estudiadas. Las comunidades de peces de las cuencas de los ríos Purificación y Marabasco resultaron similares, pero aquellas de las cuencas de los ríos Ameca, Armería y Coahuayana presentaron diferencias entre sí y con las anteriores. Las otras tres variables zoogeográficas consideradas en el análisis —la elevación, la distancia al océano Pacífico y el área de cuenca— no tuvieron un peso importante en la explicación de la variación encontrada. Tras haber considerado la cuenca, se observó que tres características del hábitat —vegetación ribereña, profundidad y cobertura— tuvieron una importancia significativa para explicar la variación en las especies y la composición de gremios entre los sitios de muestreo. Una cuarta variable, el sustrato, tuvo poco significado en la explicación de la varianza. La vegetación ribereña fue la característica más

*University of Wisconsin Zoological Museum and Wisconsin Department of Natural Resources, 1350 Fernside Drive, Monona, Wisconsin 53716-3736 EUA.

**Laboratorio de Helminología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-153, 04510, México, D. F. México. Dirección actual: Institute for Environmental Studies, University of Wisconsin - Madison, 550 North Park St. 70 Science Hall, Madison, Wisconsin 53706-1491 EUA.

importante del hábitat; sitios con vegetación ribereña natural extensa y bien desarrollada presentaron ensamblajes de peces significativamente diferentes de aquellos sin vegetación ribereña natural.

Palabras clave: comunidades de peces, Jalisco, Goodeidae, Poeciliidae, *Allodontichthys*, *Xenotaenia*, *Ilyodon*, *Oreochromis*.

Abstract. A multivariate, indirect gradient analysis was used to assess the relative importance of large-scale zoogeographic factors and site-specific habitat features on fish assemblage composition in rivers and streams of western Jalisco, Mexico. Fish species and ecological guild data from 35 sites in five basins, Ameca, Armería, Coahuayana, Marabasco, and Purificación, were analyzed. A total of 25 species (9 endemic, 4 exotic) and 17 guilds (4 exotic) were encountered, but no species or guild occurred in all five basins. Most guilds were represented by only one or two species, so results for species and guild analyses were similar. Basin was the most important variable in explaining variation in species and guild composition among sites, with four of five basins having unique species and guilds. The fish assemblages of the Marabasco and Purificación basins were generally alike, but those of the Ameca, Armería, and Coahuayana basins could be distinguished from each other and from the Marabasco-Purificación basins. The three other zoogeographic variables considered in the analysis—elevation, distance to the Pacific Ocean, and watershed area—explained relatively little variation. After basin had been taken into account, three habitat features—riparian vegetation, depth, and cover—accounted for significant amounts of the remaining variation among sites in species and guild composition. The fourth variable, substrate, had little explanatory power. Riparian vegetation was the most consistently important habitat feature; sites with extensive, well-developed, natural riparian vegetation tended to have significantly different fish assemblages than sites lacking natural riparian vegetation.

Key words: fish communities, Jalisco, Goodeidae, Poeciliidae, *Allodontichthys*, *Xenotaenia*, *Ilyodon*, *Oreochromis*.

Introducción

Una amplia variedad de factores históricos y ecológicos se combinan para determinar la composición de las comunidades de peces en ríos y arroyos. Algunos de estos factores son amplios y de gran alcance en tiempo, como las características geológicas que aíslan cuencas y llevan a la especiación o la extinción; otros son de naturaleza local y transitorios, como la profundidad y los materiales del sustrato de un remanso de río, los cuales afectan el hábitat para un grupo particular de especies. Modelos recientes han propuesto una jerarquía de factores que permite explicar los patrones en la composición de la comunidad de peces (Tonn 1990; Gorman 1992; Angermeier

& Winston 1998; Matthews & Robinson, 1998). En lo alto de esta jerarquía de factores que influyen sobre los procesos evolutivos y zoogeográficos se encuentran aquellos caracterizados por presentarse a gran escala y tener larga duración (i.e. el surgimiento de una nueva cadena montañosa); éstos determinan las especies potencialmente capaces de ocupar ecosistemas dentro de una región. Niveles subsecuentes de esta jerarquía incluyen factores de escala menor (i.e. el pH y la temperatura del agua) y corta duración que determinan cuáles especies son realmente capaces de ocupar una área particular de un río o arroyo.

En diversos estudios de regiones templadas se han utilizado análisis multifactoriales con la finalidad de estimar la importancia relativa de diversos factores zoogeográficos y ecológicos que determinan la composición de las comunidades de peces en ecosistemas de agua dulce (por ejemplo, Matthehs & Heins 1987). Estos estudios, sin embargo, son poco comunes para regiones tropicales (Lowe-McConnell 1987) y particularmente escasos para México, donde conocemos sólo tres ejemplos. López-López & Díaz-Pardo (1991) y Díaz-Pardo *et al.* (1993) estudiaron la relación existente entre las características fisicoquímicas (i.e. factores ecológicos) con la ictiofauna en la cuenca del río Lerma en el centro de México y utilizaron la misma aproximación estadística. Primero utilizaron un análisis de componentes principales (ACP) para resumir los patrones existentes entre las variables físicas y químicas en sus sitios de estudio. En seguida, utilizaron un análisis de agrupación y el ACP para resumir los patrones de la ictiofauna. Por último, relacionaron los resultados del ACP fisicoquímico con los del análisis de agrupación y el ACP de peces. Paulo-Maya & Ramírez-Enciso (1997) utilizaron una aproximación similar en la cuenca del alto río Balsas, también en el centro de México, pero no llevaron a cabo el ACP sobre los datos referentes a la ictiofauna. Los tres estudios encontraron patrones longitudinales en la estructura y composición de las comunidades de peces dentro de sus áreas de estudio, de manera que las subcuencas presentaron comunidades de peces específicas. Las diferencias entre las comunidades encontradas fueron explicadas en gran parte por su localización geográfica en la cuenca, su elevación y diversos factores fisicoquímicos, como temperatura, turbidez y concentraciones de oxígeno disuelto, nitratos y sulfatos.

En el presente estudio se utilizó un análisis multifactorial para examinar la influencia relativa que presentan los factores zoogeográficos de gran escala y las características locales del hábitat sobre la composición de las comunidades de peces. El trabajo se llevó a cabo en ríos y arroyos en cinco cuencas del oeste de Jalisco (las de los ríos Ameca, Armería, Purificación, Marabasco y Coahuayana), en el centro-oeste de México. Estas cuencas presentan un gran número de afinidades faunísticas, pero también presentan especies de peces endémicas (Uyeno *et al.* 1983; Miller & Smith 1986; Lyons & Navarro-Pérez 1990). Por lo anterior, los datos se analizaron de dos maneras: primero con base en la composición de especies, enfatizando los factores zoogeográficos que les explican, y luego con énfasis en los gremios ecológicos existentes en la comunidad de peces, favoreciendo el análisis de las características ambientales que los determinan.

