



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**“Variación espacio-temporal en la distribución de la  
diversidad íctica de la cuenca del Río Lacantún, Chiapas,  
México”**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGO**

**P R E S E N T A :**

**SANTIAGO LARRE CAMPUZANO**

**DIRECTOR DE TESIS:**

**M. en C. Héctor S. Espinosa Pérez**

**Ciudad Universitaria, Cd. Mx.**

**2019**





Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

- 1. Datos del alumno**  
Larre  
Campuzano  
Santiago  
5536475419  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Biología  
310168430
- 2. Datos del tutor**  
M. en C.  
Héctor Salvador  
Espinosa  
Pérez
- 3. Datos del sinodal 1**  
Dr.  
Norman  
Mercado  
Silva
- 4. Datos del sinodal 2**  
Dr.  
Jairo Andrés  
Arroyave  
Gutiérrez
- 5. Datos del sinodal 3**  
M. en C.  
Xavier Gilberto  
Valencia  
Díaz
- 6. Datos del sinodal 4**  
Dr.  
José Jaime  
Zúñiga  
Vega
- 7. Datos del trabajo escrito**  
“Variación espacio-temporal en la distribución de la diversidad íctica de la cuenca del Río Lacantún, Chiapas, México”  
54 pp  
2019

## Agradecimientos

Agradezco a mis padres por haberme soportado por 25 años e impulsarme a seguir adelante en mis estudios. A mi madre, Regina, por darme libertad para tomar mis propias decisiones desde muy joven y por su forma de dar enseñanzas de vida, así como por su constante presión en que me reciba. A mi padre, por inculcarme la pasión por el campo y por los peces, por patrocinarme materiales de colecta y por todo el entusiasmo que siente acerca de mi trabajo.

A mi tutor, Héctor Espinosa Pérez, por haberme permitido participar en el proyecto del río Lacantún, y por toda la confianza que me ha brindado hasta básicamente dejarme como único responsable. Por haberme brindado libertad absoluta en las decisiones correspondientes al tema, orientación y desarrollo de este trabajo. Y por la paciencia para soportar los constantes cambios de rumbo que le di en este tiempo.

A mi jurado, por darse el tiempo para revisar este trabajo y por los valiosos comentarios que me brindaron.

A Norman, por su gran sentido de compañerismo, humildad y disposición para hacer la chamba pesada en campo, y por haberse aventado en varias ocasiones la revisión de este trabajo.

A Chris por las incontables revisiones de todos los avances y borradores que hice, y por todos los comentarios y consejos que me brindó.

A mis amistades de la carrera y aquellos no de la carrera, que han hecho de ésta una experiencia espectacular. A Maru y Arbey por amenizar y darle chispa a algunas de esas salidas al campo.

A Verónica por haber sido la mejor amiga y compañera que pude tener en todo este tiempo, por siempre creer en mí y echarme porras cada vez que flaqueé. Gracias por tu cariño y apoyo.

A Natura y Ecosistemas Mexicanos, A.C., Alianza WWF-Fundación Carlos Slim y Pemex por las facilidades brindadas para el trabajo de campo.

# Índice

<b>Resumen</b> .....	7
<b>Introducción</b> .....	8
Antecedentes .....	8
Marco Teórico .....	9
<i>La Teoría Ecológica de Ríos</i> .....	9
<i>La Región Lacandona</i> .....	11
<i>Diversidad</i> .....	11
Pregunta de Investigación .....	13
<b>Hipótesis y Predicciones</b> .....	14
<b>Objetivos</b> .....	14
<b>Justificación</b> .....	14
<b>Materiales y Métodos</b> .....	15
Área de Estudio .....	15
Obtención de Datos .....	16
<i>Colecta de datos biológicos</i> .....	16
<i>Obtención de datos ambientales</i> .....	17
Análisis .....	17
<i>Diversidad Alfa</i> .....	18
<i>Diversidad Beta</i> .....	19

<b>Resultados</b> .....	20
Estructura general de la comunidad de peces. ....	20
Evaluación de la representatividad muestral .....	20
Diversidad alfa .....	22
<i>Riqueza específica anual</i> .....	22
<i>Riqueza específica por colecta</i> .....	23
<i>Diversidad y equitatividad de Simpson anual.</i> .....	26
<i>Índice de Simpson por colecta</i> .....	26
Diversidad beta .....	27
<i>Diversidad beta espacial por método de varianza total</i> <i>anual</i> .....	27
<i>Diversidad beta espacial por colecta</i> .....	27
<i>Diversidad beta temporal (TBI).</i> .....	28
<b>Discusión</b> .....	29
Representatividad muestral .....	29
<i>Cobertura muestral</i> .....	29
<i>Estandarización muestral</i> .....	30
Diversidad alfa .....	31
<i>Riqueza y diversidad anual</i> .....	31
<i>Riqueza y diversidad por colecta</i> .....	32

Diversidad beta . . . . .	32
<i>Varianza anual total</i> . . . . .	32
<i>Diversidad beta temporal</i> . . . . .	33
Limitantes de este estudio . . . . .	34
<b>Conclusiones</b> . . . . .	35
<b>Referencias</b> . . . . .	36
<b>Anexos</b> . . . . .	42

## Resumen

La composición de las comunidades acuáticas está comúnmente determinada por factores ambientales locales. Dichos factores pueden ser del ámbito geológico, histórico, evolutivo, ecológico, etc., y definen limitantes a la estructura de las comunidades. Estos factores han sido ampliamente estudiados en zonas templadas así como en algunas cuencas de regiones tropicales. En México se han realizado estudios de ésta índole durante la última década, sin embargo aún se carece de dichas caracterizaciones en algunas de las principales cuencas del país. El río Lacantún pertenece a la cuenca del río Usumacinta, siendo su mayor afluente. Se encuentran en la frontera México-Guatemala, en la región denominada Selva Lacandona, y delimita en su porción más meridional a la Reserva de la Biósfera Montes Azules, uno de los más importantes bastiones de selvas altas perennifolias de México. En este trabajo se evaluaron aspectos de la diversidad alfa y beta de 13 comunidades de peces en la cuenca del río Lacantún, muestreados entre enero y agosto del 2017; así como su relación con factores ambientales asociados a la estructura de comunidades acuáticas. A pesar del alto grado de homogeneidad de las comunidades ícticas estudiadas, los resultados sugieren que su diversidad alfa está mediada principalmente por su grado de productividad. Así mismo, se encontraron relaciones entre la composición de las comunidades y factores de conservación ribereña como la cobertura forestal y el uso de suelo.



## Introducción

Existe una gran variedad de factores geológicos, históricos, ecológicos y evolutivos que definen limitantes y determinan la composición de comunidades de peces. De la misma manera, múltiples hipótesis y modelos han sido desarrolladas con el fin de explicar las variaciones espaciales en sistemas ribereños. Dos hipótesis destacan por su capacidad para explicar estos cambios. La primera hace referencia a la adición longitudinal de especies (Vannote *et al.*, 1980), proponiendo una serie continua de cambios físicos y gradientes de recursos que varían con el orden de los ríos, desde sus cabeceras hasta sus bocas; y a los que la biota y los procesos ecosistémicos se ajustan (Sedell *et al.*, 1989); resultando en un gradiente de la riqueza de especies. Una segunda hipótesis alude al concepto de “biozonas” (García-De León *et al.*, 2017), que sugiere que los ríos no son gradientes longitudinales continuos de condiciones ambientales, sino que presentan variaciones a manera de parches (Sedell *et al.*, 1989; Townsend y Hildrew, 1994; Thorp *et al.*, 2006). Esto deriva en conjuntos complejos de comunidades que dependen de restricciones ambientales propias de los microhábitats presentes en segmentos específicos de cada río. De este modo, la riqueza de un río o arroyo no sólo depende de su geomorfología e historia ecológica, sino también de dichas limitaciones ambientales.

Recientemente se han realizado en México algunos estudios que abordan los efectos de factores ambientales sobre la composición y estructura de las comunidades de peces en ambientes ribereños (Mercado-Silva *et al.*, 2012; Pease *et al.*, 2012a; García-De León *et al.*, 2017). Sin embargo aún hay escasez de trabajos sobre variaciones ambiente-comunidad en los ríos de nuestro país, especialmente en grandes cuencas de afinidad Neotropical. Ante la pregunta de cómo cambia la diversidad y estructura de las comunidades de peces a lo largo de la cuenca del río Lacantún y con qué factores se relacionan estos cambios, este trabajo tiene como objetivos caracterizar la composición de la comunidad de peces en una subsección de una de las cuencas con mayor descarga a la región hidrológica más importante del país, así como identificar variables ambientales que potencialmente definen limitantes espaciales y temporales a su estructura. Para cumplir con estas metas, se utilizaron herramientas de análisis multivariado para identificar patrones en la composición y diversidad de las comunidades peces, y probar predicciones de mayor diversidad en zonas con mayor heterogeneidad ambiental.

### ANTECEDENTES

Los primeros estudios llevados a cabo sobre peces de Centroamérica que involucran a la región lacandona datan de mediados del siglo XIX (Heckel, 1848; Günther, 1862a, 1862b, 1864, 1868; Steindachner, 1863a, 1863b, 1864). Desde entonces, y hasta inicios del siglo XX, se realizaron un

sinfín de descripciones nuevas de peces dulceacuícolas, entre los cuales destacan los trabajos de Regan (1906). También destacan durante la segunda mitad del siglo XX, los trabajos de Miller (1957, 1966, 1982), en los que describió la ictiofauna de sitios ubicados en la región, y la definió como parte de la Provincia del Usumacinta. También reconoció a esta provincia como la mayor vertiente Atlántica de Centroamérica, así como una de las más importantes en lo que respecta a su ictiofauna.

Durante la segunda mitad del siglo pasado, se llevaron a cabo una buena cantidad de trabajos relacionados con aspectos taxonómicos y ecológicos de los peces de la región, así como trabajos que incluyeron a estas especies como parte de revisiones más extensas (Álvarez, 1970; Velasco, 1976; Lozano-Vilano & Contreras-Balderas, 1987; Espinosa-Pérez *et al.*, 1993; Santillán Santillán, 1996; Espinosa *et al.*, 2011). Por otra parte, la primera década del siglo XXI trajo consigo descripciones de especies nuevas, a pesar de ser localmente aprovechadas. Estas descripciones incluyen a la familia monotípica Lacantuniidae (Rodiles-Hernández *et al.*, 2005), *Leptophilypnus guatemalensis* (Thacker y Pezold, 2006), *Potamarius usumacintae* (Betancur R. y Willink, 2007) y *Cathorops kailolae* (Marceniuk y Betancur, 2008) y *Astyanax spp.* (Schmitter-Soto, 2017).

Posiblemente el primer trabajo sobre patrones de diversidad íctica en la cuenca del río Lacantún fue presentado por Rodiles-Hernández y colaboradores (1999). En este trabajo, analizaron la diversidad y composición de la comunidad de peces en el río Lacanjá. Posteriormente, Lozano-Vilano *et al.* (2007) realizaron un listado de especies de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (REBIMA), en el que incluyeron actualizaciones taxonómicas y consideraciones sobre estado de conservación, y protección de algunas especies. Un año más tarde, Soria-Barreto y Rodiles-Hernández (2008) analizaron las variaciones en la distribución de cíclidos (Perciformes: Cichlidae) en el río Tzendales, localizado dentro de la REBIMA, y encontraron asociaciones particulares entre especies, así como características de la estructura física del río que son determinantes en la distribución de estos organismos.

## **MARCO TEÓRICO**

### **La teoría ecológica de ríos**

La influencia de las variaciones ambientales sobre la riqueza y estructura de comunidades de organismos acuáticos ha sido objeto de numerosos estudios en las últimas décadas (Horwitz, 1978; Angermeier y Karr, 1983; Barla, 1991; Cheng *et al.*, 2011; Ngodhe *et al.*, 2014). En la ecología de ríos, esta relación ha tenido una gran importancia debido a las características de este tipo de sistemas, y ha dado lugar a un gran desarrollo teórico sobre su dinámica. Estas teorías consideran gradientes o patrones distribucionales de factores ambientales moldeados por las redes hídricas de cada cuenca

(Vannote *et al.*, 1980; Thorp *et al.*, 2006). Estos patrones llevan a una regulación del ingreso y transporte de energía y materia orgánica, así como su almacenamiento y uso por gremios de organismos biológicos, determinados en cada sistema por su geología, vegetación riparia y procesos geomórficos (Vannote *et al.*, 1980).

Dos hipótesis medulares han sido propuestas para explicar las variaciones de las comunidades biológicas en ambientes lóticos. La primera, postulada en el Concepto del Continuo de Ríos (RCC por sus siglas en inglés), establece una relación longitudinal creciente en la riqueza taxonómica de los ríos, que se ve producida por un gradiente cabecera-desembocadura en la distribución de recursos (Vannote *et al.*, 1980). Esto significa que los arroyos de menor orden, típicamente situados en las cabeceras de las cuencas, al ser ambientes en que los recursos provienen predominantemente de las orillas de las riberas, poseen biotas principalmente dominadas por invertebrados pequeños; mientras que los ríos de mayores órdenes, con mayor incidencia de luz y una menor relación de interacción con las orillas, reciben recursos y energía principalmente de organismos fotosintéticos y poseen biotas más ricas con presencia de un mayor número de niveles tróficos. La validez de esta hipótesis ha sido fuertemente cuestionada, y carece de eficacia explicando las variaciones de comunidades en sistemas tropicales (Statzner y Higler, 1985; Sedell *et al.*, 1989).

La segunda hipótesis sugiere la existencia no de gradientes continuos, sino de parches ambientales que producen variaciones ambientales a través de las cuencas (Sedell *et al.*, 1989; Townsend y Hildrew, 1994; Thorp *et al.*, 2006). El grado de variación así como el tipo de ambientes que esto genera, en ocasiones suponen limitantes a los organismos capaces de habitar ciertos sitios, al mismo tiempo que aumentan la diversidad de los sistemas a gran escala. Los resultados son conjuntos complejos de comunidades que dependen de la geomorfología e historia ecológica de sus cuencas, así como de restricciones ambientales propias de la estructura física de los cauces, como la profundidad del canal, diversidad de sustrato, presencia de recursos, etc.

Ésta relación ambiente-comunidad ha sido ampliamente abordada desde el punto de vista ictiológico considerando ambas hipótesis (Horwitz, 1978; Ibarra y Stewart, 1989; Hoeinghaus *et al.*, 2004; Willis *et al.*, 2005; Ibanez *et al.*, 2007). Aunque recientemente se han realizado estudios de este tipo en ríos africanos y sudamericanos (Gerson *et al.*, 2009; Hoeinghaus *et al.*, 2004; Ibanez *et al.*, 2007; Ibarra y Stewart, 1989; Willis *et al.*, 2005), así como en provincias centroamericanas (Angermeier y Karr, 1983; Esselman *et al.*, 2006); son escasos en grandes regiones hidrológicas tropicales (Pease *et al.*, 2012b).

## **La región Lacandona**

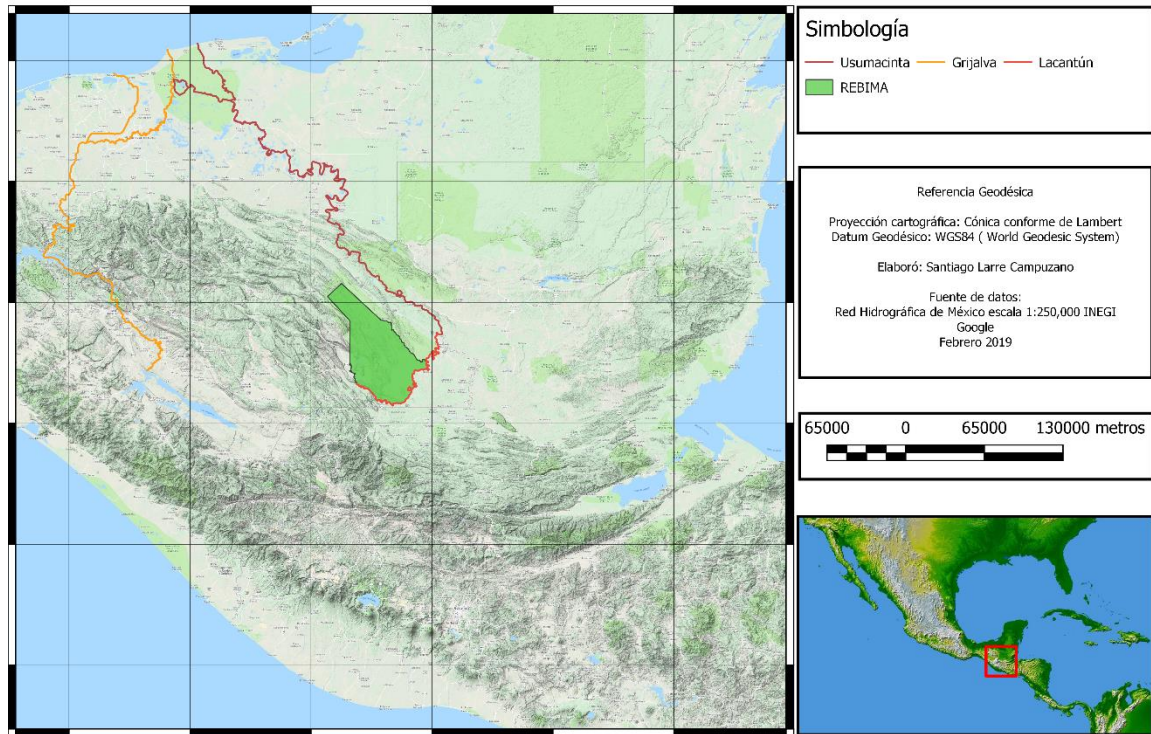
El estado de Chiapas se localiza en la provincia fisiográfica de las tierra altas de Chiapas y Guatemala (Raíz, 1959). Enclavada en el sureste del estado se halla la selva Lacandona, uno de los últimos bastiones de selvas tropicales de México. La selva Lacandona, cuya extensión original abarcaba aproximadamente 1'300,000 ha, para 1982 había sido reducida a 548,176 ha (Calleros y Brauer, 1983). No obstante la reducción territorial, la selva Lacandona, en conjunto con las selvas del sur de Campeche y Quintana Roo en México, y la selva del Petén en Guatemala y Belice; conforman una masa forestal conocida como la "Selva Maya", cuya extensión es sólo menor a la selva amazónica en todo el continente americano (Conservation International, 2002). Además, esta selva alberga la mayor diversidad del trópico mexicano, así como de toda América Septentrional (De la Maza, 1997).

