



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral
Regional Unidad Oaxaca

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales
Patrones y Procesos para la Biodiversidad del Neotrópico

**Uso de modelos de nicho para estimar la distribución de peces
dulceacuícolas del sur de México**

Tesis que presenta

Biólogo Miguel Calixto Rojas

Directores de tesis:

Dr. Emilio Martínez Ramírez

Dra. Rosa María Gómez Ugalde

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca. Diciembre de 2017.



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca siendo las 9:00 horas del día 21 del mes de noviembre del 2017 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR OAXACA para examinar la tesis titulada:

Uso de modelos de nicho para estimar la distribución de peces dulcesacuícolas del sur de México

Presentada por el alumno:

Calixto
Apellido paterno
Nombre(s) Miguel

Rojas
Apellido materno

Con registro:

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

aspirante de:

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

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

LA COMISIÓN REVISORA

Directores de tesis

Dr. Emilio Martínez Ramírez

Dra. Rosa María Gómez Ugalde

M.C. Laura Martínez Martínez

Dr. Gustavo Hinojosa Arango

M.C. Graciela Eugenia González Pérez

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez



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



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de México, D.F. el día 1 del mes de diciembre del año 2017, el (la) que suscribe CALIXTO ROJAS MIGUEL alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES, con número de registro B150511, adscrito(a) al **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca**, manifiesto(a) que es el (la) autor(a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del (de la, de los) **Dres. Emilio Martínez Ramírez y Rosa María Gómez Ugalde** y cede los derechos del trabajo titulado **“Uso de modelos de nicho para estimar la distribución de peces dulceacuícolas del sur de México”**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

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

CALIXTO ROJAS MIGUEL
Nombre y firma del alumno(a)



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

RESUMEN

En el sur de México se distribuyen los ciprínidos *Notropis boucardi*, *N. imeldae*, y *N. moralesi* y los profundúlidos *Profundulus balsanus*, *P. mixtlanensis*, *P. oaxacae*, *P. punctatus*. Todos estos peces muestran abundancias bajas, sobre todo por estar recluidos en manantiales y cabeceras de los ríos, lo que los hace altamente sensibles a la perturbación de su entorno. Aunque algunas de estas especies de peces dulceacuícolas se distribuyen dentro de las mismas cuencas, es difícil encontrarlas habitando dentro de la misma localidad. Con el fin de explicar su distribución real y detectar posibles zonas de alta presión competitiva, el objetivo de este trabajo fue generar modelos de nicho ecológico de algunas de las especies de peces pertenecientes a los géneros *Notropis* y *Profundulus* para estimar su distribución potencial, tomando en cuenta el potencial competidor entre estas especies. La hipótesis de trabajo es que el traslape de nicho (trófico y fundamental) explica el dominio de especies particulares de *Notropis* y *Profundulus* en las zonas altas de los ríos en los que se distribuyen. Primeramente, se conformó una base de datos con un total de 234 registros, donde 23 pertenecen a *Notropis boucardi*, 14 a *N. imeldae*, 50 a *N. moralesi*, 51 a *Profundulus balsanus*, 27 a *P. mixtlanensis*, 21 a *P. oaxacae* y 34 a *P. punctatus*, siete para *P. sp.* "Papaloapan" y siete para *P. sp.* "Tehuantepec". Se tomaron como referencias coberturas ambientales especiales para cuerpos de agua dulce de 30" de resolución. El modelado se efectuó con el algoritmo Maxent evaluándose con el área bajo la curva, tasa de omisión promedio y el estadístico de Akaike. De los mejores modelos generados para cada especie, se procedió a comparar su equivalencia ecológica en términos de nicho fundamental. Para la estimación de nicho trófico se recopilaron datos bibliográficos e hicieron estudios de contenido estomacal para las especies que comparten distribución a nivel subcuenca, cuyo traslape se calculó con el índice de MacArthur y Levin y su amplitud con el índice de Levins. La detección de zonas de interés se generó con la sobreposición de las capas generadas por Maxent entre especies con alto traslape de nicho tomando en cuenta zonas con idoneidad promedio mayor a 0.75. Finalmente, con salidas exploratorias se evaluó la capacidad predictiva de

estos por medio del estadístico de Kappa de Cohen. Las tres especies pertenecientes al género *Notropis* tienen un alto grado de similitud en sus nichos fundamentales (0.76-0.84). *P. mixtlanensis* y *P. oaxacae* tienen una similitud significativa (0.77); especies que también tienen un traslape alto son las especies *N. imeldae* y *N. moralesi* (0.76-0.94), con quienes comparten distribución a nivel subcuenca en la actualidad. *P. punctatus* y *P. sp.* "Tehuantepec" presentan un nicho que solo coincide en un 4.4%. El traslape trófico entre *N. imeldae*, *P. mixtlanensis* y *P. oaxacae* es alto (82-92%). Las subcuencas de los ríos Atoyac-Oaxaca de Juárez, Atoyac-San Pedro Juchatengo, Sordo y Yolatepec, pertenecientes a la cuenca "Río Atoyac" (RH20A); junto con la subcuenca Río Mixteco (RH18Af) que pertenece al sistema Balsas, son las zonas geográficas que obtuvieron los valores más altos de idoneidad conjunta entre especies de *Notropis* y *Profundulus*. La búsqueda generó ocho nuevos registros (Kappa=0.61). Fue posible delimitar áreas de importancia ecológica y biogeográfica tomando en cuenta la similitud del nicho trófico y fundamental. Las bajas similitudes de nicho fundamental observadas entre *Profundulus punctatus*, *P. sp.* "Papaloapan" y *P. sp.* "Tehuantepec" suman evidencia para considerar a estos grupos especies separadas. Las ausencias observadas durante los muestreos preliminares muestran el deterioro que presentan en la actualidad algunos ríos y la posible nueva especie de *Notropis* encontrada en la Sierra Sur extiende la distribución reconocida de la familia Cyprinidae en el continente.

Palabras clave: Distribución potencial, Maxent, nicho trófico, *Notropis*, *Profundulus*.

ABSTRACT

In the south of Mexico, the ciprinids *Notropis boucardi*, *N. imeldae*, and *N. moralesi* and the profundulids *Profundulus balsanus*, *P. mixtlanensis*, *P. oaxacae*, *P. punctatus* are distributed. All these fish show low abundances, mainly because they are confined to springs and headwaters of the rivers, which makes them highly sensitive to the disturbance of their environment. Although some of these species of freshwater fish are distributed within the same basins, it is difficult to find them inhabiting within the same locality. In order to explain its real distribution and detect possible areas of high competitive pressure, the objective of this work was to generate ecological niche models of some of the fish species belonging to the genera *Notropis* and *Profundulus* to estimate their potential distribution, taking into account account for the potential competitor among these species. The working hypothesis is that the niche overlap (trophic and fundamental) explains the domain of particular species of *Notropis* and *Profundulus* in the high areas of the rivers in which they are distributed. A database was formed with a total of 234 records, where 23 belong to *Notropis boucardi*, 14 to *N. imeldae*, 50 to *N. moralesi*, 51 to *Profundulus balsanus*, 27 to *P. mixtlanensis*, 21 to *P. oaxacae* and 34 to *P. punctatus*, seven for *P. sp.* "Papaloapan" and seven for *P. sp.* "Tehuantepec". Reference was made to special environmental coverings for bodies of fresh water of 30 "resolution. The modeling was carried out with the Maxent algorithm evaluated with the area under the curve, the average omission rate and the Akaike statistic. From the best models generated for each species, we proceeded to compare their ecological equivalence in terms of fundamental niche. For the estimation of trophic niche, bibliographic data were collected and studies of stomach contents were made for the species that share distribution at the sub-basin level, whose overlap was calculated with the MacArthur and Levin index and its amplitude with the Levins index. The detection of zones of interest was generated with the superposition of the layers generated by Maxent between species with high niche overlaps, taking into account areas with average suitability greater than 0.75. Finally. with exploratory searches the predictive capacity of these was evaluated by means of the Kappa de

Cohen statistic. The three species belonging to the genus *Notropis* have a high degree of similarity in their fundamental niches (0.76-0.84). *P. mixtlanensis* and *P. oaxacae* have a significant similarity (0.77); species that also have a high overlap are the species *N. imeldae* and *N. moralesi* (0.76-0.94), with whom they share distribution at the sub-basin level at present. *P. punctatus* and *P. sp. "Tehuantepec"* present a niche that only coincides in 4.4%. The trophic overlap between *N. imeldae*, *P. mixtlanensis* and *P. oaxacae* is high (82-92%). The sub-basins of the Atoyac-Oaxaca de Juárez, Atoyac-San Pedro Juchatengo, Sordo and Yolatepec rivers, belonging to the "Río Atoyac" basin (RH20A); together with the Rio Mixteco sub-basin (RH18Af) that belongs to the Balsas system, are the geographical areas that obtained the highest joint suitability values between *Notropis* and *Profundulus* species. The search generated eight new (Kappa = 0.61). It was possible to delimit areas of ecological and biogeographical importance taking into account the similarity of the trophic and fundamental niche. The low fundamental niche similarities observed between *Profundulus punctatus*, *P. sp. "Papaloapan"* and *P. sp. "Tehuantepec"* add evidence to consider these groups separate species. The observed absences during preliminary sampling show the deterioration that some rivers present at present and the possible new species of *Notropis* found in the Sierra Sur extends the recognized distribution of the Cyprinidae family in the continent.

Keywords: Potential distribution, trophic niche, Maxent, *Notropis*, *Profundulus*.

Agradecimientos

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico brindado durante la realización de este proyecto. Al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca (CIIDIR Oaxaca) por permitirme realizar mis estudios de posgrado.

A la Secretaría de Investigación y Posgrado (SIP) del IPN por el apoyo dado a través de la beca de estímulo institucional de formación de investigadores, la beca tesis de maestría, y los proyectos de investigación “Diagnóstico de las especies invasoras de peces en el área oaxaqueña de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán” (SIP-2015-RE/054), “Relación trófica entre especies exóticas y nativas de peces en la parte oaxaqueña de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán” (SIP-IPN 20164780) y “Apoyo a la Colección de Peces del CIIDIR Unidad Oaxaca” (SIP-IPN 20171133).

A mis directores de tesis, los doctores Emilio Martínez Ramírez y Rosa María Gómez Ugalde por la confianza depositada para realizar este trabajo.

A mi comité tutorial, por sus valiosas contribuciones durante el desarrollo de esta investigación y en la revisión de este documento.

Al laboratorio de Ictiología y Acuicultura del CIIDIR especialmente a Gabriel por su ayuda en la búsqueda bibliográfica.

A Dulce y Elí por ser cómplices durante mis salidas de campo en la constante búsqueda de nuevas poblaciones.

Y por supuesto, a mi familia, quienes me siguen apoyando en la realización de todos mis proyectos.

ÍNDICE

Índice de figuras	i
Índice de cuadros	ii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
2.1. Estudios de alimentación	4
2.2. Estudios de modelado de distribución de especies de peces dulceacuícolas	5
3. JUSTIFICACIÓN.....	9
4. OBJETIVOS	12
4.1 Objetivo General	12
4.2 Objetivos específicos.....	12
5. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO.....	13
5.1 Delimitación de la distribución general	13
5.2 Generalidades	15
5.3 Regionalización.....	17
5.5 Áreas Naturales Protegidas y Regiones Prioritarias.....	19
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	22
6.1 Modelado y traslape de nicho fundamental.....	22
Registros georreferenciados de presencia.....	22
Modelado de nicho	23
6.2 Nicho trófico.....	28
6.3 Detección de zonas de interés	30
7. RESULTADOS	32
7.1 Modelado de nicho	32
7.2 Traslape de nicho fundamental.....	41
7.3 Nicho trófico.....	42
7.4 Detección de zonas de interés	45
8. DISCUSIÓN.....	54
9. CONCLUSIONES	60
10. RECOMENDACIONES	63
11. LITERATURA CITADA.....	64
12. ANEXOS	71

Índice de figuras

1.Zonas de estudio de las publicaciones relacionadas con modelado de distribución de peces dulceacuícolas.....	6
2.Distribución reconocida de las especies de los géneros <i>Notropis</i> y <i>Profundulus</i> en el sur de México.....	14
3.Subcuencas utilizadas para delimitar la zona de estudio.....	15
4.Ríos que incluye el área de estudio.....	16
5.Provincias biogeográficas del área de estudio.....	17
6.Provincias fisiográficas del área de estudio.....	18
7.Estados que incluye el área de estudio.....	19
8.Cinco regiones hidrológicas prioritarias en el área de estudio.....	20
9.Sitios prioritarios acuáticos epicontinentales para la conservación de la biodiversidad en el área de estudio, con prioridad media, alta y extrema....	21
10.Doce corredores biológicos en el área de estudio.....	21
11.Distribución geográfica potencial de <i>Notropis boucardi</i>	33
12.Distribución geográfica potencial de <i>Notropis imeldae</i>	34
13.Distribución geográfica potencial de <i>Notropis moralesi</i>	35
14.Distribución geográfica potencial de <i>Profundulus balsanus</i>	36
15.Distribución geográfica potencial de <i>Profundulus mixtlanensis</i>	37
16.Distribución geográfica potencial de <i>Profundulus oaxacae</i>	38
17.Distribución geográfica potencial de <i>Profundulus punctatus</i>	39
18.Distribución geográfica potencial <i>Profundulus</i> sp. “Papaloapan”	40
19.Distribución geográfica potencial de <i>Profundulus</i> sp. “Tehuantepec”	41
20.Área de alta idoneidad para <i>N. moralesi</i> y <i>P. mixtlanensis</i>	46
21.Área de alta idoneidad para <i>N. imeldae</i> y <i>P. mixtlanensis</i>	47
22.Área de alta idoneidad para <i>N. imeldae</i> y <i>P. oaxacae</i>	49
23.Áreas prioritarias para la búsqueda de poblaciones de peces pertenecientes a los géneros <i>Notropis</i> y <i>Profundulus</i>	50

Índice de cuadros

1. Condensado de trabajos relacionados con la estimación de distribución de peces dulceacuícolas en orden cronológico	7
2. Estatus de conservación de las tres especies de <i>Notropis</i> del estado de Oaxaca	11
3. Variables utilizadas en la construcción de modelos	24
4. Fórmulas utilizadas para la estimación de dieta y traslape trófico	29
5. Clasificación de los tipos alimenticios usados en este trabajo	30
6. Traslape de nicho fundamental entre las especies de <i>Notropis</i> y <i>Profundulus</i>	42
7. Porcentajes de los elementos alimenticios estimados bajo el método numérico	43
8. Traslape de nicho trófico entre las especies de <i>Notropis</i> y <i>Profundulus</i>	44

1. INTRODUCCIÓN

Los peces, son el grupo de vertebrados más abundante y diverso, aunque paradójicamente, al mismo tiempo muchas especies se encuentran ante una clara amenaza, siendo los taxones de agua dulce los que enfrentan un riesgo mayor de desaparecer (Minckley y Miller, 2009). En este sentido, de entre las 511 especies nativas de peces dulceacuícolas de México, destacan las pertenecientes a las familias Cyprinidae y Profundulidae por su alto grado de endemismo y vulnerabilidad (Miller *et al.*, 2009; Ornelas-García *et al.*, 2015).

En México, los ciprínidos sobresalen no solo por su cantidad (90 especies descritas), sino también por su alto grado de endemismo, en donde por lo menos 45 de éstas son endémicas de nuestro país (Miller *et al.*, 2009); y son de reconocida vulnerabilidad, pues se encuentran incluidas dentro de alguna categoría de riesgo, de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010). La familia Profundulidae es endémica de Mesoamérica, y aunque su situación taxonómica ha sido controvertida, en el país parecen distribuirse al menos cinco especies del género *Profundulus* (Morcillo *et al.*, 2016).

Si bien se han realizado algunos estudios sobre la biología de algunas poblaciones de las especies pertenecientes a estas familias, donde se incluyen los análisis de dietas de algunos de estos peces (Reyes, 2004; Trujillo-Jiménez y Castro-Lara, 2009); no se ha delimitado la distribución potencial de ninguna de estas especies;

aunque trabajos del primer tipo se han realizado con otras especies de peces dulceacuícolas.

En el sur de México, se distribuyen los criprínidos *Notropis boucardi*, *N. imeldae*, y *N. moralesi* (Miller *et al.*, 2009); y los profundúlidos *Profundulus balsanus*, *P. mixtlanensis*, *P. oaxacae*, *P. punctatus* y dos posibles nuevas especies actualmente adscritas como *P. punctatus* (Morcillo *et al.*, 2016). En el presente trabajo, para estimar la distribución potencial de estas especies se utilizaron procedimientos basados en el modelaje de nicho ecológico, el cual se basa en identificar variables ambientales que pudieran estar relacionadas entre un conjunto de presencias conocidas, para de esta manera extrapolar en un espacio geográfico dados estos valores ambientales teóricamente propicios. Se tomaron en cuenta además las posibles relaciones de competencia entre especies, considerando que el confinamiento intrínseco de las especies acuáticas tiene un peso relevante en la distribución real de los peces, pues en los ríos la división del aprovechamiento de los recursos alimenticios disponibles es más fácilmente observable. Incluir matemáticamente estas variables de competencia en esta clase de modelos es una investigación poco desarrollada; así que de manera práctica para este estudio se generaron y recopilaron datos de alimentación que permiten dilucidar información sobre la posible exclusión competitiva que demuestran algunos de estos peces, pues a pesar de compartir distribución al menos a nivel subcuenca, es raro verlos coexistiendo en las mismas localidades.

La hipótesis de trabajo es, por tanto, que el traslape de nicho (trófico y fundamental) explica el dominio de especies particulares de *Notropis* y *Profundulus* en las zonas altas de los ríos en los que se distribuyen.

2. ANTECEDENTES

2.1. Estudios de alimentación

El estudio de Reyes (2004) analizó el crecimiento, la madurez gonadal y la dieta de *Notropis moralesi* en la Mixteca Alta. Este trabajo reporta un total de 17 presas en la dieta, siendo las larvas de dípteros, ninfas de efemerópteros y plecópteros, nemátodos y detritus las más importantes, de donde se concluyó que es una especie bentófaga, onnivora y consumidor terciario. Para cuantificar las clases de alimentos, se utilizaron los métodos de frecuencia-ocurrencia y el numérico. Se reporta además una alta presencia del cestodo *Bothriocephalus* sp.

Así mismo, Trujillo-Jiménez y Castro-Lara (2009) estudiaron la dieta de *Notropis boucardi* (referenciado como *N. moralesi*) en el río Amacuzac, Morelos, con los métodos numérico y frecuencia-ocurrencia y para estimar el traslape de nicho trófico se calculó el índice de MacArthur & Levin. Se detectaron 11 categorías de presas, de las cuales 10 fueron animales. Quironómidos y efemerópteros fueron las presas más consumidas. Se le clasifica por tanto como una especie carnívora con tendencias entomófagas.

Cruz-Chávez (2004) realizó un trabajo preliminar con *Profundulus mixtlanensis* (referido como *P. oaxacae*) donde estudió su dieta con los métodos numérico y frecuencia-ocurrencia, clasificándolo como un pez omnívoro consumidor secundario, siendo las presas más importantes las larvas de efemerópteros y

dípteros, seguidas de pupas de dípteros, dípteros adultos, nemátodos de vida libre, hidras, copépodos, cladóceros, y larvas de coleópteros.

La dieta de *P. balsanus* en la subcuenca Atoyac-Paso de la Reina fue explorada en el trabajo de Gómez-Ricardez (2011) bajo los métodos numérico y frecuencia-ocurrencia, en donde se concluye que esta especie es omnívora con tendencias carnívoras, donde las presas más importantes la constituyen coleópteros, dípteros, hemípteros y algas microscópicas.

Por último, los datos proporcionados por González (conv. per. 2015) relacionados con *P. mixtlanensis*, también indican una fuerte preferencia de esta especie por insectos, sobre todo dípteros, efemerópteros y tricópteros.

2.2. Estudios de modelado de distribución de especies de peces dulceacuícolas

Actualmente existen modelos matemáticos que permiten identificar el nicho ecológico de las especies y de esta manera, estimar la distribución potencial en determinada área geográfica (Lobo, 2000; Pearson & Dawson, 2003; Maestre, 2006; Pearson *et al.*, 2006). Estos modelos relacionan los datos de presencia de la especie con las variables ambientales prevalentes en dichos puntos de ocurrencia, y de esta manera, identifican y proyectan otras áreas ecológicamente similares (Guisan & Zimmermann, 2009). Aunque se puede decir que estas herramientas

cada vez se usan con mayor frecuencia, publicaciones relacionadas con peces dulceacuícolas aún son escasas en la actualidad (Figura 1).

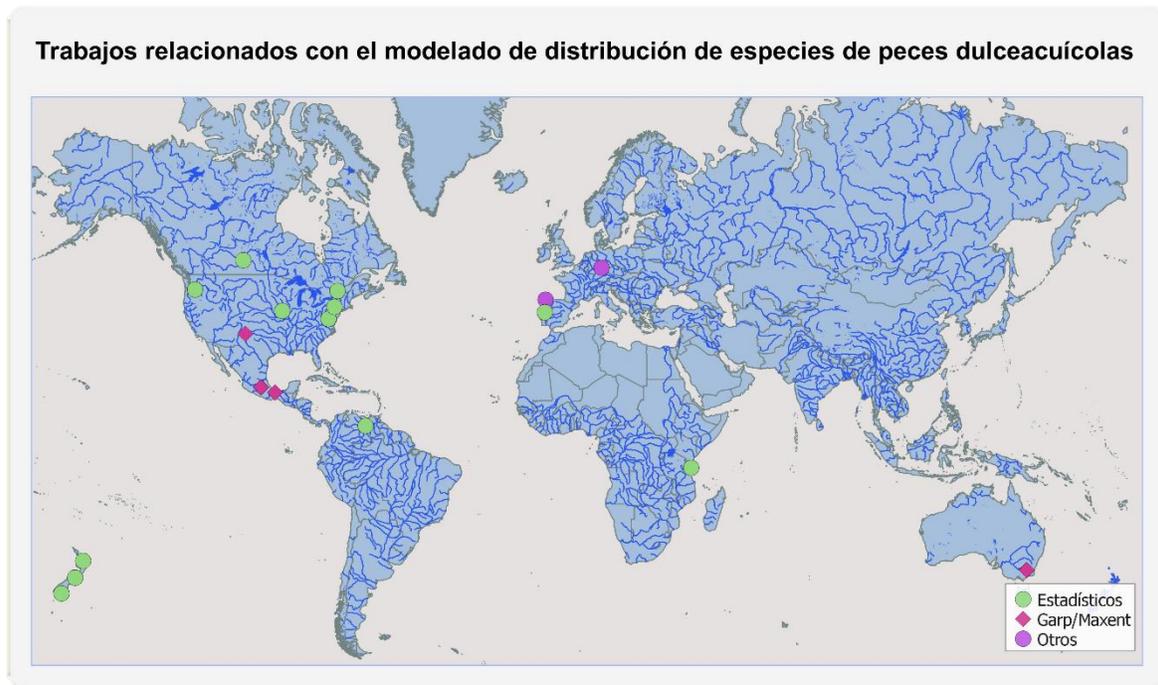


Figura 1. Zonas de estudio de las publicaciones relacionadas con modelado de distribución de peces dulceacuícolas. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1.