Materiales y métodos

Se utilizaron datos de un total de 35 sitios en 23 ríos y arroyos en cinco cuencas (Fig. 1) del oeste de Jalisco. Los sitios fueron muestreados en una sola ocasión entre 1986 y 1997; los datos utilizados para la elaboración del presente trabajo provienen de otros trabajos previamente realizados (Lyons & Navarro-Pérez 1990; Lyons *et al.* 1995, 1998; Lyons, datos no publicados). Aunque los datos corresponden a colectas realizadas en diferentes años y pueden existir diferencias en la composición de la comunidad de peces, existen evidencias históricas de que únicamente se dan cambios menores en la abundancia en que se presentan las especies, entre las cuales la especie dominante permanece como tal. La variación en las especies de peces entre las cuencas, obedece más a factores geográficos que a factores temporales.

La calidad del agua presentó diferencias entre los sitios de muestreo, dado que en algunos de ellos el afluente era alimentado por manantiales y en otros por aguas utilizadas para irrigación. Sin embargo, los segmentos de río donde el ensamblaje de peces se había visto reducido por problemas de calidad de agua,



Fig. 1. Mapa del oeste de Jalisco. Muestra las cuencas estudiadas en este trabajo (río Ameca, río Marabasco, río Purificación, río Coahuayana, río Armería) y otras cuencas ubicadas en la región además de la localización de los sitios de estudio. Algunos puntos indican más de un sitio.

como una porción del río Ayuquila con alta contaminación industrial y municipal (Lyons *et al.* 1998), no fueron incluidos en el análisis. La comunidad de peces fue muestreada utilizando redes de mano, chinchorro, atarraya o equipo de electropesca atendiendo a los requerimientos de cada sitio. Debido a la gran diversidad en los sitios de muestreo, el equipo utilizado varió de un sitio a otro; sin embargo, para estandarizar los muestreos, éstos fueron llevados a cabo en todos los tipos de hábitat presentes en un sitio y continuaron hasta que los esfuerzos reiterados de pesca no arrojaron nuevas especies o no aparecieron cambios importantes en la composición de especies. Todos los peces capturados fueron identificados y cuantificados. Los ejemplares colectados fueron depositados en las colecciones ictiológicas de las siguientes instituciones: University of Wisconsin Zoological Museum, University of Michigan Museum of Zoology y Universidad de Guadalajara

Se generó una base de datos de variables zoogeográficas, de hábitat y de peces para realizar el análisis multifactorial (Apéndices 1 y 2). Se consideraron cuatro factores zoogeográficos: la cuenca, el área de cuenca río arriba del sitio de muestreo, la distancia (a lo largo el río) hasta el océano Pacífico y la elevación del sitio de muestreo. Además, se consideraron cuatro características del hábitat: la profundidad del sitio de muestreo, la cobertura vegetal, el tipo de sustrato y la presencia de vegetación ribereña. Las ocho variables han sido mencionadas en repetidas ocasiones como factores importantes en la explicación de los patrones de la estructura de la comunidad de peces en ríos y arroyos de Centro y Norteamérica (Gorman & Karr 1978, Angermeier & Karr 1983, Angermeier & Schlosser 1989, Lyons & Schneider 1990, Winemiller & Leslie 1990, Rahel & Hubert 1991). Los factores zoogeográficos utilizados en el análisis fueron determinados a partir de mapas topográficos a escalas 1: 50 000 y 1: 250 000. Las características del hábitat se basaron en observaciones de campo cualitativas y cuantitativas. Estas fueron codificadas con valores 1, 2 y 3, de acuerdo con los criterios indicados en el cuadro 1. Los datos sobre la captura de peces fueron expresados como el número de ejemplares de cada especie capturados en 100 m de longitud del río muestreado, y luego transformados a logaritmo natural para aproximar a la normalidad y reducir la influencia de algunas capturas inusualmente grandes.

Las especies capturadas fueron clasificadas en gremios ecológicos con base en una combinación de su estatus como especie nativa o exótica, su tipo de reproducción, su longitud máxima, su dieta y la posición que ocupa en la columna de agua, utilizando información existente en Lyons & Navarro-Pérez (1990), Lyons *et al.* (1995) y Lyons (datos no publicados) (Cuadro 2). Estos cinco factores han sido mencionados en repetidas ocasiones como los más importantes en la definición del nicho ecológico de especies de peces en el oeste de México (Lyons *et al.* 1995, Lyons & Navarro-Pérez 1990). La utilización de gremios y especies para este análisis obedece a la necesidad de representar no sólo a la especie como tal, sino también al papel que juega en el ecosistema. Mientras que la especie es una clasificación taxonómica que da peso al proceso de especiación, que es de gran escala en tiempo, el gremio se enfoca a procesos de menor duración y a la posición que un grupo de organismos juega dentro de un hábitat.

Cuadro 1. Criterios de evaluación. Variables: profundidad, cobertura, sustrato y vegetación ribereña

Variable	Valor	Atributos
Profundidad	1	Profundidad máxima menor de 0.5 m.
	2	Profundidad máxima entre 0.5 y 1.0 m.
	3	Profundidad máxima mayor a 1.0 m.
Cobertura	1	Menos del 5% del área del sitio de muestreo con zonas de escondite o protección (rocas, macrofitas, troncos, vegetación colgante, bancos con cavidades) para peces de tamaño mayor de 100 mm de longitud total.
	2	De 5 a 10% del área con zonas de escondite o protección.
	3	Más de 10% del área con zonas de escondite o protección.
Sustrato	1	Más del 90% del fondo cubierto por un solo tipo de sustrato de grano fino (arena, fango, o detritos) o sustrato liso.
	2	Más de 90% del fondo cubierto por un tipo de sustrato grueso (grava, rocas, cantos rodados) o un fondo mixto con dos tipos de sustrato (>10% de cada uno).
	3	Fondo con una mezcla de tres o más tipos de sustrato.
Vegetación	1	Poca vegetación natural. Áreas de ribera dominadas por suelo desnudo y rocas, poca vegetación ribereña o agricultura intensiva. Canal sin sombra.
	2	Mezcla de áreas de suelo desnudo o agricultura, con vegetación natural. Sombra limitada.
	3	Vegetación natural saludable dominante. Sombra parcial o total del canal.

Se utilizó un análisis de gradientes indirecto en dos fases (Ter Braak & Prentice 1988) para evaluar el grado de influencia de los factores zoogeográficos de gran escala y las características locales del hábitat sobre la composición de las comunidades de peces. En la primera fase del análisis, los patrones entre las especies de peces y entre los sitios de muestreo fueron cuantificados. La base de datos de peces fue ordenada utilizando el análisis de correspondencia sin tendencias (Detrended Correspondence Analysis, DCA, por sus siglas en inglés), un método multifactorial (McCune & Mefford 1995). El DCA es un procedimiento de vectores con valor propio con una medida X^2 de distancia que genera ejes de ordenación ortogonales para explicar patrones en los datos basándose en un modelo gaussiano (curva "normal") de asociaciones entre las especies y entre los sitios. Para remover relaciones de alto orden entre el primer eje y los subsecuentes y minimizar la compresión dentro de cada eje se utilizan algoritmos sin tendencias y un reestablecimiento de escala. El