Esta región presenta un sistema hidrológico equivalente al 53% de la cuenca del río Usumacinta (INE-SEMARNAP, 2000), que con una superficie total de 731,954 km<sup>2</sup> es la más importante de América del Norte y Centroamérica (Conservation International, 2002). Junto con el río Grijalva, el río Usumacinta (Figura 1) forma la región hidrológica de mayor extensión en el país (11'550,700 ha) y en toda Mesoamérica, así como la 7<sup>a</sup> más grande en el mundo; además posee un relieve complejo y se encuentra en una de las regiones con más altos niveles de precipitación de Mesoamérica (Martínez, 1978; Carabias *et al.*, 2015).

La gran biodiversidad de la Selva Lacandona la ha convertido en una de las zonas de mayor prioridad para la conservación en el país (INE-SEMARNAP, 2000), por lo que en las décadas de los años 70 y 90, se establecieron ocho Áreas Naturales Protegidas (ANPs) y una Reserva Comunal. La Reserva de la Biósfera Montes Azules (REBIMA, 331,200 ha) fue creada mediante un decreto publicado en el Diario oficial de la Federación el 12 de enero de 1978 y es desde entonces una de las mayores ANPs conformadas por selvas tropicales en el país. No obstante, las tasas de deforestación y cambios de uso de suelo en las áreas circundantes a la reserva se han acelerado en las últimas décadas. Estos fenómenos tienen efectos importantes en las dinámicas hidrológicas y ecológicas de los ríos, que van desde aumentos en el escurrimiento de agroquímicos hacia los cauces y aceleramiento de las tasas de erosión de los taludes, hasta incrementos en la capacidad de invasión de especies exóticas. Todos estos son importantes factores de cambio en la estructura de las comunidades biológicas.

## **Diversidad**

El incremento en la riqueza de especies con la cercanía al Ecuador es en mucho grupos, un fenómeno marcado en sistemas marinos y terrestres (Fischer, 1960; Rosenzweig, 1995), no obstante en sistemas dulceacuícolas los patrones latitudinales de diversidad no son tan claros (Hubendrick, 1962; Bishop,



**Figura 1. Localización de la Reserva de la Biósfera Montes Azules y el sistema Uumacinta-Grijalva dentro de las tierras altas de Chiapas y Guatemala.**

1973; Pearson *et al.*, 1986). Si bien los peces son el único grupo que parece haber alcanzado una riqueza notoriamente mayor en sistemas tropicales que en regiones templadas (Lowe-McConnell, 1987) se ha visto que en promedio no existen grandes diferencias entre arroyos individuales con dimensiones comparables entre los trópicos y las regiones templadas-árticas (Matthews, 1998), sino que gran parte de esa impresionante diversidad se asocia a patrones de diversidad beta (diversidad  $\beta$ ) y gamma (diversidad  $\gamma$ ) (Winemiller, 1996; Winemiller *et al.*, 2008).

Se ha visto que en sistemas tropicales, el aumento en el fotoperiodo y temperatura junto con patrones filogeográficos tiene como consecuencia modificaciones en la composición taxonómica de los principales grupos funcionales (Boyero *et al.*, 2009), por ejemplo mientras que en muchos arroyos isleños altamente aislados la fragmentación de la materia vegetal es principalmente mediada por crustáceos decápodos debido a la baja diversidad de insectos, en algunas islas de Micronesia esta es descompuesta principalmente por acción mecánica y actividad microbiana (Benstead *et al.*, 2009). Este tipo de cambios faunísticos funcionales también se encuentran a través de gradientes ambientales, siendo las comunidades de arroyos de tierras altas usualmente más similares a aquellas de regiones templadas que a sitios de tierras bajas dentro de las mismas cuencas, como lo encontrado por Jacobsen y colaboradores (1997) en los arroyos del Páramo, tierras bajas ecuatorianas y tierras

bajas en Dinamarca. En muchos casos, transiciones en las abundancias y dominancia de diferentes grupos funcionales derivan a partir de cambios ambientales a través de gradientes longitudinales (Winemiller *et al.*, 2008). En el centro de Panamá, Angermeier y Karr (1983) encontraron cambios en la riqueza específica de peces algívoros, plantívoros e insectívoros en función al ancho de los ríos estudiados, con una relación lineal entre la diversidad de herbívoros y el ancho del cauce, y una relación contraria en la riqueza de insectívoros, indicando mayor abundancia de algas y macrófitas en ambientes abiertos de zonas densamente arboladas.

De manera general existe una relación lineal entre el orden de los ríos y arroyo, su ancho, profundidad y grado de complejidad ambiental, siendo los sitios de mayores dimensiones aquellos con una estructura de los mesohábitats poza-rápido más claramente distinguible y con mayor disponibilidad de microhábitats en cada sección (Winemiller *et al.*, 2008). En sitios perturbados por actividades humanas tales como deforestación, ganadería y agricultura, la estructura física de los cauces se suele ver alterada ya sea por la reducción de la cantidad de troncos y otros objetos entrando al sistema, y por ende aspectos de la diversidad de corriente, profundidad y sustrato del hábitat, o bien mediante la remoción directa de complejidad estructural mediante canalización (Schlosser, 1991). Esto deriva en cauces estructuralmente homogéneos con poca profundidad, disminuyendo la riqueza y complejidad de sus comunidades.

### **Pregunta de Investigación**

¿Cómo cambia la diversidad y estructura de las comunidades de peces a lo largo de una sección de la cuenca del río Lacantún y con qué factores ambientales se relacionan estos cambios?

## **Hipótesis y Predicciones**

**H<sub>1</sub>:** La diversidad y estructura de las comunidades de peces en la cuenca del río Lacantún guardan una correlación directa con el gradiente y diversidad ambiental de sus cauces.

**P<sub>1</sub>:** Los sitios de órdenes más altos deberán mantener niveles de riqueza mayores que aquellos sitios de órdenes primarios.

**P<sub>2</sub>:** La variación entre comunidades deberá aumentar mientras mayor sea el grado de contraste ambiental.

## **Objetivos**

### **OBJETIVO GENERAL**

Identificar patrones de variación en la diversidad y estructura de las comunidades de peces de la cuenca del río Lacantún, y los factores que se le asocian.

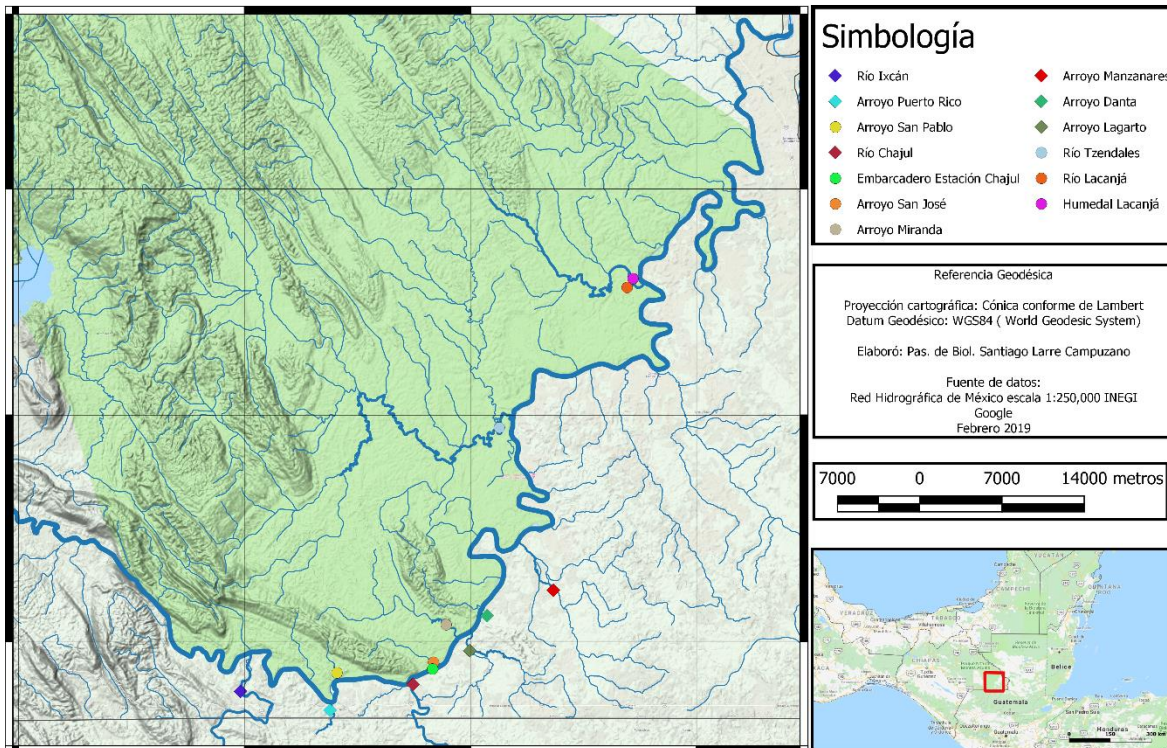
### **OBJETIVOS PARTICULARES**

1. Caracterizar la diversidad de distintas comunidades de peces en el río Lacantún y sus afluentes, así como zonas de inundación de los mismos.
2. Realizar una caracterización ambiental en el río Lacantún y tributarios.
3. Medir la variación en la diversidad de peces observada, a nivel espacial y temporal.
4. Identificar los factores ambientales con los que guardan mayor relación los cambios en la diversidad de las comunidades de peces de la región.

## **Justificación**

Los estudios de covariación ambiente/comunidad son escasos en los ríos de México. En el sur del país, concretamente en la región de la selva lacandona, se han presentado tasas de deforestación y degradación ambiental muy altas en las últimas cinco décadas, siendo notoria la pérdida de ambientes prístinos en los últimos años, mismos que hoy en día ocupan una porción mínima de su territorio original. Esta es la región más biodiversa de México, y que aún es una de las regiones menos estudiadas del país. Este trabajo permitirá expandir nuestro conocimiento sobre las interacciones ambiente-comunidad que se dan en uno de los tributarios más importantes de la cuenca del Usumacinta, que a su vez puede albergar especies aún no conocidas para la ciencia. A su vez permitirá conocer los impactos de la actividad humana en una cuenca tropical.

## Materiales y Métodos



**Figura 2.** Localización de los trece sitios de estudio localizados en la porción sur de la REBIMA. Se muestran como rombos los sitios localizados en los municipios de Maravilla Tenejapa y Marqués de Comillas (externos a la REBIMA) y como círculos aquellos localizados dentro de la REBIMA

### ÁREA DE ESTUDIO

El Río Lacantún es un río de bajo gradiente originado en la confluencia de los ríos Jataté y Santo Domingo, que son alimentados por ríos y arroyos cuyos nacimientos tienen lugar en las serranías de los Altos de Chiapas, principalmente en la que es conocida como la selva de Tzaconejá, al sureste de San Cristóbal de las Casas (INE-SEMARNAP, 2000) y las montañas de Guatemala. Este río, junto con los ríos La Pasión y Salinas-Chixoy, forman la porción media de la cuenca del Río Usumacinta. Es el mayor de sus afluentes al aportar aproximadamente el 44% de su escurrimiento anual medio con 24,780 millones de m<sup>3</sup>, producidos por un área de captación de 17,658 km<sup>2</sup> (DOF, 2016).

La ganadería y agricultura son prácticas comunes en la región por lo que las altas tasas de deforestación y cambios en el uso de suelo dominan en la cuenca, debido principalmente al aumento en la presencia de potreros (Carabias *et al.*, 2015). Estas prácticas suelen resultar en aumentos en la erosión de las riberas y disminución en la calidad del agua. Además de ser uno de los afluentes principales del Río Usumacinta, el Río Lacantún delimita en su porción sur a la REBIMA (INE-



**Tabla 1.** Nombres, abreviaciones y coordenadas de los sitios de muestreo de este estudio

Arroyo San Pablo (SPB)	16.1029300° N	91.0145700° O
Arroyo Puerto Rico (PRC)	16.0846410° N	91.0196400° O
Río Chajul (CHJ)	16.0995600° N	90.9563000° O
Río Miranda (MIR)	16.1422900° N	90.9261100° O
Arroyo San José (SJS)	16.1141800° N	90.9411300° O
Río Ixcán (IXC)	16.1212900° N	91.0865700° O
Río Manzanares (MNZ)	16.1704100° N	90.8439000° O
Arroyo Danta (DNT)	16.1512800° N	90.8966500° O
Río Lagartos (LAG)	16.1268400° N	90.9120400° O
Río Tzendales (TZN)	16.2958700° N	90.8863400° O
Humedal Lacanjá	16.4090400° N	90.7823700° O
Río Lacanjá (LCJ)	16.4011116° N	90.7730560° O
Río Lacantún (LCT)	16.1162700° N	90.9254400° O

SEMARNAP, 2000), definiendo una frontera natural a asentamientos y actividades antropogénicas, así como a la degradación ambiental.

La región se caracteriza por presentar un clima cálido húmedo con aproximadamente el 80% de las lluvias concentradas durante el verano, esencialmente entre los meses de junio a noviembre. Mientras que el resto del año se ve dominado por los efectos variables de los vientos contralisios, que pueden, entre otras cosas, provocar frentes húmedos (nortes) responsables del 10 al 15% de la precipitación anual (INE-SEMARNAP, 2000). La precipitación en general varía entre los 1,500 y 3,500 mm, con un promedio regional de 2,226 mm. La temperatura promedio anual oscila entre los 24 y 26°C, con mínimas de 14 a 16° y dos máximas en el año, la primera en el mes de mayo y la segunda en el mes de agosto; que oscilan entre los 32 y 36°C.

## **OBTENCIÓN DE DATOS**

### **Colecta de datos biológicos**

Se realizaron 3 muestreos trimestrales en enero, abril-mayo y agosto del 2017, comprendiendo las principales variaciones en las temporadas de sequía y lluvia. En los muestreos se incluyeron 13 estaciones de colecta en afluentes del río Lacantún, así como en éste mismo (Tabla 01, Figura 2). En cada muestreo se llevaron a cabo arrastres con un chinchorro de tres metros de largo por dos de altura, así como uno de diez metros de largo por dos metros de altura, ambos con luz de malla de cinco milímetros. Los arrastres se realizaron considerando la mayor cantidad de microhábitats disponibles por sitio, a fin de maximizar la representatividad de las muestras obtenidas. El esfuerzo de muestreo

fue estandarizado por tiempo, otorgando hora y media de tiempo efectivo de muestreo en cada sitio, a excepción de las ocasiones en las que las condiciones físicas de la estación no lo permitieron. Adicionalmente, con la finalidad de complementar la lista de especies de cada localidad, se ocuparon artes de pesca como atarrayas, redes agalleras y palangres, que permitieron la captura de organismos no registrados en los arrastres de chinchorro.

Los peces capturados fueron identificados y contados in situ, a partir de características morfológicas de diagnóstico específicas. La mayoría de los organismos fueron devueltos a su hábitat en el momento. Sólo en casos especiales, ejemplares poco comunes fueron fijados en etanol al 96%, o en su caso en formalina al 4%, para ser depositados como voucher en la Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología de la UNAM (CNPE-IBUNAM, Anexo 2: Tabla A2.1). Las identificaciones se realizaron con base en claves especializadas contemplando principalmente datos morfométricos y merísticos (Betancur R. y Willink, 2007; Miller et al., 2009; Poeser, 2002 y Schmitter-Soto, 2017).

### **Datos ambientales**

Se obtuvo información geográfica del hábitat y agua mediante mapas analizados a través del software QGIS 2.18 *Las Palmas* (indicado con <sup>a</sup>) y mediante una base de datos fisicoquímicos tomados in situ durante cada muestreo, obtenida a través del proyecto “Monitoreo de Ambientes Acuáticos” de Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C. (indicado con <sup>b</sup>). Se obtuvieron datos de algunos parámetros ambientales comúnmente considerados como determinantes de la estructura comunitaria de peces en ríos y arroyos de Norte y Centroamérica. Éstos parámetros fueron: cobertura forestal circundante al sitio<sup>a</sup> (*CFC*), ancho promedio del cauce<sup>a</sup> (*APC*), distancia a la boca del Lacantún<sup>a</sup> (*DBL*), uso de suelo en los alrededores de la estación<sup>a</sup> (*USC*), altitud<sup>b</sup> (*ALT*), latitud<sup>b</sup> (*LAT*), longitud<sup>b</sup> (*LON*), distancia a la población más cercana río arriba<sup>a</sup> (*DPS*), temperatura del agua<sup>b</sup> (*TEMP*), pH<sup>b</sup>, oxígeno disuelto<sup>b</sup> (*OD*), sólidos disueltos totales<sup>b</sup> (*SDT*), y conductividad eléctrica<sup>b</sup> (*CE*). Las unidades y variables categóricas utilizadas para evaluar cada variable ambiental se resumen en la tabla 02.

### **ANÁLISIS**

Como primera medida exploratoria, y con el fin de identificar los principales componentes de la variación en la diversidad de peces de cada colecta, así como los principales gradientes ambientales, se realizó un análisis de redundancia canónica (RDA por sus siglas en inglés) con el paquete “vegan” (Oksanen *et al.*, 2018) en R versión 3.3.2 (R Core Team, 2016) sobre las matrices de abundancia de especies por localidad y se ajustó con las medias de las variables ambientales mediante las funciones *rda* y *envfit*.

**Tabla 2.** Variables geográficas y ambientales obtenidas en los sitios estudiados. Se incluyen descripciones de las variables y las unidades utilizadas.