De los trabajos realizados en este apartado, sobresale en primer lugar el de Chu *et al.* (2005), quienes estimaron los impactos potenciales del cambio climático sobre especies comunes y raras en Canadá, utilizando datos de presencias y ausencias con un modelo de regresión logística. Este trabajo concluye que la distribución de peces raros (entre ellos *Notropis anogenus*) se reducirá, pues los peces se verán obligados a desplazarse a temperaturas más frías, además de los problemas de suministro de agua a los que se enfrentará el planeta.

Poulos *et al.* (2012) modelaron el potencial invasor del ciprínido nativo *Cyprinella lutrensis* en Estados Unidos de Norteamérica, utilizando el software Maxent. Su modelo identifica zonas de alta sensibilidad a ser invadidas, por lo que incluso sugieren la prohibición de este pez que suele ser vendido como mascota o cebo en estas áreas.

Markovic *et al.* (2012) generaron mapas potenciales biogeográficos sobre peces, al mapear distribución actual y futura en Alemania, utilizando modelos lineales generales (GLM) y múltiples aditivos (GAM), Árboles Aleatorios (AF) y Maxent. Concluyen también que la distribución de peces habituados a aguas frías se verá disminuida, aunque en esta región no son los ciprínidos quienes están en peligro (aquí su distribución se ampliará), sino un lótidio, *Lota lota*, y un cótido, *Cottus gobio*. A continuación, se presenta una clasificación de otros trabajos realizados en este tema de acuerdo al método de modelado utilizado (Cuadro 1).

Cuadro 1. Condensado de trabajos relacionados con la estimación de distribución de peces dulceacuícolas en orden cronológico.

Autor-Año	Temática	Método utilizado
Torgersen <i>et al.</i> (1999)	Hábitat para salmón en Oregón, EUA	Regresión logística
Olden & Jackson (2002)	Comparación de modelos estadísticos para la modelación en Ontario, Canadá	Regresión logística, árboles de regresión y GLM
Filipe <i>et al.</i> (2002)	Modelado espacial de peces en sistemas semi-áridos como una herramienta para la conservación en Portugal	Regresión logística multivariada
Joy & De'Arth (2004)	Modelos predictivos para ensamblajes de peces-decápodos en Nueva Zelanda	Redes neuronales artificiales (ANN)

Continuación Cuadro 1.

Autor-Año	Temática	Método utilizado
Oakes <i>et al.</i> (2005)	Modelado para peces en la gran planicie de EUA	Análisis discriminante lineal, árboles de clasificación y ANN
Chu <i>et al.</i> (2005)	Impactos potenciales del cambio climático sobre especies comunes y raras de peces en Canadá	Regresión logística
Domínguez-Domínguez <i>et al.</i> (2006)	Distribución de goodeidos en México	Genetic Algorithm for Rule Production (GARP)
Zambrano <i>et al.</i> (2006)	Potencial invasor de <i>Cyprinus carpio</i> y <i>Oreochromis niloticus</i> en América	GARP
Growth & West (2008)	Clasificación de bioregiones ícticas a través del uso de modelado de distribución, Nueva Gales, Australia	GARP
Leathkick <i>et al.</i> (2008)	Modelado de peces para toda Nueva Zelanda	Árboles de regresión
Hopkins & Burr (2009)	Modelado para seis percas endémicas de Ohio, EUA	Árboles de regresión
Knudby <i>et al.</i> (2010)	Modelado de hábitat de peces costeros en Tanzania	GAM y Árboles de regresión
Castillo (2011)	Modelado de las especies de peces dulceacuícolas de Tabasco, México	GARP y Maxent
Markovic <i>et al.</i> (2012)	Mapas potenciales biogeográficos de peces al mapear distribución actual y futura en Alemania	GLM, GAM, árboles aleatorios y Maxent.
Poulos <i>et al.</i> (2012)	Potencial invasor de <i>Cyprinella lutrensis</i> en EUA	Maxent
Dias <i>et al.</i> (2013)	Análisis de la fragmentación natural en la red de ríos del Orinoco como fuente de especiación	GLM
Maloney <i>et al.</i> (2013)	Modelos de distribución en Maryland e implicaciones para su manejo, EUA	Random forest (RF)
Rougier <i>et al.</i> (2014)	Modelo dinámico para peces diádromos en la costa europea	Modelo propio generado

3. JUSTIFICACIÓN

Las cuencas del Río Atoyac y del Río Papaloapan se encuentran bajo una alta presión debido a contaminantes producto de actividades humanas, y aunque el sistema hidrológico asociado al Balsas en Oaxaca tiene una presión media, los problemas de erosión en esta zona disminuyen la cantidad de agua disponible en la región Mixteca (López y Bautista, 2000; Gobierno del Estado de Oaxaca, 2011). Como observación personal, en los últimos años el río Xiquila (región Cañada) y el arroyo Santo Domingo (Valles Centrales), hábitats de *N. moralesi* y *N. imeldae* respectivamente, han sufrido cambios drásticos; el primero por el depósito directo de desechos pecuarios en el río y el segundo por la introducción de lobina negra (*Micropterus salmoides*), especie voraz que ha desplazado casi en su totalidad a los peces nativos de este sistema.

Si se habla de las categorías de peligro en las que se incluyen los *Notropis* del sur del país, además de estar incluidas en algún estatus de conservación dentro la legislación mexicana, también se incluyen en la lista roja de la Unión Internacional por la Conservación de la Naturaleza y un listado independiente del estatus de conservación de los peces de Norteamérica (Cuadro 2). En contraste, los estudios que incluyen a estas especies son escasos: dos estudios de alimentación (Reyes, 2004; Trujillo-Jiménez y Castro-Lara, 2009) y dos fichas técnicas (Martínez-Ramírez, 2002; Soto-Galera y Alcántara, 2007); aunque el primer autor de estos estudios deja constancia del grado de infestación parasitaria, producto de la

introducción de especies parásitas exóticas que poseen algunas poblaciones de *N. moralesi*, no se ha realizado un seguimiento de esta situación en la actualidad.

Respecto a los integrantes del género *Profundulus*, actualmente todos los peces pertenecientes a este grupo muestran abundancias bajas, sobre todo por estar recluidos en manantiales y cabeceras de los ríos (Ornelas-García *et al.*, 2015). Aunque oficialmente *P. hildebrandi* es el único que se encuentre legalmente reconocido como vulnerable (SEMARNAT, 2010), esto puede deberse a la poca investigación sobre este taxón, aunque el marcado endemismo de los profundúlidos es motivo suficiente para prestar atención sobre estas especies.

Se ha planteado el uso del modelado de nicho de especies en peces dulceacuícolas con fines de conservación (Chu *et al.*, 2005; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2006; Hopkins & Burr, 2009; Markovic *et al.*, 2012; Poulos *et al.*, 2012; Maloney *et al.*, 2013), de ahí que el trabajo aquí presentado sirve como antecedente para tres fines: primero, identificar las zonas que cumplan con las condiciones ideales para la presencia de cada especie; segundo, permitir la búsqueda futura de nuevas poblaciones, ya sean las más sanas o bien, las que se encuentren en mayor riesgo de desaparecer; y tercero, generar una aproximación de la dinámica ecológica de estos peces, más allá de la presión humana directa a la que están sometidos los ríos de México. Todo esto para incentivar más estudios sobre los ríos del estado que hasta el día de hoy han recibido poca atención, para lograr mecanismos adecuados de manejo y acciones de restauración adecuados en estos sistemas ecológicos.

Cuadro 2. Estatus de conservación de las tres especies de *Notropis* del estado de Oaxaca.

Especie	Nombre Común	Jelks <i>et al.</i> (2008)	UICN (2014)	NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010)
<i>Notropis boucardi</i>	Carpa del Balsas	Amenazada	-	Amenazada
<i>Notropis moralesi</i>	Carpa del Atoyac	Amenazada	En peligro crítico	Amenazada
<i>Notropis imeldae</i> *	Carpa de Tepelneme, sardinita de Río Verde	En peligro	Vulnerable	Sujeta a protección especial

*Como *N. cumingii*.

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo General

Generar modelos de nicho ecológico de algunas de las especies primarias de peces pertenecientes a los géneros *Notropis* y *Profundulus* que se distribuyen en el sur de México, para estimar su distribución potencial, tomando en cuenta el potencial competidor entre estas especies, con el fin de explicar su distribución real y detectar posibles zonas de alta presión competitiva.

4.2 Objetivos específicos

1. Generar modelos de nicho ecológico, mediante el uso del algoritmo MAXENT para estimar la distribución potencial de *Notropis boucardi*, *N. imeldae*, *N. moralesi*, *Profundulus balsanus*, *P. mixtlanensis*, *P. oaxacae*, *P. punctatus* y dos posibles nuevas especies actualmente adscritas a *P. punctatus*.
2. Estimar el traslape de nicho trófico fundamental, mediante el algoritmo de Warren *et al.* (2009), para inferir el potencial competidor por hábitat entre estas especies.
3. Calcular el traslape de nicho trófico, mediante estudios de contenido estomacal y trabajos previos, para inferir el potencial competidor por alimento entre las especies que se encuentren distribuidas dentro de las mismas subcuencas.
4. Realizar un análisis espacial de superposición de mapas, tomando en cuenta los traslapes de nicho, para detectar zonas de alta presión competitiva.

5. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

5.1 Delimitación de la distribución general

Para delimitar el área de estudio, solo se tomaron en cuenta las subcuencas en las que actualmente se tiene certeza de la presencia de *Notropis boucardi*, *N. imeldae*, *N. moralesi*, *Profundulus balsanus*, *P. mixtlanensis*, *P. oaxacae* y *P. punctatus*. En este trabajo se incluye además el reconocimiento de dos posibles nuevas especies, *P. sp* “Tehuantepec” y *P. sp* “Papaloapan”, que actualmente se les considera como parte de *P. punctatus*.

Se tomaron en cuenta los registros disponibles en la Colección de Peces de Aguas Continentales del CIIDIR Unidad Oaxaca, IPN y los disponibles en el sitio web Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2009).

La distribución geográfica actual contemplada en este trabajo para *Notropis boucardi*, *N. imeldae* y *N. moralesi*, se basa en los trabajos de Martínez-Ramírez (1999), Schönhuth *et al.* (2001), Schönhuth & Doadrio (2003) y Schönhuth *et al.* (2008), donde consideran a *N. moralesi* con una amplia distribución. La distribución geográfica actual de las especies pertenecientes al género *Profundulus* se basa en los trabajos de Martínez-Ramírez (1999), Morcillo (2004), Ornelas-García *et al.* (2015) y Morcillo *et al.* (2016). Los dos mapas resultantes al unir las localidades de colecta tomando en cuenta los sistemas hídricos a los que pertenecen dichos sitios se presenta en la Figura 2.

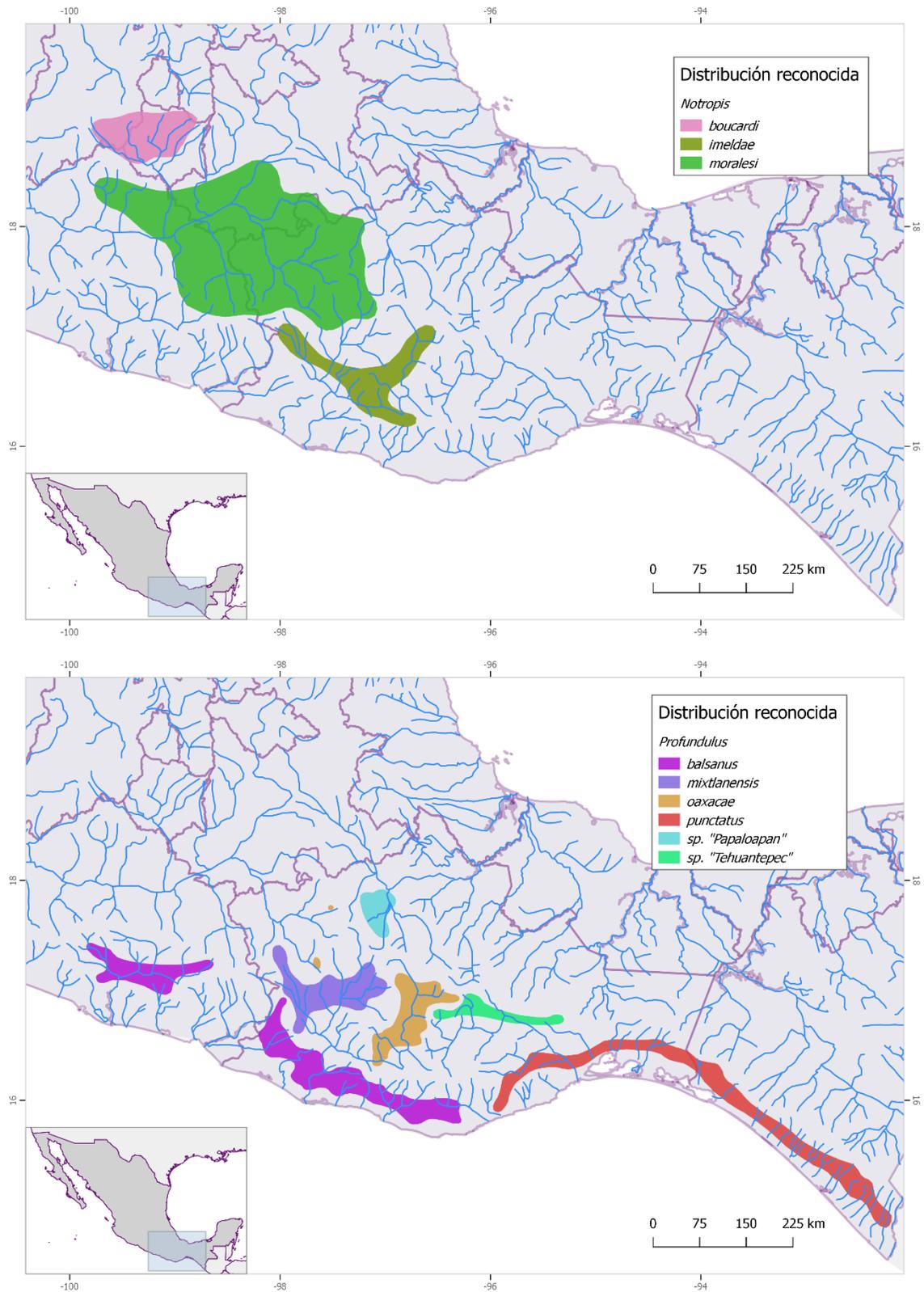


Figura 2. Distribución reconocida de las especies de los géneros *Notropis* y *Profundulus* en el sur de México. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1.

5.2 Generalidades

Los peces del género *Notropis* y *Profundulus* estudiados en este trabajo se distribuyen en al menos 19 cuencas hidrológicas. Los nombres, límites y claves de estos sistemas hídricos se presentan, de acuerdo a la División Hidrológica de Aguas Superficiales de la CONAGUA, considerada para la realización de la Red Hidrográfica escala 1:50000 edición 2.0 (INEGI, 2010). Estos sistemas hidrológicos ocupan una superficie total de 128,421.34 km², lo que representa el 6.53% de la superficie nacional (Figura 3).

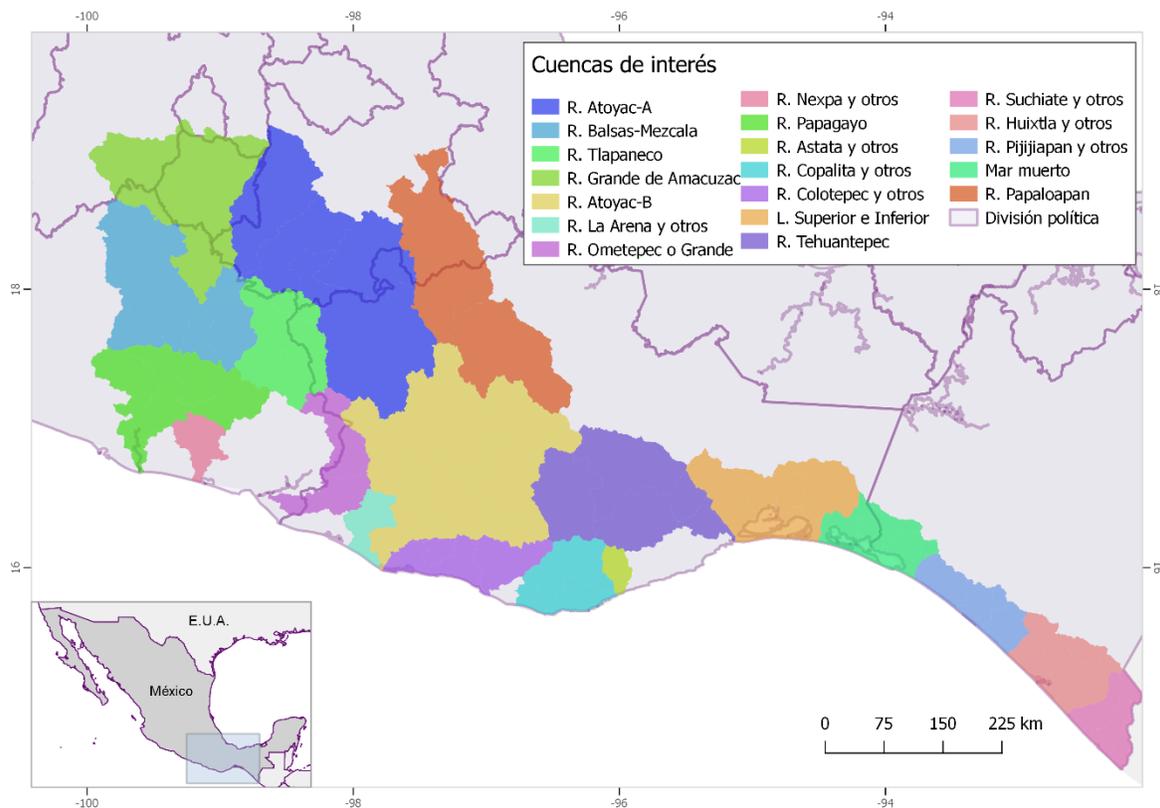


Figura 3. Subcuencas utilizadas para delimitar la zona de estudio. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1 con base a la información de INEGI (2010).

5.3 Regionalización

De acuerdo con Espinosa *et al.* (2008), la zona de estudio se encuentra principalmente dentro de la provincia biogeográfica Sierra Madre del Sur, Costa del Pacífico y Depresión del Balsas, aunque también incluye porciones de las provincias de Oaxaca, Eje Volcánico y Soconusco (Figura 5). Según las Ecoregiones Dulceacuícolas del mundo (Freshwater Ecoregions of the World), esta zona pertenece al Reino Neotropical y a las Ecorregiones Río Balsas (nº 169), Sierra Madre del Sur (nº 170), Papaloapan (nº 171) y Chiapas-Fonseca (nº 201), donde el principal tipo de hábitat son ríos costeros tropicales y subtropicales (TNC y WWF, 2013).

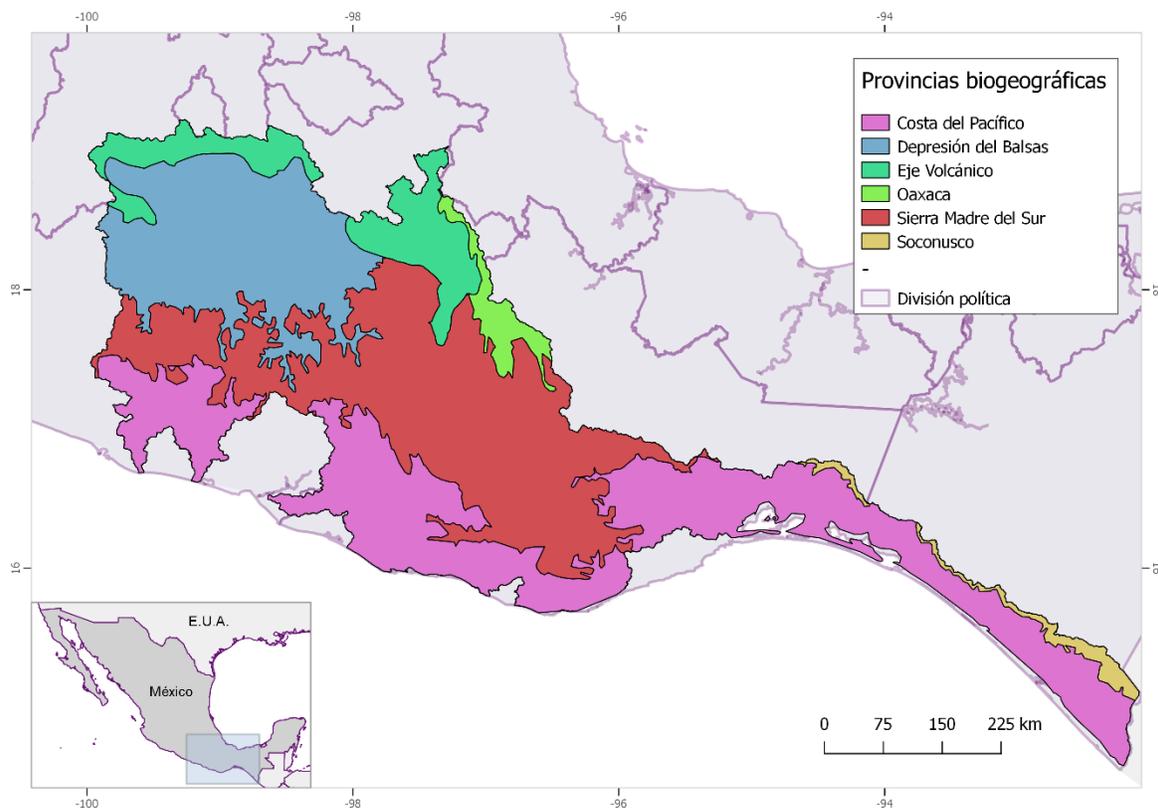


Figura 5. Provincias biogeográficas del área de estudio. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1 con base a la información de Espinosa *et al.* (2008).

Fisiográficamente, la zona más amplia corresponde a las provincias Cordillera Costera del Sur, Sierras orientales, y Sierras y Valles de Oaxaca (Cervantes-Zamora *et al.*, 1990) (Figura 6).