DCA es considerado superior a los procedimientos de vectores con valor propio que utilizan un modelo lineal de asociación, como el ACP, para la interpretación de datos sobre la abundancia de especies (Gausch 1982; Kenkel & Orlóci 1986; Peet *et al.* 1988), pues asume que existen puntos óptimos en las relaciones entre organismos. Por ejemplo, cuando se presentan dos especies en baja densidad, éstas pueden tener una asociación positiva, pero al presentarse en altas densidades, estas mismas especies pueden presentar una relación negativa. Se reconoce, sin embargo, que esta misma aplicación puede presentar desventajas para ciertos usos (Wartenberg *et al.* 1987; Ter Braak & Prentice 1988), como el análisis multifactorial de datos físicoquímicos. Se llevaron a cabo DCA separados, con menosprecio de las especies o gremios capturados en baja proporción, en las bases de datos de peces y de gremios ecológicos. Cada DCA generó tres ejes de ordenación (6 en total), dentro de los cuales cada especie y sitio recibió una calificación. Entre más semejantes fuesen las calificaciones obtenidas de la ordenación entre dos sitios, más similar era la composición de la comunidad de peces. Entre mayor semejanza hubiese entre las calificaciones de dos especies, más similar era su distribución en los sitios estudiados.

La segunda fase consistió en relacionar los resultados obtenidos en el DCA con las variables zoogeográficas y de hábitat. Se utilizó el análisis de correlación para relacionar entre sí las tres variables zoogeográficas distribuidas continuamente: el área de la cuenca, la distancia al océano y la elevación. Se relacionaron también con cada grupo de calificaciones resultantes del eje de ordenación de los sitios. Además, se compararon las calificaciones de la ordenación de los sitios entre las cinco cuencas y entre los tres niveles de cada una de las cuatro variables de hábitat, utilizando un análisis de varianza con una prueba de comparaciones múltiples Student-Newman-Keuls (SAS 1990).

Resultados

Se colectaron un total de 25 especies en los 35 sitios de muestreo; de éstas, cuatro fueron identificadas como especies exóticas (Cuadro 2). La especie con mayor distribución fue *Ilyodon furcidens*, capturada en 24 sitios en cuatro de las cinco cuencas estudiadas. Ninguna especie fue capturada en alguna de las cinco cuencas. Seis especies fueron localizadas en un solo sitio de muestreo. Se capturaron nueve especies endémicas del área de estudio: *Scartomyzon mascotae* (Ameca), *Allodontichthys polylepis* (Ameca), *A. tamazulae* (Coahuayana), *A. zonistius* (Armería), *Ilyodon furcidens* (Ameca, Armería, Coahuayana, Marabasco), *Xenotaenia resolanae* (Marabasco, Purificación), *Poecilia butleri* (Marabasco, Purificación), *Poeciliopsis baenschi* (Armería, Marabasco, Purificación), y *Poeciliopsis turneri* (Purificación). Se encontraron 17 gremios ecológicos exclusivos; de éstos, el de mayor distribución, con las características nativo-vivíparo-mediano-omnívoro-pelágico, fue localizado en 25 sitios en cuatro cuencas. El gremio nativo-vivíparo-pequeño-herbívoro-superficie

se localizó también en cuatro de las cinco cuencas. Cuatro gremios fueron localizados exclusivamente en un sitio de muestreo.

Cuadro 2. Características ecológicas de las especies capturadas¹

Especies (código)	Reproducción	Tamaño	Dieta	Posición	Gremio
Characidae					
<i>Astyanax aeneus</i> (ASAE)	simple	pequeño	omnívoro	pelágico	SPOP
Cyprinidae					
<i>Yuriria alta</i> (YUAL)	simple?	mediano	omnívoro	pelágico	SMOP
Catostomidae					
<i>Scartomyzon austrinus</i> (SCAU)	simple	grande	carnívoro	bentónico	SGCB
<i>S. mascotae</i> (SCMA)	simple	grande?	carnívoro	bentónico	SGCB
Ictaluridae					
<i>Ictalurus dugesi</i> (ICDU)	complejo	grande	carnívoro	bentónico	CGCB
Goodeidae					
<i>Allodontichthys polylepis</i> (ALPO)	vivíparo	pequeño	carnívoro	bentónico	VPCB
<i>A. tamazulae</i> (ALTA)	vivíparo	pequeño	carnívoro	bentónico	VPCB
<i>A. zonistius</i> (ALZO)	vivíparo	pequeño	carnívoro	bentónico	VPCB
<i>Goodea atripinnis</i> (GOAT)	vivíparo	mediano	omnívoro	pelágico	VMOP
<i>Ilyodon furcoidens</i> (ILFU)	vivíparo	mediano	omnívoro	pelágico	VMOP
<i>Xanotaenia resolanae</i> (XARE)	vivíparo	pequeño	omnívoro	pelágico	VPOP
<i>Xenotoca melanosoma</i> (XEME)	vivíparo	pequeño	omnívoro	pelágico	VPCP
Poeciliidae					
<i>Poecilia butleri</i> (PABU)	vivíparo	pequeño	herbívoro	superficie	VPHS
<i>P. chica</i> (PACH)	vivíparo	pequeño	herbívoro	superficie	VPHS
<i>P. reticulata*</i> (PARE)	vivíparo	pequeño	omnívoro	superficie	VPOS*
<i>Poeciliopsis baenschi</i> (PSBA)	vivíparo	pequeño	omnívoro	superficie	VPOS
<i>P. infans</i> (PSIN)	vivíparo	pequeño	herbívoro?	superficie	VPHS
<i>P. scarlli</i> (PSSC)	vivíparo	pequeño	herbívoro?	superficie	VPHS
<i>P. turneri</i> (PSTU)	vivíparo	pequeño	herbívoro?	superficie	VPHS

¹El asterisco indica una especie exótica. Para reproducción, "simple" = ovíparo sin construcción de nido o cuidado parental; "complejo" = ovíparo con construcción de nido y/o cuidado parental. Para tamaño máximo, "pequeño" = < 100 longitud total; "mediano" = 100-200 mm; "grande" = > 200 mm. Para dieta, un omnívoro tiene al menos 25% de su dieta como material de origen animal y 25% o más como material vegetal o detritos. La posición se refiere a su ubicación típica dentro de la columna de agua. Bajo gremio ecológico, cada combinación de tipo de reproducción, tamaño, dieta y posición tiene una designación única.