Variable	Valores	Descripción/notas
CFC	0-1	Proporción de la ribera en la estación de muestreo, que se encuentra cubierta por selva
APC	m	Ancho promedio (en metros) del cauce en la estación de muestreo
DBL	km	Distancias de la estación de muestreo a la boca del río Lacantún, medida en kilómetros a lo largo del eje del mismo
USC	1	Vegetación completamente natural alrededor del sitio de muestra
	2	Agropecuario, mezclado con vegetación natural
	3	Urbano
ALT	m	Metros sobre el nivel del mar
LAT	°	Latitud
LON	°	Longitud
DPS	km	Kilómetros a lo largo del eje del cauce
TEMP	°C	Temperatura del agua en la estación, medida en grados Celsius
pH	1-14	
OD	ppm	Oxígeno disuelto (ppm)
SDT	n/a	Sólidos disueltos totales
CE	n/a	Conductividad eléctrica medida en

### Diversidad Alfa

Se evaluó el grado de completitud de las muestras mediante curvas anuales de acumulación de especies/individuos/estación, rarefacción (*CR*). Para este fin se obtuvo la curva promedio de 100 curvas calculadas mediante permutaciones aleatorias de las matrices de especies por sitio en el programa EstimateS 9.1 (Colwell, 2013). Con la finalidad de obtener un medio adicional de estandarización de la riqueza observada entre localidades, se realizó una interpolación a 310 individuos para todas las localidades a partir de las *CR*, con excepción de los ríos Miranda y Lacanjá, dado que no alcanzaron dicha cifra. Por lo que se realizó una segunda interpolación a 162 individuos incluyendo dichos sitios. En los casos en los que la curva no hubiera alcanzado la asíntota, se extrapoló al doble de muestras con el fin de obtener una estimación de la riqueza real. Finalmente, se obtuvo el estimador Chao1 de riqueza de especies para cada curva, con el cual se obtuvieron los porcentajes de cobertura de las muestras anuales de cada sitio. También se calcularon los intervalos de confianza al 95% de cada curva, así como de sus respectivas extrapolaciones y estimaciones. Así mismo se obtuvieron el índice inverso y de equidad de Simpson ( $D_2$  y  $E$  respectivamente) para los datos anuales de cada localidad. Las interpolaciones y extrapolaciones de las curvas sólo se realizaron

en los análisis de los datos acumulados de todo el año, debido a la gran variabilidad en el número de organismos por muestra individual de cada evento de colecta.

### **Diversidad Beta**

Se realizaron un análisis de diversidad beta (*DB*) a nivel espacial y un segundo análisis a nivel temporal. El primer análisis fue llevado a cabo con las metodologías propuestas por Legendre y De Cáceres (2013), y Legendre (2014), con el paquete “adespatial” (Stéphane Dray *et al.*, 2018) en R. Mediante estas metodologías, la diversidad beta fue calculada como la varianza total de los datos biológicos de la región, a partir de la obtención de las sumas de cuadrados (*SC*) de las matrices de especies/sitio a través de la función `beta.div` (Legendre y De Cáceres, 2013), para lo cual se utilizaron los coeficientes de distancia de Hellinger y Jaccard. Este método provee una medida de la dispersión total de los datos obtenidos a través de una región, es decir de la variación total que hay en los datos. Adicionalmente con esta función se calcularon las contribuciones locales a la diversidad beta (*LCBD*) y las contribuciones específicas (*SCBD*) a la diversidad beta (Legendre y De Cáceres, 2013) así como su respectivo valor de *p* permutacional (9,999 permutaciones) indicando la significancia de cada valor de *LCBD*. Las *LCBDs* proveen una medida para evaluar la contribución individual que tiene cada sitio a la diversidad beta regional total.

El segundo análisis, llevado a cabo también en R mediante la función *TBI* (*Temporal Beta Diversity Index*, Legendre, 2018) fue realizado con el fin de medir la variación inter-muestral por localidad. Para esto se realizaron tres comparaciones pareadas de los datos de cada muestreo, con las cuales se obtuvieron las distancias individuales por localidad entre muestras, con sus respectivos valores de *p* (9,999 permutaciones); y una partición de la distancia entre muestras, con los componentes de ganancia de especies (*B*), pérdida de especies (*C*) y diferencia total (*D*), así como sus valores escalados a [0,1] ( $B/(2A+B+C)$ ,  $C/(2A+B+C)$ ,  $(B+C)/(2A+B+C)$  respectivamente); además de realizar una prueba de *t* sobre los componentes B y C. Las comparaciones fueron realizadas utilizando el coeficiente de porcentaje de diferencia (comúnmente índice de Bray-Curtis). Previo a los análisis, las especies capturadas sólo una vez en el estudio fueron eliminadas por no ser representativas de las muestras.

Finalmente, se puso a prueba la interacción ambiente-diversidad mediante pruebas de correlación de Spearman, tomando en cuenta los valores ambientales y de diversidad de cada localidad. Esta prueba fue elegida debido a *n* reducida de este estudio (*n* = 13).

## Resultados

Durante el período comprendido entre enero y agosto del 2017 se capturó un total de 5,989 individuos, pertenecientes a nueve órdenes, 17 familias, 35 géneros y 46 especies. Se depositaron un total de 294 ejemplares en 186 vouchers de la CNPE-IBUNAM (Anexo A2: Tabla A2.1) Tres especies exóticas (*Ctenopharyngodon idella*, *Pterygoplichthys sp.* y *Oreochromis aureus*) fueron capturadas. Entre las especies capturadas, *Astyanax brevimanus* y *Atherinella alvarezii*, fueron las más numerosas y de distribución más amplia (Anexo A2: Tabla A2.1).

### ESTRUCTURA GENERAL DE LA COMUNIDAD DE PECES

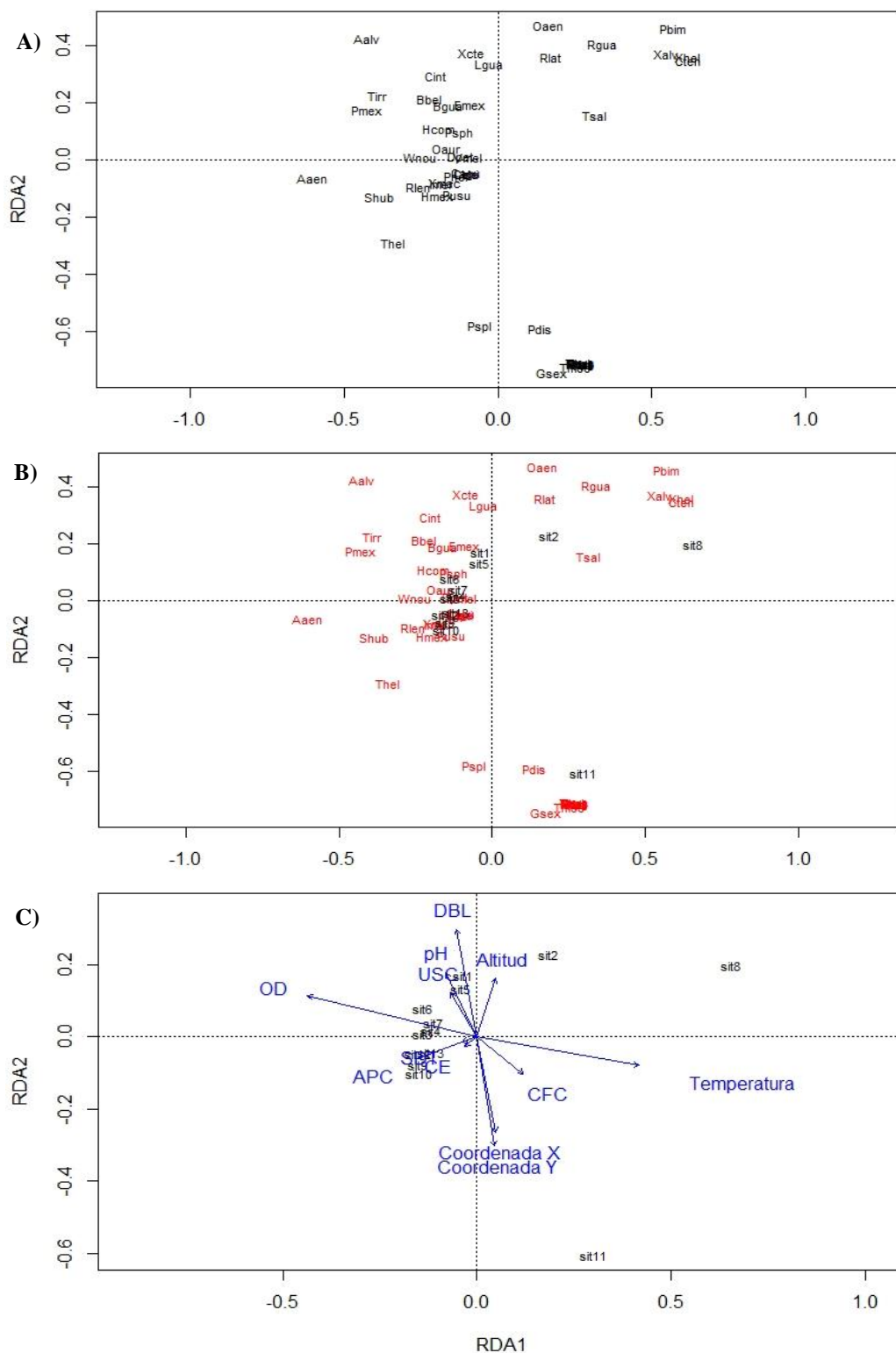
Los primeros tres ejes del RDA realizado sobre la matriz de datos biológicos anuales explicaron el 70.45% de la variación muestral total, contribuyendo respectivamente con el 33.59, 25.51, y 11.35% (Tabla 3, Figura 3). El eje 1 se relacionó primordialmente con las abundancias de *A. brevimanus*, *Xiphophorus hellerii* y *Cynodonichthys tenuis*; y el segundo eje con las abundancias de *A. alvarezii*, *Thorichthys meeki*, *Rhamdia guatemalensis* y *Pseudoxiphophorus bimaculatus*. Por su parte los parámetros ambientales tan sólo fueron explicativos en lo que respecta a la temperatura y oxígeno disuelto, a pesar de que no presentaron un ajuste significativo.

Las puntuaciones de los sitios en el primer eje del RDA se correlacionaron de débil a moderadamente con los datos ambientales. Se encontraron en este correlaciones negativas con: *APC* (rho de Spearman [ $r$ ]= -0.620,  $p = 0.02^*$ ), *OD* ( $r = -0.571$ ,  $p = 0.04^*$ ), *SDT* ( $r = -0.263$ ), *CE* ( $r = -0.258$ ), *LAT* ( $r = -0.038$ ), *LON* ( $r = -0.043$ ), y positivamente con *CFC* ( $r = 0.244$ ), *ALT* ( $r = 0.201$ ), *TEMP* ( $r = 0.129$ ), *DBL* ( $r = 0.082$ ) y *pH* ( $r = 0.032$ ). Solamente *APC* y *OD* presentaron una correlación significativa con el primer eje. Las puntuaciones obtenidas en el eje dos presentaron coeficientes de correlación entre moderados y altos. Este eje se correlacionó negativamente con *LON* ( $r = -0.653$ ,  $p = 0.02^*$ ), *LAT* ( $r = -0.593$ ,  $p = 0.04^*$ ), *APC* ( $r = -0.587$ ,  $p = 0.03^*$ ), *CE* ( $r = -0.401$ ), *SDT* ( $r = -0.285$ ), *TEMP* ( $r = -0.264$ ), *OD* ( $r = -0.159$ ) y *CFC* ( $r = -0.125$ ), y positivamente con *DBL* ( $r = 0.593$ ,  $p = 0.036^*$ ), *ALT* ( $r = 0.424$ ), *pH* ( $r = 0.412$ ) y *USC* ( $r = 0.356$ ).

### EVALUACIÓN DE LA REPRESENTATIVIDAD MUESTRAL

#### Representatividad muestral de los datos acumulados anuales

De manera general, se obtuvo un grado de cobertura muestral >85% a nivel regional (Tabla 03, Anexo 3: Figura A3.3). La *CR* generada a partir de los 5,989 individuos muestreados presenta una pendiente <0.01 sp/ind. Por su parte las *CR* individuales por localidad solamente alcanzaron la asíntota de manera definitiva en dos sitios, Ixcán y Danta, mismas en las que sus intervalos de confianza



**Figura 3. Resultados obtenidos en los dos primeros ejes del RDA de las comunidades de peces del río Lacantún y sus tributarios. Se muestran A) especies, B) especies x sitios, y C) el ajuste de las variables ambientales por sitio. Se presentan acrónimos de las especies, formados por la primera letra del género y las primeras tres letras del epíteto específico.**

presentan la mayor certeza estadística (Anexo 3: Figuras A3.4 y 5). Sin embargo, de manera general

**Tabla 3. Eigenvalores totales y proporcionales del análisis de redundancia canónica, y valores de correlación con variables ambientales. Se reporta el valor de  $p$  de los coeficientes significativos ( $p < 0.05$ )**

<b>Varianza total = 0.36587</b>		
<b>Eje 1 = 0.12292 [33.59%]</b>	<b>Eje 2 = 0.09335 [25.51%]</b>	<b>Eje 3 = 0.04152 [11.34%]</b>
	<b><math>r</math> de Spearman (Eje 1)</b>	<b><math>r</math> de Spearman (Eje 2)</b>
<b>CFC</b>	0.244	-0.125
<b>APC</b>	-0.620 [ $p = 0.02$ ]	-0.587 [ $p = 0.03$ ]
<b>DBL</b>	0.082	0.593 [ $p = 0.036$ ]
<b>USC</b>	0	0.356
<b>pH</b>	0.032	0.412
<b>CE</b>	-0.258	-0.401
<b>SDT</b>	-0.263	-0.285
<b>OD</b>	-0.571 [ $p = 0.04$ ]	-0.159
<b>TEMP</b>	0.129	-0.264
<b>ALT</b>	0.201	0.424
<b>LAT</b>	-0.038	-0.593 [ $p = 0.03$ ]
<b>LON</b>	-0.043	-0.653 [ $p = 0.02$ ]

todas las localidades presentaron curvas que se ajustan a una forma representativa de cada comunidad. Por su parte las estimaciones de riqueza obtenidas mediante el índice de Chao1 indican que en todos los sitios se logró una cobertura muestral mayor al 75%. Particularmente en el caso del río Ixcán, la curva alcanzó una pendiente casi asintótica.

## **DIVERSIDAD ALFA**

### **Riqueza específica anual**

Las localidades con mayor abundancia total ( $Ab_{Tot}$ ) y relativa ( $Ab_{Rel}$ ) de individuos fueron los ríos TZN ( $Ab_{Tot}= 1059$ ,  $Ab_{Rel}= 0.177$ ) e IXC ( $Ab_{Tot}= 853$ ,  $Ab_{Rel}= 0.143$ ). Los sitios PRC, SNP, LCT, LAG, TZN, CHJ (complejo RT<sub>1</sub>) presentaron riquezas totales significativamente mayores que MIR, DNT y LCJ. Dentro del RT<sub>1</sub>, PRC, SNP y LAG presentaron una riqueza mayor con respecto al río IXC (Tabla 03, Figura 4, Anexo 03: Figura A3.1). Las interpolaciones realizadas a partir de las CR mostraron resultados similares (Tabla 03, Anexo 3: Figura A3.2). En la I<sub>1</sub>, se encontraron diferencias significativas entre dos pares de complejos de localidades. Por un lado SNP, PRC, SJS y LCT obtuvieron una riqueza alta con respecto de los sitios de menor riqueza a nivel regional (MIR, DNT y LCJ), e IXC. En segundo lugar, el arroyo DNT obtuvo una riqueza significativamente menor que los ríos IXC y TZN. Mientras tanto, en la I<sub>2</sub> se distinguieron tres complejos de diferencias significativas: el primero formado por los sitios de alta riqueza SNP, PRC y LAG, contra los sitios IXC, DNT y MIR; el segundo compuesto por una submuestra de los mismos (SNP y LAG), con mayor riqueza que el río LCJ. Finalmente el tercero encontrado entre componentes del extremo inferior de riqueza de la región: IXC vs DNT.

De manera general, el estimador Chao 1 arrojó valores de riqueza total media mayores a los observados en campo, sin embargo nuevamente los sitios IXC y DNT permanecieron aislados del

**Tabla 4. Riqueza total observada y estimada mediante Chao1, interpolaciones a 1) 310 individuos y 2) 162 individuos, y número de individuos totales obtenidos en la región y por estación de muestreo.**

Localidad	<i>RT</i>	<i>RT<sub>Chao1</sub></i>	% <i>Cob</i>	<i>I<sub>1</sub></i>	<i>I<sub>1Ch</sub></i>	<i>I<sub>2</sub></i>	<i>I<sub>2Ch</sub></i>	<i>D<sub>2</sub></i>	<i>E</i>	<i>Ab<sub>Tot</sub></i>
SPB	20	23.32	85.76	19.84	23.7	16.82	20.58	3.63	0.181	320
PRC	21	24.33	86.31	18.66	27.6	15.81	20.96	5.61	0.264	504
CHJ	15	16.5	90.90	13.88	17.39	11.22	14.92	3.98	0.264	405
MIR	9	11.99	75.06	9.94*	-	8.16	9.79	3.31	0.367	225
SJS	18	22.98	78.32	17.89	23.14	15	18.51	3.69	0.205	317
IXC	15	15	100	13.31	14.61	11.46	13.62	4.89	0.323	853
MNZ	17	21.99	77.30	15.06	19	12.51	15.9	3.17	0.185	476
DNT	11	11	100	10.16	11.04	8.65	10.43	3.39	0.308	495
LAG	18	18.75	96	17.66	18.83	15.06	18.51	2.29	0.127	345
TZN	16	16.5	96.96	14.61	16.03	12.58	15.43	2.51	0.155	1059
HUM	14	16	87.5	12.67	15.82	10.59	12.71	3.83	0.276	437
LCJ	10	10.99	90.99	10.83*	-	9.98	10.91	4.38	0.438	164
LCT	19	23.19	81.93	17.86	23.97	13.8	19.69	3.48	0.184	365
<b>Región</b>	<b>46</b>	<b>53</b>	<b>86.79</b>	<b>27.43</b>	<b>31.82</b>	<b>22.58</b>	<b>29.71</b>	<b>5.24</b>	<b>0.113</b>	<b>5989</b>

*RT*, riqueza total; *RT<sub>Chao1</sub>*, riqueza estimada de Chao1; % *Cob*, porcentaje de cobertura muestral; *I<sub>1</sub>*, riqueza observada a interpolación 1; *I<sub>1Ch</sub>*, riqueza estimada a interpolación 1; *I<sub>2</sub>*, riqueza observada a interpolación 2; *I<sub>2Ch</sub>*, riqueza estimada a interpolación 2; *D<sub>2</sub>*, Diversidad de Simpson; *E*, Equitatividad de Simpson; *AT*, abundancia total

\* Estos valores son estimaciones estadísticas basadas en la extrapolación de la curva de rarefacción

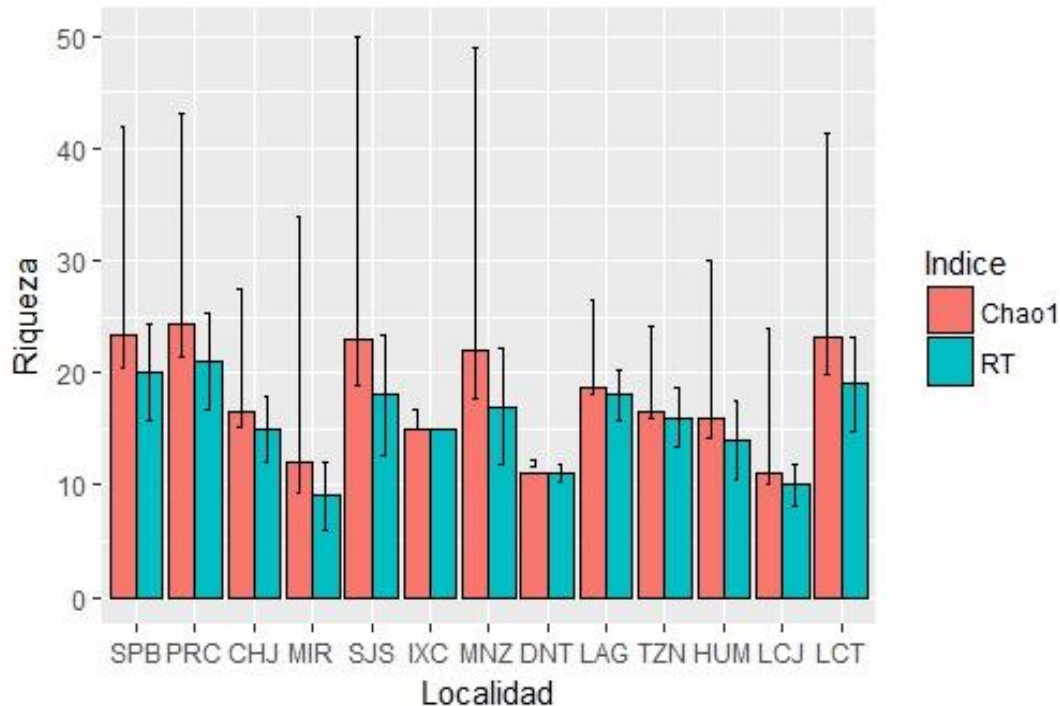
resto de las localidades, siendo las únicas que mantuvieron los mismos valores totales. Del mismo modo estos sitios fueron los únicos en que se encontraron diferencias significativas de riqueza, tanto entre sí como con respecto del resto de los sitios (Tabla 03, Figura 3). En lo que respecta a las dos interpolaciones, a pesar de que existen diferencias entre sus medias, los intervalos de confianza revelaron que no existen diferencias significativas en la riqueza de ningún sitio al evaluarla mediante el índice de Chao 1.

