

ESCUELA SUPERIOR POLITÉCNICA DEL LITORAL

Facultad de Ingeniería Marítima, Ciencias Biológicas, Oceánicas y
Recursos Naturales



**“APLICACIÓN DE MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA PARA LA
COMPARACIÓN DE DISTINTAS POBLACIONES DE
GUANCHICHE (*Hoplias spp.*) EN ECOSISTEMAS LÉNTICOS Y
LÓTICOS DEL ECUADOR.”**

TESIS DE GRADO

Previa a la obtención del Título de:

BIÓLOGO

Presentado por:

GRANDA PARDO JUAN CARLOS

MONTERO LOAYZA CRISTHIAN SALVADOR

Guayaquil – Ecuador

2015

AGRADECIMIENTO

Agradecemos a:

Dios y a nuestros padres

Windsor Aguirre

Paola Calle Delgado

Ecuador Marcillo

Fabricio Marcillo

Ronald Navarrete

Jefferson Rodríguez

Pablo Landívar

Omar Alvarado

...y a los *Hoplitas* caídos en guerra.

DEDICATORIA

Al desarrollo investigativo del Ecuador.

Los autores.

TRIBUNAL DE GRADUACIÓN

MS.c Ecuador Marcillo
PRESIDENTE

Ph.D Paola Calle
DIRECTORA

Ph.D Ana Tirapé
EVALUADOR

DECLARACIÓN EXPRESA

La responsabilidad del contenido de esta Tesis de Grado nos corresponde exclusivamente; y el patrimonio intelectual de la misma a la Escuela Superior Politécnica del Litoral.

Juan Carlos Granda Pardo

Cristhian Salvador Montero Loayza

RESUMEN

Se ha demostrado ampliamente que las condiciones ambientales y los impactos antropogénicos son factores determinantes en la biología de las especies; estas interacciones influyen en las poblaciones modificando su genotipo, ó, generando cambios más sutiles evidenciando plasticidad al medio.

Se empleó la morfometría geométrica para determinar si existen diferencias morfológicas entre poblaciones de *Hoplias spp.* (Characiformes: Erythrinidae), describir, cuantificar y examinar su variación con la distribución geográfica del género, el hábitat, la dieta alimenticia y el sexo. Se analizaron un total de 365 peces, colectados en cuatro zonas costeras (Esmeraldas, Manabí, Guayas, El Oro) y una zona Amazónica (Puyo). Se evidenció que existen diferencias morfológicas significativas entre especies, en poblaciones de *Hoplias* geográficamente aisladas (diferentes ríos) y entre poblaciones en diferentes tipos de hábitats (ríos vs. represas). La morfometría geométrica resultó una técnica eficiente para cuantificar y describir la morfología del guanchiche. Aunque fue estadísticamente significativo, diferencias morfológicas entre machos y hembras fueron muy pequeñas y no es posible en general distinguir entre sexos a base de la forma del cuerpo utilizando morfometría geométrica. La dieta no representa una causa que genere cambios en la morfología del guanchiche de distintas poblaciones, sus preferencias alimenticias no varían sustancialmente entre los hábitats muestreados.

Palabras claves: biología- evolución contemporánea- plasticidad fenotípica- genotipo- Morfometría geométrica- morfología- *Hoplias malabaricus*- *Hoplias microlepis*.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....	VI
ÍNDICE GENERAL.....	VIII
ÍNDICE DE FIGURAS.....	XIII
ÍNDICE DE TABLAS	XVI
ÍNDICE DE ANEXOS.....	XVIII
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS	3
GENERAL	3
ESPECIFICOS.	3
CAPITULO I. <i>Hoplías spp.</i>	5
1.1. Biología de <i>Hoplías spp.</i>	5
1. 1. 1. Características morfológicas.	6
1. 1. 2. Hábitos alimenticios.	8
1.2. Distribución y ecosistemas de la especie.....	9
1.3. Taxonomía.....	10
1.4. Estudios de la especie en Ecuador.....	12
CAPITULO II. MORFOMETRÍA.....	14
2.1. Morfometría tradicional.	14
2.2. Morfometría geométrica.....	15