Cuadro 2, continúa

Especies (código)	Reproducción	Tamaño	Dieta	Posición	Gremio
Centrarchidae					
<i>Lepomis macrochirus</i> * (LEMA)	complejo	grande	carnívoro	pelágico	CGCP*
Cichlidae					
<i>Cichlasoma istlanum</i> (CIIS)	complejo	mediano?	carnívoro	pelágico	CMCP
<i>Oreochromis aureus</i> * (ORAU)	complejo	grande	omnívoro	pelágico	CGOP*
<i>Tilapia rendalli</i> * (TIRE)	complejo	mediano?	omnívoro	pelágico	CMOP*
Mugilidae					
<i>Agonostomus monticola</i> (AGMO)	simple?	grande	omnívoro	pelágico	SGOP
Gobiidae					
<i>Sicydium multipunctatum</i> (SIMU)	complejo	mediano	herbívoro	bentónico	CMHB

Se identificaron patrones entre sitios con los valores de las variables zoogeográficas y de hábitat. La elevación y la distancia al océano estuvieron positivamente correlacionadas entre sí ($r = 0.77$; $p < 0.0001$), y cada una presentó una variación significativa entre las cuencas estudiadas. Para el parámetro altitud, la cuenca del río Ameca presentó los valores más altos (media = 1430 m snm), seguida de Coahuayana (1043 m snm) y Armería (948 m snm), con gran similitud entre sí, y finalmente Marabasco (643 m snm) y Purificación (338 m snm) ($F = 20.22$; $p < 0.0001$). Para el parámetro distancia al océano, las cuencas de los ríos Ameca (172 km) y Armería (171 km) resultaron similares y además fueron mucho mayores que Coahuayana (109 km), Marabasco (105 km) y Purificación (73 km) que no mostraron gran diferencia entre sí ($F = 14.38$; $p < 0.0001$). Los sitios con vegetación ribereña bien desarrollada (valor = 3) tendieron a presentar áreas de cuenca significativamente menores (127 km²) que aquellas con mediana (950 km²) o poca (806 km²) vegetación ($F = 6.72$; $p < 0.0037$). Los sitios con los valores de cobertura más altos (valor = 3) se presentaron a una mayor elevación (1085 m snm) que aquellos sitios con coberturas medianas (779 m snm) o bajas (671 m snm) ($F = 5.18$; $p < 0.0112$).

En el DCA llevado a cabo con la base de datos de peces, los resultados para las especies en el primer eje fueron más altos para *Yuriria alta*, *Scartomyzon mascotae* y *Allodontichthys polylepis*, restringidas a la cuenca del río Ameca, y más bajos para *Xenotaenia resolanae*, *Poeciliopsis turneri*, *Poecilia chica* y *Sicydium multipunctatum*, que fueron capturadas únicamente en las cuencas de los ríos Purificación y Marabasco (Cuadro 3). Una separación entre los sitios muestreados de estas cuencas fue evidente en el primer eje del análisis. (Fig. 2). Para el segundo eje los resultados más altos fueron para *Xenotoca melanosoma*, *Goodea atripinnis* y *Poeciliopsis infans*, especies restringidas a la cuenca del río Ameca y la parte alta de la cuenca del Armería. En

este mismo eje, los resultados más bajos fueron para las especies *Agonostomus monticola*, *S. multipunctatum* y *Allodontichthys zonistius*, capturadas en las áreas más bajas de las cuencas de los ríos Armería, Purificación y Marabasco. Para el tercer eje, las especies que mostraron resultados más altos fueron *Lepomis macrochirus* e *Ictalurus dugesi*, ambas restringidas a la cuenca del río Armería, y *Oreochromis aureus*, especie localizada en todas las cuencas salvo en la del río Coahuayana. Las especies con valores más bajos en este mismo eje fueron *Poecilia reticulata*, *Poeciliopsis scarlli*, y *Allodontichthys tamazulae*, todas localizadas exclusivamente en la cuenca del río Coahuayana.

Cuadro 3. Resultados de las especies en los tres ejes de ordenación en el DCA de la base de datos de peces

Especies	Eje 1	Eje 2	Eje 3
<i>Astyanax aeneus</i>	219	55	188
<i>Yuriria alta</i>	933	152	157
<i>Scartomyzon austrinus</i>	231	18	303
<i>S. mascotae</i>	797	150	149
<i>Ictalurus dugesi</i>	238	186	453
<i>Allodontichthys polylepis</i>	522	143	130
<i>A. tamazulae</i>	277	110	-113
<i>A. zonistius</i>	225	-30	155
<i>Goodea atripinnis</i>	241	459	190
<i>Ilyodon furcidens</i>	318	102	53
<i>Xenotaenia resolanae</i>	0	133	171
<i>Xenotoca melanosoma</i>	195	549	164
<i>Poecilia butleri</i>	202	302	43
<i>P. chica</i>	108	292	84
<i>P. reticulata</i>	233	276	-138
<i>Poeciliopsis baenschi</i>	138	216	138
<i>P. infans</i>	212	425	114
<i>P. scarlli</i>	284	34	-136
<i>P. turneri</i>	85	354	23
<i>Lepomis macrochirus</i>	293	296	708
<i>Cichlasoma istlanum</i>	200	141	225
<i>Oreochromis aureus</i>	352	229	325
<i>Tilapia rendalli</i>	196	132	265
<i>Agonostomus monticola</i>	152	-83	215
<i>Sicydium multipunctatum</i>	113	-44	202

La mayoría de las variables zoogeográficas y de hábitat analizadas presentaron una relación significativa con los resultados para los sitios del DCA llevado a cabo con la base de datos de peces (Fig. 2). En el primer eje, los resultados para sitios estudiados en la cuenca del río Ameca (calificación media = 415) fueron significativamente mayores que aquellos obtenidos para los sitios estudiados en la

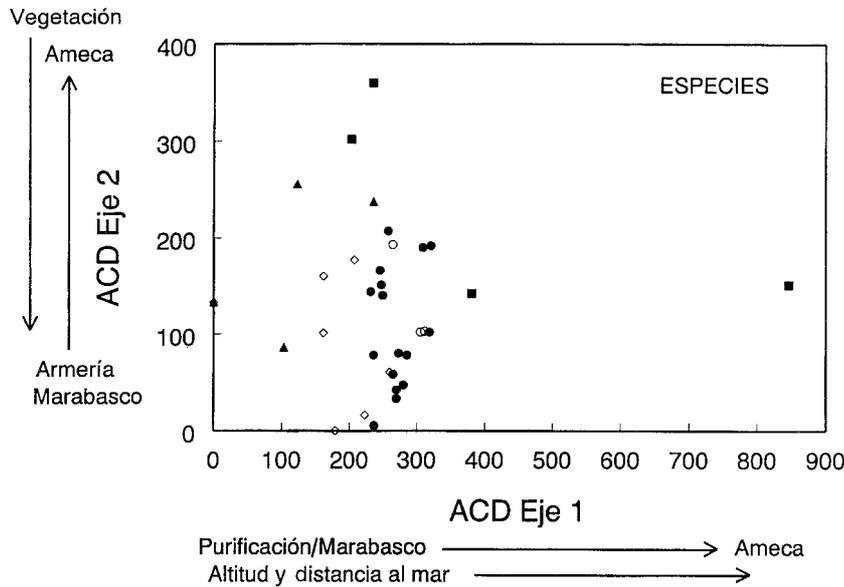


Fig. 2. Gráfica de los valores de los sitios a lo largo de los dos primeros ejes de un DCA de la base de datos de las especies de peces. Los símbolos indican la cuenca de cada sitio: círculos oscuros = Armería; cuadros oscuros = Ameca; triángulos oscuros = Purificación; diamantes claros = Marabasco; círculos claros = Coahuayana. Las descripciones y flechas a lo largo de cada eje indican la naturaleza de las relaciones importantes entre los valores de los sitios y las variables zoogeográficas y de hábitat.