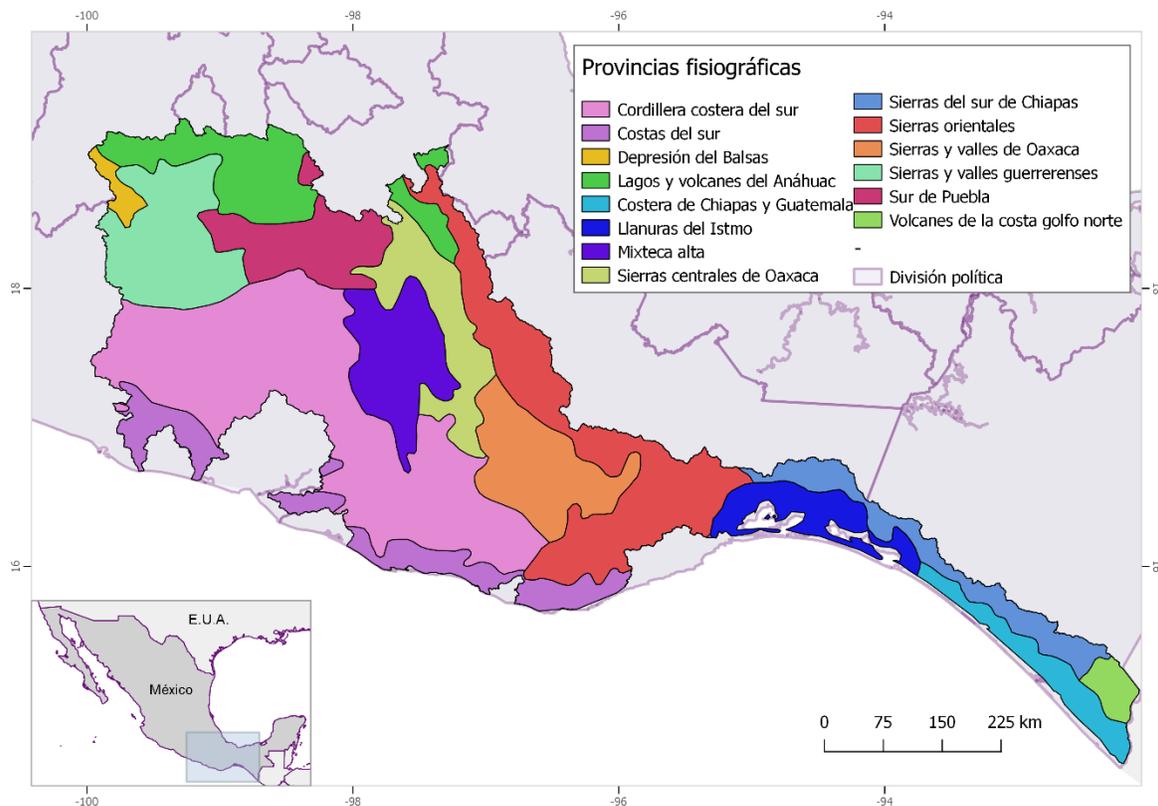


Figura 6. Provincias fisiográficas del área de estudio. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1 con base a la información de Cervantes-Zamora *et al.* (2008).

En términos de división política de México, las subcuencas de estudio incluyen el 100% de territorio del estado de Morelos, 70.45% del estado de Oaxaca, 46.36% del estado de Puebla, 39.93% del estado de Guerrero, 12.78% del Estado de México y partes residuales del estado de Veracruz y la Ciudad de México (INEGI, 2010) (Figura 7).

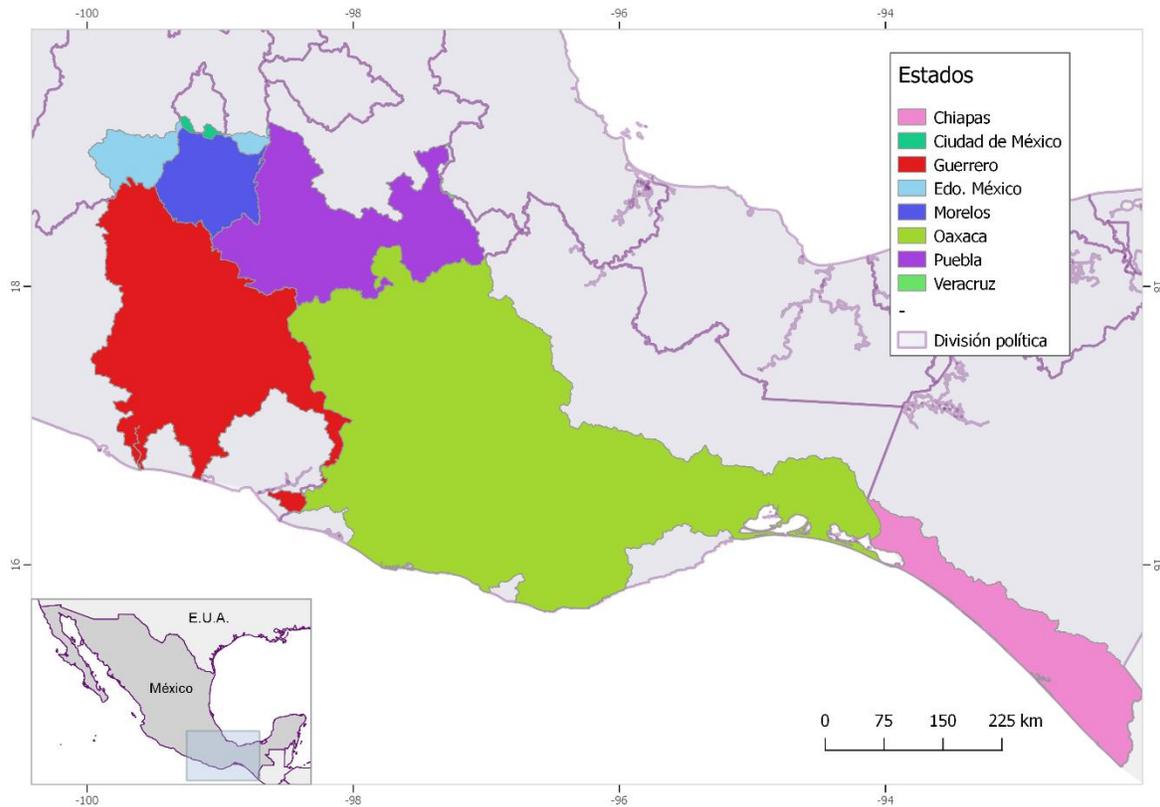


Figura 7. Estados que incluye el área de estudio. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1.

5.5 Áreas Naturales Protegidas y Regiones Prioritarias

De acuerdo con la CONANP (2016), dentro de esta zona, se encuentra porciones de al menos 24 áreas naturales protegidas de tipo federal, donde sobresalen las Reservas de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, El Triunfo y Sierra de Huautla; los Parques Naturales de Huatulco, Lagunas de Chacahua y Grutas de Cacahuamilpala; y los Santuarios Naturales de Playa de Puerto Arista, Playa de Escobilla y Playa de Bahía de Chacahua. También incluye cinco regiones hidrológicas prioritarias: Cabecera del Río Lerma, Río Amacuzac-Lagunas de Zempoala, Río Papagayo-Acapulco, Río Verde-Laguna de Chacahua y Soconusco

(Figura 8); 1983 sitios prioritarios acuáticos epicontinentales para la conservación de la biodiversidad (943 de prioridad media, 581 de prioridad alta y 459 de prioridad extrema, Figura 9); además de reconocerse 12 corredores biológicos que coinciden en este espacio (Figura 10).

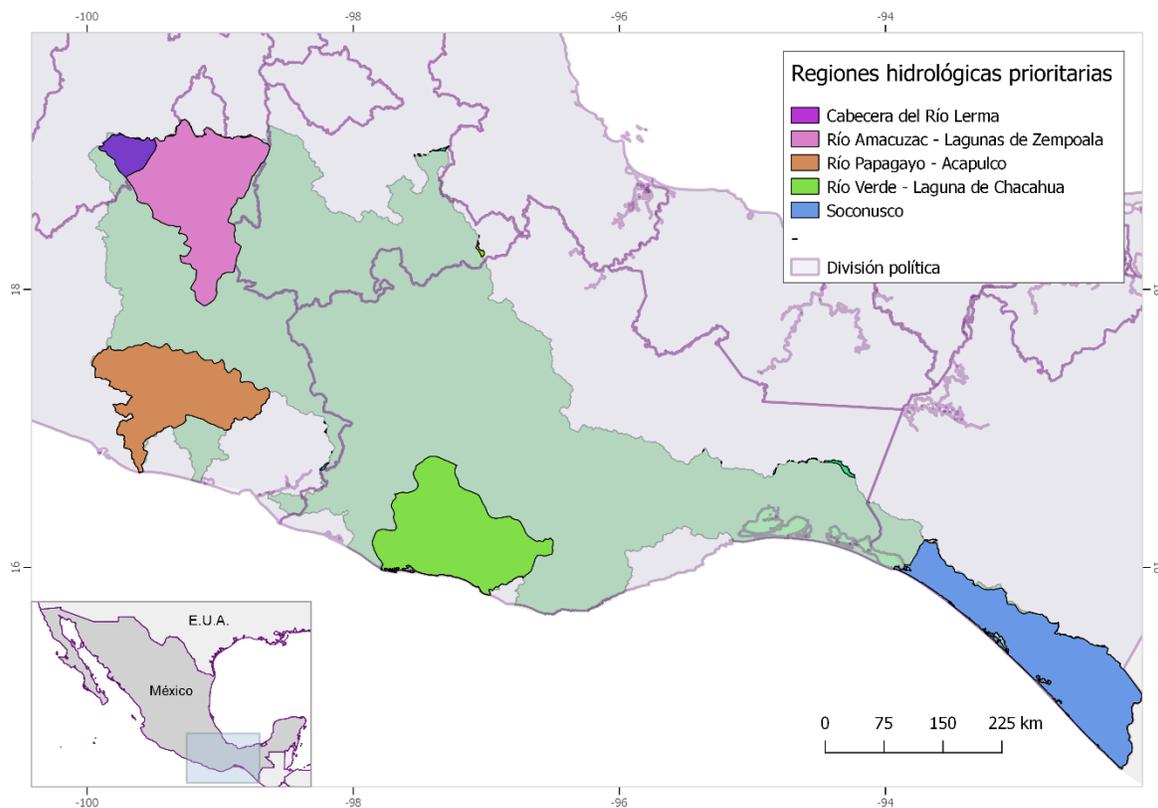


Figura 8. Cinco regiones hidrológicas prioritarias en el área de estudio. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1 con información de CONANP (2016).

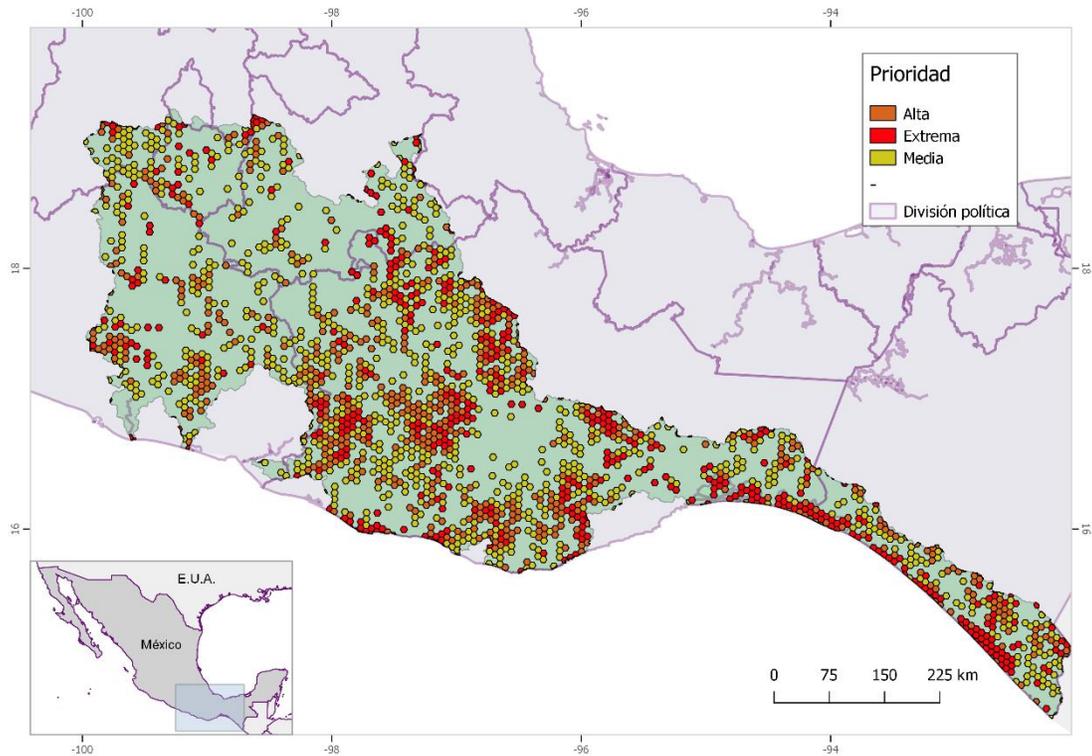


Figura 9. Sitios prioritarios acuáticos epicontinentales para la conservación de la biodiversidad en el área de estudio, con prioridad media, alta y extrema. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1 con información de CONANP (2016).

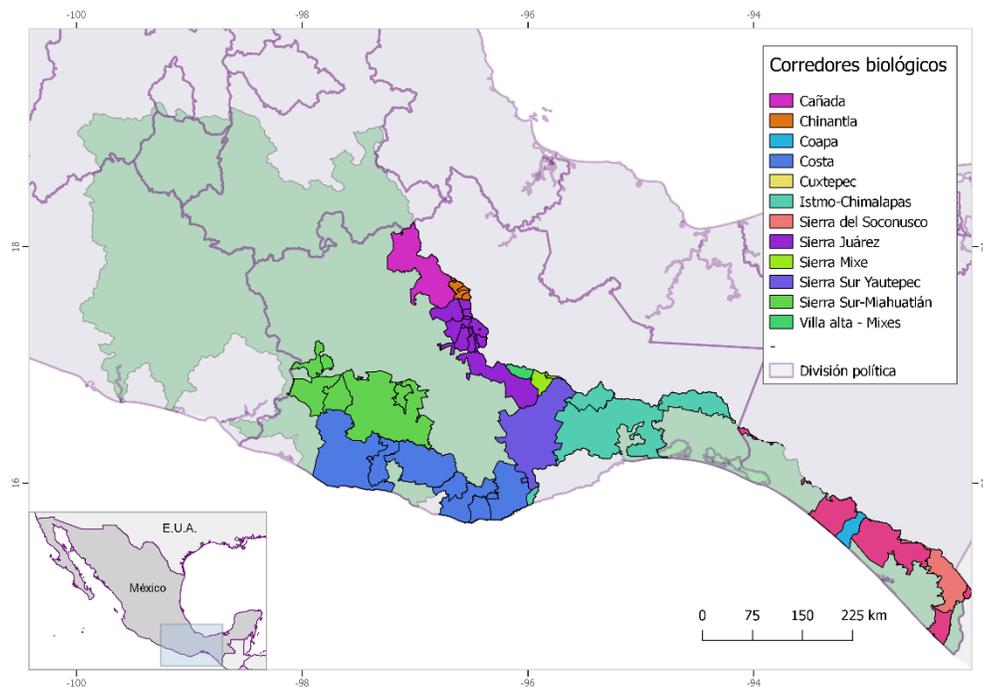


Figura 10. Doce corredores biológicos en el área de estudio. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1 con información de CONANP (2016).

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Modelado y traslape de nicho fundamental

Registros georreferenciados de presencia

Se obtuvieron los registros georreferenciados de las bases de datos tanto de la Unidad de Informática para la Biodiversidad del Instituto de Biología de la UNAM que contiene información de la Colección Nacional de Peces de la misma institución, de la Colección Nacional de Peces Dulceacuícolas de México de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN y otras colecciones disponibles en el sitio web Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2009), así como de la Colección de Peces de Aguas Continentales del CIIDIR Unidad Oaxaca, IPN, cuyos registros fueron los más numerosos. Se validaron los registros curatoriales de cada especie, tomando en cuenta tres elementos principalmente: 1. La distancia de las coordenadas proporcionadas con respecto a los flujos de agua; 2. su correspondencia con la localidad indicada; y 3. la identidad taxonómica, considerando que la especie indicada estuviera dentro de la considerada como distribución natural. Se revisaron de manera directa los ejemplares de las colecciones del CIIDIR Oaxaca y para el caso de los ejemplares pertenecientes al género *Notropis* los de la colección del Instituto de Biología de la UNAM. Por motivos prácticos de la construcción de los modelos, de manera adicional todos los registros que no estuvieran separados por al menos 1 km de distancia fueron considerados como duplicados y no se tomaron en cuenta.

Se conformó una base de datos con un total de 234 registros, donde 23 pertenecen a *Notropis boucardi*, 14 a *N. imeldae*, 50 a *N. moralesi*, 51 a *Profundulus balsanus*, 27 a *P. mixtlanensis*, 21 a *P. oaxacae* y 34 a *P. punctatus*. También se consideraron siete registros para *P. sp.* "Tehuantepec" y siete más para *P. sp.* "Papaloapan", tomando en cuenta los trabajos de Martínez-Ramírez (1999), Morcillo (2004), Ornelas-García *et al.* (2015) y Morcillo *et al.* (2016).

El manejo de base de datos, ajuste geográfico, corroboración de localidades y la eliminación de duplicados se efectuó en el software QGIS 2.6.1 (QGIS Development Team, 2016) utilizando las capas de la Red Hidrográfica escala 1:50000 edición 2.0 (INEGI, 2010) y de los servicios openlayer de Google Earth y Google Street (Google, 2016).

Modelado de nicho

Se tomaron como referencias las coberturas ambientales publicadas por Domisch *et al.* (2015), quienes generaron una serie de capas con variables medioambientales específicas para sistemas dulceacuícolas. Estas capas contienen valores relacionados con clima, topografía, vegetación, geología, suelos y distancia a centros urbanos, aunque para este trabajo solo se utilizaron las correspondientes a clima y topografía. Su resolución es de 30" (1 km aproximadamente), y los valores climáticos son derivados de los disponibles en Worldclim que incluyen: temperaturas ambientales medias anuales y mensuales, estacionales, máximas y mínimas de los meses más cálidos y fríos, húmedos y secos, además de isotermas (Hijmans *et al.*,

2005). La característica más importante de estas capas es que solo manejan los flujos hídricos como área de existencia, por lo que su uso solo requiere un paso extra de ajuste de coordenadas de los registros obtenidos para la modelación, pues éstos deben de encontrarse justo sobre los pixeles que la capa considera un río, porque desviaciones de unos pocos metros generan errores en los modelos. Para los modelos en total, se consideraron 22 variables, tres de tipo topográfico y 19 climáticas (Cuadro 3).

Cuadro 3. Variables utilizadas en la construcción de modelos. Fuente Hijmans *et al.* (2005).

Tipo	Clave	Descripción
Topográfica	dem_min	Elevación mínima
	dem_max	Elevación máxima
	Dem_range	Rango de elevación
	Dem_avg	Elevación promedio
Climática	Bioclim 1	Temperatura media anual
	Bioclim 2	Temperatura media diurna
	Bioclim 3	Isotermas
	Bioclim 4	Estacionalidad de la temperatura
	Bioclim 5	Temperatura máxima del mes más cálido
	Bioclim 6	Temperatura mínima del mes más frío
	Bioclim 7	Rango de temperatura anual
	Bioclim 8	Temperatura media del trimestre más húmedo
	Bioclim 9	Temperatura media del trimestre más seco

Continuación Cuadro 3.

Tipo	Clave	Descripción
	Bioclim 10	Temperatura media del trimestre más cálido
	Bioclim 11	Temperatura media del trimestre más frío
	Bioclim 12	Precipitación anual
	Bioclim 13	Precipitación del mes más húmedo
	Bioclim 14	Precipitación del mes más seco
	Bioclim 15	Estacionalidad de la precipitación
	Bioclim 16	Precipitación del cuatrimestre más húmedo
	Bioclim 17	Precipitación del cuatrimestre más seco
	Bioclim 18	Precipitación del cuatrimestre más caliente
	Bioclim 19	Precipitación del cuatrimestre más frío

Tomando en cuenta la distribución de los registros y el área geográfica de interés, que es solo una porción del sur del país, se cortaron las capas entre las coordenadas -100.5° y -91.5° de longitud y 19.5° y 15° de latitud.

La preparación de las capas climáticas (conversión de formato, extracción de variables y corte de capas), se efectuó en el paquete estadístico R 3.2.4 x64 bajo la interfaz RStudio 0.99.893, utilizando las librerías “raster” y “maps” (Hijmans *et al.*, 2016).

Para modelar el nicho ecológico y obtener los mapas de distribución geográfica potencial de las especies de estudio, se utilizó el algoritmo de aprendizaje automático (machine learning) Maxent (Maximum Entropy Modeling; Phillips *et al.*, 2006), dado que este algoritmo puede trabajar adecuadamente con registros que solo indiquen presencias. Otros algoritmos requieren datos de ausencia y/o abundancias para poder ser utilizados (métodos de regresión, redes neurales, Random forest, etc.) (Anderson *et al.*, 2002). En este caso los datos de ausencias disponibles no pueden ser atribuidos a variables netamente abióticas, pues es presumible que las interacciones de competencia y depredación sean determinantes en altitudes más bajas.

Maxent estima la probabilidad de ocurrencia, comparando la probabilidad más cercana a ser homogénea según los datos con los que fue alimentado. Se dice que cuando los elementos de un conjunto que son equiprobables, su entropía es máxima; es decir, este estado sería el más esperado por el modelo al momento de compararse distintos puntos y sus variables climáticas buscando similitudes (Phillips *et al.*, 2006). Lo anterior se debe a que el nivel de respuesta de un organismo a una variable bioclimática no necesariamente se da de manera lineal, Maxent cuenta con una serie de ajustes que le permiten simular seis relaciones distintas de respuesta al entorno bioclimático (respuestas lineales, cuadráticas, basadas en covarianzas, etc.), todas ellas acompañadas con un ajuste de regularización, que dependiendo del área proyectada, establece la tolerancia para esperar una presencia según el modelo, con lo que evita el sobreajuste (Phillips *et al.*, 2006). Es por eso que se generaron modelos con seis distintos arreglos de ajustes para MAXENT bajo

distintos grados de regularización (0.5 - 4.0), lo que resultó en 48 modelos para cada especie.

La evaluación de los respectivos modelos se efectuó con la prueba “Receiver Operating Characteristic (ROC) y su prueba estadística derivada, el área bajo la curva (AUC) (Pearson *et al.*, 2006). Esta curva toma valores entre 1 (prueba perfecta) y 0.5 (prueba inútil), y se interpreta como la probabilidad de que ante un par de puntos, uno con presencia y otro con ausencia, el algoritmo los califique adecuadamente. También se calificó la tasa de omisión promedio para cada ajuste (Pearson *et al.*, 2007), y la complejidad del modelo por medio del estadístico de Akaike (Burnham & Anderson 2004; Warren & Seifert, 2011). Siguiendo estos criterios, se seleccionó un modelo final por especie.

De los mejores modelos generados para cada especie, se procedió a comparar sus resultados, por medio del algoritmo propuesto por Warren *et al.* (2009) que permite estimar la equivalencia ecológica de dos especies en términos de su nicho fundamental. Los valores de este índice van de 1 para especies con alto traslape y 0 para especies sin coincidencia de nicho.

Para la creación de mapas se utilizó el programa QGIS 2.6.1. Los modelos, el traslape y su evaluación se calcularon en el paquete estadístico R 3.2.4 x64 bajo la interfaz RStudio 0.99.893 utilizando las librerías “dismo” 1.0-15 (Hijmans *et al.*, 2016) y “ENMeval” (Muscarela *et al.*, 2014).

6.2 Nicho trófico

Se recopilaron datos publicados en estudios de dieta de las especies de interés. Las especies que cuentan actualmente con estudios previos de este tipo son: *Notropis boucardi* (Trujillo-Jiménez y Castro-Lara, 2009), *Notropis moralesi* (Reyes, 2004), *Profundulus balsanus* (Gómez-Ricardez, 2011), y *Profundulus mixtlanensis* (González, conv. per. 2015). Los listados de los tipos de alimentos encontrados en estos trabajos se contrastaron según su afinidad taxonómica para facilitar su comparación, pues categorías taxonómicas de presas demasiado específicas obedecen a la distribución geográfica de éstas; el objetivo de este apartado no es detectar la competencia por alimento real, si no la competencia potencial; es decir, la detección de preferencias alimenticias en rasgos generales (es difícil afirmar que los peces discriminan su alimento por género, por ejemplo, cuando los insectos por familia suelen compartir ciclos de vida y hábitos conductuales similares). Se complementaron estos datos con la disección de ejemplares de *N. moralesi*, *N. imeldae* y *P. oaxacae*.