### **Riqueza específica por colecta**

#### *Enero*

TZN obtuvo la mayor abundancia total de organismos ( $Ab_{Tot} = 718$ ,  $Ab_{Rel} = 0.319$ ) mientras el resto de los sitios promediaron  $152.8 \pm 13.812$  individuos (Anexo A4: Tabla A4.1, Figura A4.1). La riqueza total presentó diferencias significativas sólo entre los sitios más ricos y aquellos más pobres (Figura 5). Los sitios TZN ( $RT = 11$ ,  $IC\ 95\% = 8.45-13.55$ ), IXC ( $RT = 10$ ,  $IC\ 95\% = 9.31-10.69$ ) y PRC ( $RT = 10$ ,  $IC\ 95\% = 9.04-10.96$ ) se mantuvieron en la porción superior de riqueza, mientras que





**Figura 4. Riqueza total acumulada (número de especies) obtenida por localidad durante el 2017. Chao1: índice de Chao 1; RT: riqueza total**

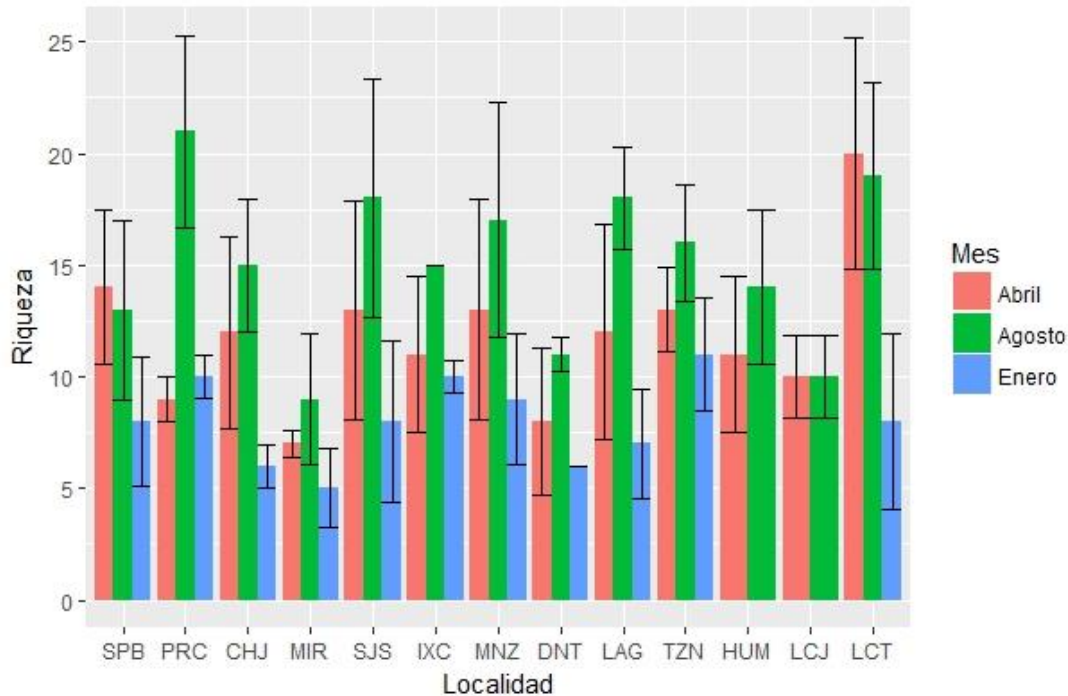
\*La gráfica ilustra la riqueza media obtenida mediante 100 permutaciones de la aleatorización en los datos de abundancia y los intervalos de confianza al 95%

los sitios CHJ ( $RT= 6$ ,  $IC\ 95\%= 5.04-6.96$ ), DNT ( $RT= 6$ ,  $IC\ 95\%= 6-6$ ) y MIR ( $RT= 5$ ,  $IC\ 95\%= 3.22-6.78$ ) conformaron la porción menos rica. El resto de las localidades no presentaron diferencias significativas.

El índice de Chao delimitó dos sitios de riqueza baja respecto del resto de las localidades. Los sitios de baja riqueza específica CHJ ( $RT_{Chao1}= 6$ ,  $IC\ 95\%= 6.41-7.14$ ) y DNT ( $RT_{Chao1}= 6$ ,  $IC\ 95\%= 6-7.01$ ) presentaron diferencias significativas frente a las localidades SPB ( $RT_{Chao1}= 10.98$ ,  $IC\ 95\%= 8.36-32.78$ ), PRC ( $RT_{Chao1}= 10$ ,  $IC\ 95\%= 10.47-11.17$ ), SJS ( $RT_{Chao1}= 13.97$ ,  $IC\ 95\%= 8.95-45.37$ ), IXC ( $RT_{Chao1}= 10$ ,  $IC\ 95\%= 10.91-11.34$ ), MNZ ( $RT_{Chao1}= 11.99$ ,  $IC\ 95\%= 9.36-33.95$ ), TZN ( $RT_{Chao1}= 11.5$ ,  $IC\ 95\%= 11.03-19.25$ ) y LCT ( $RT_{Chao1}= 10.98$ ,  $IC\ 95\%= 8.31-30.89$ ).

#### Abril

La mayor abundancia relativa se obtuvo en el sitio HUM ( $Ab_{Tot}= 388$ ,  $Ab_{Rel}= 0.160$ ). Cuatro localidades presentaron diferencias significativas en sus riquezas totales (Figura 5, Anexo A4: Tabla A4.1, Figura A4.2). El sitio LCT presentó la mayor riqueza ( $RT= 20$ ,  $IC\ 95\%= 14.84-25.16$ ), siendo significativamente mayor a las encontradas en los sitios HUM ( $RT= 11$ ,  $IC\ 95\%= 7.5-14.5$ ), IXC ( $RT= 11$ ,  $IC\ 95\%= 7.5-14.5$ ), LCJ ( $RT= 10$ ,  $IC\ 95\%= 8.14-11.86$ ), PRC ( $RT= 9$ ,  $IC\ 95\%= 8.03-$



**Figura 5. Riqueza mensual obtenida por localidad durante el 2017.**

\*La gráfica ilustra la riqueza media obtenida mediante 100 permutaciones de la aleatorización en los datos de abundancia y los intervalos de confianza al 95%

9.97), DNT ( $RT= 8$ ,  $IC\ 95\%= 4.68-11.32$ ) y MIR ( $RT= 7$ ,  $IC\ 95\%= 6.41, 7.59$ ). SPB ( $RT= 14$ ,  $IC\ 95\%= 10.56-17.54$ ) y TZN ( $RT= 13$ ,  $IC\ 95\%= 11.11-14.89$ ) presentaron diferencias significativas con los sitios PRC, DNT y MIR. Finalmente, se encontraron diferencias significativas entre las riquezas de los sitios LCJ y PRC, respecto de MIR.

El índice de Chao mostró relaciones de riqueza similares a las obtenidas por la  $RT$ . Se encontraron diferencias significativas entre los sitios SJS ( $RT_{Chao1}=19.89$ ,  $IC\ 95\%=14.32-49$ ), MNZ ( $RT_{Chao1}=17.96$ ,  $IC\ 95\%=13.77-44.88$ ), LAG ( $RT_{Chao1}=16.95$ ,  $IC\ 95\%=12.77-43.82$ ), SPB ( $RT_{Chao1}=15.98$ ,  $IC\ 95\%=14.25-29.88$ ), CHJ ( $RT_{Chao1}=14.98$ ,  $IC\ 95\%=12.39-34.86$ ) y TZN ( $RT_{Chao1}=13.33$ ,  $IC\ 95\%=13.02-18.95$ ), y los sitios PRC ( $RT_{Chao1}=9$ ,  $IC\ 95\%=9-10.41$ ) y MIR ( $RT_{Chao1}=7$ ,  $IC\ 95\%=7-8.41$ ). Además, la localidad de LCT ( $RT_{Chao1}=26.96$ ,  $IC\ 95\%=21.44-53.58$ ) obtuvo los valores más altos, y presentó diferencias significativas con respecto de los sitios TZN, PRC y MIR.

### Agosto

La mayor abundancia de individuos se obtuvo en IXC, que presentó el 16.331% de las capturas (853 individuos) (Figura A4.3). El resto de los sitios promediaron  $364.166 \pm 44.574$  individuos. Por su parte se encontró una distribución continua en la riqueza observada (Figura 4.5, Anexo A4: Tabla A4.1,

Figura A4.3). Los sitios PRC ( $RT= 21$ ,  $IC\ 95\%= 16.7-25.3$ ) y LAG ( $RT= 18$ ,  $IC\ 95\%= 15.7-20.3$ ) presentaron diferencias significativas frente a IXC ( $RT= 15$ ,  $IC\ 95\%= 15-15$ ), DNT ( $RT= 11$ ,  $IC\ 95\%= 10.21-11.79$ ), LCJ ( $RT= 10$ ,  $IC\ 95\%= 8.14-11.86$ ), y MIR ( $RT= 9$ ,  $IC\ 95\%= 6.06-11.94$ ). Se observó así mismo una riqueza mayor en los sitios LCT ( $RT= 19$ ,  $IC\ 95\%= 14.79-23.21$ ) e IXC respecto de los sitios DNT, LCJ y MIR.

Por otro lado se encontraron diferencias significativas en la riqueza estimada de DNT ( $RT_{Chao1}=11$ ,  $IC\ 95\%=11.63-12.15$ ) frente al resto de los sitios, exceptuando MIR y LCJ. También IXC ( $RT_{Chao1}=15$ ,  $IC\ 95\%=15-16.68$ ) presentó una riqueza menor que los sitios PRC ( $RT_{Chao1}=24.33$ ,  $IC\ 95\%=21.50-43.03$ ), LAG ( $RT_{Chao1}=18.75$ ,  $IC\ 95\%=18.07-26.43$ ) y LCT ( $RT_{Chao1}=23.19$ ,  $IC\ 95\%=19.79-41.28$ ).

### **Diversidad y equidad de Simpson anual**

Todos los sitios presentaron desviaciones estándar de cero con respecto de la diversidad de Simpson ( $D_2$ ), por lo que se considera que todos sus valores fueron significativamente distintos. Sin embargo considerando las implicaciones ecológicas a nivel regional, se pueden considerar tres complejos de sitios con valores de diversidad similares, teniendo uno de ellos como único integrante a un sitio con niveles de diversidad mucho mayores que el resto. El primer grupo, con valores de  $D_{2Max}=2.51$  fue formado por los sitios LAG y TZN; un segundo grupo, que presentó valores de  $D_2 > 3.1$ , concentró a 11 de las 13 localidades estudiadas, con una relativamente aislada (IXC,  $D_2=4.98$ ) (Tabla 03). Además de estos dos grupos, un grupo externo formado por un solo sitio definió el límite máximo de  $D_2$  en el período de muestreos del 2017 (PRC,  $D_2=5.61$ ). Los valores de  $D_2$  se correlacionaron de manera positiva moderada y significativa ( $r = 0.598$ ,  $p > 0.05$ ) con los valores medios anuales de pH.

Los análisis mostraron valores bajos de equidad para casi todas las localidades (0.127-0.276), con la excepción de los sitios Miranda, Ixcán, Danta y Lacanjá; que presentaron valores medios (0.308-0.438) (Tabla 03). Este índice además presentó un correlación fuertemente negativa con la riqueza total ( $r = -0.754$ ,  $p = 0.002$ ) y moderada con  $D_2$  ( $r = 0.554$ ,  $p = 0.05$ ).

### **Índice de diversidad de Simpson por colecta**

De manera general, se obtuvieron los valores de diversidad de Simpson más bajos en los muestreos llevados a cabo durante el mes de enero que en aquellos realizados durante abril y agosto ( $p = 0.0003$ ). Por su parte, no se encontraron diferencias significativas entre la diversidad media de Simpson observada en estos últimos muestreos.

**Tabla 5. Parámetros de diversidad beta total y contribuciones por localidad al total anual regional.**

*p* < 0.05\*

$SC_{total} = 4.390$		$DB_{total} = 0.365$	
Sitio	LCBD	<i>p</i> (LCBD)	
SNP	0.039	0.8928	
PRC	0.068	0.5214	
CHJ	0.058	0.6551	
MIR	0.040	0.9047	
JOS	0.039	0.9136	
IXC	0.061	0.6288	
MNZ	0.026	0.9971	
<b>DNT</b>	<b>0.243*</b>	<b>0.0001*</b>	
LAG	0.034	0.9658	
TZN	0.049	0.8144	
<b>HUM</b>	<b>0.229*</b>	<b>0.0001*</b>	
LCJ	0.059	0.6292	
LCT	0.047	0.8155	

## DIVERSIDAD BETA

### Diversidad beta espacial por método de varianza total anual

El nivel de variación encontrado en la región con los datos acumulados anuales fue relativamente bajo ( $SC_{Total}=4.390$ ,  $DB_{Total}= 0.365$ ). Mientras tanto, las *LCBD* obtenidas oscilaron entre 0.026 y 0.243, y fueron significativas ( $p < 0.05$ ) en dos localidades (**DNT**,  $LCBD = 0.243$ ,  $p = 0.0001$ ,  $p_{adj} = 0.0013$ ; **HUM**,  $LCBD = 0.229$ ,  $p = 0.0002$ ,  $p_{adj} = 0.0024$ ) (Tabla 04). Las comparaciones de estas últimas con la riqueza específica por sitio y la diversidad de Simpson mediante correlaciones de Spearman, mostraron que para los datos del 2017 las *LCBD* 1) presentan una correlación negativa débil, pero no significativa con la riqueza por sitio ( $r = -0.3802$ ,  $p > 0.05$ ) y 2) una correlación positiva moderada con  $D_2$  ( $r = 0.582$ ,  $p < 0.05$ ); mostrando que los sitios con mayor grado de diferencia en su composición, frecuentemente presentaron valores de riqueza bajos, sin embargo mantienen valores de  $D_2$  altos, debido a mayores niveles de homogeneidad en las abundancias relativas de las especies que componen dichas comunidades. No se encontró correlación entre las *LCBD* y ninguna de las variables ambientales evaluadas.

### Diversidad beta espacial por colecta

El grado de variación que se encontró en cada una de las muestras, a excepción del período de enero, fue mayor al hallado a escala anual, siendo mayor en abril-mayo que en enero y agosto (**enero:**

**$SC_{Total}= 2.890$ ,  $DB_{Total}= 0.289$ ; abril:  $SC_{Total}= 5.900$ ,  $DB_{Total}= 0.491$ , agosto:  $SC_{Total}= 4.415$ ,  $DB_{Total}= 0.441$** ). Las *LCBD* obtenidas oscilaron entre 1) 0.033 y 0.352, 2) 0.038 y 0.186, y 3) 0.039 y 0.250; respectivamente entre las muestras de enero, abril y agosto. Las *LCBD* fueron significativas en los sitios DNT y HUM (**enero: DNT  $LCBD= 0.352$ ,  $pLCBD=0.0001$ ; abril: DNT  $LCBD=0.186$ ,  $pLCBD=0.002$ ; HUM  $LCBD=0.170$ ,  $pLCBD=0.001$ ; agosto: DNT  $LCBD=0.250$ ,  $pLCBD=0.0006$ ; HUM  $LCBD=0.205$ ,  $pLCBD=0.008$** ) (Anexo A5: Tabla A5.1).

#### **Diversidad beta temporal (TBI)**

Sólo se incluyeron en estos análisis a los sitios con muestras completas de todos los eventos de colecta, dejando un total de 10 sitios contemplados. Se encontraron diferencias significativas en la composición de especies de un sitio (CHJ) en el período intermuestral enero-abril y un sitio más (HUM) en el período abril-agosto (Anexo A5: Tabla A5.1). No obstante este último resultado debe ser tomado con cautela como se explica más adelante. De manera general, la dinámica de los tres pares de muestras estuvo dominada por la pérdida de especies, siendo este resultado significativo sólo en el período intermuestral abril-agosto ( **$[B-C] = 0.202$ ,  $p = 0.029$** ).