cuenca de los ríos Marabasco (149) y Purificación (115) ($F = 5.49$; $p = 0.0019$). Los resultados para las cuencas de los ríos Armería (268) y Coahuayana (293) no mostraron diferencias significativas con los resultados de las demás cuencas. La elevación presentó una correlación positiva significativa con los resultados en este eje ($r = 0.50$; $p = 0.002$), y la distancia al océano presentó una correlación positiva no significativa ($r = 0.33$; $p = 0.053$). Para el segundo eje, los resultados obtenidos en los sitios para la cuenca del río Ameca (239) fueron significativamente mayores que aquellos obtenidos para la de los ríos Armería (107) y Marabasco (98). Los resultados de las cuencas Purificación (178) y Coahuayana (133) fueron similares a aquellos obtenidos en otras cuencas ($F = 3.62$; $p = 0.0160$). Los sitios con vegetación ribereña bien desarrollada y en buena cantidad, tendieron a presentar resultados menores (73) que aquellos sitios con vegetación ribereña moderada (155) o escasa (207) ($F = 12.13$; $p < 0.0001$). Los sitios con profundidades moderadas presentaron resultados más altos (172) que los sitios profundos (98) o someros (87) ($F = 4.71$; $p = 0.0161$). Para el tercer eje, los resultados para la cuenca del río Coahuayana (14) fueron significativamente menores ($F = 4.00$; $p = 0.0102$) que los obtenidos en

cualquiera de las otras cuatro cuencas (117-167), las cuales no mostraron diferencias entre sí. Ninguna de las otras variables zoogeográficas o de hábitat tuvieron una relación importante con los resultados para los sitios en este eje.

Para el DCA obtenido a partir de la base de datos de los gremios ecológicos, los resultados en el primer eje fueron más altos para los gremios nativo-vivíparo-pequeño-omnívoro-pelágico, nativo-complejo-mediano-herbívoro-bentónico, nativo-vivíparo-pequeño-omnívoro-superficie y nativo-simple-grande-omnívoro-pelágico, los cuales estuvieron localizados principalmente en las cuencas de los ríos Purificación, Marabasco y la parte baja de la del Armería. Los resultados más bajos fueron para los gremios nativo-simple-mediano-omnívoro-pelágico, nativo-simple-grande-carnívoro-bentónico y nativo-vivíparo-pequeño-carnívoro-bentónico, que estuvieron restringidos a las cuencas de los ríos Ameca y Armería (Cuadro 4). Los resultados en el segundo eje fueron más altos para los gremios exótico-complejo-grande-carnívoro-pelágico, nativo-simple-grande-omnívoro-pelágico y nativo-complejo-mediano-herbívoro-bentónico, localizados en las cuencas de los ríos Armería, Purificación y Marabasco. Los resultados más bajos se presentaron en el gremio exótico-vivíparo-pequeño-omnívoro-superficie, restringido a un solo sitio en la cuenca del Coahuayana. Para el tercer eje, los resultados más altos se observaron en el gremio exótico-complejo-grande-carnívoro-pelágico, localizado en un sitio

Cuadro 4. Resultados de gremio (del Cuadro 2) en los tres ejes de ordenación del DCA de la base de datos de gremios ecológicos

Gremio	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Nativos			
SPOP	119	137	-4
SMOP	-123	176	143
SGOP	362	383	-36
SGCB	26	222	220
CMCP	186	185	128
CMHB	414	371	-59
CGCB	150	254	368
VPOS	379	51	173
VPOP	532	112	127
VPHS	307	0	155
VPCP	217	48	187
VPCB	78	161	122
VMOP	213	146	49
Exóticos			
CMOP	181	198	125
CGOP	277	235	324
CGCP	125	512	767
VPOS	154	-334	-94

en la parte alta de la cuenca del río Armería y los resultados más bajos fueron para los gremios exótico-vivíparo-pequeño-omnívoro-superficie, nativo-complejo-mediano-herbívoro-bentónico, nativo-simple-grande-omnívoro-pelágico y nativo-simple-pequeño-omnívoro-pelágico, localizados en la parte baja de la cuenca del río Armería, y las cuencas de los ríos Coahuayana, Marabasco y Purificación.

Los resultados de los sitios del DCA de la base de datos de los gremios ecológicos estuvieron correlacionados significativamente con ciertas variables zoogeográficas y del hábitat (Fig. 3). Los resultados en el primer eje tendieron a ser mayores en las cuencas de los ríos Purificación (403) y Marabasco (379) que en las del Armería (200), Coahuayana (191) y Ameca (182) ($F = 11.62$; $p < 0.0001$). Los resultados estuvieron también correlacionados negativamente de manera significativa con la elevación ($r = 0.52$; $p = 0.0015$) y la distancia al océano ($r = 0.44$; $p = 0.0083$). Los resultados en el segundo eje fueron significativamente mayores en sitios con vegetación ribereña extensa y bien desarrollada (180) que en sitios con vegetación limitada (103) y sitios con vegetación moderada (133) que presentaron resultados intermedios ($F = 4.52$; $p = 0.0186$). Los resultados fueron igualmente más altos en los sitios más profundos (184), intermedios en sitios poco profundos (142) y menores

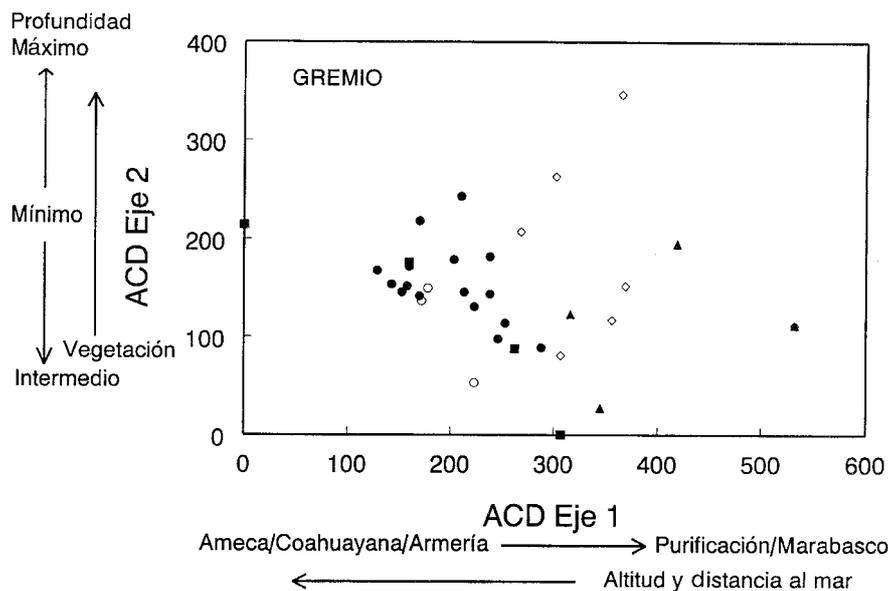


Fig. 3. Gráfica de los valores de los sitios a lo largo de los dos primeros ejes de ordenación de un DCA de la base de datos de gremios ecológicos. Los símbolos indican la cuenca de cada sitio: círculos oscuros = Armería; cuadros oscuros = Ameca; triángulos oscuros = Purificación; diamantes claros = Marabasco; círculos claros = Coahuayana. Las descripciones y flechas a lo largo de cada eje indican la naturaleza de las relaciones importantes entre los valores de los sitios y las variables zoogeográficas y de hábitat.

en sitios con profundidades moderadas (116) ($F = 4.86$; $p = 0.0143$). Para el tercer eje, los resultados fueron más altos en sitios con vegetación riparia limitada (157), intermedios en sitios con vegetación ribereña moderada, y más bajos en sitios con vegetación ribereña extensa y bien desarrollada (83) ($F = 4.16$; $p = 0.0247$). Los sitios con cobertura limitada presentaron los resultados más altos (164), los sitios con cubiertas moderadas obtuvieron valores intermedios (116) y los sitios con cobertura extensa presentaron los valores más bajos (84) ($F = 4.75$; $p = 0.0156$).