La disección de cada organismo se realizó con un bisturí, iniciando con un corte a la altura del ano hasta el istmo opercular para poder extraer el aparato digestivo, el cual fue conservado en alcohol etílico al 70%.

En un segundo momento, se retiró el aparato digestivo del alcohol y se hidrató para eliminar el exceso de conservante. Del tracto digestivo se extrajo su contenido de manera gradual colocándolo en una caja Petri para posteriormente analizarlo en un

microscopio estereoscópico Carl Zeiss modelo Stemi 2000-C. Se identificaron los componentes hasta el menor nivel taxonómico permitido por el grado de digestión del alimento, utilizando guías y claves (Needham y Needham, 1938; García, 2007). Cada tipo de alimento se agrupó según su categoría taxonómica o empírica (definida por el observador).

Los datos obtenidos fueron registrados en el programa Microsoft Excel 2016, donde también se calculó la dieta con los métodos numérico (Granado, 1996), la amplitud de nicho trófico con el índice de Levins y el traslape trófico con el índice de MacArthur y Levin estandarizado (Krebs, 1989) (Cuadro 4).

Cuadro 4. Fórmulas utilizadas para la estimación de dieta y traslape trófico.

Valor obtenido	Fórmula
Método numérico	$\%NO = (n/NP) * (100)$ NO= numérico. n= número de veces de un mismo componente alimenticio determinado en el tracto digestivo. NP= número total de tractos digestivo analizados.
Índice de Levins (Amplitud trófica)	$B = 1 / \sum p_j^2$ B=Amplitud trófica p_j^2 =proporción del recurso j usado
Índice de MacArthur y Levin (Traslape trófico)	$M_{jk} = \sum p_{ij} p_{ik} / \sum p_{ij}^2$ M _{jk} = Traslape de nicho de la especie k sobre la especie j. p _{ij} = proporción del recurso i usado por j. p _{ik} = proporción del recurso i usado por k.

Para finalizar este apartado, cada tipo de alimento se clasificó en cuatro clases de organismos acuáticos, según la zona en la columna de agua donde pude encontrarse (Cuadro 5), y de esta manera inferir parte de los hábitos de depredación por parte de los peces.

Cuadro 5. Clasificación de los tipos alimenticios usados en este trabajo.

Clases de organismos acuáticos	Características
Bentos	Elementos que se encuentran en el fondo. Detrito, algas que se fijan al sustrato y larvas y ninfas de insectos que habitan en el fondo del río.
Necton	Presas con nado activo, que pueden estar en distintas zonas de la columna de agua, como hemípteros o coleópteros nadadores adultos o algunas larvas (dípteros) o náyades (odonatos).
Pleuston	Elementos que se encuentran justo en la superficie de agua. Pueden ser plantas flotantes, insectos que habitan ahí (hemípteros de la familia Gerridae) u ovopositan ahí (dípteros adultos, etc.).
ND	Elementos que no se pueden determinar donde se encuentran. Principalmente restos de insectos sin identificar, que pudieran ser insectos que incidentalmente cayeran en el agua y fueran consumidos mientras flotan en el agua, mientras se hunden o cuando se encuentran totalmente en el fondo.

6.3 Detección de zonas de interés

Se sobrepusieron los mapas de las especies con un traslape de nicho fundamental mayor a 0.75 y distribución conjunta a nivel subcuenca. Promediando los valores de idoneidad, en estos mapas se muestran las zonas propicias para la presencia de más de una especie. Se discute su posible importancia como zonas de búsqueda, conservación y estudio.

Con el conjunto total de los modelos, se generó un mapa que muestra las zonas prioritarias de búsqueda, tomando en cuenta zonas de alta idoneidad que no tienen registros de colecta en las bases de datos revisadas.

Por último, de manera complementaria, se realizaron algunas salidas exploratorias, en donde se pone a prueba de manera preliminar la capacidad predictiva de estos modelos para localizar poblaciones aun no descubiertas.

La concordancia de las predicciones se midió con el estadístico Kappa de Cohen (Manel *et al.*, 2001), donde se compara si los resultados observados son superiores a los esperables por el azar. El estadístico Kappa se calcula según la siguiente fórmula:

$$\frac{(a + d) - \left(\frac{(a + c)(a + b) + (b + d)(c + d)}{n} \right)}{n - ((a + c)(a + b) + (b + d)(c + d))/n}$$

En donde:

a= Positivos verdaderos.

b= Falsos positivos.

c= Falsos negativos.

d= Negativos verdaderos.

n= Total de búsquedas en campo.

Los valores de este estadístico van de 0.0-0.4 que indican una precisión leve, respecto a la concordancia del modelo con la realidad; siguiendo los valores de 0.4-0.6 considerados como de ajuste moderado, de 0.6-0.8 substancial y de 0.8-1.0 casi perfecto (Hurtado-Aguilar, 2007).

7. RESULTADOS

7.1 Modelado de nicho

Se compararon las evaluaciones de los modelos generados, priorizando las tasas de omisión obtenidas, los valores de AUC generados y la complejidad del modelo (en ese orden). Las gráficas de rendimiento de todos los modelos se pueden consultar en el Anexo 2. A continuación, se presentan los mapas de distribución geográfica potencial generados para cada especie. Los valores marcados en los mapas corresponden a los niveles de idoneidad estimados con el modelo (máxima idoneidad= 1). Para fines ilustrativos, en cada mapa se marca la distribución reconocida actualmente. Las implicaciones más sobresalientes de los modelos se discuten en el siguiente apartado.

Género *Notropis*

Notropis boucardi

Se estima que la distribución potencial de este ciprínido es restringida, aunque incluye ríos anexos que no están contemplados actualmente y con los que no se alimentó al algoritmo (Figura 11).

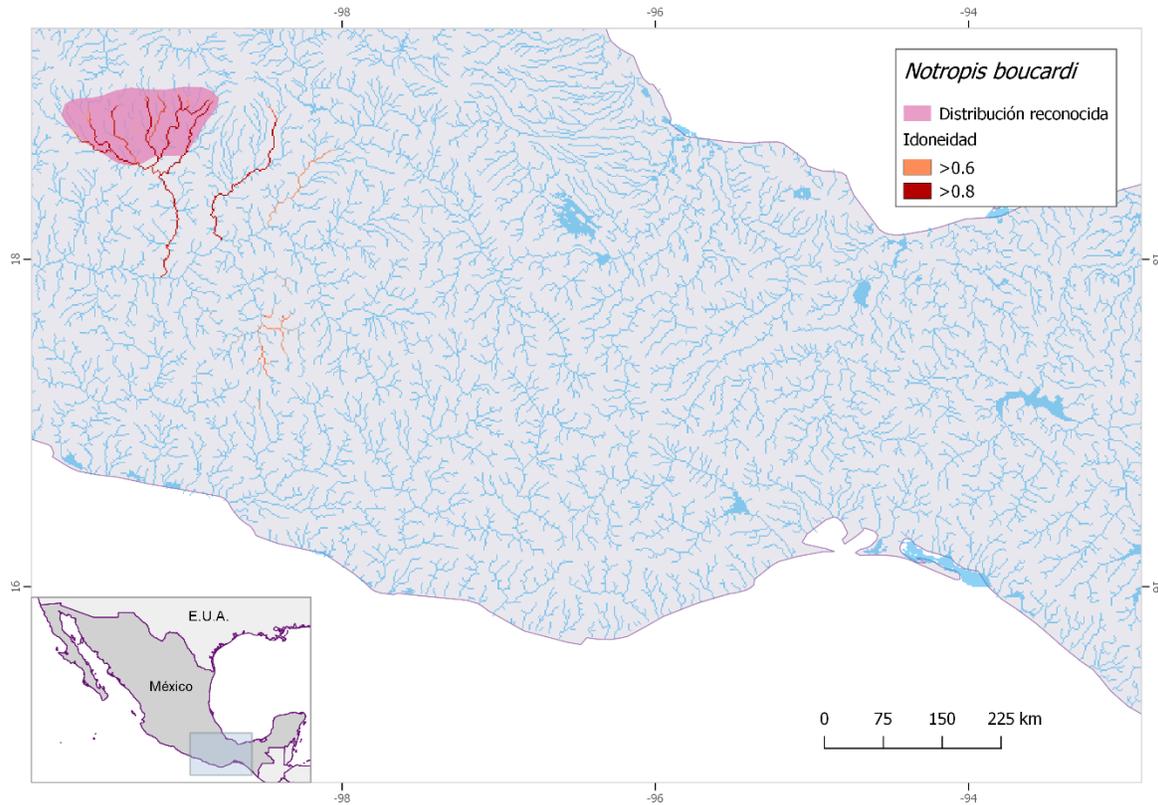


Figura 11. Distribución geográfica potencial de *Notropis boucardi* generada con Maxent. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1.

Notropis imeldae

El hábitat idóneo que el algoritmo estima para esta especie es mayor a su distribución reconocida (idoneidad >0.6) (Figura 12), incluyendo sobre todo flujos que corresponden al Río Mixteco y el Río Tlapaneco, hábitat actual de *N. moralesi*; resalta que el modelo ilumina una zona específica de la cuenca del río Tehuantepec, zona de importancia para la búsqueda de nuevos registros, como se comentará más adelante.

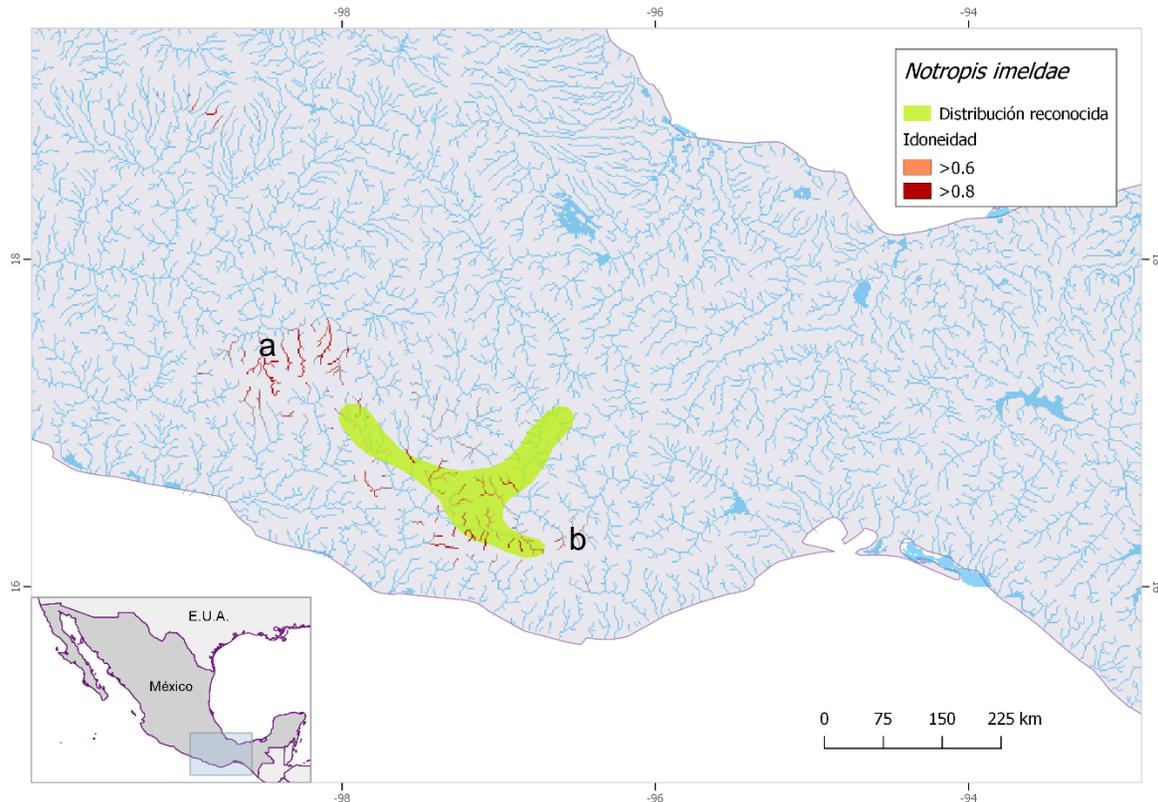


Figura 12. Distribución geográfica potencial de *Notropis imeldae* generada con Maxent: a) Río Mixteco-Tlapaneco, b) Cuenca del río Tehuantepec. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1.

Notropis moralesi

El modelo predice una distribución mucho más restringida que la reconocida actualmente (idoneidad >0.6) (Figura 13). A pesar de que el algoritmo fue alimentado con registros de una región mucho más amplia. Esto significa que solo existe consistencia bioclimática en una zona, que justamente está cerca de la localidad tipo de esta especie. Parece que los registros al oeste no tuvieron suficiente peso en el modelo, aunque toda la distribución reconocida de esta especie es marcada, cuando se considera una idoneidad del 50%.

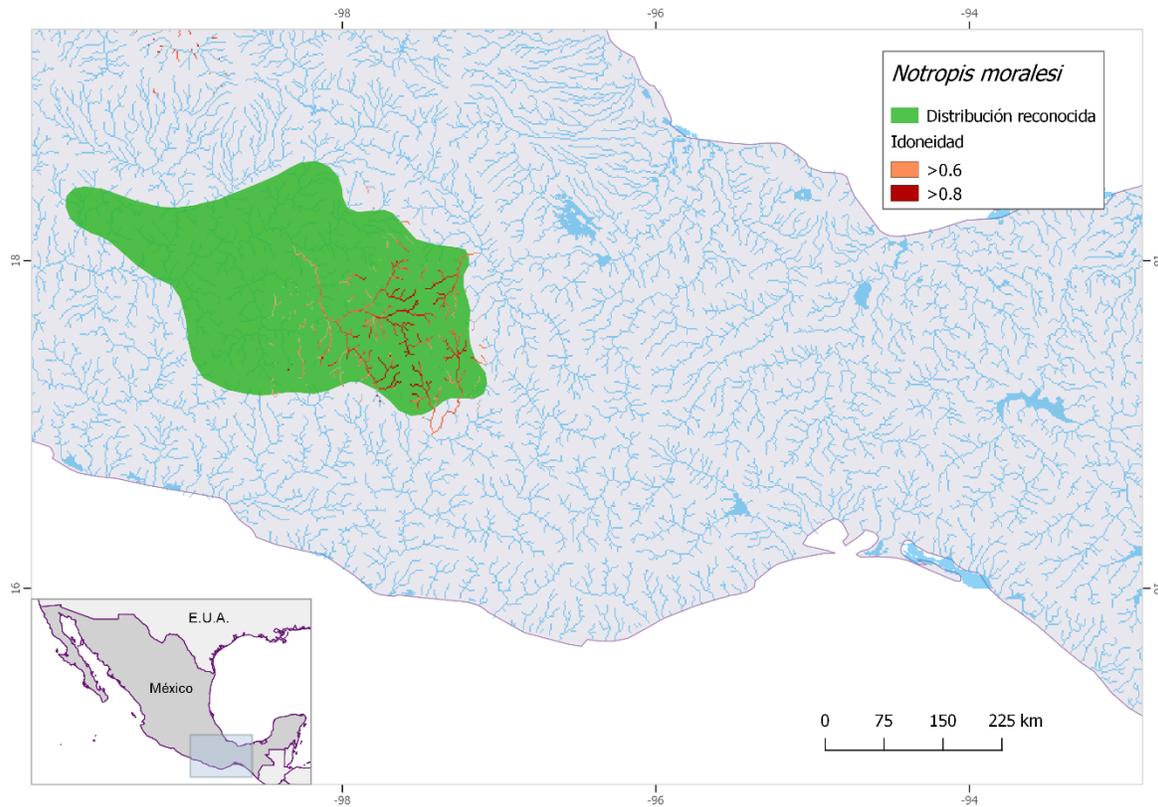


Figura 13. Distribución geográfica potencial de *Notropis moralesi* generada con Maxent. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1.

Género *Profundulus*

Profundulus balsanus

Para esta especie se predice una distribución potencial muy similar a la reconocida actualmente (Figura 14). El modelo indica que el espacio discontinuo de la distribución de esta especie presenta un entorno idóneo para el hábitat de esta especie, por lo que es posible que la ausencia de registros de *P. balsanus* en esta zona es simplemente debido a falta de muestreos.

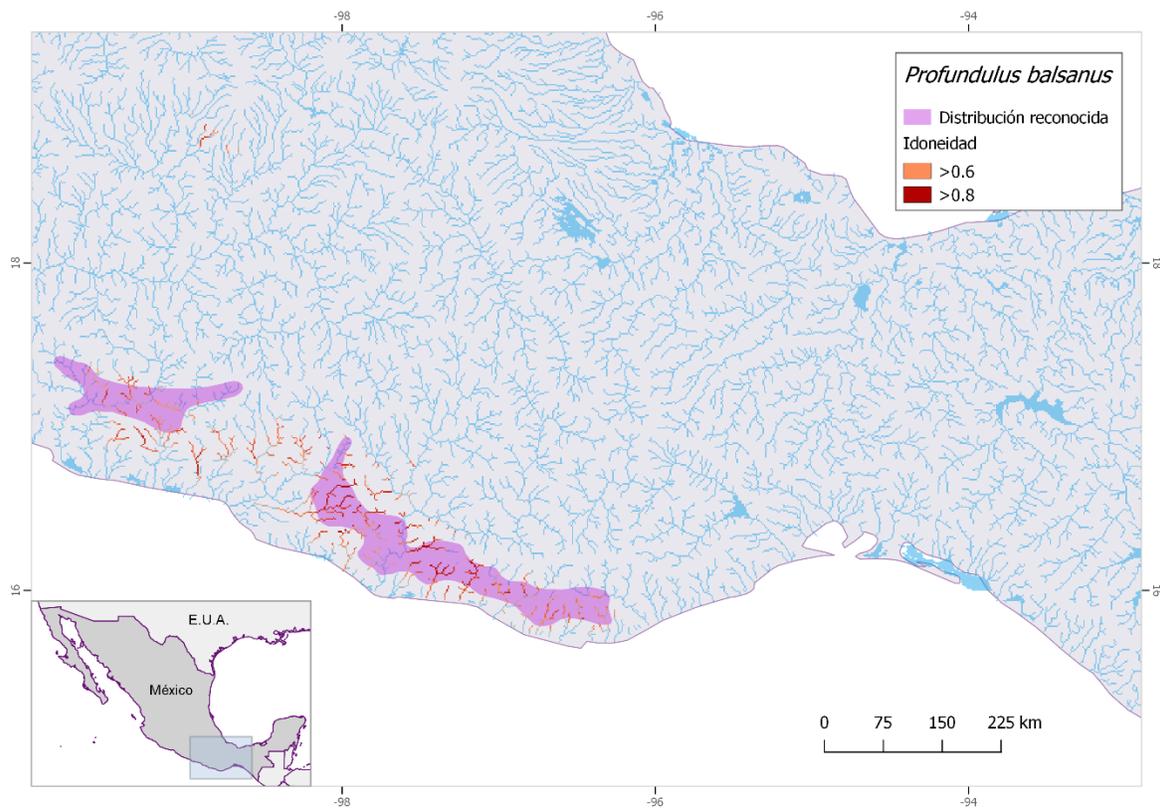


Figura 14. Distribución geográfica potencial de *Profundulus balsanus* generada con Maxent. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1.

Profundulus mixtlanensis

La distribución predicha por el modelo es ligeramente mayor a la reconocida actualmente (Figura 15). No todos estos ríos han sido explorados, aunque es evidente que existe una alta consistencia bioclimática en esta región, con lo que se confirmaría a *P. mixtlanensis* como una especie de distribución restringida.

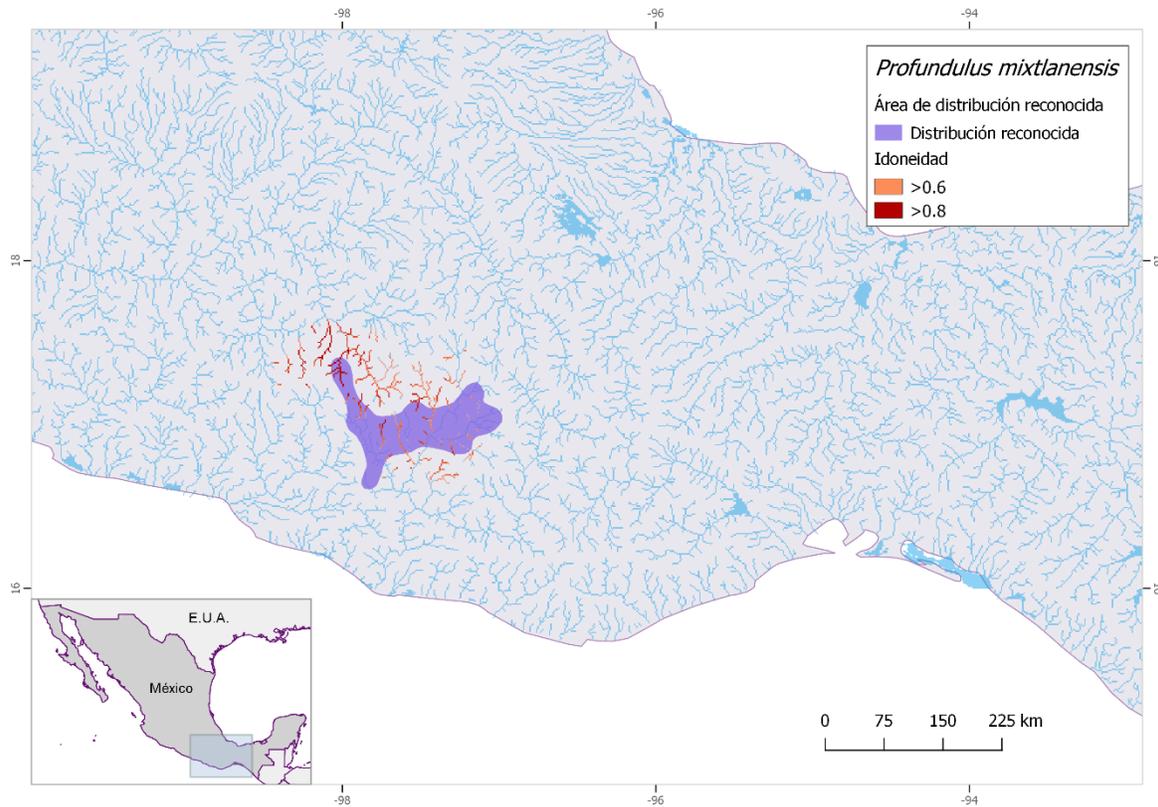


Figura 15. Distribución geográfica potencial de *Profundulus mixtlanensis* generada con Maxent. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1.

Profundulus oaxacae

La distribución estimada para este pez es menos a la reconocida actualmente, aunque se marcan como idóneos una cantidad importante de tributarios del sistema Atoyac-Verde en el sur que no han sido explorados en la actualidad (Figura 16). El flujo principal de este sistema el modelo no lo considera propicio, lo que puede relacionarse con que esta es una de las especies que típicamente domina en las cabeceras de los ríos donde aún sobrevive.