## Discusión

El total de especies colectadas en este estudio equivale al 73% de las 63 especies reportadas por Velázquez-Velázquez *et al.* (2016) y al 83% de las 55 especies reportadas por Lozano-Vilano *et al.* (2007) en la cuenca del Lacantún. Por lo tanto se puede considerar que la muestra es bastante representativa de la diversidad total de la ictiofauna de la región. Por su parte se colectaron dos especies previamente no registradas en la cuenca (*Carlhubsia kidderi* y *Poecilia kykesis*). Estas especies se distribuyen de manera natural en la porción baja de la cuenca del río Usumacinta, hasta la Laguna de Términos, Campeche, sin embargo habían sido registradas tan sólo hasta el sistema lagunar Catazajá (Velázquez-Velázquez *et al.*, 2016), al menos 200 kilómetros río abajo del sitio de captura en este estudio. Los ríos Usumacinta y Lacantún carecen de grandes barreras a la dispersión en esa sección, tales como cascadas y/o presas, por lo que esta zona parecería pertenecer a su distribución habitual. Estas especies fueron capturadas en un solo sitio, el humedal Lacanjá, el cual es un lago de herradura perteneciente a las zonas inundables del río Lacanjá. Este tipo de ambientes son poco abundantes en la zona, por las características del relieve, lo que explica las bajas frecuencias de captura dado que *C. kidderi* y *P. kykesis* tienen predilección hacia sitios con éstas características.

### REPRESENTATIVIDAD MUESTRAL

#### Cobertura de muestras

Las *CR* obtenidas indican un nivel de completitud muestral adecuado para este tipo de estudios. A pesar de que en algunos casos éstas aún se encuentran en una fase ascendente clara, las pendientes que presentan son moderadamente bajas, sugiriendo que la diferencia de especies con respecto de la asíntota es muy baja. También de manera general todos los sitios alcanzaron porcentajes altos de cobertura estimada mediante el índice de Chao1, siendo el menor de todos el río Miranda con 75.06%. Por lo tanto se considera que las muestras obtenidas a lo largo del año fueron representativas de las comunidades presentes en todos los sitios.

Las localidades cuyas *CR* alcanzaron la asíntota (Ixcán y Danta) presentan características físicas del cauce totalmente contrastantes. Mientras que el primero es un río de gran caudal (ancho >50 m), con poca cobertura arbórea, y rodeado principalmente de potreros y campos agrícolas en la cercanía de la estación de muestreo; el segundo es un arroyo pequeño con flujo posiblemente interrumpido en los momentos más secos del año, completamente cubierto por el dosel y rodeado de vegetación natural. Debido a las características de ancho, profundidad y caudal del río Ixcán, la forma alcanzada por su *CR* no significa que se haya logrado muestrear en su totalidad a la comunidad del río, sino probablemente que se logró obtener una muestra completa de la subcomunidad de peces con usos de

hábitats principalmente someros y con corrientes de relativamente bajas a nulas. Por su parte, debido a las características del arroyo Danta, es factible considerar que se obtuvo una muestra completa de su comunidad de peces.

### **Estandarización muestral**

Se utilizaron dos medidas de estandarización dentro de este trabajo. La primera fue determinada por la duración de cada muestreo y la segunda medida se definió por el número de individuos muestreados, obtenidos mediante un remuestreo estadístico a partir de las curvas de rarefacción generadas con los datos de cada localidad. Esta última medida fue contemplada por (1) permitir obtener una medida de la representatividad de cada muestra, y (2) debido a que la estandarización de las muestras mediante tiempo resultó en diferencias en la eficiencia de captura por a las características físicas propias de cada localidad. Esto derivó en muestras abundantes correspondientes a ambientes con relativamente poca disponibilidad de hábitat o cobertura sumergida (troncos, ramas, rocas, etc.), mientras que sitio con mayor disponibilidad de estas características presentaron menores abundancias.

La extrapolación de las curvas de rarefacción se considera un medio de estandarización óptimo dado que contempla la totalidad de los datos obtenidos (Colwell et al., 2012; Colwell, Mao, & Chang, 2004), y a que se puede utilizar un porcentaje de cobertura muestral como medida de estandarización (Chao y Jost, 2012). No obstante, las grandes diferencias de abundancias encontradas durante el estudio hicieron inviable el uso de extrapolaciones como medio de comparación entre sitios. De acuerdo a Colwell *et al.* (2012) la extrapolación más allá del triple del tamaño total de una muestra, produce intervalos de confianza poco fiables, asociados al aumento drástico de la varianza en las curvas de rarefacción. Por ello se realizaron interpolaciones de las curvas de rarefacción con el fin de utilizar el número de individuos como medida estandarizada de comparación para todos los sitios. Este método ha sido ampliamente implementado en estudios de ecología y ha probado obtener resultados confiables (Colwell *et al.*, 2012, 2004; Gotelli y Colwell, 2001) a pesar de no incorporar toda la información muestral.

De manera general, se encontró consistencia entre los resultados obtenidos en este trabajo, tanto al nivel de diversidad  $\alpha$  como  $\beta$ . Es decir, contemplando las características del sistema de estudio, los valores de riqueza, diversidad *in situ* y variación muestral; guardan relaciones claras con algunas variables ambientales tales como la temperatura, el oxígeno disuelto y la posición dentro de la cuenca (DBL).

## **DIVERSIDAD ALFA**

### **Riqueza y diversidad anual**

Como se menciona anteriormente, la riqueza de especies es una medida sujeta a una gran probabilidad de sesgo, ya que es difícil obtener muestras completas de la comunidad. Los resultados obtenidos confirmaron esta afirmación, sin embargo los índices de diversidad compuestos permiten tener una visión más completa de la comunidad. Las correlaciones encontradas entre la diversidad, equidad de Simpson y la riqueza observada indican que los sitios con mayor riqueza son aquellos que presentan comunidades numéricamente más heterogéneas, con mayores niveles de dominancia y por lo mismo los menores niveles de equidad. Esto fue cierto tanto para los datos anuales, como para los datos obtenidos durante cada muestreo.

Este es un problema vigente en la ecología de comunidades, puesto que los patrones de relación entre equidad y riqueza de especies aún no se han terminado de elucidar por completo. Numerosos estudios han obtenido resultados contrastantes con respecto a la relación equidad-riqueza (RER), tanto a nivel teórico, como en comunidades biológicas, principalmente en comunidades vegetales terrestres (Stirling & Wilsey, 2001; Wilsey y Polley, 2004; Wilsey, *et al.*, 2005; Gosselin, 2006; Soininen *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2012; Campbell, *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2016). Sin embargo se ha visto que en sistemas dulceacuícolas, la RER tiende a ser negativa en organismos heterótrofos (Soininen *et al.*, 2012), tal como se presenta en este estudio.

Es sabido que los ríos y arroyos tropicales se encuentran entre los ecosistemas más productivos del planeta (Davies *et al.*, 2008). Esta característica favorece la presencia de altas abundancias de invertebrados acuáticos. En la región se ha visto que las mayores abundancias de insectos acuáticos se presentan en los ríos de mayor caudal, especialmente organismos del gremio de los ramoneadores, mientras que los arroyos más pequeños presentan comúnmente comunidades de mayor diversidad pero menor abundancia (R. Barba, com. pers.). A pesar de la falta de estudios sobre productividad neta en el sistema, la abundancia de estos organismos puede utilizarse como una aproximación para evaluar dicha variable. Los ríos más grandes presentan un dosel más abierto y por lo tanto mayores incidencias de radiación solar, que permiten tasas de fotosíntesis más altas que las presentes en sitios más pequeños y cerrados. Estos factores son claves en la explicación de la RER presente en la zona de estudio. La alta productividad vegetal, que permite la presencia de una gran comunidad de invertebrados, brinda soporte a especies dominantes en este sistema; las cuales son principalmente especies pequeñas de organismos omnívoros, insectívoros y herbívoros, comprendidas primordialmente en las familias Characidae, Atherinopsidae y Poeciliidae. A diferencia de los



ambientes con dosel abierto, característicos de la región, aquellos con características ambientales contrastantes (dimensiones reducidas, cambios en el régimen de flujo, temperatura, etc.) presentaron comunidades más equitativas, con una menor riqueza específica que el resto de los sitios.

Estos resultados parecen concordar con el concepto de continuo de ríos (Vannote *et al.*, 1980). En éste se predice menor riqueza y diversidad en sitios altamente heterotróficos, en los que los nutrientes provienen principalmente de la interfaz agua-rivera. Mientras que los sitios de mayores dimensiones presentarían mayor aporte de nutrientes por parte de organismos autótrofos, y por ende una mayor productividad primaria, que deriva en altos niveles de riqueza y diversidad.

En este caso, si bien la riqueza total observada subestima la riqueza real de cada sitio, los datos obtenidos elucidan correctamente la estructura básica de las comunidades estudiadas. No necesariamente los valores más altos de riqueza observada y diversidad ( $D_2$  y  $E$ ) hallados en algunos sitios fuera de la REBIMA implican mejor estado de conservación y riqueza real que aquellos pertenecientes a la reserva. Si la estructura “nativa” de la comunidad requiere de una alta dominancia de  $n$  especies (*Astyanax*, *Poecilia*, etc.), sitios como Tzendales, Miranda y Lacanjá podrían estar mostrando un mayor nivel de conservación.

### **Riqueza y diversidad por colecta**

No se identificaron patrones de variación claros en la riqueza y diversidad de los sitios estudiados durante los tres eventos de muestreo realizados a lo largo del 2017.

## **DIVERSIDAD BETA**

### **Varianza total del año**

Como se indica anteriormente, la variación encontrada a nivel regional es baja. Se halló una dispersión de 0.365 con respecto del centroide de la distribución de las comunidades individuales estudiadas. Más aún, aproximadamente el 47% de esa dispersión está concentrada en dos sitios, que presentaron las mayores contribuciones individuales a la  $DB_{total}$ .

La alta correlación obtenida entre las  $LCBD$  y  $D_2$ , que indica que sitios con mayor grado de diferencia en su composición y estructura son altamente homogéneos, refleja los resultados obtenidos que indican que el sistema en general está caracterizado por comunidades ícticas altamente heterogéneas. Esto a su vez apunta a que los sitios más contrastantes son aquellos que tienen comunidades más equitativas, y con menores niveles de dominancia que el resto del sistema. Estos sitios (concretamente DNT y HUM), a pesar de presentar características físicas muy diferentes, comparten la interrupción temporal en su conexión con el sistema fluvial, temperaturas altas y bajas concentraciones de  $OD$ .

Estas características (1) limitan la presencia de especies con baja tolerancia a dichos factores, o que presentan preferencias por ambientes caracterizados por corrientes continuas y altamente oxigenadas; (2) fomentan la presencia de comunidades cerradas, que usualmente cuentan con menor diversidad de nichos y por lo mismo se conforman primordialmente por un subconjunto de especies con mayores habilidades competitivas.

### **Diversidad $\beta$ temporal**

De manera general, la variación encontrada a nivel temporal fue alta (sólo en cuatro ocasiones se presentaron diferencias menores del 30%) y fue dominada principalmente por la pérdida de especies registradas de un muestreo a otro, siendo éste último factor sólo significativo en el período abril-agosto. Este hecho se debe primordialmente a la abundante captura obtenida durante la temporada de sequía de finales de abril y a las dificultades de colecta provocadas por el aumento del caudal de los sitios de muestreo, derivado del inicio de la temporada de lluvias. Esto a pesar de que el muestreo se realizó durante las fechas en que se presenta un cese en la precipitación debido a la canícula.

Ciertos sitios presentaron variaciones altas explicadas en mayor medida por la adición de especies, tales como PRC, CHJ, IXC y DNT (enero-abril); PRC e IXC (enero-agosto), y SJS e IXC (abril-agosto). Es importante resaltar el caso del río Ixcán, que a pesar de ser el mayor tributario de la zona, y como se mencionó anteriormente, presentar condiciones de ancho, profundidad y corriente que limitan la posibilidad de muestrear la comunidad en su totalidad; presentó en los tres análisis una mayor aportación a su variación por parte de la adición de especies que la pérdida de éstas.

Los dos sitios en los que la diferencia entre muestras fue significativa presentaron condiciones totalmente opuestas. El río Chajul presentó una diferencia de 0.854 entre las muestras de enero y abril, de la cual aproximadamente el 52% y el 48% fueron explicados respectivamente por ganancia y pérdida de especies. Por su parte el humedal Lacanjá presentó una diferencia de 0.955 entre las muestras obtenidas en abril y agosto, de la cual casi el 85% fue explicada por la pérdida de especies. La razón de esta abismal diferencia radica en el nivel de inundación presentado por el sitio en dichas fechas. Este sitio es un humedal formado por el aislamiento de un meandro del cauce principal del río Lacanjá. Este cuerpo de agua léntico forma parte de la planicie de inundación de dicho río, y cuya entrada de agua principal reside en las crecidas del río. Si bien el nivel del agua en el río de influencia puede disminuir, este tipo de cuerpos de agua presentan pérdidas de agua reducidas por carecer de desagües mayores, y debido a que ésta es mediada principalmente por la evaporación e infiltración. El muestreo realizado en agosto del 2017 se realizó tras haber ocurrido un evento de inundación de las planicies aledañas al río Lacanjá, lo que derivó en una mayor extensión y profundidad del cuerpo

de agua, aumentando así la cantidad de refugios disponibles para la comunidad, así como la capacidad de escape a las artes de pesca utilizadas.

### **LIMITANTES DE ESTE ESTUDIO**

Este proyecto representó un trabajo innovador, por considerar una extensión territorial sin precedentes en estudios de covariación ambiente-diversidad en la región Lacandona, así como por la integración de los métodos utilizados para evaluar los diferentes niveles de diversidad de las comunidades ícticas. Sin embargo estos resultados también deben abordarse con cautela debido a diversas limitantes propias del trabajo.

Las principales limitantes tienen relación con el sistema de estudio. Es bien sabido que en sistemas híper diversos o difíciles de muestrear, la falta de representatividad de las muestras es la regla, más que la excepción (Beck *et al.*, 2013; Beck y Schwanghart, 2010). Como en todos los sistemas fluviales de grandes dimensiones, obtener inventarios completos de biota acuática presenta un grado de dificultad especialmente elevado, principalmente por las condiciones de profundidad, corriente y turbulencia. Estas condiciones, aunadas al alto gradiente del sistema, la ausencia de infraestructura, así como las condiciones de protección ambiental de la zona; impiden la presencia y uso de herramientas y artes de pesca que permitan un muestreo eficiente de todos los hábitats disponibles para los organismos. Esto reduce el área efectiva de caracterización a ríos y arroyos vadeables, así como a las zonas someras o protegidas de la corriente en ríos caudalosos, mismas en las que es factible utilizar artes de pesca simples. Sin embargo estas condiciones dejan de lado a la mayor porción del cauce de los ríos caudalosos, siendo esta porción la que alberga a algunos de los ensambles compuestos por especies reofílicas y grandes depredadores en estos tipos de ríos.

Por otra parte, existieron condiciones presupuestales y de disponibilidad de tiempo que limitaron la cantidad de muestreos y la profundidad con la que se pudo abordar cada uno de ellos. De este modo la estandarización de las muestras no se pudo llevar a cabo de manera óptima, sin embargo se buscó la manera de que los datos fuesen fiables y que fuese factible compararlos.

## Conclusiones

Este trabajo presenta resultados extensivos sobre la diversidad alfa y beta de las comunidades de peces presentes en una sección de la cuenca del río Lacantún.

Se identificaron relaciones importantes entre la composición de las comunidades de peces y factores ambientales íntimamente ligados al nivel de conservación de las riberas selváticas, tales como la cobertura forestal y el uso de suelo.

Ninguna de las hipótesis se confirmó completamente. Por un lado, aunque se encontró que la riqueza y diversidad de peces en el sistema está potencialmente mediada por el grado de productividad local, apoyando la hipótesis propuesta de mayor riqueza en sitios de órdenes más elevados (H1); los valores reales de riqueza obtenidos no siguen esta relación. Por otra parte, a pesar de presentarse algunas excepciones importantes a nivel espacial, se considera que las comunidades ícticas de la porción estudiada en la cuenca del Lacantún son en general altamente homogéneas, presentando un grado de variación reducido y sin contrastes claros entre las distintas condiciones de conservación ambiental de la zona.

En una región vulnerada por el creciente desarrollo de actividades productivas y tasas constantes de deforestación, este trabajo muestra el impacto benéfico que un manejo responsable de la selva puede tener sobre las comunidades de peces, y por lo mismo sobre todos aquellos organismos de los cuales éstos dependen.

Existen aún muchos campos no explorados acerca de la diversidad de peces en la cuenca del Lacantún y su covariación con respecto al ambiente. Futuros estudios que contemplen características de biomasa y productividad *in situ*, así como caracterizaciones integrales de la variación ambiental podrían ayudar a esclarecer las relaciones que se manifiestan entre las comunidades de peces y el ambiente que habitan.

## Referencias

- Angermeier, P. L., & Karr, J. R. (1983). Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environmental Biology of Fishes*, 9(2), 117–135.
- Barla, M. J. (1991). Species composition , richness and diversity of fish assemblages in different habitats of a pampean lake ( Argentina ). *Annales de Limnologie*, 27(2), 163–173.
- Beck, J., Holloway, J. D., & Schwanghart, W. (2013). Undersampling and the measurement of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 370–382. <http://doi.org/10.1111/2041-210x.12023>
- Beck, J., & Schwanghart, W. (2010). Comparing measures of species diversity from incomplete inventories : an update. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 38–44. <http://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00003.x>
- Benstead, J., March, J. G., Pringle, C. M., Ewel, K. C., & Short, J. W. (2009). Biodiversity and ecosystem function in species-poor communities: community structure and leaf litter breakdown in a Pacific island stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 28, 454–465.
- Betancur R., R., & Willink, P. W. (2007). A New Freshwater Ariid (Otophysi: Siluriformes) from the Río Usumacinta Basin. *Copeia*, 2007(4), 818–828.
- Bishop, J. E. (1973). Limnology of a small Malayan river, Sungai Gombak. *Monograohiae Biologicae*, 22.
- Boyero, L., Ramírez, A., Dudgeon, D., & Pearson, R. G. (2009). Are tropical streams really different? *Journal of the North American Benthological Society*, 28(2), 397–403. <http://doi.org/10.1899/08>
- Campbell, H., Fellowes, M. D. E., & Cook, J. M. (2015). Species diversity and dominance-richness relationships for ground and arboreal ant (Hymenoptera: Formicidae) assemblages in Namibian desert, saltpan, and savannah. *Myrmecological News*, 21(January), 37–47.
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standarizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547.
- Cheng, L., Lek, S., Loot, G., Lek-ang, S., & Li, Z. (2011). Variations of fish composition and diversity related to environmental variables in shallow lakes in the Yangtze River basin. *Aquatic Living Resources*, 23(2010), 417–426.
- Colwell, R. K. (2013). EstimateS: Statistical estimation of species and shared species from samples.