Discusión

Los resultados indican que el factor zoogeográfico cuenca fue el más importante para explicar los patrones en la composición de especies en las comunidades de peces. Este hallazgo es consistente con lo observado por Miller & Smith (1986) quienes reportaron niveles bajos y moderados en la similitud de presencia de especies en cuencas en el centro de México. Los largos períodos de aislamiento de las cuencas han llevado a la especiación y la extinción de especies; además, han dado lugar a distintas faunas de peces, incluyendo especies endémicas para cada cuenca. Aun dentro de cada cuenca, el aislamiento puede haber contribuido a la disimilitud entre comunidades. Por ejemplo, Lyons & Navarro-Pérez (1990) y Lyons *et al.* (1998) reportaron que los peces en la cuenca del río Armería eran muy diferentes por encima y por debajo de un cañón de alta pendiente debido a que el movimiento río arriba de las especies era muy difícil. En este estudio, los valores de ordenación para las especies y sitios en la parte alta del Armería, tendieron a ser muy diferentes de aquellos obtenidos en las partes bajas. Estudios multifactoriales previos sobre la composición de especies de las comunidades de peces en el centro de México no han considerado el estudio de diferentes cuencas, pero han encontrado fuertes diferencias en las comunidades entre subcuencas o subvertientes (López-López & Díaz-Pardo 1991; Díaz-Pardo *et al.* 1993; Paulo-Maya & Ramírez- Enciso 1997).

Una vez que se han tomado en cuenta los efectos de la cuenca, las demás variables zoogeográficas y de hábitat pueden explicar relativamente poca de la variabilidad en composición de especies entre los sitios muestreados. La presencia de correlación en el primer eje de la elevación y la distancia al océano se debe probablemente a la fuerte relación que mantienen entre sí y con la cuenca, lo cual explica en gran medida los patrones encontrados en los valores de los sitios y especies a lo largo de este eje. La vegetación ribereña y la profundidad presentaron relaciones en el segundo eje. Tres especies comúnmente encontradas en rápidos profundos y someros, *A. zonistius*, *A. monticola* y *S. multipunctatum*, (Lyons & Navarro-Pérez 1990; Lyons & Schneider 1990) tuvieron especial importancia en la definición del segundo eje y probablemente son responsables de la relación con la profundidad. Estas especies fueron también sensibles a la degradación ambiental (Lyons *et al.*, 1995) y probablemente se vieron favorecidas en sitios con zonas ribereñas naturales con vegetación abundante. Dos de las otras tres especies que fueron

particularmente importantes para este eje, *G. atripinnis* y *P. infans*, son tolerantes a una gran variedad de condiciones ambientales (Díaz-Pardo *et al.* 1992), y se ven poco afectadas por la profundidad o las condiciones ribereñas.

Pocos estudios en la zona templada de Norteamérica (por ejemplo, Berkman & Rabeni 1987; Angermeier 1995) y ninguno en México han analizado los patrones a gran escala de la composición de gremios ecológicos. Un resultado particularmente importante del presente análisis fue el relativamente alto número de gremios encontrados (17) dado el número de especies presentes (26). Este hallazgo indica que muchos de los gremios están conformados por sólo una o dos especies y que las diferencias taxonómicas entre los ensamblajes de peces también reflejan diferencias ecológicas. No debe sorprender que muchos de los patrones del ensamblaje de los gremios y las relaciones con las variables zoogeográficas y de hábitat fueran similares a aquellos encontrados para los ensamblajes de especies de peces. Una de las especies endémicas del área de estudio, *Xenotaenia resolanae*, de las cuencas de los ríos Purificación y Marabasco fue el único miembro de su gremio, nativo-vivíparo-pequeño-carnívoro-pelágico. Este resultado implica que las presiones de selección varían entre las cuencas, dando lugar a especies con una combinación única de atributos ecológicos en dos de las cuencas. Sin embargo, en otro de los grupos de peces endémicos, las tres especies de *Allodontichthys*, se encontraron todas en el mismo gremio, a pesar de haber sido encontradas en cuencas diferentes. Este resultado sugiere que el aislamiento geográfico y la especiación ocurrieron sin grandes cambios en el nicho ecológico ocupado por cada especie.

La cuenca tuvo menor importancia que los factores del hábitat en la explicación de los patrones observables en la base de datos de los gremios, que en la base de datos de las especies. La cuenca se relacionó de manera importante únicamente con el primer eje del DCA para los gremios ecológicos, en comparación con los tres ejes para las especies. Esto se debe a que los gremios tuvieron una menor tendencia a encontrarse restringidos a una sola cuenca que las especies. Por ejemplo, seis especies y sólo cuatro gremios se encontraron restringidos a una cuenca, mientras que dos gremios, pero sólo una especie, fueron encontrados en cuatro de las cinco cuencas. Así, los gremios reflejaron una mayor similitud entre las cuencas que las especies, y la cuenca explicó una menor parte de la variación en la distribución de los gremios, que en la distribución de las especies.

La cantidad de vegetación ribereña, fue significativa al explicar la variación entre sitios en la composición del gremio ecológico en el segundo y tercer ejes, lo que resalta la gran influencia de las modificaciones antropogénicas de la zona riparia en los atributos ecológicos de los ensamblajes de peces en los sitios estudiados.

El análisis y definición de gremios utilizado en este trabajo es solo una de muchas maneras de estudiar las características de los peces en relación con factores ambientales y zoogeográficos. Se escogió una combinación de cinco características ecológicas: origen, reproducción, tamaño del individuo adulto, dieta y posición en la columna de agua para la definición de gremios. Todas estas características son importantes en la definición de los hábitats utilizados por los peces en el área de

estudio (Lyons & Navarro-Pérez 1990; Lyons 1995). Otra posible aproximación sería el considerar a cada una de las características por separado y utilizar cada una de estas como una clasificación individual del gremio. En este caso, se haría énfasis sobre la relación entre los factores ambientales y zoogeográficos y una sola característica ecológica de los peces. Por ejemplo, tomando en cuenta únicamente a la reproducción sería posible establecer dos gremios: peces ovíparos y peces vivíparos. Cada uno de estos estaría ampliamente distribuido y sería integrado por muchas especies. El análisis de estos gremios haría énfasis sobre aquellos factores ecológicos que tienen mayor influencia en la distribución de dos muy diferentes modos de reproducción. Análisis posteriores permitirían estudiar individualmente o en combinación cada una de las características restantes.