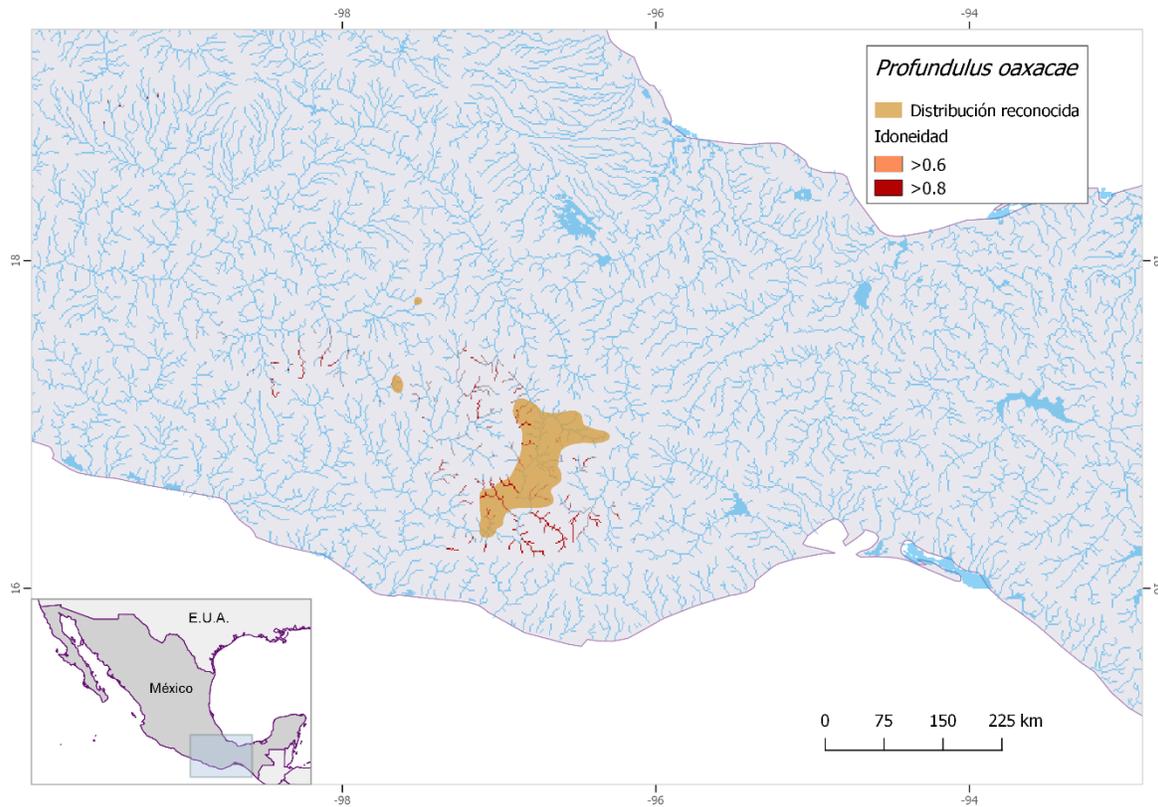


Figura 16. Distribución geográfica potencial de *Profundulus oaxacae* generada con Maxent. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1.

Profundulus punctatus

Esta es la especie que se distribuye más al sur de la zona de estudio, y el modelo aquí presentado remarca sobre todo la costa de Chiapas (Figura 17). Los ríos marcados idóneos por el modelo son todos asociados al sistema costero, por lo que su hábitat parece ser altamente específico.

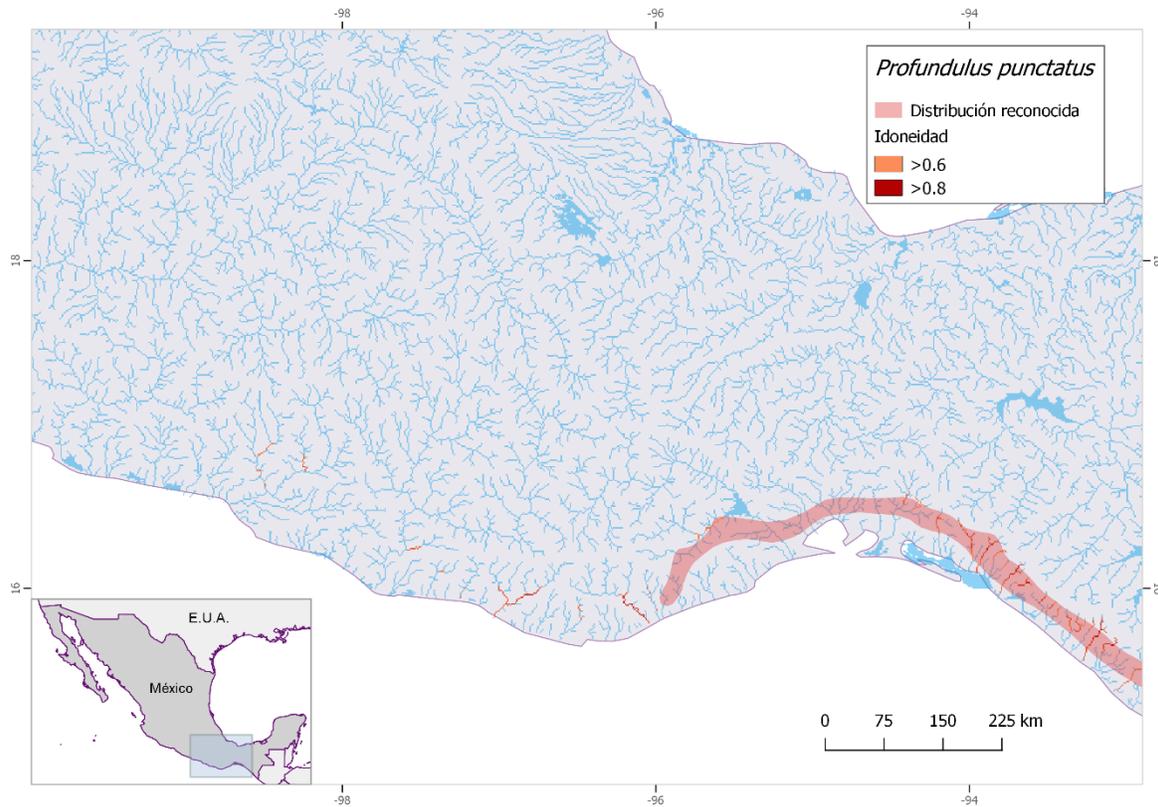


Figura 17. Distribución geográfica potencial de *Profundulus punctatus* generada con Maxent. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1.

Profundulus sp. “Papaloapan” y *Profundulus* sp. “Tehuantepec”

Los ejemplares que en este trabajo se consideran como parte de *Profundulus* sp. “Papaloapan” fueron colectados en dos ríos tributarios del Río Grande o Quiotepec en el sistema del Río Papaloapan. El modelo resultante identifica únicamente esta área, junto con un río más al norte, como las de idoneidad para esta especie. Es la especie con la distribución potencial más restringida analizada en este estudio, y su modelo es consistente con la distribución actualmente reconocida (Figura 18).

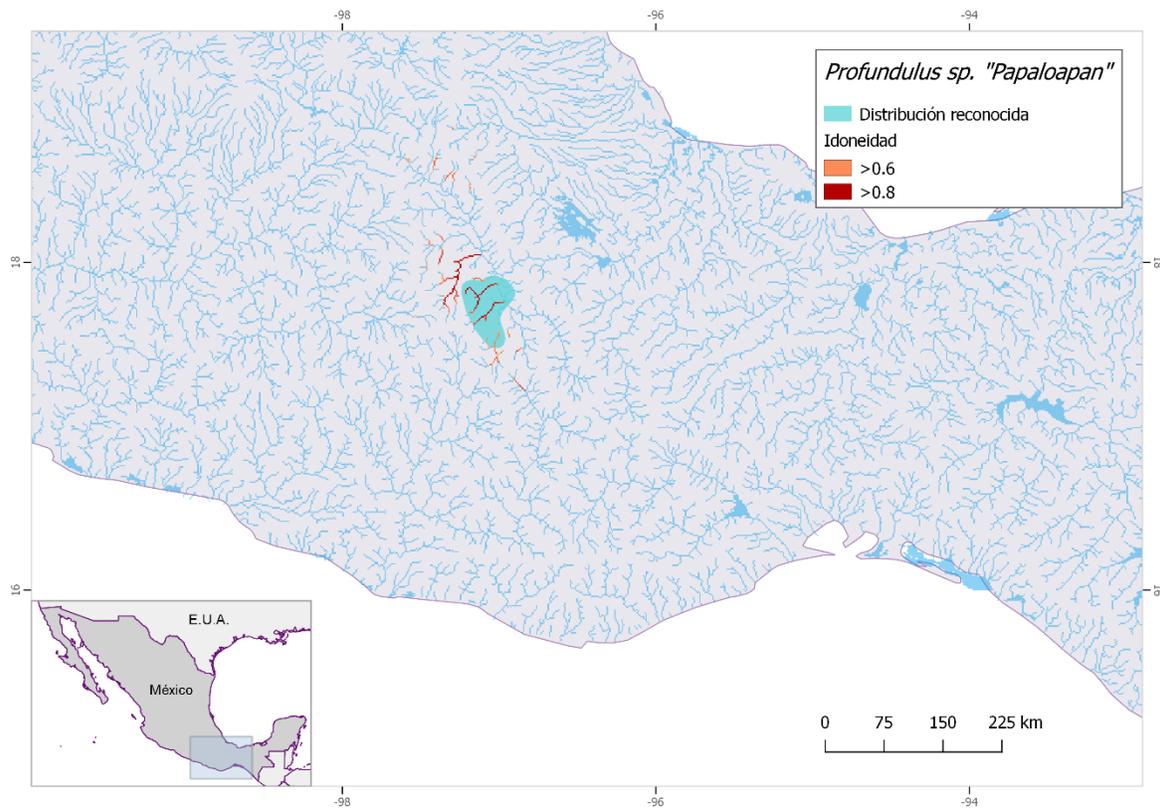


Figura 18. Distribución geográfica potencial *Profundulus sp. "Papaloapan"* generada con Maxent. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1.

La distribución potencial de *Profundulus sp. "Tehuantepec"* incluye una zona mucho más amplia de la reconocida actualmente (Figura 19). Las zonas marcadas, sin embargo, corresponden a sistemas hídricos muy diferentes. Gran parte de estos ríos no han sido explorados, por lo que este modelo ofrece una oportunidad ideal para buscar nuevos registros.

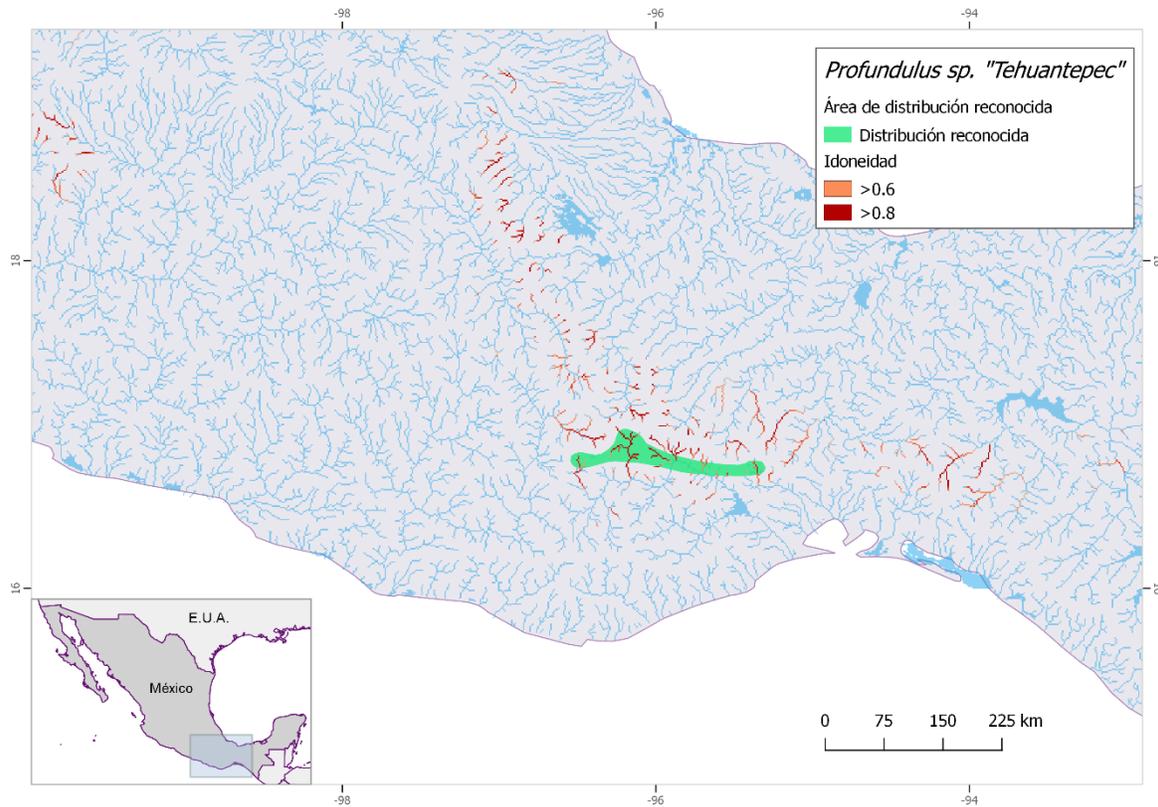


Figura 19. Distribución geográfica potencial de *Profundulus* sp. "Tehuantepec" generada con Maxent. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1.

7.2 Traslape de nicho fundamental

Se calculó el traslape de nicho fundamental (Warren, 2009) para cada par de las nueve especies consideradas en este estudio. El Cuadro 6 muestra los resultados, donde se remarcan los traslapes mayores a 0.75 calculados, así como el menor de los traslapes estimados.

Las tres especies pertenecientes al género *Notropis* tienen un alto grado de similitud en sus nichos (0.76-0.84), mientras que para *Profundulus*, solo entre *P. mixtlanesis*

y *P. oaxacae* tienen una similitud significativa (0.77); especies que también tienen un traslape alto con las especies *N. imeldae* y *N. moralesi* (0.76-0.94), con quienes comparten distribución a nivel subcuenca en la actualidad. *P. punctatus* y *P. sp.* “Tehuantepec” presentan un nicho que solo coincide en un 4.4 %, aun cuando a la segunda especie se le determina como sinónimo de la primera, por lo que este resultado puede ayudar a aclarar esta situación taxonómica.

Cuadro 6. Traslape de nicho fundamental entre las especies de *Notropis* y *Profundulus*.

	Nb	Ni	Nm	Pb	Pm	Po	PspP	Pp	PspT
Nb	1								
Ni	0.84	1							
Nm	0.76	0.78	1						
Pb	0.54	0.61	0.31	1					
Pm	0.65	0.83	0.77	0.57	1				
Po	0.73	0.94	0.76	0.43	0.77	1			
PspP	0.45	0.58	0.67	0.15	0.43	0.64	1		
Pp	0.21	0.23	0.07	0.52	0.21	0.14	0.044	1	
PspT	0.53	0.61	0.37	0.35	0.35	0.61	0.47	0.29	1

Nb *N. boucardi*; Ni *N. imeldae*; Nm *N. moralesi*; Pb *P. balsanus*; Pm *P. mixtlanensis*; Po *P. oaxacae*; PspP *P. sp.* “Papaloapan”; Pp *P. punctatus*; PspT *P. sp.* “Tehuantepec”.

7.3 Nicho trófico

Todas las especies analizadas en este apartado son predominantemente predadoras de insectos. Los organismos analizados directamente para este estudio corresponden a 130 ejemplares de *N. moralesi*, 40 de *N. imeldae* y 40 de *P. oaxacae*, y se revisaron de manera directa 80 de las 160 muestras del trabajo de González (conv. per. 2015). Los resultados para *P. balsanus* de Gómez-Ricardez (2011) corresponden al análisis de 54 tractos digestivos y los de *N. boucardi* de

Trujillo-Jiménez y Castro-Lara (2009) al de 294 ejemplares. Las demás especies no fueron consideradas en este apartado por no encontrarse distribuidas directamente en las mismas subcuencas ni presentar un alto grado de traslape fundamental que justifique su disección. En el Cuadro 7 se muestran los resultados del análisis de contenido estomacal, donde se resaltan las presas principales y el tipo de presa predominante de consumo. Posteriormente, se muestran los traslapes de nicho trófico entre estas especies (Cuadro 8).

Cuadro 7. Porcentajes de los elementos alimenticios estimados bajo el método numérico.

Categoría	<i>N. boucardi</i>	<i>N. imeldae</i>	<i>N. moralesi</i>	<i>P. balsanus</i>	<i>P. mixtlanensis</i>	<i>P. oaxacae</i>
Molusca	0	0	0	1.03	0	0
Annelida	0	0	0	0	0.58	0
Anfipoda	0	0	0.17	0	1.45	0
Acarina	5.6	0	0	0	0	0
Araneae	0	0	0	1.03	0	1.09
Blattaria	0	0	0	0	0.15	0
Coleoptera	5.7	8.02	0.68	15.97	1.45	15.84
Diptera	55.4	30.19	52.48	17	31.64	41.88
Ephemeroptera	16.7	14.44	4.62	3.61	21.19	3.61
Hemiptera	0	2.09	0	10.31	0.15	4.61
Hymenoptera	5.8	6.91	0.51	3.09	5.08	4.9
Lepidoptera	0	0	0.85	0	0	0
Megaloptera	0	0	0.17	0.52	0	0
Neuroptera	0	0	0	0.52	2.18	0
Odonata	0	0	0	5.16	1.45	0
Plecoptera	0	2.26	2.22	4.63	0.44	3.02
Trichoptera	8.7	15.76	7.52	4.63	22.35	12.19
Huevos de insecto	0	0	17.78	0	0.73	0
Restos de insecto	0	7.61	6.32	9.46	6.24	6.44
Restos de pez	0	0	0	0	0.29	0
Algas macroscópicas	2.1	11.88	1.37	13.17	0.15	5.09
Algas microscópicas	0	0.84	4.27	9.87	0.87	1.33

Continuación Cuadro 7.

Categoría	<i>N. boucardi</i>	<i>N. imeldae</i>	<i>N. moralesi</i>	<i>P. balsanus</i>	<i>P. mixtlanensis</i>	<i>P. oaxacae</i>
Materia orgánica no identificada	0	0	0.85	0	3.63	0
Detritos	0	0	0.17	0	0	0
Presa predominante	Necton/ Benton	Necton/ Benton	Necton/ Benton	Necton/ Benton	Benton/ Necton	Necton/ Benton

Se resaltan los ítems más sobresalientes.

Cuadro 8. Traslape de nicho trófico entre las especies de *Notropis* y *Profundulus*.

	<i>N. imeldae</i>	<i>N. moralesi</i>	<i>P. balsanus</i>	<i>P. mixtlanensis</i>	<i>P. oaxacae</i>
<i>N. imeldae</i>	1				
<i>N. moralesi</i>	0.79	1			
<i>P. balsanus</i>	0.77	0.58	1		
<i>P. mixtlanensis</i>	0.92	0.78	0.56	1	
<i>P. oaxacae</i>	0.91	0.88	0.79	0.82	1

Se resaltan los valores más altos de traslape.

El traslape trófico entre especies es alto, especialmente entre *N. imeldae* y *P. mixtlanensis* y *P. oaxacae*, especies que se distribuyen en la cuenca del Río Atoyac. Estos datos, aunque referenciales, proporcionan evidencia robusta de que las especies de este estudio utilizan los mismos recursos alimenticios, por lo que de llegar a encontrarse en el mismo sitio, es indudable que se encontrarían en competencia directa.

La mayor amplitud trófica fue observada en *P. balsanus* (B=0.90), siendo esta la única especie de este análisis que no es raro encontrarla conviviendo con otros peces. *N. imeldae* (B=0.59), *P. mixtlanensis* (B=0.49) y *P. oaxacae* (B=0.44) tienen

amplitudes tróficas medias y finalmente *N. moralesi* (B=0.31) y *N. boucardi* (B=0.28) resultaron ser las más especies más especialistas.

7.4 Detección de zonas de interés

7.4.1. Áreas de alta competencia potencial

Las subcuencas de los ríos Atoyac-Oaxaca de Juárez, Atoyac-San Pedro Juchatengo, Sordo y Yolatepec, pertenecientes a la cuenca “Río Atoyac” (RH20A); junto con la subcuenca Río Mixtecto (RH18Af) que pertenece al sistema Balsas, son las zonas geográficas que obtuvieron los valores más altos de idoneidad conjunta entre especies de *Notropis* y *Profundulus*. A continuación se analizan y discuten los tres casos más sobresalientes.

Notropis moralesi y *Profundulus mixtlanensis*

La distribución reconocida de ambas especies considera que habitan en los mismos ríos, aunque con áreas de contacto menores (dos en el Río Sordo y una en el Río Mixtecto). No obstante, el área bioclimática afín a ambas especies es mayor, y se encuentra espacialmente muy cercana en ambas subcuencas, incluyendo secciones principales de ríos de hasta tercer orden, por lo que el movimiento de estos peces entre microcuencas pareciera no tener barreras climáticas importantes. Sin embargo, las subcuencas que en este caso se observan, pertenecen a sistemas completamente distintos y en el presente no presentan ningún punto de unión. Los

registros de *P. mixtlanensis* en el Río Mixteco por su número parecen ser remanentes poblacionales lo mismo que los individuos vistos de *N. moralesi* en el Río Sordo, cuyas mayores abundancias se observan en algunas cuencas del sistema Balsas y en la subcuenca Río Salado perteneciente al Río Papaloapan. El motivo por el que ninguna de estas poblaciones “remanentes” se extendiera, se explicaría por la competencia potencial entre *P. mixtlanensis* y *N. moralesi*, demostrada en este trabajo (Figura 20), reflejado en el traslape fundamental (77%) y trófico (78%) entre estas dos especies.