Version 9. Retrieved from <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>

- Colwell, R. K., Chao, A., Gotelli, N. J., Lin, S., Mao, C. X., Chazdon, R. L., & Longino, J. T. (2012). Models and estimators linking rarefaction , extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*, *5*(1), 3–21. <http://doi.org/10.1093/jpe/rtr044>
- Colwell, R. K., Mao, C., & Chang, J. (2004). Interpolating, extrapolating, and compering incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, *85*(10), 2717–2727.
- Conservation International. (2002). *Selva Lacandona Siglo XXI. Estrategia Conjunta para la Conservación de la Biodiversidad*.
- Davies, P. M., Bunn, S. E., & Hamilton, S. K. (2008). Primary Production in Tropical Streams and Rivers. In *Tropical Stream Ecology* (pp. 23–42). Elsevier Inc. <http://doi.org/10.1016/B978-012088449-0.50004-2>
- Esselman, P. C., Freeman, M. C., & Pringle, C. M. (2006). Fish-assemblage variation between geologically defined regions and across a longitudinal gradient in the Monkey River Basin , Belize. *Journal of the North American Benthological Society*, *25*(1), 142–156.
- Fischer, A. G. (1960). Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, *14*, 64–81.
- García-De León, F. J., Hernández Sandoval, A. I., Contreras-Catala, F., Sánchez-Velasco, L., & Ruiz-Campos, G. (2017). Distribution of fishes in the Río Guayalejo-Río Tamesí system and relationships with environmental factors in northeastern Mexico. *Environmental Biology of Fishes*, *101*(1), 167–180. <http://doi.org/10.1007/s10641-017-0689-8>
- Gerson Araújo, F., Teixeira Pinto, B. C., & Pires Teixeira, T. (2009). Longitudinal patterns of fish assemblages in a large tropical river in southeastern Brazil : Evaluating environmental influences and some concepts in river ecology. *Hydrobiologia*, *619*(February 2009), 89–107. <http://doi.org/10.1007/s10750-008-9551-5>
- Gosselin, F. (2006). An assessment of the dependence of evenness indices on species richness. *Journal of Theoretical Biology*, *242*(3), 591–597. <http://doi.org/10.1016/j.jtbi.2006.04.017>
- Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, *4*, 379–391.
- Günther, A. C. L. G. (1862a). *Catalogue of the fishes in the British Museum. Catalogue of the Acanthopterygii, Pharyngognathi and Anacanthini in the collection of the British Museum. v. 4: i-xxi*. London : British Museum (Natural History), Department of Zoology. Retrieved from <http://www.biodiversitylibrary.org/item/36880>

- Günther, A. C. L. G. (1862b). *Catalogue of the fishes in the British Museum. Catalogue of the Acanthopterygii, Pharyngognathi and Anacanthini in the collection of the British Museum*. v. 4: i-xxi. London: British Museum (Natural History), Department of Zoology.
- Günther, A. C. L. G. (1864). *Catalogue of the fishes in the British Museum. Catalogue of the Physostomi, containing the families Siluridae, Characinidae, Haplochitonidae, Sternoptychidae, Scopelidae, Stomiidae in the collection of the British Museum*. v. 5: i-xxii. London: British Museum (Natural History), Department of Zoology. Retrieved from <https://www.biodiversitylibrary.org/item/36882>
- Günther, A. C. L. G. (1868). An account of the fishes of the states of Central America, based on collections made by Capt. J. M. Dow, F. Godman, Esq., and O. Salvin. In *Transactions of the Zoological Society of London* (Vol. 6 (pt. 7, pp. 377–494, Pls. 63-87)). London. Retrieved from <https://www.biodiversitylibrary.org/item/96889>
- Heckel, J. J. (1848). Eine neue Gattung von Poecilien mit rochenartigem Anklammerungs-Organ. *Sitzungsberichte Der Kaiserlichen Akademie Der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe, 1 (pt.1-5)*, 289–303, Pls. 8-9.
- Hoeinghaus, D. J., Winemiller, K. O., & Taphorn, D. C. (2004). Compositional change in fish assemblages along the Andean piedmont – Llanos floodplain gradient of the río Portuguesa, Venezuela. *Neotropical Ichthyology*, 2(2), 85–92.
- Horwitz, R. J. (1978). Temporal Variability Patterns and the Distributional Patterns of Stream Fishes. *Ecological Monographs*, 48(3), 307–321.
- Hubendrick, B. (1962). Aspects on the diversity of the freshwater fauna. *Oikos*, 13, 249–261.
- Ibanez, C., Oberdorff, T., Teugels, G., Mamononeke, V., Lavoué, S., Fermon, Y., ... Toham, A. K. (2007). Fish assemblages structure and function along environmental gradients in rivers of Gabon ( Africa ). *Ecology of Freshwater Fish*, 16, 315–334. <http://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00222.x>
- Ibarra, M., & Stewart, D. J. (1989). Longitudinal Zonation of Sandy Beach Fishes in the Napo River Basin , Eastern Ecuador. *Copeia*, 1989(2), 364–381.
- INE-SEMARNAP. (2000). *Programa de Manejo Reserva de la Biósfera Montes Azules*. México, D.F.
- Jacobsen, D., Schultz, R., & Encalada, A. (1997). Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, 38,

247–261.

- Legendre, P., & De Cáceres, M. (2013). Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, (16), 951–963. <http://doi.org/10.1111/ele.12141>
- Li, W., Knops, J. M. H., Brassil, C. E., Lu, J., Qi, W., Li, J., ... Li, W. (2016). Functional group dominance and not productivity drives species richness. *Plant Ecology and Diversity*, 9(2), 141–150. <http://doi.org/10.1080/17550874.2016.1180563>
- Lowe-McConnell, R. H. (1987). *Ecological Studies in Tropical Fish Communities*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Matthews, W. J. (1998). *Patterns in Freshwater Fish Ecology*.
- Mercado-Silva, N., Lyons, J., Díaz-Pardo, E., Navarrete, S., & Gutiérrez-Hernández, A. (2012). Environmental factors associated with fish assemblage patterns in a high gradient river of the Gulf of Mexico slope. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 117–128.
- Miller, R. R. (2009). *Peces dulceacuícolas de México*. (W. L. Minckley & S. M. Norris, Eds.) (1st ed.). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Ngodhe, S. O., Raburu, P. O., & Achieng, A. (2014). The impact of water quality on species diversity and richness of macroinvertebrates in small water bodies in Lake Victoria Basin, Kenya. *Journal of Ecology and the Natural Environment*, 6(1), 32–41. <http://doi.org/10.5897/JENE2013.0403>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... Wagner, H. (2018). *vegan: Community Ecology Package*. Retrieved from <https://github.com/vegandevs/vegan/issues>
- Pearson, R. G., Benson, L. J., & Smith, R. E. W. (1986). Diversity and abundance of the fauna in Yuccabine Creek, a tropical rainforest stream. In P. De Dekker & W. D. Williams (Eds.), *Limnology in Australia* (pp. 329–342). Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers.
- Pease, A. A., González-Díaz, A. A., Rodiles-Hernández, R., & Winemiller, K. O. (2012a). Functional diversity and trait–environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology*, 57, 1060–1075. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02768.x>
- Pease, A. A., González-Díaz, A. A., Rodiles-Hernández, R., & Winemiller, K. O. (2012b). Functional diversity and trait–environment relationships of stream fish assemblages in a large



- tropical catchment. *Freshwater Biology*, 57, 1060–1075. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02768.x>
- Poeser, F. N. (2002). *Poecilia kykesis* nom. nov., a new name for *Mollienesia petenensis* Günther, 1866, and redescription, revalidation and the designation of a lectotype for *Poecilia petenensis* Günther, 1866 (Teleostei: Poeciliidae). *Contributions to Zoology*, 70(4). Retrieved from <http://www.ctoz.nl/vol70/nr04/a05%0APoecilia>
- R Core, T. (2016). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- Regan, C. T. (1906). *Biologia Centrali-Americana. Pisces*. London.
- Rodiles-Hernández, R., Hendrickson, D. A., Lundberg, J. G., & Humphries, J. M. (2005). *Lacantunia enigmatica* (Teleostei : Siluriformes) a new and phylogenetically puzzling freshwater fish from Mesoamerica. *Zootaxa*, 1000, 1–24.
- Rosenzweig, M. L. (1995). *Species Diversity in Space and Time*. (C. U. Press, Ed.). Cambridge.
- Santillán Santillán, J. (1996). *Ictiofauna de la Reserva integral de la Biósfera “Montes Azules” Chiapas, México*. universidad Nacional Autónoma de México.
- Schlosser, I. J. (1991). Stream Fish Ecology: A Landscape Perspective. *BioScience*, 41(10), 704–712.
- Schmitter-Soto, J. J. (2017). A revision of *Astyanax* (Characiformes: Characidae) in Central and North America, with the description of nine new species. *Journal of Natural History*, 51(21–24), 1331–1424. <http://doi.org/10.1080/00222933.2017.1324050>
- Sedell, J. R., Richey, J. E., & Swanson, F. J. (1989). The River Continuum Concept : A Basis for the Expected Ecosystem Behavior of Very Large Rivers?, p. 49-55. In D. P. Dodge (Ed.), *Proceedings of the International Large River Symposium. Can Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106.
- Soininen, J., Passy, S., & Hillebrand, H. (2012). The relationship between species richness and evenness: A meta-analysis of studies across aquatic ecosystems. *Oecologia*, 169, 803–809. <http://doi.org/10.1007/s00442-011-2236-1>
- Steindachner, F. (1863a). Beiträge zur Kenntniss der Sciaenoiden Brasiliens und der Cyprinodonten Mejicos. *Sitzungsberichte Der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe Der Kaiserlichen Akademie Der Wissenschaften*, 48 (1. Abt, 162–185, Pls. 1-4.
- Steindachner, F. (1863b). Ueber eine neue Gerres-Art aus Mexiko. *Verhandlungen Der K.-K.*

- Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, 13, 383–384, Pl. 15.
- Steindachner, F. (1864). Beiträge zur Kenntniss der Chromiden Mejico's und Central-Amerika's. *Denkschriften Der Kaiserlichen Akademie Der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*, 23(2), 57–74, Pls. 1-5.
- Stéphane Dray, A., Blanchet, G., Borcard, D., Clappe, S., Guenard, G., Jombart, T., ... Wagner, H. (2018). *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis*. Retrieved from <ftp://cran.r-project.org/pub/R/web/packages/adespatial/adespatial.pdf>
- Stirling, G., & Wilsey, B. (2001). Empirical Relationships between Species Richness, Evenness, and Proportional Diversity. *The American Naturalist*, 158(3), 286–299.  
<http://doi.org/10.1086/321317>
- Thorp, J. H., Thoms, M. C., & Delong, M. D. (2006). The Riverine Ecosystem Synthesis: Biocomplexity in River Networks Across Space and Time. *River Research and Applications*, 22, 123–147. <http://doi.org/10.1002/rra.901>
- Townsend, C. R., & Hildrew, A. G. (1994). Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, 31, 265–275.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., & Cushing, C. E. (1980). The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130–137.
- Velázquez-Velázquez, E., López-Vila, J. M., Gómez-González, A. E., Romero-Berny, E. I., Lievano-Trujillo, J. L., & Matamoros, W. A. (2016). Checklist of the continental fishes of the state of Chiapas, Mexico, and their distribution. *ZooKeys*, 632(November), 99–120.  
<http://doi.org/10.3897/zookeys.632.9747>
- Willis, S. C., Winemiller, K. O., & Lopez-Fernandez, H. (2005). Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia*, 142, 284–295. <http://doi.org/10.1007/s00442-004-1723-z>
- Wilsey, B. J., Chalcraft, D. R., Bowles, C. M., & Willig, M. R. (2005). Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland diversity. *Ecology*, 86(5), 1178–1184. <http://doi.org/10.1890/04-0394>
- Wilsey, B. J., & Polley, H. W. (2004). Realistically Low Species Evenness Does Not Alter Grassland Species-Richness-Productivity Relationships. *Ecology*, 85(10), 2693–2700.
- Winemiller, K. O. (1996). Dynamic Diversity of Fish Assemblages of Tropical Rivers. In M. L. Cody & J. A. Smallwood (Eds.), *Long-Term Studies on Vertebrate Communities* (pp. 99–134).

Academic Press.

Winemiller, K. O., Agostinho, A. A., & Pellegrini Caramaschi, É. (2008). Fish Ecology in Tropical Streams. In D. Dudgeon (Ed.), *Tropical Stream Ecology* (pp. 107–126). Elsevier Inc.

Zhang, H., John, R., Peng, Z., Yuan, J., Chu, C., Du, G., & Zhou, S. (2012). The Relationship between Species Richness and Evenness in Plant Communities along a Successional Gradient: A Study from Sub-Alpine Meadows of the Eastern Qinghai-Tibetan Plateau, China. *PLoS ONE*, 7(11), 1–9. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0049024>

## Anexos

### A1 Especies registradas en la región y condición taxonómica

Tabla A1.1. Lista sistemática			
<i>Especie</i>	<i>Lozano-Vilano et al. (2007)</i>	<i>Velázquez-Velázquez et al. (2016)</i>	<i>Estudio actual</i>
<i>Atractosteus tropicus</i> Gill, 1863	X	X	V
<i>Megalops atlanticus</i> Valenciennes, 1847			
<i>Dorosoma anale</i> Meek, 1904	X	X	V
<i>Dorosoma petenense</i> (Günther, 1867)	X	X	X
<i>Ctenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)		X	X
<i>Ictiobus meridionalis</i> (Günther, 1868)	X	X	
<i>Astyanax brevimanus</i> Günther, 1864	X	X	X
<i>Bramocharax</i> sp.		X	
<i>Hyphessobrycon compressus</i> (Meek, 1904)	X	X	X
<i>Brycon guatemalensis</i> Regan, 1908	X	X	X
<i>Lacantunia enigmática</i> Rodiles-Hernández, Hendrickson & Lundberg, 2005	X	X	X
<i>Pterygoplichthys pardalis</i> (Castelnau, 1955)		X	
<i>Pterygoplichthys</i> sp.			X
<i>Rhamdia guatemalensis</i> (Günther, 1864)	X	X	X
<i>Rhamdia laticauda</i> (Kner, 1858)	X	X	X
<i>Ictalurus furcatus</i>	X		
<i>Ictalurus meridionalis</i> (Günther, 1864)		X	X
<i>Potamarius nelsoni</i> (Evermann & Goldsborough, 1902)	X	X	X
<i>Potamarius usumacintae</i> Betancourt-R. & Willink, 2007		X	X
<i>Ariopsis</i> cf. <i>Assimilis</i>			
<i>Cathorops aguadulce</i>	X		X
<i>Cathorops kailolae</i> Marceniuk & Betancourt, 2008		X	
<i>Batrachoides goldmani</i> Evermann & Goldsborough, 1902	X	X	V
<i>Agonostomus monticola</i> (Bancroft, 1834)	X	X	
<i>Joturus pilchardi</i> Poey, 1860		X	
<i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836		X	
<i>Atherinella alvarezzi</i> (Díaz-Pardo, 1972)	X	X	X
<i>Atherinella schultzi</i> (Álvarez & Carranza, 1952)		X	V
<i>Strongylura hubbsi</i> Collete, 1974	X	X	X
<i>Hyporhamphus mexicanus</i> Álvarez, 1959	X	X	X
<i>Cynodonichthys tenuis</i> Meek, 1904		X	X

<i>Belonesox belizanus</i> Kner, 1860	X	X	X
<i>Carlhubbsia kidderi</i> (Hubbs, 1936)			V
<i>Gambusia sexradiata</i> Hubbs, 1936	X	X	X
<i>Phallichthys fairweatheri</i> Rosen & Bailey, 1959		X	X
<i>Poecilia kykesis</i> Poeser, 2002			X
<i>Poecilia mexicana</i> Steindachner, 1863	X	X	X
<i>Poecilia sphenops</i> Valenciennes, 1836	X	X	X
<i>Pseudoxiphophorus bimaculatus</i> Heckel, 1848	X	X	X
<i>Xenodexia ctenolepis</i> Hubbs, 1950		X	X
<i>Xiphophorus alvarezi</i> Rosen, 1960			X
<i>Xiphophorus hellerii</i> Heckel, 1848	X	X	X
<i>Xiphophorus maculatus</i> (Günther, 1866)	X	X	X
<i>Ophisternon aenigmaticum</i> Rosen & Greenwood, 1976	X	X	X
<i>Centropomus parallelus</i> Poey, 1860	V	X	
<i>Centropomus undecimalis</i> (Bloch, 1792)	X	X	
<i>Eugerres mexicanus</i> (Steindachner, 1879)	X		X
<i>Aplodinotus grunniens</i> Rafinesque, 1819	X	X	
<i>Cincolichthys pearsei</i> (Hubbs, 1936)	X	X	V
<i>Chuco intermedium</i> (Günther, 1862)	X	X	X
<i>Kihnichthys ufermanni</i> Allgayer, 2002		X	
<i>Maskaheros argenteus</i> (Allgayer, 1991)	X	X	X
<i>Mayaheros urophthalmus</i> (Günther, 1862)		X	X
<i>Oreochromis aureus</i> (Steindachner, 1864)	X	X	X
<i>Oreochromis mossambicus</i> (Peters, 1852)	X	X	
<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758)		X	
<i>Parachromis friedrichsthalii</i> (Heckel, 1840)	X	X	V
<i>Parachromis managuensis</i> (Günther, 1867)		X	
<i>Petenia splendida</i> Günther, 1862	X	X	X
<i>Reoheros lentiginosus</i> (Steindachner, 1864)	X	X	X
<i>Rocio ocotal</i> Schmitter-Soto, 2007		X	
<i>Rocio octofasciata</i> (Regan, 1903)		X	X
<i>Theraps irregularis</i> Günther, 1862	X	X	X
<i>Thorichthys helleri</i> (Steindachner, 1864)	X	X	X
<i>Thorichthys maculipinnis</i>			
<i>Thorichthys meeki</i> Brind, 1918		X	X
<i>Thorichthys pasionis</i> (Rivas, 1962)			X
<i>Thorichthys socolofi</i> (Miller & Taylor, 1984)	X	X	
<i>Trichromis salvini</i> (Günther, 1862)	X	X	X
<i>Vieja bifasciata</i> (Steindachner, 1864)	X	X	X
<i>Vieja melanura</i> (Günther, 1862)	X	X	X
<i>Wajpamheros nourissati</i> (Allgayer, 1989)	X	X	X
<i>Gobiomorus dormitor</i> Lacepède, 1800		X	
<i>Leptophilypnus guatemalensis</i> Thacker y Pezold, 2006		X	X