Agradecimientos. Para A. Aréchiga-Guzmán, P. Cochran, S. Contreras-Martínez, S. García-Ruvalcaba, G. González-Hernández, L. Henne, L. I. Iñíguez-Dávalos, S. Navarro-Pérez, V. Rodríguez, E. Santana C., D. Schneider, C. Torres-Navarro, C. Uribe-Mu y S. Webb, por su ayuda en el campo en la colecta de datos. A Eduardo Soto-Galera y Guillermo Salgado-Maldonado por sus comentarios acerca del presente trabajo. El apoyo para el trabajo de campo fue otorgado por el Instituto "Manantlán" de Ecología y Conservación de la Biodiversidad de la Universidad de Guadalajara; St. Norbert College, DePere, Wisconsin; University of Illinois-Champaign/Urbana; Institute of Environmental Studies, University of Wisconsin-Madison; U.S. Information Agency Grant IA-AECS-G4190503; U.S. Fish and Wildlife Agency a través del Programa Regional de Manejo de Vida Silvestre para Mesoamérica y el Caribe, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica; Wisconsin Department of Natural Resources y el World Wildlife Fund.

Literatura citada

- ANGERMEIER, P. L. 1995. Ecological attributes of extinction-prone species: loss of freshwater fishes of Virginia. *Conservation Biology* 9:143-158.
- ANGERMEIER, P. L. & J. R. KARR. 1983. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environmental Biology of Fishes* 9:117-138.
- ANGERMEIER, P. L. & I. J. SCHLOSSER. 1989. Species-area relationships for stream fishes. *Ecology* 70:1450-1462.
- ANGERMEIER, P. L. & M. R. WINSTON. 1998. Local versus regional influence on local diversity in stream fish communities of Virginia. *Ecology* 79:911-927.
- BERKMAN, H. E. & C. F. RABENI. 1987. Effect of siltation on stream fish communities. *Environmental Biology of Fishes* 18:285-294.
- DÍAZ PARDO, E., M. A. GODÍNEZ RODRÍGUEZ, E. LÓPEZ-LÓPEZ & E. SOTO-GALERA. 1993. Ecología de los peces de la cuenca del río Lerma, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México* 39:103-127.
- GAUCH, H. G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, New York. 298 p.

- GORMAN, O. T. 1992. Evolutionary ecology and historical ecology: assembly, structure, and organization of stream fish communities. In: R. L. Mayden (ed.) *Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes*. Stanford University Press, Stanford, California, p. 659-688.
- GORMAN, O. T. & J. R. KARR. 1978. Habitat structure and stream fish communities. *Ecology* 59:507-515.
- KENKEL, N. C. & L. ORLOCI. 1986. Applying metric and nonmetric scaling to ecological studies: some new results. *Ecology* 67:919-928.
- LÓPEZ-LÓPEZ, E. & E. DÍAZ-PARDO. 1991. Cambios distribucionales de los peces del río de La Laja (cuenca río Lerma), por efecto de disturbios ecológicos. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México* 35:91-116.
- LOWE-MCCONNELL, R. H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, New York. 382 p.
- LYONS, J., G. GONZÁLEZ-HERNÁNDEZ, E. SOTO-GALERA & M. GUZMÁN-ARROYO. 1998. Decline of freshwater fishes in selected drainages of west-central México. *Fisheries* 23(4):10-18.
- LYONS, J. & S. NAVARRO-PÉREZ. 1990. Fishes of the Sierra de Manantlán, west-central México. *Southwestern Naturalist* 35:32-46.
- LYONS, J., S. NAVARRO-PÉREZ, P. A. COCHRAN, E. SANTANA C. & M. GUZMÁN-ARROYO. 1995. Index of biotic integrity based on fish assemblages for the conservation of streams and rivers in west-central México. *Conservation Biology* 9:569-584.
- LYONS, J. & D. W. SCHNEIDER. 1990. Factors influencing fish distribution and community structure in a small coastal river in southwestern Costa Rica. *Hydrobiologia* 203:1-14.
- MATTHEWS, W. J. & D. C. HEINS (eds.). 1987. *Community and evolutionary ecology of North American stream fishes*. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma. 310 p.
- MATTHEWS, W. J. & H. W. ROBISON. 1998. Influence of drainage connectivity, drainage area, and regional species richness on fishes in the interior highlands of Arkansas. *American Midland Naturalist* 139:1-19.
- MCCUNE, B. & M. J. MEFFORD. 1995. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, Version 2.0. MJM Software Design, Gleneden Beach, Oregon. 126 p.
- MILLER, R. R. & M. L. SMITH. 1986. Origin and geography of the fishes of central México. In: C. H. Hocutt & E. O. Wiley (eds.). *The zoogeography of North American freshwater fishes*. J. Wiley, New York, pp. 487-518.
- PAULO-MAYA, J. & A. RAMÍREZ-ENCISO. 1997. Distribución espacio-temporal de la ictiofauna del río Cuitzmala, Michoacán, México. *Revista de Biología Tropical* 45:845-853.
- PEET, R. K., R. G. KNOX, J. S. CASE & R. B. ALLEN. 1988. Putting things in order: the advantages of detrended correspondence analysis. *American Naturalist* 131:924-934.
- RAHEL, F. J. & W. A. HUBERT. 1991. Fish assemblages and habitat gradients in a Rocky Mountain - Great Plains stream: biotic zonation and additive patterns of community change. *Transactions of the American Fisheries Society* 120:319-332.
- SAS INSTITUTE. 1990. SAS/STAT user's guide, Version 6, fourth edition. SAS Institute, Cary, North Carolina. 1789 p.
- TER BRAAK, C. J. & I. C. PRENTICE. 1988. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* 18:271-313.
- TONN, W. M. 1990. Climate change and fisheries: a conceptual framework. *Transactions of the American Fisheries Society* 119:337-352.
- UYENO, T., R. R. MILLER & J. M. FITZSIMONS. 1983. Karyology of the cyprinidontoid fishes of the Mexican family Goodeidae. *Copeia* 1983:497-510.

- WARTENBERG, D., S. FERSON & F. J. ROHLF. 1987. Putting things in order: a critique of detrended correspondence analysis. *American Naturalist*. 129:434-448.
- WINEMILLER, K. O. & M. A. LESLIE. 1990. Fish assemblages across a complex, tropical freshwater/marine ecotone. *Environmental Biology of Fishes* 34:29-50.