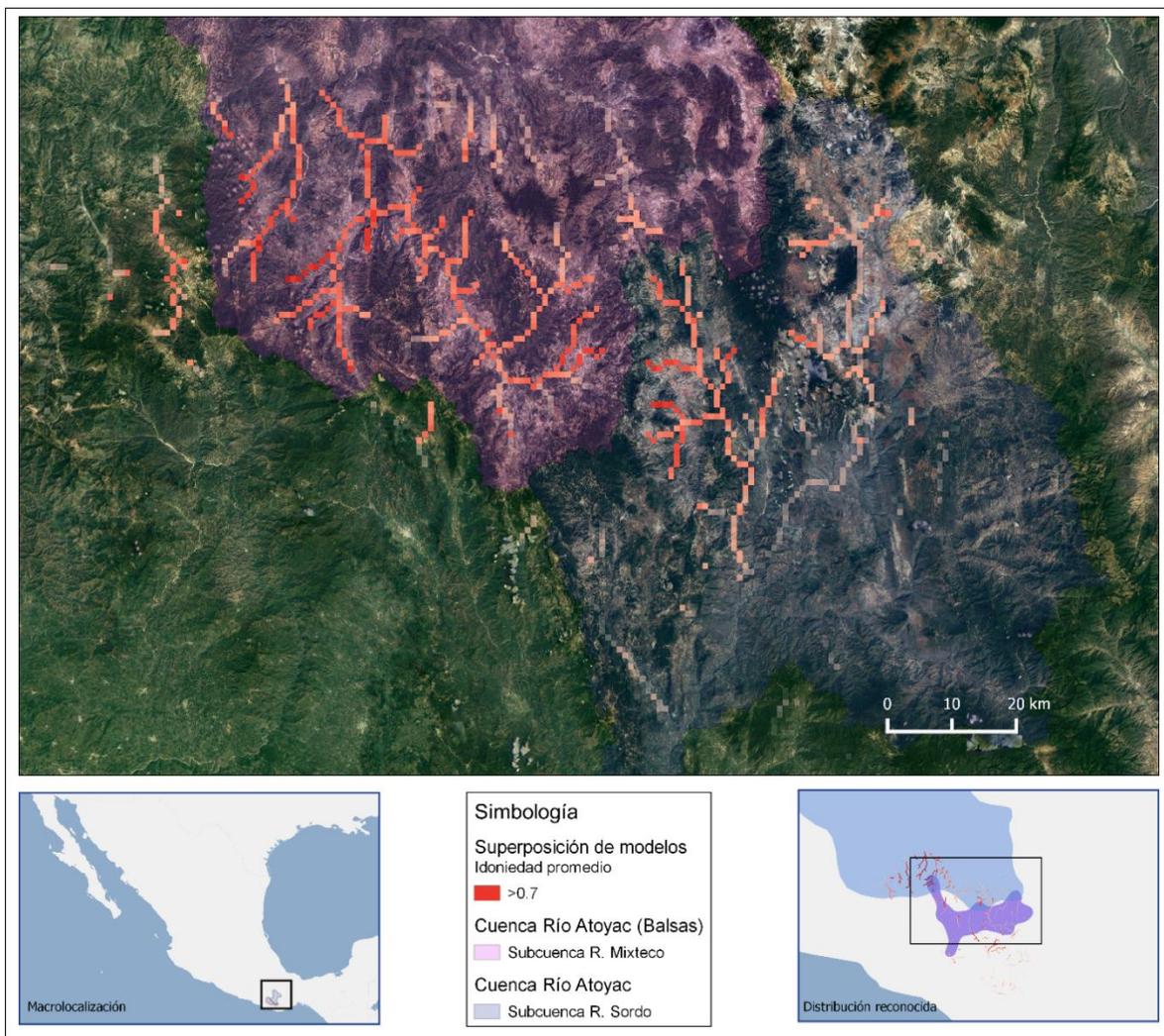


Figura 20. Área de alta idoneidad para *N. moralesi* y *P. mixtlanensis*. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1.

Notropis imeldae y *P. mixtlanensis*

Ambas especies únicamente comparten un área de contacto reconocida en la parte norte de la subcuenca del río Yolatepec, aunque de manera general, ambas especies se encuentran inmersas en la cuenca del Río Atoyac (RH20A) (Figura 21).

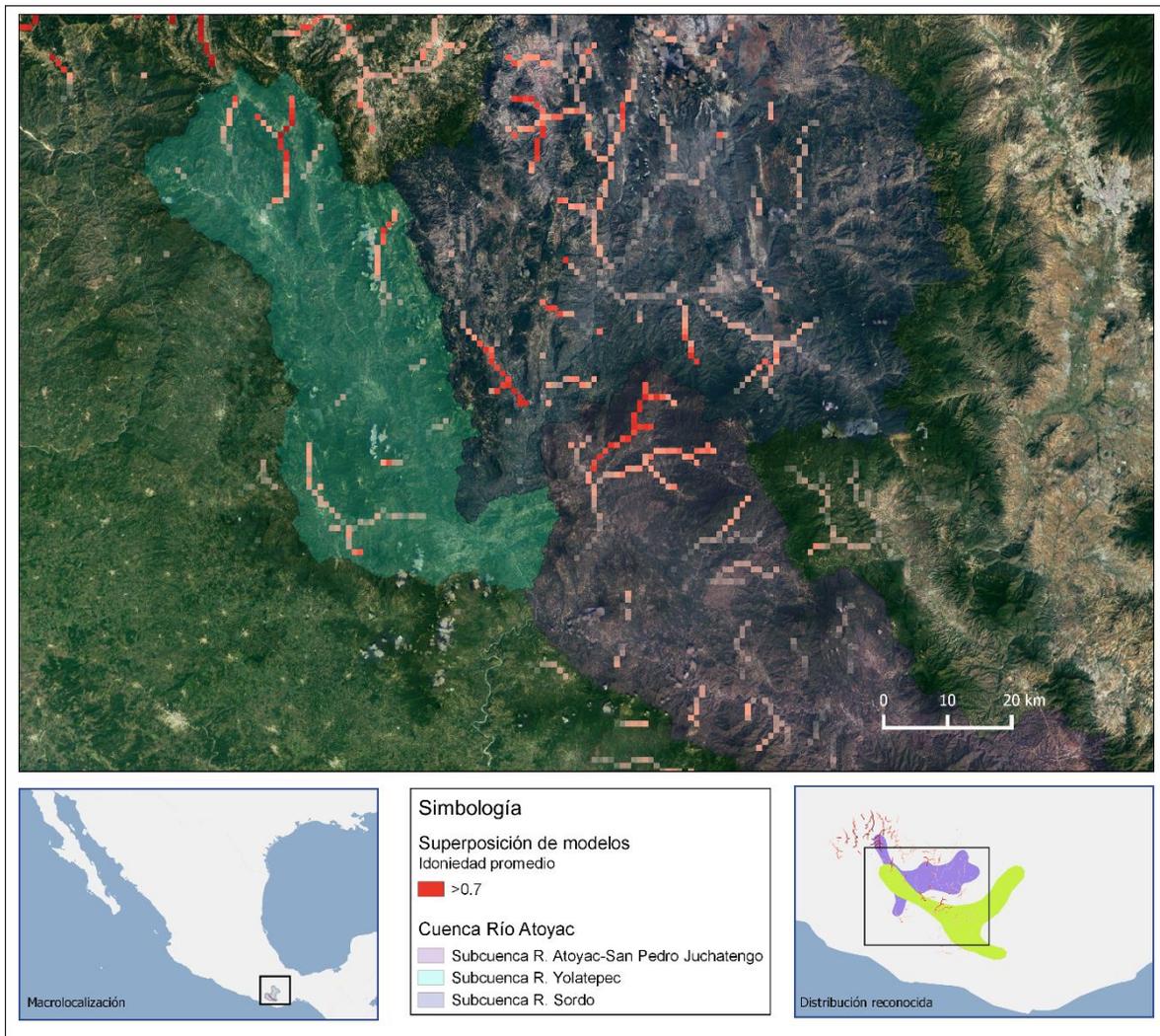


Figura 21. Área de alta idoneidad para *N. imeldae* y *P. mixtlanensis*. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1.

Al parecer, existe un componente climático que impide el tránsito sobre los flujos principales de esos cauces hídricos, lo que podría explicar porque las distribuciones de estas especies no se tienen un solapamiento mayor. Es importante señalar que la parte más norteña de la subcuenca Río Atoyac-San Pedro Juchatengo no ha sido explorada (entre los municipios de Santiago Amoltepec y Santa María Zaniza), y que el modelo aquí propuesto indica que podría existir en esta microcuenca tanto *N. imeldae* como *P. mixtlanensis* (Figura 21). El solapamiento fundamental y trófico entre estas dos especies es del 83 y 92 % respectivamente.

Notropis imeldae y *Profundulus oaxacae*

El solapamiento fundamental y trófico entre estas dos especies es del 94 y 91 % respectivamente, con distribución en las subcuentas Río Atoyac-Oaxaca de Juárez y Río Atoyac-San Pedro Juchatengo, principalmente en las cabeceras de estos sistemas. Las zonas de contacto entre estas subcuentas es el área que los modelos indican como con mayor solapamiento de idoneidad para ambas especies, aunque no incluye el flujo principal del río. Así mismo, en esta zona es donde se pueden encontrar la mayor cercanía geográfica, pudiéndose encontrar a ambas especies en una misma localidad, aunque difícilmente se les ha observado juntas. Es posible que existan ciclos o fenómenos puntuales que determinen la total dominancia de una u otra especie; aunque la zona vista más al este del mapa tampoco ha sido explorada, siendo esta área muy importante climáticamente para estas dos especies (Figura 22).

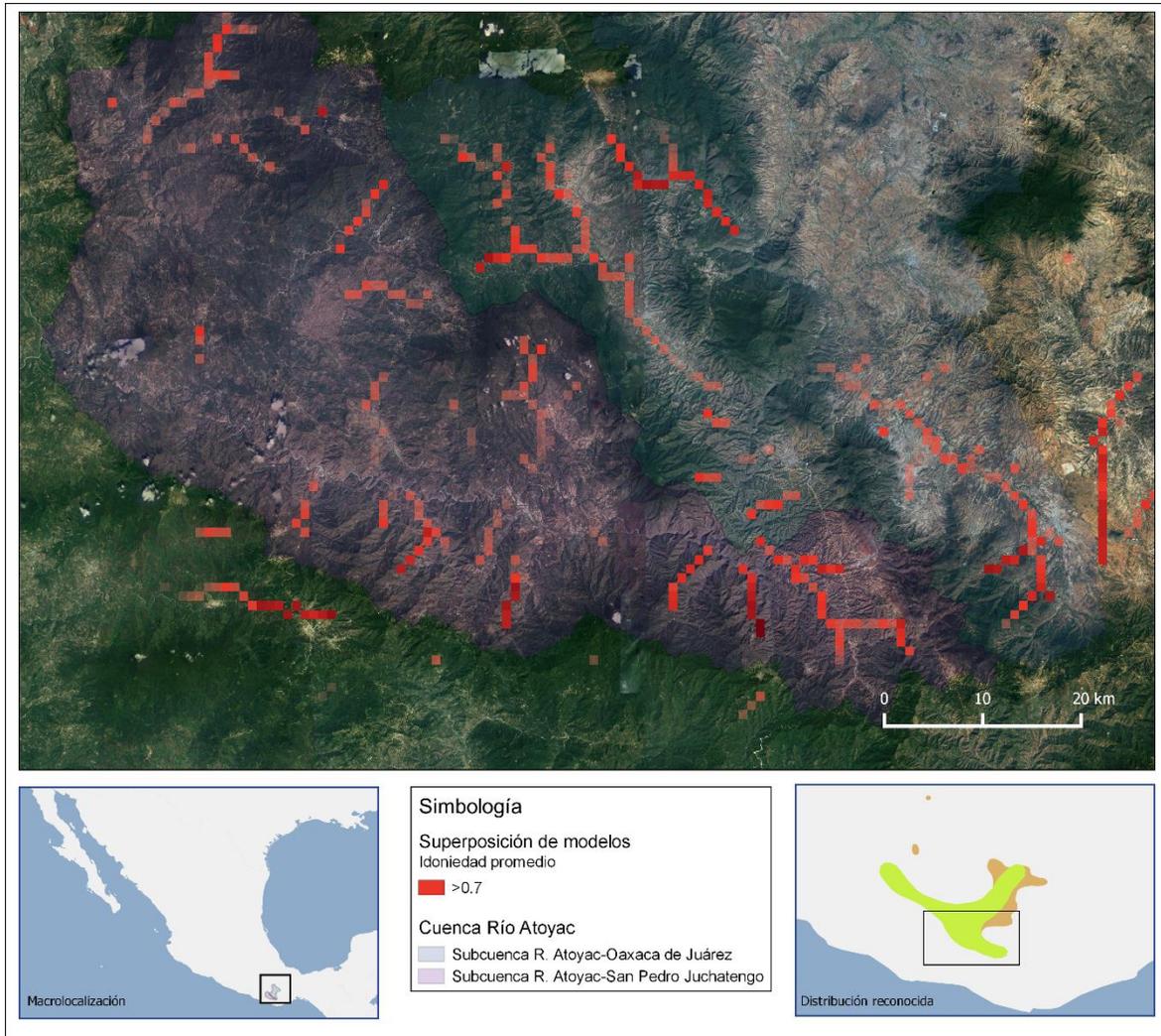


Figura 22. Área de alta idoneidad para *N. imeldae* y *P. oxacae*. Fuente: Elaborado con QGIS 2.6.1.

7.4.2. Zonas para búsqueda de nuevas poblaciones

Aunque ya se han comentado algunas áreas que es necesario explorar, de manera más general, existen zonas amplias que se pueden priorizar para exploración, utilizando modelado de nicho, en este caso, si se precisa localizar nuevas

poblaciones de peces de *Notropis* o *Profundulus*. Esto es una herramienta que va más allá de solo localizar vacíos muestrales en las bases de datos, guiándose por la nube de puntos de colecta, y puede dirigir un muestreo a zonas específicas, dependiendo de la pregunta de investigación que se pretenda resolver.

En la Figura 23, se muestra un mapa general de las zonas no exploradas cuyo muestreo podría generar nuevos registros de las especies abordadas en este trabajo, mientras que en el Anexo 3 se presenta un mapa más específico donde de manera detenida pueden observarse más detalles sobre estas áreas potenciales para explorar.

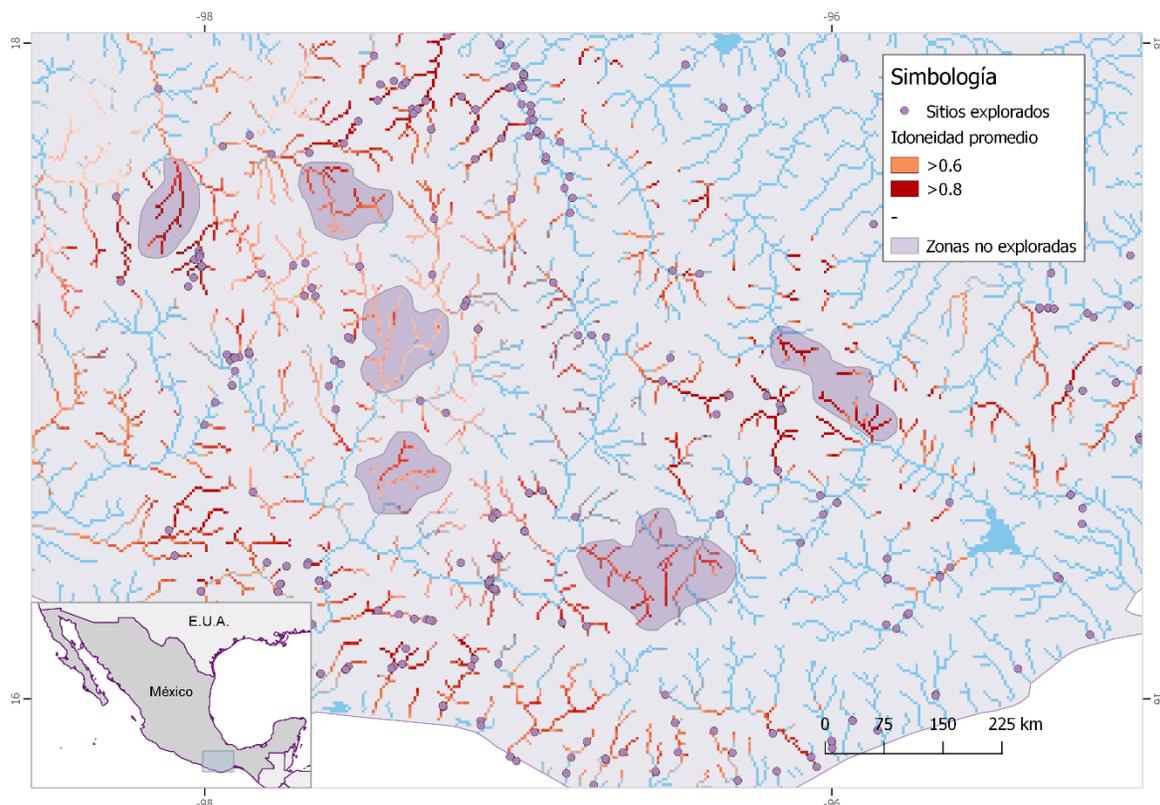


Figura 23. Áreas prioritarias para la búsqueda de poblaciones de peces pertenecientes a los géneros *Notropis* y *Profundulus*. Elaborado con QGIS 2.6.1.

Secciones importantes de los sistemas Río Atoyac, Río Tehuantepec y del Río Mixteco aún faltan por explorar, y son zonas de alta idoneidad para las especies de los géneros *Notropis* y *Profundulus*, pudiendo incluso existir zonas de la parte alta del Río Coatzacoalcos que podrían soportar la presencia de estos peces, el cual no tiene representantes registrados de ninguna especie de estos géneros.

Tomando en cuenta esto, de manera preliminar se realizaron visitas a 14 localidades distintas entre octubre de 2016 y febrero de 2017, en donde se utilizaron redes de mano, de arrastre, atarrayas, nazas, y en algunos casos, electropesca, con el único fin de confirmar la presencia o ausencia de alguna especie de *Notropis* y *Profundulus*.

En la Mixteca oaxaqueña, se visitaron los municipios de San Andrés Lagunas (dos localidades), San Pedro y San Pablo Teposcolula (una localidad), Santiago Yolomécatl (una localidad), Magdalena Peñasco (una localidad) y Santiago Yosondúa (una localidad). De estos sitios, se generaron dos nuevos registros para *Notropis moralesi* (Santiago Yolomecatl y Magdalena Peñasco, subcuenca del río Mixteco), confirmándose una ausencia en Santiago Yosondúa; aunque el modelo predijo presencias en otros tres sitios donde no fue posible ubicar a ningún pez, aunque esto se debe a la fuerte alteración que se observó en los sitios visitados, estando dos de estos ríos completamente secos y el restante con abundantes rastros de jabón y pequeñas represas.

En la Costa de Oaxaca, se visitaron los municipios de San Pedro Mixtepec (una localidad), Pluma Hidalgo (dos localidades) y Santa María Huatulco (dos localidades), donde se generaron cinco nuevos registros para *Profundulus balsanus* en las subcuencas Río Tonameca y del Río Coyula ambas dentro de la cuenca de “Río Copalita y otros”.

En los Valles Centrales, únicamente se visitó el municipio de San Baltazar Chichicapán (dos localidades) dentro de la subcuenca del Río San Antonio, perteneciente a la cuenca del Río Tehuantepec, donde se predecía la presencia de algún *Profundulus*, sin embargo en uno de los puntos el río se encontraba seco y en el otro, solo fue posible encontrar especies de peces introducidas, especialmente *Oreochromis niloticus*.

En la Sierra Sur, en la localidad de San Antonio Chiguivana, perteneciente al municipio de San Luis Amatlán, se visitó una localidad, donde se confirma la presencia de una especie de *Notropis*. Este hallazgo es sumamente importante pues amplía la distribución hacia el sureste de toda la familia Cyprinidae, pues es el primer registro en la cuenca del Río Tehuantepec del que se tiene evidencia.

En resumen, de esta búsqueda preliminar y no sistematizada, utilizando estos modelos se generaron ocho nuevos registros (cinco para *Profundulus* y tres para *Notropis*) y se confirma una ausencia, obteniendo un valor de 0.61 del estadístico Kappa, lo que significa una concordancia sustancial, de acuerdo con esta métrica,

aunque la mayoría de las predicciones imprecisas se deben a los ríos totalmente secos o modificados por su represamiento y la introducción de especies exóticas.

8. DISCUSIÓN

Estudios en México

Todos los trabajos realizados en México respecto a distribución potencial y modelado de nicho de peces dulceacuícolas han utilizado herramientas de machine learning (Maxent, GARP) como herramienta principal (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2006; Castillo-Torres, 2011; Mendoza-Portillo, 2016). Aunque ninguno utiliza para su construcción capas especialmente adecuadas para los ríos, existen otras diferencias sobresalientes respecto a este trabajo, las cuales se explican a continuación.

Dos de estos trabajos superponen los modelos resultantes para encontrar zonas de alta riqueza como guía para la propuesta de zonas de prioridad de conservación (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2006; Castillo-Torres, 2011). Para delimitar áreas de riqueza en peces, se podría simplemente sumar la cantidad de registros por río y priorizar los de mayor número de especies (sobre todo si la escala de análisis es regional), por lo que el enfoque de este trabajo es distinto. El solapamiento de áreas de distribución de especies puede implicar fenómenos ecológicos de ensamble o desplazamiento por competencia, por lo que es útil considerar variables bióticas para la construcción de mapas de distribución y modelos de nicho conjuntos (Wisniewski *et al.*, 2012; Anderson, 2017). Aunque existen trabajos en otros grupos de animales que incluyen este tipo de interacciones y que incluso evalúan el peso de las co-ocurrencias entre especies (Araujo *et al.*, 2014; Pollock *et al.*, 2014), para los

peces dulceacuícolas incluidos en este trabajo no se han realizado por lo que aquí el solapamiento de zonas de distribución se interpreta como áreas importantes de competencia potencial, hipótesis respaldada por el alto el traslape trófico potencial que tienen las especies aquí contrastadas.

Otra diferencia entre estos trabajos y el aquí expuesto es la utilización como guía de algún tipo de regionalización, ya sea biogeográfica o política. Considerando lo dicho por Soberón & Peterson (2005) en cuanto a tomar en cuenta el área accesible para cada especie ("M", según el diagrama utilizado en el modelado de nicho) para delimitar las áreas de distribución de las especies, en este trabajo se toma únicamente el factor limitante máximo en la dispersión de los peces: la cuenca. Aunque históricamente estas formaciones hidrológicas están en constante cambio, siendo los límites de algunas de estas cuencas lo relativamente jóvenes para que algunas especies de peces perduren en ambos lados de un parteaguas, no es preciso utilizar regionalizaciones biogeográficas como la reconocida por Espinosa *et al.* (2008) pues no tomaron en cuenta peces para su construcción; y aunque Domínguez-Domínguez *et al.* (2006) utilizan una regionalización que si toma en cuenta los peces, al ser específica para peces goodeidos en la región central de México no es extrapolable en este caso. Del lado contrario, los peces y la biota en general no obedecen ninguna clase de barrera geopolítica, por lo que lo ideal es modelar utilizando un límite natural (Soberón & Peterson, 2005) y posteriormente si se requiere, acotar los límites geográficos de interés, que en este caso podrían delimitarse desde nivel estatal hasta municipal.

Como última comparación, la presentación de resultados sin marcar únicamente los flujos de agua, como se ha realizado en trabajos de este tipo en México (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2006; Castillo, 2011; Mendoza-Portillo, 2016; Castillo-Torres *et al.*, 2017), conlleva inevitablemente a la sobreestimación de las áreas potenciales de distribución ya que se muestran áreas que no contienen cuerpos de agua, y debido a la escala utilizada en algunos de ellos, no es posible matizar las secciones de los ríos que los modelos puedan indicar que son más importantes en términos de nicho fundamental. Independientemente de los valores obtenidos por cada algoritmo de modelado respecto a la priorización de variables, la existencia de cuerpos de agua es irremplazable para un organismo acuático. Esto es una obviedad, pero la representación gráfica de los cuerpos de agua de manera precisa es importante para recalcar la vulnerabilidad que tienen las especies asociadas a este elemento. Aunque la resolución de las capas de Domisch *et al.* (2015) específicas para sistemas de agua dulce no es alta, cumple en señalar la mayoría de flujos de agua explorados en este trabajo.

Uso potencial de estas herramientas

La validación ideal de los modelos de distribución, es comprobar si estos concuerdan con la realidad, visitando los puntos predichos, tomando en cuenta la probabilidad de ausencia o presencia predichas (Fielding & Bell, 1997). Modelos de este tipo ya han sido utilizados con anterioridad para predecir ocurrencias con resultados significativos similares a los de este trabajo (Hurtado-Aguilar, 2007; Williams *et al.*, 2009).