**A2 Distribución local observada y abundancias de las especies capturadas en la región**

**Tabla A2.1. Distribución observada, números de catálogo y número de individuos capturados por especie en la cuenca del Río Lacantún, Chiapas, México**

<i>Especie</i>	<i>No. de sitios de captura</i>	<i>No. de individuos capturados</i>	<i>Números de catálogo</i>
<i>Astyanax brevimanus</i>	13	2269	CNPE-IBUNAM 22396, 22403, 22411, 22416, 22424, 22430, 22439, 22443, 22448, 22457, 22976, 22987, 22999, 23010, 23024, 23032, 23051, 23071, 23078
<i>Atherinella alvarezi</i>	12	1048	CNPE-IBUNAM 22405, 22419, 22426, 22431, 22445, 22450, 22458, 22462, 22979, 22990, 23001, 23013, 23026, 23036, 23062, 23079
<i>Poecilia mexicana</i>	12	515	CNPE-IBUNAM 22398, 22421, 22427, 22440, 22452, 22980, 22991, 23002, 23015, 23037, 23056, 23066, 23081
<i>Pseudoxiphophorus bimaculatus</i>	7	361	CNPE-IBUNAM 22407, 22414, 22432, 22459, 22981, 22992, 23016, 23038, 23047
<i>Thorichthys pasionis</i>	1	195	CNPE-IBUNAM 23077
<i>Xiphophorus helleri</i>	5	182	CNPE-IBUNAM 22446, 22983, 22994, 23018, 23039, 23048
<i>Thorichthys helleri</i>	12	177	CNPE-IBUNAM 22402, 22410, 22423, 22428, 22435, 22447, 22455, 23006, 23008, 23021, 23030, 23043, 23075, 23083
<i>Xenodexia ctenolepis</i>	6	159	CNPE-IBUNAM 22399, 22433, 22441, 22982, 22993, 23017, 23029

Continúa Tabla A2.1

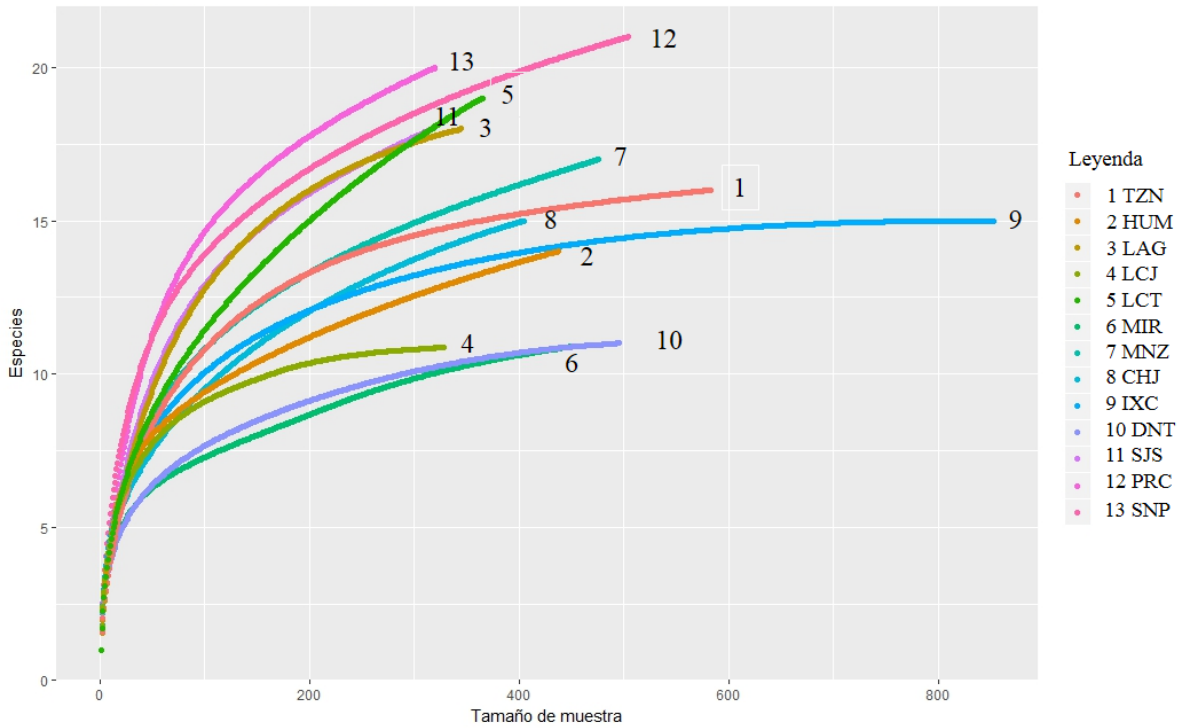
<i>Brycon guatemalensis</i>	8	156	CNPE-IBUNAM 22977, 22988, 23000, 23025, 23085
<i>Chuco intermedium</i>	11	129	CNPE-IBUNAM 22409, 22463, 22985, 22996, 23004, 23020, 23042, 23057, 23067, 23087
<i>Xiphophorus alvarezi</i>	5	86	CNPE-IBUNAM 22406, 22415, 22434, 22460
<i>Thorichthys meeki</i>	2	83	CNPE-IBUNAM 23059, 23076
<i>Hyphessobrycon compressus</i>	5	72	CNPE-IBUNAM 22404, 22417, 22425, 22444, 23033, 23052
<i>Theraps irregularis</i>	9	72	CNPE-IBUNAM 22400, 22997, 23005, 23031, 23091
<i>Rhamdia guatemalensis</i>	8	60	CNPE-IBUNAM 22412, 23011, 23034, 23046
<i>Gambusia sexradiata</i>	3	46	CNPE-IBUNAM 22451, 23055, 23065
<i>Leptophilypnus guatemalensis</i>	5	46	CNPE-IBUNAM 22437, 22456, 22461, 22986, 22998, 23045
<i>Strongylura hubbsi</i>	6	38	CNPE-IBUNAM 22449, 23027, 23063, 23080, 23086
<i>Poecilia sphenops</i>	1	38	CNPE-IBUNAM 23028
<i>Petenia splendida</i>	9	34	CNPE-IBUNAM 22422, 22442, 23058, 23068, 23089
<i>Poecilia kykesis</i>	1	33	CNPE-IBUNAM 23072
<i>Trichromis salvini</i>	9	24	CNPE-IBUNAM 22436, 23009, 23022, 23044, 23060
<i>Rheoheros lentiginosus</i>	4	20	CNPE-IBUNAM 22401, 22454, 22464, 23069, 23082, 23090

Continúa Tabla A2.1

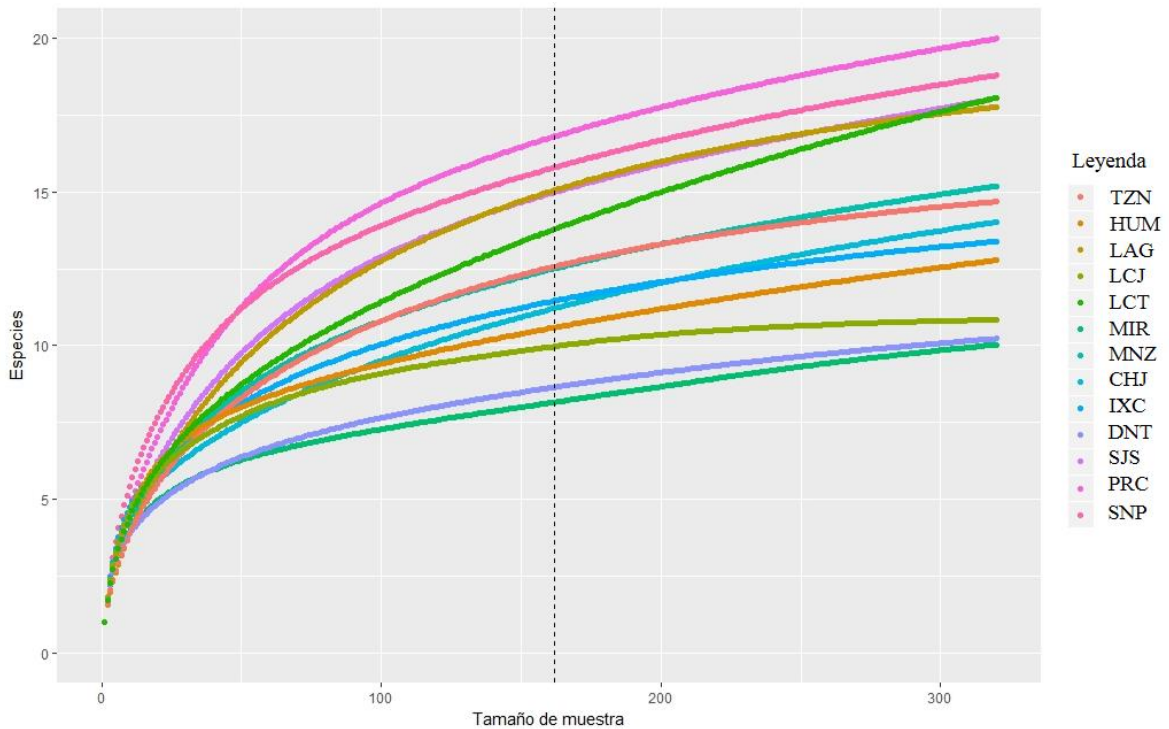
<i>Wajpamheros nourissati</i>	5	18	CNPE-IBUNAM 23023, 23070, 23084
<i>Pterygoplichthys sp</i>	2	15	N/A
<i>Belonesox belizanus</i>	7	14	CNPE-IBUNAM 22420, 23014, 23054
<i>Ophisternon aenigmaticum</i>	6	14	CNPE-IBUNAM 22984, 22995, 23003, 23019, 23041, 23049
<i>Cynodonichthys tenuis</i>	2	13	CNPE-IBUNAM 22408, 22413, 23050
<i>Ictalurus meridionalis</i>	3	12	CNPE-IBUNAM 22418
<i>Rhamdia laticauda</i>	6	11	CNPE-IBUNAM 22397, 22978, 22989, 23012, 23035, 23053, 23061
<i>Oreochromis aureus</i>	2	8	CNPE-IBUNAM 23088
<i>Xiphophorus maculatus</i>	2	6	CNPE-IBUNAM 22453, 23040
<i>Eugerres mexicanus</i>	4	6	CNPE-IBUNAM 23007
<i>Hyporhamphus mexicanus</i>	2	5	CNPE-IBUNAM 23064
<i>Maskaheros argenteus</i>	1	5	CNPE-IBUNAM 23073
<i>Vieja melanura</i>	3	5	CNPE-IBUNAM 22429, 23092
<i>Potamarius usumacintae</i>	1	3	-
<i>Dorosoma petenense</i>	1	2	CNPE-IBUNAM 22438
<i>Potamarius nelsoni</i>	1	2	-
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	1	1	-
<i>Lacantunia enigmatica</i>	1	1	-
<i>Cathorops aguadulce</i>	1	1	-
<i>Phallichthys fairweatheri</i>	1	1	-
<i>Mayaheros urophthalmus</i>	1	1	CNPE-IBUNAM 23074
<i>Rocio octofasciata</i>	1	1	-
<i>Vieja bifasciata</i>	1	1	-



**A3 Curvas de acumulación de especies y grado de completitud muestral anual y por colecta**



**Figura A3.1. Riqueza total obtenida por localidad de colecta. Se muestran las curvas de rarefacción absolutas**



**Figura A3.2. Riqueza interpolada obtenida por localidad de colecta. Se muestran las curvas de rarefacción interpoladas a 320 individuos y la línea de submuestra de 164 individuos.**

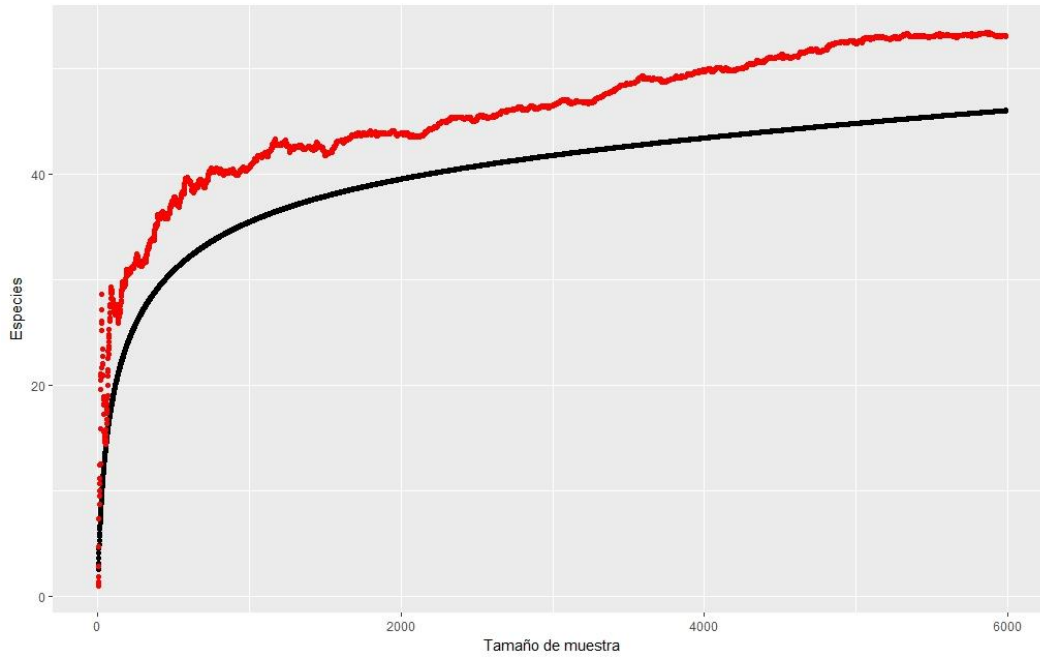


Figura A3.3. Riqueza total obtenida por a nivel regional (negro) y riqueza estimada por el índice de Chao1 (rojo)

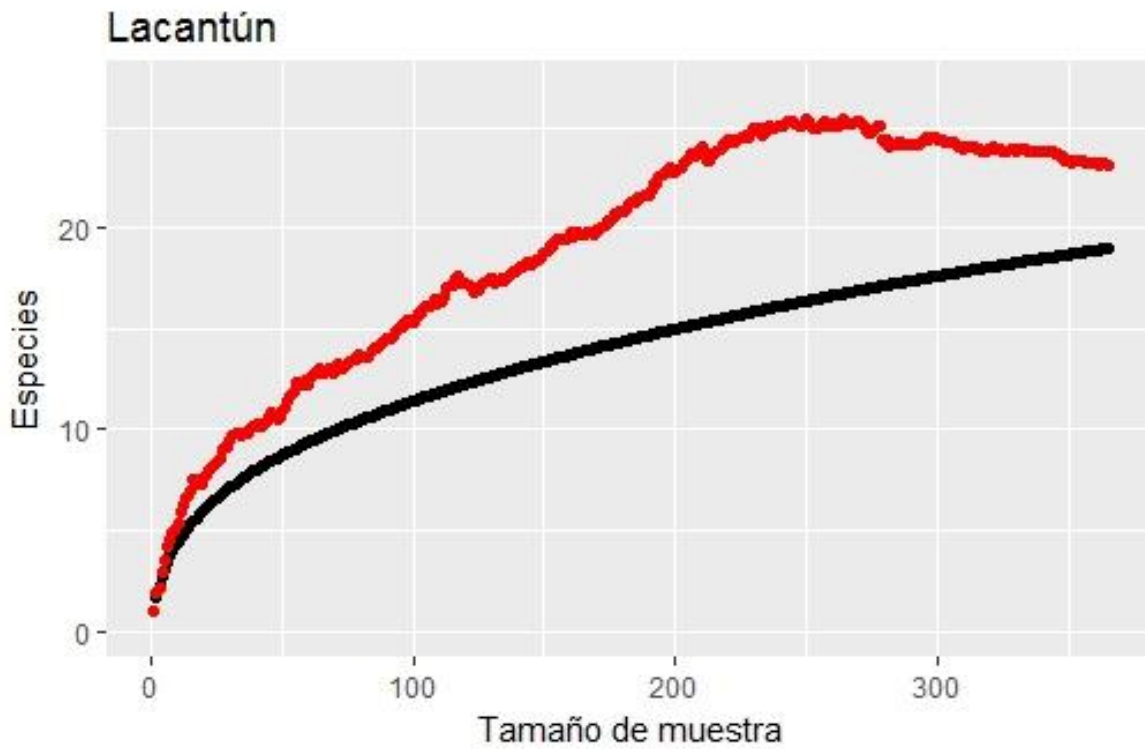
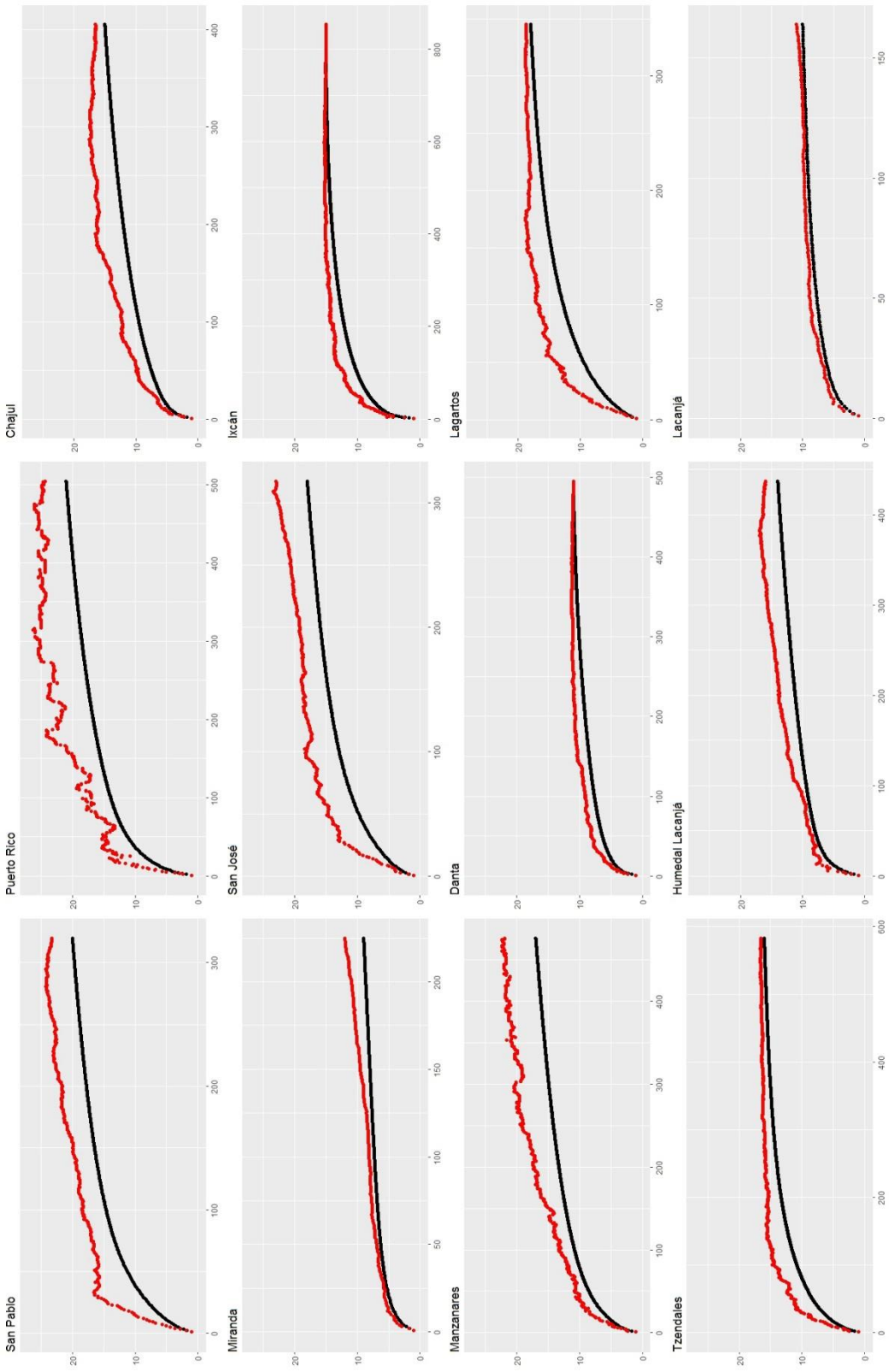