Apéndice 1. Los sitios de estudio y sus variables zoogeográficas y de hábitat dentro de cada cuenca, los sitios están listados de la parte baja del río a la parte alta, con los tributarios identificados con sangría después de la corriente principal. Los criterios de evaluación para cada uno de los sitios se encuentran establecidos en el cuadro 1

Sitio (km de río)*	Océano**	Área de cuenca (km ²)	Elevación (m)	Profundidad	Cobertura	Sustrato	Vegetación ribereña
<i>Cuenca del río Armería</i>							
Arroyo Ojo de Agua (1)	124	1	800	1	2	2	3
Río Ayuquila (10)	129	1950	700	3	2	3	2
Río Ayuquila (21)	140	1910	740	2	2	2	2
Río Ayuquila (24)	143	1905	760	3	2	3	2
Río Ayuquila (28)	147	1900	780	3	2	2	1
Arroyo Manantlán (1)	152	60	880	3	3	3	3
Arroyo Manantlán (7)	158	30	1120	3	3	3	3
Arroyo San José (0)	158	25	1120	3	3	3	3
Arroyo Yerbabuena (7)	168	20	950	1	1	2	3
Arroyo Cidrita (1)	166	5	920	2	2	1	2
Arroyo Ahuacapán (23)	194	10	940	1	2	3	3
Río Ayuquila (58)	177	1600	870	2	2	2	1
Río Ayuquila (70)	189	1500	880	2	1	3	2
Río Ayuquila (93)	212	1420	1090	3	3	3	2
Río Ayuquila (117)	236	1130	1260	2	3	1	1
Río Ayuquila (129)	248	1060	1350	2	1	2	3
<i>Cuenca del río Ameca</i>							
Río Atenguillo (58)	142	750	1300	3	3	3	3
Río de la Pola (15)	145	130	1440	3	3	3	1
Río Salado (18)	194	90	1400	2	3	3	2
Río Caliente (4)	208	30	1580	2	3	3	1

* Distancia de la boca del río o arroyo al extremo del sitio, río abajo.

** Distancia al océano Pacífico, a lo largo del río.

Apéndice 1, continúa

Sitio (km de río)	Océano (km)	Área de cuenca (km ²)	Elevación (m)	Profundidad	Cobertura	Sustrato	Vegetación ribereña
<i>Cuenca del río Purificación</i>							
Río Purificación (63)	63	700	260	3	1	1	1
Arroyo Tecolote (6)	70	150	270	2	1	2	1
Arroyo Conejo (9)	79	15	380	3	2	3	3
Arroyo Tecolote (16)	80	30	440	2	2	3	3
<i>Cuenca del río Marabasco</i>							
Río Marabasco (71)	71	800	180	3	3	3	2
Arroyo La Loma (5)	135	10	980	2	2	3	3
Arroyo L. Marias (11)	101	35	710	2	3	3	3
Arroyo Ayotitlán (8)	99	70	700	3	2	2	3
Arroyo Ayotitlán (19)	110	50	850	3	2	3	3
Río Cuзалapa (24)	99	300	420	2	1	3	2
Río Cuзалapa (32)	107	150	570	2	1	2	2
Arroyo El Durazno (2)	118	5	730	1	2	2	3
<i>Cuenca del río Coahuayana</i>							
Río Terrero (1)	96	15	850	1	3	2	2
Río Tuxpan (3)	103	1750	1100	2	2	3	2
Río San Jerónimo (4)	129	300	1180	2	3	3	2

Apéndice 2. Captura de peces por cada sitio de estudio

Sitio (km) de río	Fecha*	Captura por cada 100 m muestreados, por especies**
<i>Cuenca del río Armería</i>		
Arroyo Ojo de Agua (1)	860320	20 ASAE; 6 ALZO; 66 ILFU
Río Ayuquila (10)	900213	20 ASAE; 3 SCAU; 3 ICDU; 1 ALZO; 50 ILFU; 20 PABU; 50 PSBA; 20 CIIS; 20 ORAU; 20 TIRE; 3 AGMO
Río Ayuquila (21)	951206	1 ASAE; 1 ICDU; 5 ALZO; 75 ILFU; 42 PABU; 2 CIIS; 1 ORAU; 1 TIRE; 1 AGMO
Río Ayuquila (24)	911114	20 ASAE; 3 ICDU; 20 ALZO; 101 ILFU; 2 PABU; 1 PSBA; 6 CIIS; 1 ORAU; 2 TIRE; 10 AGMO
Río Ayuquila (28)	860315	2 ASAE; 1 SCAU; 2 ALZO; 251 ILFU; 31 PABU; 51 PSBA; 5 CIIS; 15 ORAU
Arroyo Manantlán (1)	900215	8 SCAU; 25 ALZO; 25 ILFU; 11 AGMO
Arroyo Manantlán (7)	860314	18 ALZO; 70 ILFU
Arroyo San José (0)	860314	22 ALZO; 18 ILFU
Arroyo Yerbabuena (7)	860315	38 ILFU
Arroyo Cidrita (1)	860315	44 ASAE; 91 ILFU
Arroyo Ahuacapán (23)	860322	10 SCAU; 24 ALZO; 140 ILFU
Río Ayuquila (58)	911114	1 ASAE; 2 ALZO; 356 ILFU; 15 PABU; 8 PSBA
Río Ayuquila (70)	860322	1 ASAE; 4 SCAU; 3 ALZO; 79 ILFU; 2 ORAU
Río Ayuquila (93)	951205	109 ILFU; 21 PSBA; 92 PSIN; 5 ORAU
Río Ayuquila (117)	951205	10 GOAT; 56 ILFU
Río Ayuquila (129)	911113	2 SCAU; 10 ICDU; 1 LEMA; 111 ORAU
<i>Cuenca del río Ameca</i>		
Río Atenguillo (58)	951204	19 YUAL; 18 SCMA
Río de la Pola (15)	970823	3 SCMA; 24 ALPO; 72 ILFU; 6 ORAU
Río Salado (18)	951202	36 GOAT; 4 XEME; 18 PABU; 35 PSIN; 2 ORAU
Río Caliente (4)	951202	15 PABU
<i>Cuenca del río Purificación</i>		
Río Purificación (63)	911115	6 PACH; 20 PSBA; 2 PSTU; 75 ORAU
Arroyo Tecolote (6)	860316	46 PACH; 298 PSBA; 101 PSTU
Arroyo Conejo (9)	860316	20 XARE; 166 PSBA; 8 AGMO; 30 SIMU
Arroyo Tecolote (16)	860526	49 XARE
<i>Cuenca del río Marabasco</i>		
Río Marabasco (71)	860319	9 ORAU; 50 AGMO; 100 SIMU
Arroyo La Loma (5)	860320	28 ILFU; 20 XARE; 1 SIMU

*La fecha se indica en año/mes/día con dos dígitos para cada número.

**Los códigos de las especies se extraen del cuadro 2.

Apéndice 2, continúa

Sitio (km) de río	Fecha*	Captura por cada 100 m muestreados, por especies**
Arroyo Las Marías (11)	860318	68 XARE
Arroyo Ayotitlán (8)	860318	28 ILFU; 5 AGMO; 5 SIMU
Arroyo Ayotitlán (19)	860613	15 ILFU; 2 SIMU
Río Cuzalapa (24)	860319	8 ILFU; 1 PACH; 17 PSBA
Río Cuzalapa (32)	860317	190 ILFU; 203 XARE; 238 PACH; 431 PSBA; 12 ORAU; 12 SIMU
Arroyo El Durazno (2)	860317	14 XARE
<i>Cuenca del río Coahuayana</i>		
Río Terrero (1)	950222	12 ALTA; 35 ILFU; 1 PSSC
Río Tuxpan (3)	950222	2 ALTA; 45 ILFU; 20 PABU; 45 PARE
Río San Jerónimo (4)	951207	4 ALTA; 104 ILFU