Un caso extremo de este tipo de aplicaciones es el trabajo de Raxworthy *et al.* (2003), donde se realizaron exploraciones fuera del área esperada de distribución para algunos camaleones cuyos modelos de distribución potencial mostraban que eran de alta idoneidad, obteniendo como resultado la localización de especies anteriormente no descritas. El registro de una especie de *Notropis* sp. en la subcuenca del Río San Antonio, perteneciente a la parte alta de la cuenca del Río Tehuantepec es un caso similar, pues fue una búsqueda fuera del área de distribución esperada, y la identidad taxonómica de esta población recientemente encontrada parece corresponder a una especie no descrita, aunque para esto se requiere un análisis más detallado de los ejemplares colectados (estudios morfológicos y genéticos). Lo que es evidente, es que, a raíz de la evidencia de este trabajo, se infiere un evento de captura de río entre las cuencas de los ríos Atoyac y Tehuantepec antes no considerado para la expansión de la familia Cyprinidae, donde la hipótesis más cercana solo incluía a la unión Balsas-Papaloapan-Atoyac como el evento más reciente de dispersión (Schönhuth *et al.*, 2008).

Otro resultado aquí expuesto contribuye al esclarecimiento de la delimitación de las especies pertenecientes al género *Profundulus*. El trabajo más actual sobre este aspecto es el de Morcillo *et al.* (2016), donde contempla dos hipótesis: que existan solo cinco especies (*P. punctatus*, *P. balsanus*, *P. kreiseri*, *P. guatemalensis* y *P. mixtlanensis*); o bien, que existan siete especies, reconociendo a *P. oaxacae*, *P. punctatus* y *P. sp.* "Tehuantepec" como entidades diferenciadas. La idoneidad de los ambientes aquí caracterizados para estas tres últimas especies es bastante disímil, por lo que se apoya la segunda hipótesis respecto al número de especies,

considerando además que pudiera existir una nueva especie no considerada, la aquí llamada *P. sp* “Papaloapan”, pues es evidente que su prevalencia en zonas aisladas de la parte oeste de la subcuenca del Río Quiotepec (cuenca Río Papaloapan, vertiente del Atlántico) de altitud media y de climas templados no está relacionada con el entorno que *P. punctatus* habita en subcuencas costeras de la vertiente del Pacífico que son por lo general más cálidas.

Limitaciones

Es conocido que las interacciones bióticas entre el mismo nivel trófico tienen un efecto evidente en los patrones geográficos de distribución (Wisz *et al.*, 2013), y aunque el denominado “ruido eltoniano”, es decir, las interacciones biológicas puntuales, en ocasiones se considera poco relevantes para la construcción de mapas de distribución potencial, el incluir información biológica, tomando en cuenta la disponibilidad de alimento, por ejemplo, mejora sensiblemente los resultados de predicción (Araújo *et al.*, 2014).

Para el caso que aquí ocupa, el desconocimiento de las interacciones ecológicas de los peces aquí estudiados, es casi total, por lo que el acercamiento aquí elegido es difícilmente contrastable por la falta de estudios previos. En una de las metodologías utilizadas aquí, los mismos Warren *et al.* (2008) reconocen que no basta usar solo el traslape de nicho fundamental para hacer inferencias sobre los ensamblajes ecológicos históricos. No obstante, el considerar de manera conjunta traslapes de nicho en términos climáticos y alimenticios y sus valores obtenidos,

indica sin lugar a dudas que una fuerte competencia sobre todo en las sierras de Oaxaca entre los peces dulceacuícolas aquí tratados, explica por qué no se les ve juntos de manera habitual, donde las áreas de distribución no son límites claramente definibles a menos que se realicen seguimientos continuos sobre la historia de vida de estos peces.

9. CONCLUSIONES

La metodología aquí utilizada fue capaz de estimar la distribución potencial de los peces del género *Notropis* y *Profundulus* del sur de México, localizando además zonas de alta presión competitiva que permiten explicar la ausencia o bajas abundancias de algunas de estas especies. Fue posible delimitar estas áreas de importancia ecológica y biogeográfica tomando en cuenta la similitud de nicho trófico y fundamental.

Las bajas similitudes de nicho fundamental observadas entre *Profundulus punctatus*, *P.* sp. "Papaloapan" y *P.* sp. "Tehuantepec" suman evidencia para considerar a estos grupos especies separadas.

Las cabeceras de los ríos Atoyac, Papaloapan, Balsas y Tehuantepec son consistentemente los hábitats más idóneos (idoneidad mayor a 0.7) para *N. boucardi*, *N. imeldae*, *N. moralesi*, *P. mixtlanensis*, *Profundulus* sp. "Papaloapan" y *Profundulus* sp. "Tehuantepec".

P. balsanus mantiene esta afinidad de manera parcial pues algunos flujos principales presentan idoneidad alta (>0.6 en el Río Cotijos, cuenca del Río Ometepepec o Grande), mientras que las zonas de alta idoneidad (>0.6) para *P. punctatus*, si bien también ocupan cabeceras, la distribución potencial en general se marca en una zona más costera, en subcuencas que tienen salida directa al mar.

Las especies que comparten distribución de *Notropis* y *Profundulus*: *N. moralesi*, *N. imeldae*, *P. mixtlanensis* y *P. oaxacae*, presentan un alto grado de traslape trófico (0.82-0.92), y comparten de manera significativa requerimientos de hábitat en términos climáticos (0.76-0.94), lo que explica el por qué estas especies no suelen coexistir.

Los más altos grados de idoneidad conjunta para las especies de este trabajo se presentan en zonas de las subcuencas Atoyac-Oaxaca de Juárez, Atoyac-San Pedro Juchatengo, Sordo y Yolotepec, pertenecientes a la cuenca “Río Atoyac” (RH20A); junto con la subcuenca Río Mixteco (RH18Af) que pertenece al sistema Balsas. Estas zonas son de alta importancia para los peces aquí estudiados, por representar no solo refugios para las especies, sino áreas de continua competencia que podrían magnificarse por la alteración de los ríos.

Aunque las exploraciones realizadas para este trabajo fueron preliminares, los nuevos registros generados de *Notropis moralesi* en la Mixteca y *Profundulus balsanus* en la costa son valiosos ya que contribuyen a completar el inventario íctico de Oaxaca. Las ausencias observadas muestran el deterioro que presentan en la actualidad algunos ríos y la posible nueva especie de *Notropis* encontrada en la Sierra Sur extiende la distribución reconocida de la familia Cyprinidae en el continente.

Se requiere generar capas medioambientales de mayor resolución y específicas para México que funcionen como un inventario y evaluación de las condiciones

actuales de los ríos para poder generar predicciones en cuanto a la dinámica de los peces.

10.RECOMENDACIONES

Ampliar la aplicación de estas herramientas en organismos acuáticos que no sean generalistas ni de amplia distribución para lograr analizar los resultados a escala local. Se requiere, además, estar familiarizado con la especie (historia biogeográfica, afinidad climática, distribución actual reconocida, etc.) de la que se planea hacer el modelado para delimitar el área sobre la cual se va a modelar.

No se recomienda el modelado conjunto de varias especies de peces para generar mapas de riqueza que solo aportan información general, sobre todo cuando cada especie particular atraviesa dinámicas distintitas y puntuales por la naturaleza acuática de estas especies. Los peces dulceacuícolas son en esencia, especies con dinámicas particulares restringidas al agua, y por tanto, requieren un manejo específico para adaptar metodologías para su estudio, mismas que son más ampliamente utilizadas en otros grupos taxonómicos.

Tampoco se sugiere el delimitar las áreas de estudio a zonas geopolíticas, que parcializan los resultados y poco contribuyen al entendimiento de la dinámica ecológica de los ríos. En este caso, un acercamiento al manejo de manera más holística, como el de cuenca hidrológica, sería más adecuado.

11. LITERATURA CITADA

- Anderson, R. P. 2017. When and how should biotic interactions be considered in models of species niches and distributions? *Journal of Biogeography*, 44(1), 8–17. <https://doi.org/10.1111/jbi.12825>
- Anderson, R. P., A. T. Peterson, & M. Gómez-Laverde. 2002. Using nichebased GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos*, 98, 3-16
- Araújo, C. B., L. O. Marcondes-Machado, & Costa, G. C. 2014. The importance of biotic interactions in species distribution models : A test of the Eltonian noise hypothesis using parrots, (March). <https://doi.org/10.1111/jbi.12234>
- Arriaga, L., V. Aguilar y J. Alcocer. 2002. *Aguas Continentales y diversidad biológica de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Escala 1: 4000 000. México.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. Model selection and multi model inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York.
- Castillo, P. A. 2011. *Uso de modelos de nicho ecológico para el análisis de la distribución geográfica y ambiental a escala regional de la ictiofauna continental del Estado de Tabasco*. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cervantes-Zamora, Y., S.L. Cornejo-Olguín, R. Lucero-Márquez, J.M. Espinosa-Rodríguez, E. Miranda-Viquez y A. Pineda Velásquez. 1990. Clasificación de Regiones Naturales de México, IV. 10. 2. Atlas Nacional de México. Vol. II. Escala 1: 4,000,000
- Chu, C., N. Mandrak & C. Minns. 2005. Potential impacts of climate change on the distributions of several common and rare freshwater fishes in Canada. *Diversity and Distributions* 11, 299-310.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 1997. *Provincias biogeográficas de México*. Escala 1:4 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 2004. *Regiones Terrestres Prioritarias*. Escala 1:1000000. México.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad), CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas), TNC (The Nature Conservancy - Programa México), Pronatura. 2007. *Sitios prioritarios terrestres para la conservación de la biodiversidad*. Escala 1: 1000000. D.F., México.
- CONABIO-CONANP. 2010. *Sitios prioritarios acuáticos epicontinentales para la conservación de la biodiversidad*, escala: 1:1000000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México, D. F.
- CONANP. 2016. 'Áreas Naturales Protegidas Federales de México. Agosto 2016', edición: 1. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Ciudad de México, México.
- Cruz-Chavez, E. R. 2004. Contribución a la biología de *Profundulus oxaccae* (Meek, 1902) del Porvenir, Santo Domingo Nuxaá, Nochixtlán Oaxaca, México.

- Residencia Profesional de Licenciatura. Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca.
- Dias, M. S., J.F. Cornu, T. Oberdorff, C. Lasso & P. A. Tedesco. 2013. Natural fragmentation in river networks as a driver of speciation for freshwater fishes. *Ecography* 35, 001-007.
- Domínguez-Domínguez, O., E. Martínez-Meyer, L. Zambrano & G. Pérez-Ponce de León. 2006. Using Ecological-Niche Modeling as a Conservation Tool for Freshwater Species: Live-Bearing Fishes in Central Mexico. *Conservation Biology* 6 (20), 1730-1739.
- Domisch, S., G. Amatullo & Jetz, W. 2015. Near-global freshwater-specific environmental variables for biodiversity analyses in 1 km resolution. *Sci. Data* 2:150073 doi: 10.1038/sdata.2015.73
- Espinosa, O. D., C. S. Ocegueda, Z. C. Aguilar, V. O Flores y J. Llorente-Bousquets. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. *In: Soberón, J., Halffter, G. y Llorente-Bousquets, J. Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad.* Conabio, México.
- Fielding, A. H., & J. F. Bell. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24:38–49.
- Filipe, A., I. Cowx & M. Collares-Pereira. 2002. Spatial Modelling of Freshwater fish in semi-arid river systems: a tool for conservation. *River Res. Applic.* 18, 123-136.
- Gallo-Reynoso, J. P., N. N Ramos-Rosas y O. Rangel-Aguilar. 2008. Depredación de aves acuáticas por la nutria neotropical (*Lontra longicaudis annectens*), en el río Yaqui, Sonora, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79, 275-279.
- García D., M.R., R.F., Hervella, C. E., Barceló y C Fernández. 1993. *Principios y técnicas de gestión de la pesca en aguas continentales.* Editorial Mundiprensa. Madrid España.
- García, E. y CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 1998. *Climas* (clasificación de Köppen, modificado por García). Escala 1:1000000. México.
- García, R. C.I. 2007. Diversidad de insectos Acuáticos del Bosque Mesófilo de Montaña en Tlachinol, Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca, Hidalgo. p. 75.
- GBIF. 2009. *Global Biodiversity Information Facility.* Disponible desde <http://www.gbif.org>
- Gobierno del Estado de Oaxaca. 2011. *Plan Regional de Desarrollo de Oaxaca, 2011-2016, Región Mixteca.* Consultado el 01 de octubre de 2015. <http://www.transparenciapresupuestaria.oaxaca.gob.mx/pdf/03/Mixteca.pdf>
- Gómez-Ricardez, E. M. 2011. Contribución a la biología de *Profundulus balsanus* (Ciprinodontiformes: Profundulidae) de la Subcuenca Río Atoyac–Paso de La Reina, Jamiltepec, Oaxaca. Residencia Profesional de Licenciatura en Biología. Instituto Tecnológico del valle de Oaxaca. Oaxaca, México. p. 97.
- Google. 2016. Openlayers of Google Street. Plugin para QGIS disponible desde: <https://github.com/sourcepole/qgis-openlayers-plugin>

- Granado L.C. 1996. Ecología de peces. Serie: ciencias. Universidad de Sevilla, España. pp.353.
- Granado, L.C. 1996. Ecología de peces. Serie: ciencias. Universidad de Sevilla, España. p. 353.
- Growns, I. & G. West. 2008. Classification of aquatic bioregions through the use of distributional modelling of freshwater fish. *Ecological Modelling* 217, 79-86.
- Guisan, A. & N. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135, 147-186.
- Hijmans, R. J., J. van Etten, J. Cheng, M. Mattiuzzini, M. Summer, J. A. Greenberg, O. P. Lamigueiro, A. Bevan, E. B. Racine & A. Shortridge. 2016. Package "raster": Geographic Data Analysis and Modeling. <http://cran.r-project.org/package=raster>
- Hijmans, R. J., S. Cameron, J. Parra, P. G. Jones & A. Jarvis. 2005. *WorldClim*, version 1.3. University of California, Berkeley. Disponible desde <http://biogeog.berkeley.edu/worldclim/worldclim.htm>.
- Hopkins, R. & B. Burr. 2009. Modeling freshwater fish distributions using multiscale landscape data: A case study of six narrow range endemics. *Ecological Modelling* 220, 2024-2034.
- Hurtado Aguilar, C. A. (2007). Distribución potencial de *Aniba perutilis* Hemsley en el departamento del Valle del. *Universidad Autónoma Chapingo*, 1-72.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 2010. *Red Hidrográfica escala 1:50000*. Consultado el 10 de agosto de 2013 desde http://antares.inegi.org.mx/analisis/red_hidro
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 2013a. *Continuo de Elevaciones Mexicano 3.0 (CEM 3.0)*, disponible desde <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/datosrelieve/continental/continuoelevaciones.aspx>
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 2013b. *Vegetación, Conjunto de Datos Vectoriales de uso del suelo y vegetación escala 1:250,000, serie V (Conjunto Nacional)*, escala: 1:250000. Edición: 1. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Aguascalientes, Aguascalientes.
- INIFAP (Instituto Nacional de investigaciones Forestales y Agropecuarias) y CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 1995. *Edafología*. Escalas 1:250000 y 1:1000000. México.
- Jelks, H. L., Walsh, S. J., Burkhead, N. M, Contreras-Balderas, S., Díaz-Pardo, E., Hendrickson, D. A., Lyons, J., Mandrak, N. E., McCormick, F., Nelson, J.S., Platania, S. P., Porter, B. A., Renaud, C. B., Schmitter-Soto, J. J., Taylor E. B. y Warren, M. L. 2008. Conservation status of imperiled North American freshwater and diadromous fishes. *Fisheries*, 33 (8), 372-407.
- Joy, M.K. & R. G. De'Arth. 2004. Predictive modelling and spatial mapping of freshwater fish and decapod assemblages using GIS and neural networks. *Freshwater Biology* 49, 1036-1052.
- Knudby, A., A. Brenning. & E. LeDrew. 2010. New approaches to modelling fish-habitat relationships. *Ecological Modelling* 221, 503-511.

- Krebs, J. 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins Publisher.
- Leathwick, J., K. Kulian, J. Elith & D. Rowe. 2008. *Predicting the distributions of freshwater fish species for all New Zealand's rivers and streams*. National Institute of Water & Atmospheric Research Ltd, Hamilton, New Zealand.
- Liaw, A. & M. Wiener. 2002. Classification and Regression by randomForest. *R News* 2 (3): 18-22.
- Lobo. J. 2000. ¿Es posible predecir la distribución geográfica de las especies basándonos en variables ambientales? In: *Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PRIBES-2000*, Martín-Piera, F., J. Morrone. & Melic (Eds.). Monografías Tercer Milenio.
- López, G y N. Bautista. 2000. *Diagnóstico de la contaminación del agua en el estado de Oaxaca*. Federación Mexicana de Ingeniería Sanitaria y Ciencias Ambientales; AIDIS. Ciencia y conciencia compromiso nacional con el medio ambiente: memorias técnicas. México, D.F.
- Ludwing, J. & J. Reinolds. 1988. *Statistical ecology*. John Wiley & Sons, USA.
- Maestre, F. 2006. Análisis y modelación de datos espacialmente explícitos. *Ecosistemas* 15 (3), 1-6.
- Maloney, K., D. Weller, D. Michaelson. & P. Ciccotto. 2013. Species Distribution Models of Freshwater Stream Fishes in Maryland and Their Implications for Management. *Environ. Model. Assess.* 18, 1-12.
- Manel, S., Williams, H. C. & Ormerod, S. J., 2001. Evaluating presence absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, 38: 921- 931.
- Markovic, D., J. Freyhof & C. Wolter. 2012. Where are all the fish: Potential of Biogeographical Maps to Project Current and Future Distribution Patterns of Freshwater Species. *PLOS ONE* 7, 1-15.
- Martínez Ramírez, E. 2002. *Notropis moralesi*. Propuesta de categorías de riesgo para la ictiofauna dulceacuícola de Oaxaca. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional-Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W021. México. D.F.
- Martínez, R.E. 1999. Taxonomía y zoogeografía de la ictiofauna dulceacuícola del estado de Oaxaca México, tesis doctoral, universidad de Barcelona. España. pp. 134-136.
- Martínez-Ramírez, E., I. Doadrio-Villarejo & A. de Sostoa-Fernández. 2004. Peces continentales. In: *Biodiversidad de Oaxaca*, García-Mendoza, A. J., & M. Briones-Salas. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México.
- Mendoza-Portillo, V. 2016. Aplicaciones de las bases de datos en Biogeografía: distribución potencial de peces en la Sierra Madre Occidental, pp. 459-466, In: Colecciones Ictiológicas de Latinoamérica, del Moral, L. F., A. J Ramírez, J. A. Martínez, A. F. González y Franco J. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Sociedad Ictiológica Mexicana A. C, México, D. F.
- Miller, R., W. Minckley y S. Norris. 2009. *Peces dulceacuícolas de México*. CONABIO, Sociedad Ictiológica Mexicana A. C., El Colegio de la Frontera

- Sur y Consejo de los Peces del Desierto México-Estados Unidos, México, D. F.
- Minckley, W. L. y R. R. Miller. 2009. Extirpación, extinción y conservación, pp. 69-71, *In: Peces dulceacuícolas de México*, Miller, R., W. Minckley y S. Norris. CONABIO, Sociedad Ictiológica Mexicana A. C., El Colegio de la Frontera Sur y Consejo de los Peces del Desierto México-Estados Unidos, México, D. F.
- Morcillo, F. 2004. El género *Profundulus* Hubbs, 1924 (Actinopterygii: Profundulidae): Sistemática, filogenia y biogeografía. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Morcillo, F., Ornelas, P., & Doadrio, I. 2016. Phylogenetic relationships and evolutionary history of the Mesoamerican endemic freshwater fish family Profundulidae (Cyprinodontiformes: Actinopterygii), (September). <https://doi.org/10.1016/j.ympv.2015.09.002>
- Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M. and Anderson, R. P. 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5: 1198–1205.
- Needham, J. G., Needham, R. P. 1982. Guía Para el Estudio de los Seres Vivos de las Aguas Dulces. (Traducción adaptada para España y América) editorial REVERTÉ S.A. Barcelona, España. p. 131.
- Oakes R.M., K. B. Gido, J.A. Falke, J.D. Olden, & B.L. Brock. 2005. Modelling of stream fishes in the Great Plains, USA. *Ecology of Freshwater Fish*, 14, 361-374.
- Olden, J. D. & D. A. Jackson. 2002. A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions. *Freshwater Biology*, 47, 1976–1995.
- Ornelas-García, C. P., Martínez-Ramírez, E., & Doadrio, I. 2015. A new species of killifish of the family Profundulidae from the highlands of the Mixteca region, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(4), 926–933. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.10.001>
- Pearson, R. & T. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?. *Global Ecology and Biogeography* 12, 361-371.
- Pearson, R., W. Thuiller, M. Araujo, E. Martínez-Meyer, L. Brotons, M. Colin, M. Lera, P. Segurado, T. Dawson. & D. Lees. 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography* 33, 1704-1711.
- Pearson, R.G., C.J. Raxworthy, M. Nakamura, and A.T. Peterson. 2007. Predicting species' distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34, 102-117.
- Phillips, S., R. Anderson & R. Schapire. 2006. Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190, 231-259.
- Pollock, L. J., Tingley, R., Morris, W. K., Golding, N., O'Hara, R. B., Parris, K. M., McCarthy, M. A. 2014. Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM). *Methods in Ecology and Evolution*, 5(5), 397–406. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12180>

- Poulos, H., B. Chernoff, P. Fuller. & D. Butman. 2012. Mapping the potential distribution of the invasive red shiner, *Cyprinella lutrensis* (Teleostei: Cyprinidae) across waterways of the conterminous United States. *Aquatic Invasion* 7 (3), 377-385.
- Quantum GIS Development Team. 2016. Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>.
- Raxworthy, C. J., E. Martínez-Meyer, N. Horning, R. A. Nussbaum, G. E. Schneider, M. A. Ortega-Huerta y A. T. Peterson. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature* 426:837-841.
- Reyes, M. 2004. *Contribución a la biología de la carpa de Tepelmeme (Notropis moralesi) de la Mixteca Alta, Oaxaca*. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca.
- Rougier, T., Drouineau, H., Dumoulin, N., Faure, T., Deffuant, G., Rochard, E., & Lambert, P. 2014. The GR3D model, a tool to explore the global repositioning dynamics of diadromous fish distribution. *Ecological Modelling* 283, 31-44.
- Schönhuth, S, A. De Sostoa, E. Martinez. & I. Doadrio. 2001. Southern Mexican minnows of the genus *Notropis* (Actinopterygii, Cyprinidae): genetic variation, phylogenetic relationships and biogeographical implications. *Biochemical Systematics and Ecology* 29, 359-377.
- Schönhuth, S, I. Doadrio, O. Domínguez-Domínguez & Mayden, R. 2008. Molecular evolution of Southern North American Cyprinidae (Actinopterygii), with the description of the new genus *Tampichthys* from central Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47:729-756.
- Schönhuth, S., & I. Doadrio. 2003. Phylogenetic relationships of Mexican minnows of the genus *Notropis* (Actinopterygii: Cyprinidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 80, 323–337.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 30 de diciembre de 2010.
- Soberón, J., and A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1–10.
- Soto-Galera, E. y L. Alcántara. 2007. Ficha técnica de *Hybopsis boucardi*. En: Soto-Galera, E. (compilador). Conocimiento biológico de 32 especies de peces dulceacuícolas mexicanos incluidos en la Norma Oficial Mexicana 059-SEMARNAT-2001. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. CK011. México. D.F.
- Stockwell, D. & D. Peters. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Systems* 13, 143-158.
- TNC & WWF (The Nature Conservancy and World Wildlife Fund). 2013. *Freshwater Ecoregions of the World*. Available from: <http://www.feow.org/>
- Torgersen, C. E., D. M. Price, H. W. Li, and B. A. McIntosh. 1999. Multiscale thermal refugia and stream habitat associations of chinook salmon in northeastern Oregon. *Ecological Applications* 9,301–319.