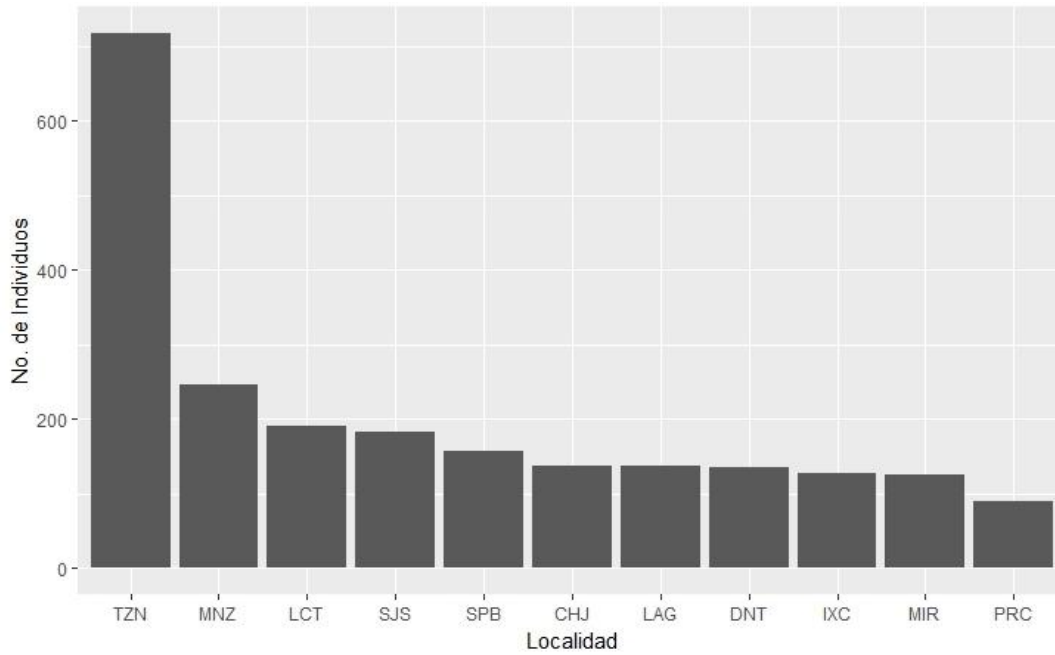
Figura A3.4. Riqueza total obtenida en el eje principal del río Lacantún (negro) y riqueza estimada por el índice de Chao1 (rojo)



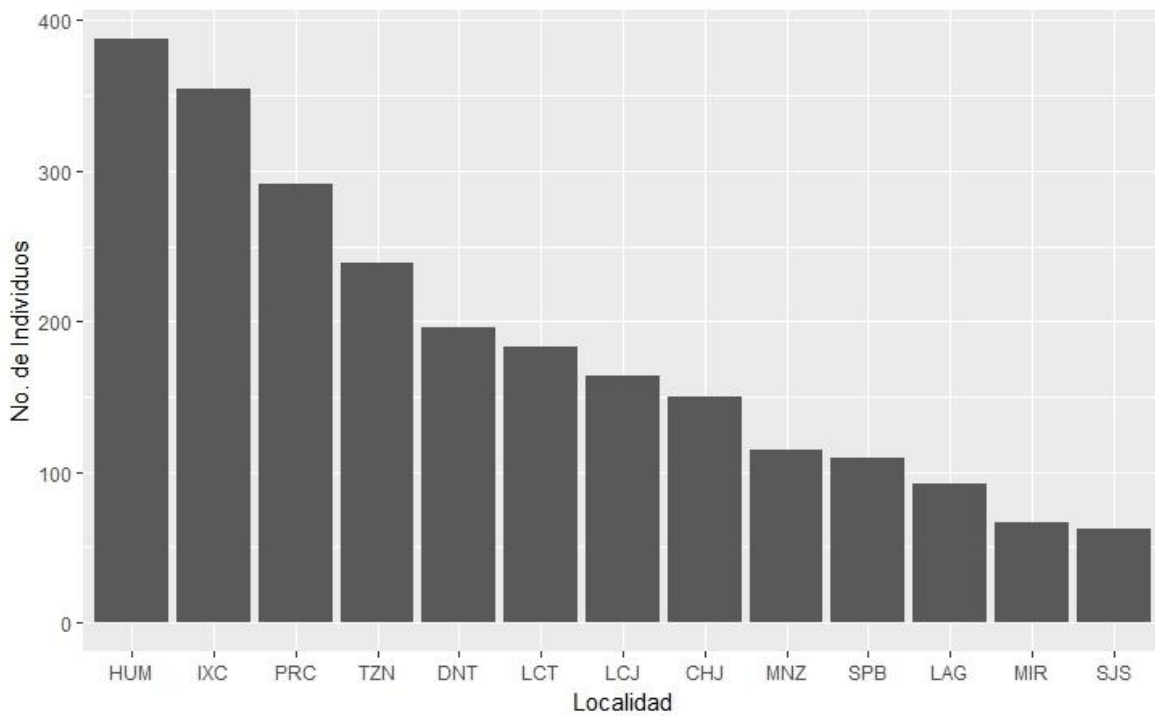
**Figura A3.5. Curvas de rarefacción totales por localidad (negro) y riqueza estimada por el índice de Chao1 (rojo). La escala vertical es la misma para todos los gráficos.**

Sitio	Enero						Abril						Agosto					
	AB	RT	IC95% RT	RT <sub>Chao1</sub>	IC95% Chao1	D <sub>2</sub>	AB	RT	IC 5%RT	RT <sub>Chao</sub> I	IC95% Chao1	D <sub>2</sub>	AB	RT	IC95% RT	RT <sub>Chao</sub> I	IC95% Chao1	D <sub>2</sub>
SPB	157	8	5.11- 10.89	10.98	8.36- 32.78	2.21	109	14	10.56- 17.44	15.98	14.25- 29.88	4.86	54	13	9-17	16.27	13.49- 34.71	5.95
PRC	89	10	9.04- 10.96	10	10.47- 11.17	5.04	291	9	8.03- 9.97	9	9- 10.41	3.62	504	21	16.7- 25.3	24.33	21.5- 43.03	5.61
CHJ	138	6	5.04- 6.96	6	6.41- 7.14	1.61	150	12	7.71- 16.29	14.98	12.39- 34.86	3.34	405	15	12.05- 17.95	16.5	15.18- 27.45	3.98
MIR	125	5	3.22- 6.78	5.99	5.07- 18.41	2.14	67	7	6.41- 7.59	7	7-8.41	5.12	225	9	6.06- 11.94	11.99	9.36- 33.94	3.31
SJS	182	8	4.38- 11.62	13.97	8.95- 45.37	2.51	62	13	8.1- 17.9	19.89	14.32- 49	3.54	317	18	12.68- 23.32	22.98	18.78- 50.05	3.69
IXC	127	10	9.31- 10.69	10	10.91- 11.34	2.11	355	11	7.5- 14.5	12.5	11.15- 26.04	3.33	853	15	15-15	15	15- 16.68	4.89
MINZ	246	9	6.06- 11.94	11.99	9.36- 33.95	2.11	115	13	8.06- 17.94	17.96	13.77- 44.8	4.79	476	17	11.74- 22.26	21.99	17.78- 49.08	3.17
DNT	136	6	6-6	6	6.00- 7.01	2.79	196	8	4.68- 11.32	9.49	8.15- 23.01	2.18	495	11	10.21- 11-79	11	11.63- 12.15	3.39
LAG	138	7	4.56- 9.44	7.5	7.03- 15.21	1.45	92	12	7.16- 16.84	16.95	12.77- 43.82	2.69	345	18	15.7- 20.3	18.75	18.07- 26.43	2.29
TZN	718	11	8.45- 13.55	11.5	11.03- 19.25	1.15	239	13	11.11- 14.89	13.33	13.02- 18.95	3.24	583	16	13.39- 18.61	16.5	16.03- 24.25	2.51
HUM	-	-	-	-	-	-	388	11	7.5- 14.5	12.5	11.15- 26.04	3.16	437	14	10.55- 17.45	16	14.25- 29.98	3.83
LCJ	-	-	-	-	-	-	164	10	8.14- 11.86	10.99	10.07- 23.94	4.38	164	10	8.14- 11.86	10.99	10.07- 23.94	4.38
LCT	190	8	4.09- 11.91	10.98	8.39- 30.89	1.65	183	20	14.84- 25.16	26.96	21.44- 53.58	6.06	365	19	14.79- 23.21	23.19	19.79- 41.28	3.48

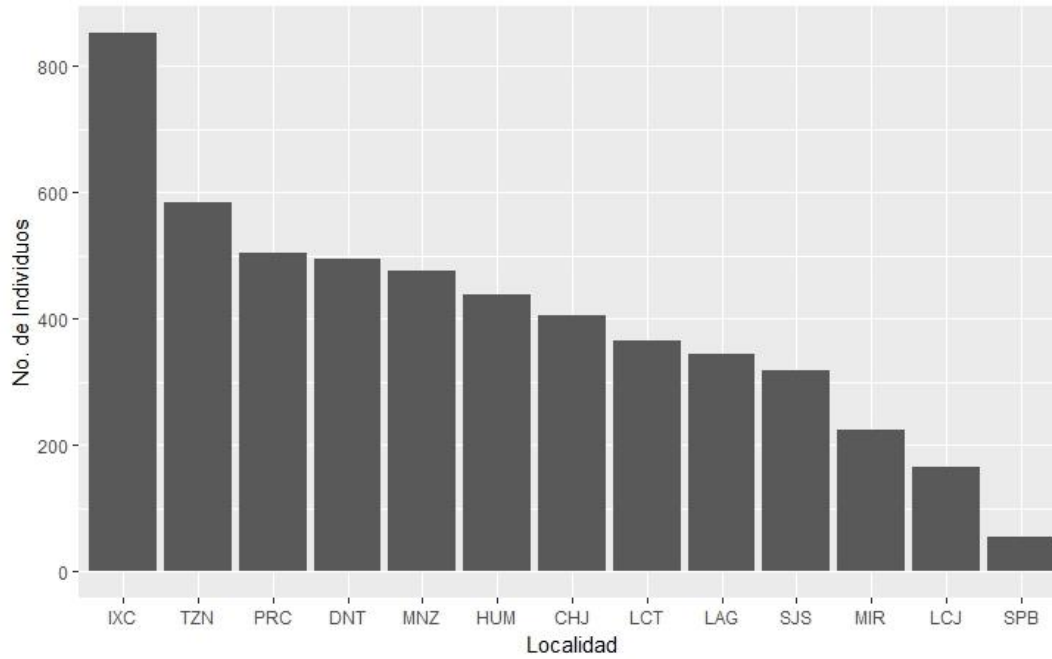
AT: abundancia total; RT: riqueza total observada; IC95%<sub>per</sub>: intervalo de confianza al 95% de la riqueza total; RT<sub>Chao1</sub>: riqueza total estimada por Chao 1; IC95%<sub>Chao1</sub>: intervalo de confianza al 95% de la riqueza estimada por Chao 1; D<sub>2</sub>: índice de diversidad inversa de Simpson



**Figura A4.1. Abundancia absoluta de individuos capturados durante enero del 2017. Los sitios HUM y LCJ se omiten por falta de datos**



**Figura A4.2. Abundancia absoluta de individuos capturados durante abril del 2017.**



**Figura A4.3. Abundancia absoluta de individuos capturados durante agosto del 2017.**

Tabla A5.1. Parámetros de diversidad beta total y contribuciones por localidad al total regional por evento de colecta

*p* < 0.05\*

Sitio	Enero		Abril		Agosto	
	<i>SC</i> <sub>total</sub> =2.890	<i>DB</i> <sub>total</sub> =0.289	<i>SC</i> <sub>total</sub> =5.900	<i>DB</i> <sub>total</sub> =0.491	<i>SC</i> <sub>total</sub> =4.415	<i>DB</i> <sub>total</sub> =0.441
	<i>LCBD</i>	<i>p(LCBD)</i>	<i>LCBD</i>	<i>p(LCBD)</i>	<i>LCBD</i>	<i>p(LCBD)</i>
SPB	0.087	0.387	0.038	0.968	0.107	0.268
PRC	0.112	0.239	0.079	0.406	0.057	0.775
CHJ	0.068	0.542	0.085	0.329	0.071	0.594
MIR	0.055	0.693	0.054	0.772	0.055	0.807
SJS	0.069	0.542	0.057	0.736	0.059	0.763
IXC	0.081	0.440	0.074	0.489	0.063	0.706
MNZ	0.033	0.964	0.044	0.913	0.039	0.983
DNT	0.352	0.0001*	0.186	0.0002*	0.250	0.0006*
LAG	0.043	0.845	0.055	0.757	0.043	0.954
TZN	0.059	0.636	0.046	0.889	0.045	0.942
HUM	-	-	0.170	0.001*	0.205	0.008*
LCJ	-	-	0.041	0.936	-	-
LCT	0.022	0.937	0.011	0.640	-	-

Tabla A5.2. Variación temporal de la diversidad por sitio y sus componentes.

Enero-Abril				
Promedio ( <i>B-C</i> ) = 0.075		<i>p</i> = 0.488		
Sitio	<i>TBI</i>	<i>p(TBI)</i>	<i>B/(2A+B+C)</i>	<i>C/(2A+B+C)</i>
SPB	0.541	0.720	0.360	0.180
PRC	0.626	0.519	0.047	0.578
CHJ	0.854	0.0003*	0.406	0.447
MIR	0.593	0.281	0.447	0.145
SJS	0.573	0.680	0.532	0.040
IXC	0.572	0.799	0.049	0.522
MNZ	0.540	0.719	0.451	0.088
DNT	0.686	0.399	0.253	0.433
LAG	0.373	0.840	0.286	0.086
TZN	0.671	0.0479	0.586	0.085
LCT	0.651	0.320	0.335	0.316
Enero-Agosto				
Promedio ( <i>B-C</i> ) = 0.204		<i>p</i> = 0.133		
Sitio	<i>TBI</i>	<i>p(TBI)</i>	<i>B/(2A+B+C)</i>	<i>C/(2A+B+C)</i>
SPB	0.772	0.158	0.630	0.142
PRC	0.446	0.677	0.140	0.305

Continúa Tabla A5.2

<b>CHJ</b>	0.474	0.692	0.278	0.196
<b>MIR</b>	0.620	0.338	0.601	0.018
<b>SJS</b>	0.701	0.304	0.564	0.137
<b>IXC</b>	0.666	0.326	0.088	0.578
<b>MNZ</b>	0.490	0.672	0.426	0.063
<b>DNT</b>	0.244	0.999	0.076	0.167
<b>LAG</b>	0.446	0.767	0.268	0.177
<b>TZN</b>	0.880	0.071	0.818	0.061
<b>Abril-Agosto</b>				
<b>Promedio (B-C) = 0.202</b>			<b>p = 0.029*</b>	
<b>Sitio</b>	<b>TBI</b>	<b>p(TBI)</b>	<b>B/(2A+B+C)</b>	<b>C/(2A+B+C)</b>
<b>SPB</b>	0.607	0.444	0.472	0.134
<b>PRC</b>	0.749	0.177	0.575	0.173
<b>CHJ</b>	0.468	0.723	0.295	0.172
<b>MIR</b>	0.460	0.698	0.400	0.060
<b>SJS</b>	0.511	0.631	0.214	0.296
<b>IXC</b>	0.636	0.335	0.307	0.329
<b>MNZ</b>	0.286	0.972	0.143	0.143
<b>DNT</b>	0.270	0.970	0.181	0.089
<b>LAG</b>	0.294	0.943	0.091	0.202
<b>TZN</b>	0.538	0.578	0.476	0.062
<b>HUM</b>	0.955	0.002*	0.845	0.109