- Torres-Orozco, R. y M. A. Pérez-Hernández. 2011. Los peces de México: Una riqueza amenazada. *Revista Digital Universitaria*, 12, 3-15.
- Trujillo-Jiménez, P. y M. A. Castro-Lara. 2009. Dieta de la carpa *Notropis moralesi* (Pisces: Cyprinidae) en el río Amacuzac, Morelos, México. *Revista de biología tropical* 57 (1-2), 195-209.
- UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza). 2014. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Disponible desde: <http://www.iucnredlist.org/>
- Warren, D. L. & Seifert, S. N. 2011. Ecological niche modeling in MaxEnt: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications*, 21: 335-342
- Warren, D.L., R.E. Glor, M. Turelli, and D. Funk. 2009. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62:2868-2883; Erratum: *Evolution* 65: 1215
- Williams, J. N., Seo, C., Thorne, J., Nelson, J. K., Erwin, S., O'Brien, J. M., & Schwartz, M. W. 2009. Using species distribution models to predict new occurrences for rare plants. *Diversity and Distributions*, 15(4), 565–576. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00567.x>
- Wisz, M.S., Pottier, J., & Kissling, W.D. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*, 88, 15–30.
- Zambrano, L., E. Martínez-Meyer, N. Menezes & A. Peterson. 2006. Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpo*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in american freshwater systems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci*, 63, 1903-1910.

12. ANEXOS

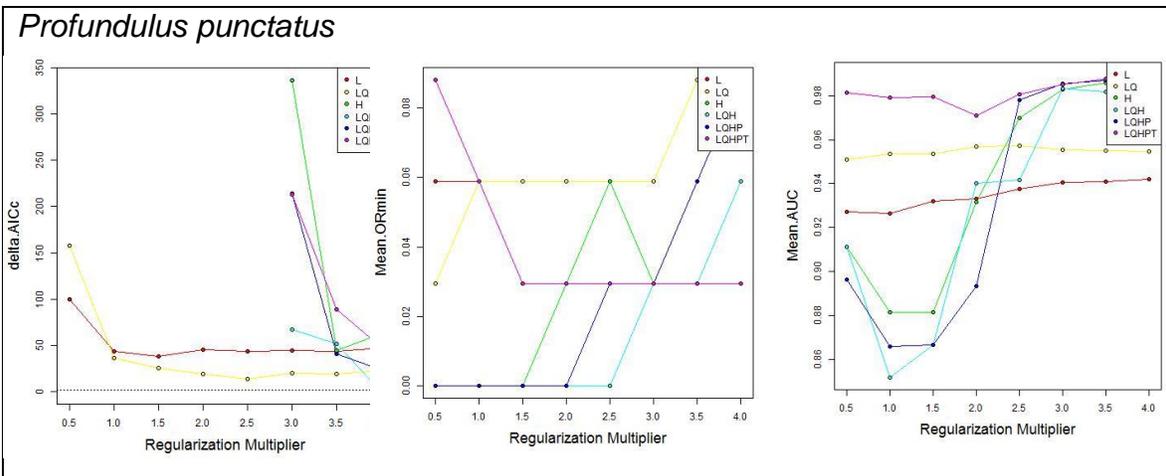
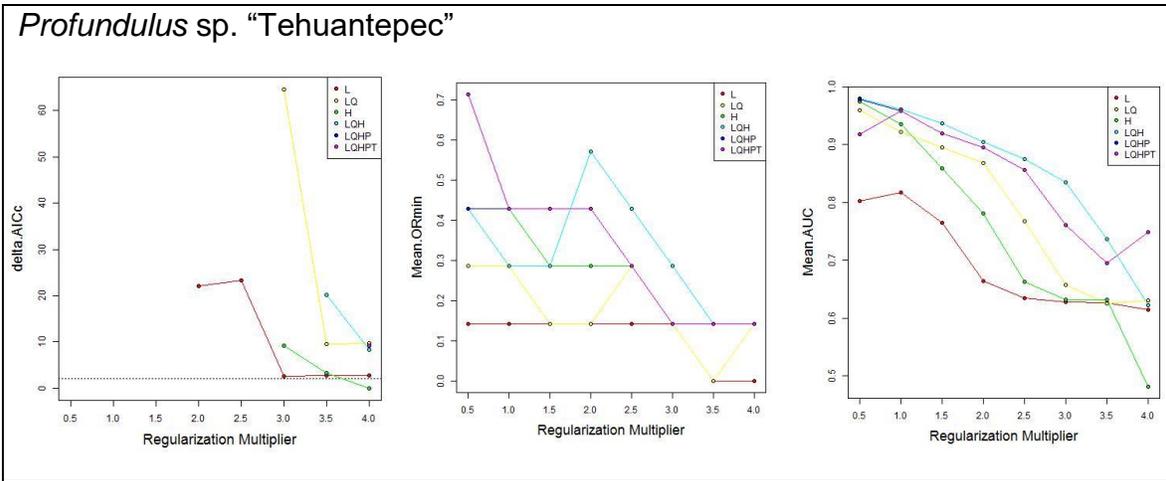
Anexo 1. Listado de cuencas y subcuencas delimitados como área de estudio.

Región Hidrológica		Cuenca		Subcuenca		Área (km ²)
RH18	BALSAS	RH18A	R. ATOYAC	RH18Aa	R. Atoyac - Tehuitzingo	2813.29
				RH18Ae	R. Nexapa	4440.54
				RH18Af	R. Mixteco	7727.93
				RH18Ag	R. Acatlán	3449.95
		RH18B	R. BALSAS - MEZCALA	RH18Ba	R. Balsas - San Juan Tetelzingo	2669.21
				RH18Bd	R. Huajapa	1299.98
				RH18Be	R. Tetlanapa	549.61
				RH18Bf	R. Pachumeco	1395.46
				RH18Bg	R. Tepecuacuilco	1125.82
				RH18Bh	R. Cocula o Iguala	2354
		RH18E	R. TLAPANECO	RH18Ea	R. Tlapaneco	2390.02
				RH18Eb	R. Atlamajac	840.45
				RH18Ec	R. Coicoyán	1197.39
				RH18Ed	R. Salado	629.96
		RH18F	R. GRANDE DE AMACUZAC	RH18Fa	R. Bajo Amacuzac	2280.96
				RH18Fb	R. Cuautla	1177.97
				RH18Fc	R. Yautepec	1534.43
				RH18Fd	R. Apatlaco	809.95
				RH18Fe	R. Coatlán	1092.5
				RH18Ff	R. Alto Amacuzac	2611.98
				RH18Fg	L. Tequesquitengo	28.42
RH20	COSTA CHICA - RÍO VERDE	RH20A	R. ATOYAC	RH20Aa	R. Atoyac - Paso de la Reina	1641.18
				RH20Ab	R. Atoyac - San Pedro Juchatengo	2944.77
				RH20Ac	R. Atoyac - Oaxaca de Juárez	5863.47
				RH20Ad	R. Sordo	5574.4
				RH20Ae	R. Yolatepec	2234.67
		RH20B	R. LA ARENA Y OTROS	RH20Ba	R. La Arena	1327.31
		RH2	R. OMETEPEC O GRANDE	RH20Ca	Riíto Nuevo o Cortijos	1568.41
				RH20Cb	R. San Miguel	1898.28

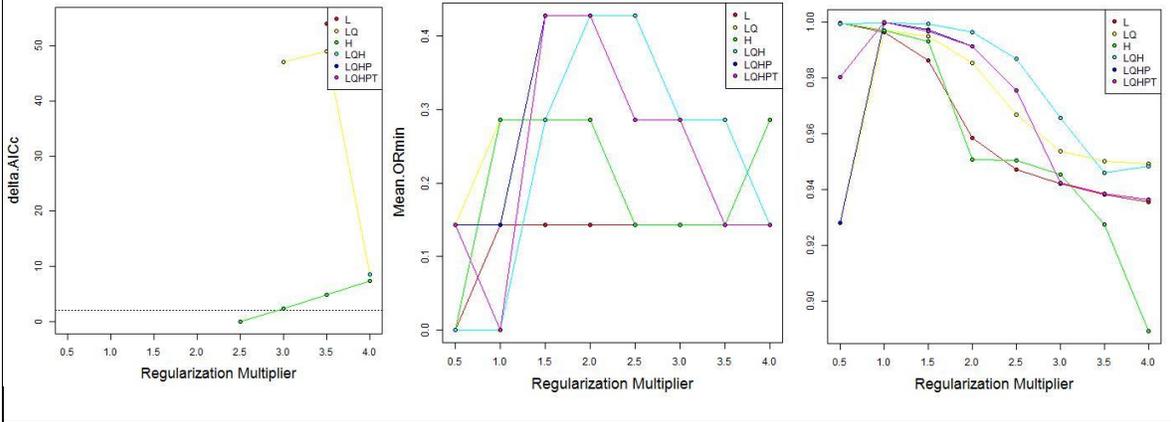
Región Hidrológica		Cuenca		Subcuenca		Área (km ²)		
		RH20D	R. NEXPA Y OTROS	RH20Dd	R. Nexpa	1325.91		
		RH20E	R. PAPAGAYO	RH20Ea	R. Papagayo	2546.58		
				RH20Eb	R. Omitlán	1018.97		
				RH20Ec	R. Unión	1543.81		
				RH20Ed	R. Azul	1764.19		
RH21	COSTA DE OAXACA (PUERTO ÁNGEL)	RH2	R. ASTATA Y OTROS	RH21Af	R. Chacalapa	152.88		
				RH21Ag	R. Zimatlán	480.55		
		RH21B	R. COPALITA Y OTROS	RH21Ba	R. Copalita	1536.36		
				RH21Bb	(San Pedro Pochutla)	874.77		
				RH21Bc	R. Tonameca	615.33		
				RH21Bd	R. Cozoaltepec	421.46		
		RH21C	R. COLOTEPEC Y OTROS	RH21Ca	R. Colotepec	1699.06		
				RH21Cb	(San Pedro Mixtepec)	927.22		
				RH21Cc	R. Grande	479.6		
				RH21Cd	R. San Francisco	632.51		
		RH22	TEHUANTEPEC	RH22A	L. SUPERIOR E INFERIOR	RH22Aa	L. Superior e Inferior	2645.27
						RH22Ab	R. Ostuta	1298.76
						RH22Ac	R. Niltepec	347.88
RH22Ad	R. Cazadero					505.69		
RH22Ae	R. Chicapa					492.23		
RH22Af	R. Perros					1216.01		
RH22B	R. TEHUANTEPEC			RH22Ba	R. Bajo Tehuantepec	701.13		
				RH22Bb	P. Benito Juárez	712.76		
				RH22Bc	R. Alto Tehuantepec	3628.62		
				RH22Bd	R. San Antonio	2919.73		
				RH22Be	R. Tequisistlán	2251.1		
				RH23A	R. SUCHIATE Y OTROS	RH23Ab	R. Suchiate	222.27
						RH23Ac	R. Cozoloapan	266.59
						RH23Ad	R. Cahuacán	287.41
RH23Ae	Puerto Madero	375.66						
RH23Af	R. Coatán	385.42						
RH23Ag	R. Huehuetán	752.42						
RH23B	R. HUIXTLA Y OTROS	RH23Ba	R. Huixtla	828.97				
		RH23Bb	R. Despoblado	605.11				
		RH23Bc	L. del Viejo y Tembladeras	892.56				
		RH23Bd	R. Cacaluta	639.75				
RH23	COSTA DE CHIAPAS			RH23Ab	R. Suchiate	222.27		
				RH23Ac	R. Cozoloapan	266.59		
				RH23Ad	R. Cahuacán	287.41		
				RH23Ae	Puerto Madero	375.66		
				RH23Af	R. Coatán	385.42		
				RH23Ag	R. Huehuetán	752.42		

Región Hidrológica		Cuenca		Subcuenca		Área (km ²)		
				RH23Be	R. Sesecapa	566.39		
				RH23Bf	R. Novillero	411.9		
		RH23C	R. PIJIIAPAN Y OTROS	RH23Ca	R. Margaritas y Coapa	930.38		
				RH23Cb	R. Pijijiapan	302.27		
				RH23Cc	R. San Diego	139.28		
				RH23Cd	(El Porvenir)	463.63		
				RH23Ce	R. Jesús	355.53		
				RH23Cf	L. de la Joya	734.83		
				RH23D	MAR MUERTO	RH23Da	R. Zanatenco	230.83
		RH23Db	Mar Muerto			2111.28		
		RH23Dc	R. La Punta			222.78		
		RH23Dd	R. Las Arenas			382.89		
		RH23De	R. Tapanatepec			261.37		
		RH28	PAPALOAPAN	RH2	R. PAPALOAPAN	RH28Ae	R. Salado	6464.8
						RH28Af	R. Quiotepec	4944.73

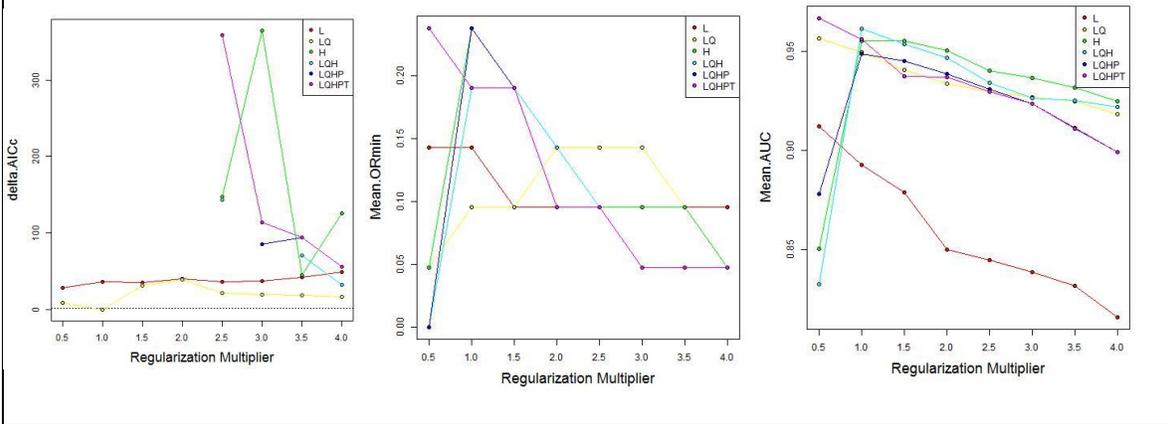
Anexo 2. Resultados de las evaluaciones de los modelos generados por Maxent por especie.



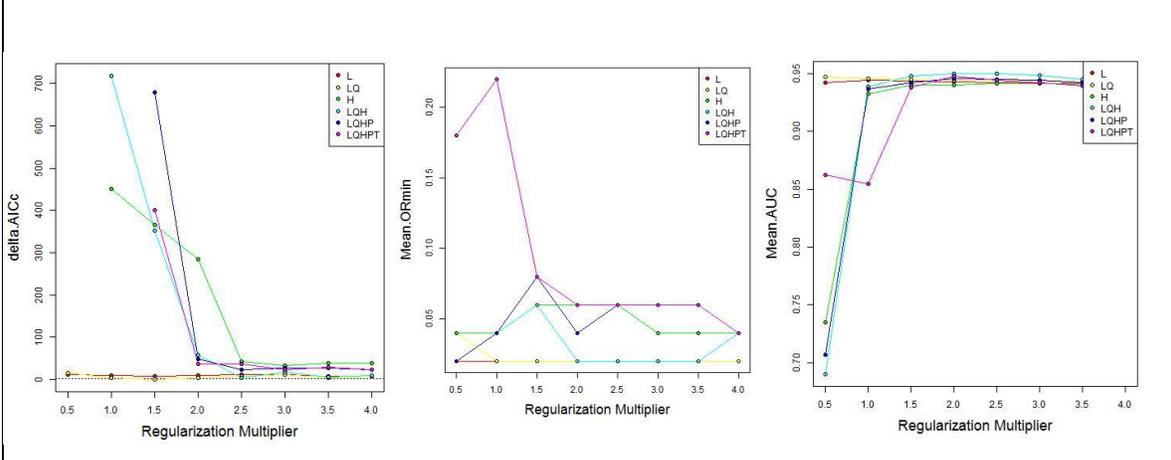
Profundulus sp. "Papaloapan"



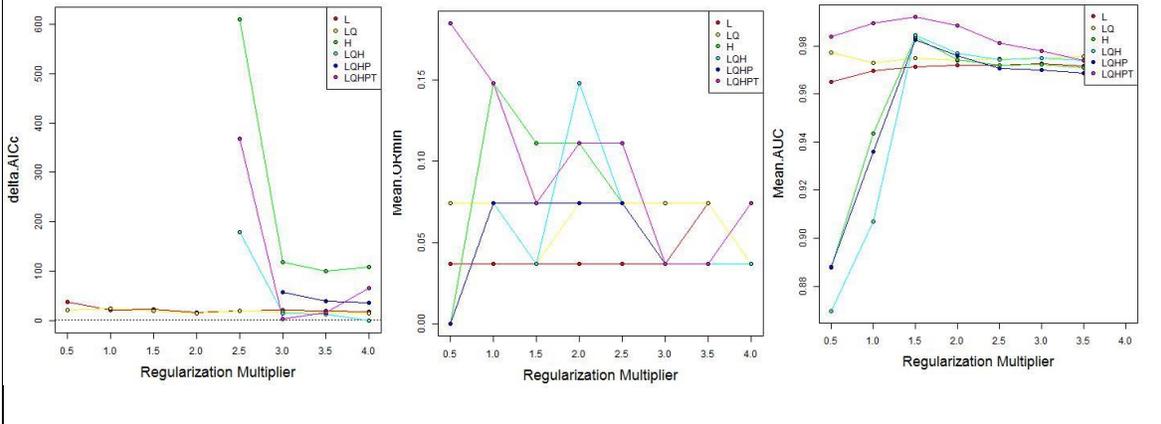
Profundulus *oaxaca*



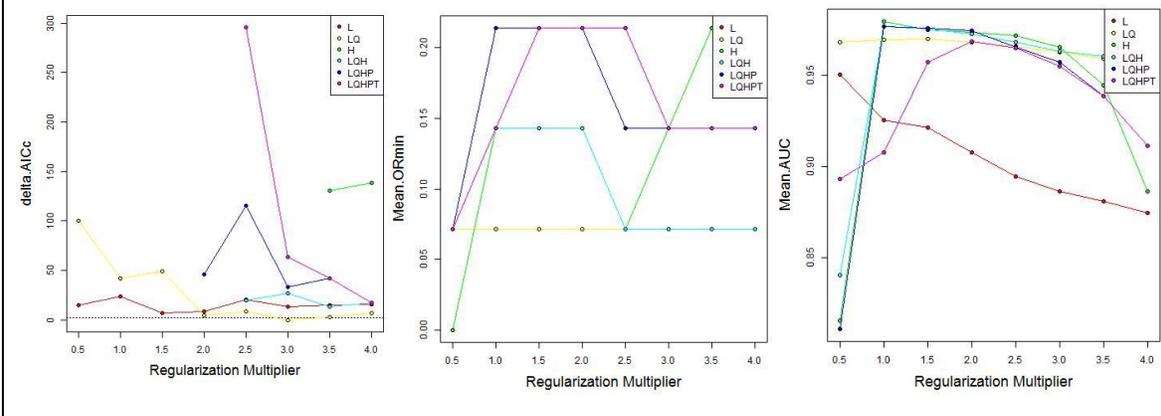
Notropis *moralesi*



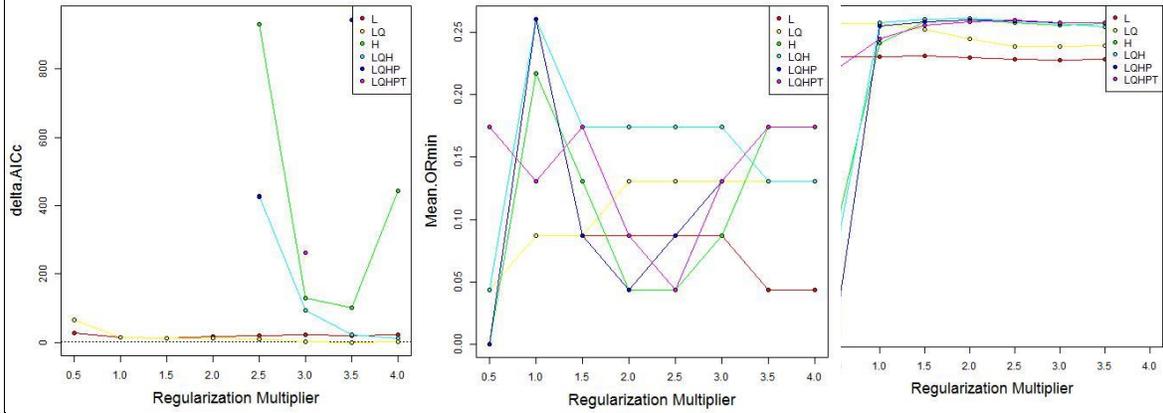
Profundulus mixtlanensis



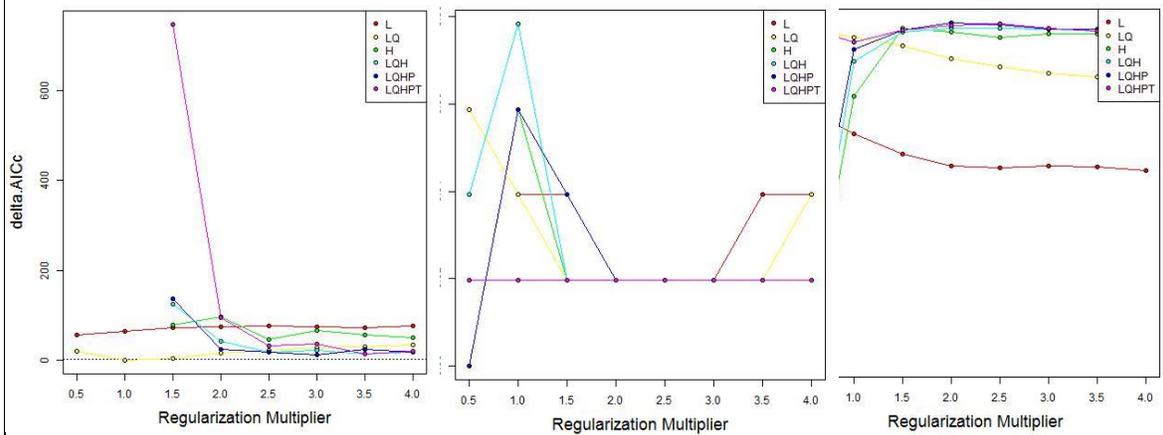
Notropis imeldae



Notropis boucardi



Profundulus balsanus



Anexo 3. Áreas prioritarias para la búsqueda de poblaciones de peces pertenecientes a los géneros *Notropis* y *Profundulus*.