2.2.1 Obtención de los datos.	18
2.2.2 Generación de la información que describe la “forma pura”	18
2.2.3 Análisis estadístico exploratorios y confirmatorios de la covariación de la forma y los factores que la generan.....	21
2.3. Morfometría geométrica en América Latina.	21
2.4. Herramientas computacionales empleadas en MG.....	23
2.5 Aplicaciones de la morfometría geométrica.	24
CAPITULO III. MATERIALES Y METODOS.....	27
3.1. Recolección de las muestras.....	27
3.1.1 Zonas de captura.	27
3.2. Procesamiento de los peces recolectados.	29
3.2.1 Imágenes digitales de las muestras para análisis de MG.	29
3.2.2 Matriz de morfocoordenadas: Archivo TPS.	30
3.2.3 Función UNBEND: Corrección de datos de peces que experimentan curvatura en el cuerpo.	30
3.2.4 Contenido estomacal (CE).	33
3.2.5 Conteo de escamas de la línea lateral y serie dorsal.	35
3.2.6 Medición de los radios de las aletas.....	36
3.3. Análisis de la información de MG.	36
3.3.1 Thin plate spline y relative warps.	36
3.3.2 Análisis de regresión	38
3.3.3 Análisis de función discriminante (DFA)	39

3.3.4 Análisis factorial con datos mixtos (AFDM).....	39
RESULTADOS.....	42
DISCUSION.. ..	74
CONCLUSIONES	86
RECOMENDACIONES	88
ANEXOS.....	90
BIBLIOGRAFÍA	96

ABREVIATURAS

AA = Aleta anal

ACD = Ancho de la cabeza región posterior

AFDM = Análisis factorial de datos mixtos

AO = Ancho entre los ojos

CE = Contenido estomacal

CRT% = Contribución porcentual de cada variable en la determinación de un solo factor

DFA = Análisis de función discriminante

FO = Frecuencia de ocurrencia

IIR = Valor absoluto del índice de importancia relativa de alimento consumido

LRA = Longitud máxima del radio de la aleta anal

LRAP = Longitud máxima del radio de la aleta pectoral

LRC = Longitud máxima del radio de la aleta caudal

LRD = Longitud máxima del radio de la aleta dorsal

LRP = Longitud máxima del radio de la aleta pélvica

LS = Longitud estándar

MG = Morfometría geométrica

MT = Morfometría tradicional o multivariada

PC = Componentes principales

PCA = Análisis de componentes principales

QLT% = Contribución porcentual de la variable a cada uno de los factores.

% N = Porcentaje en número de las presas ingeridas

%FO = Porcentaje de frecuencia de ocurrencia

%IIR = Porcentaje del índice de importancia relativa de alimento consumido

IIR= Valor absoluto del Índice de importancia relativa.

%W = Porcentaje en peso de las presas ingeridas

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura # 1. Características externas del guanchiche.....	7
Figura # 2. Detalle de la cabeza, se observan los dientes filosos.	7
Figura # 3. Dos formas geométricas con sus centroides, C1 y C2 respectivamente. Para $C1=\sqrt{(a^2+b^2+d^2)}$, para $C2=\sqrt{(e^2+f^2)}$	19
Figura # 4. Zonas de captura.	28
Figura # 5. Archivo .NTS que describe el eje de curvatura para realizar el UNBEND.....	31
Figura # 6. Captura de pantalla de TPSDIG2 adicionando temporalmente los hitos 21 y 22 para realizar el UNBEND.	32
Figura # 7. Conteo de escamas de la serie dorsal.	35
Figura # 8. %FO de los grupos tróficos (presas) presentes en ejemplares con contenido estomacal (CE) en los cinco drenajes.....	44
Figura # 9. %FO de los grupos tróficos presentes en ejemplares con CE en el hábitat río.....	45
Figura # 10. %FO de los grupos tróficos presentes en ejemplares con CE en el hábitat represa	45
Figura # 11. Relación Peso total (g) vs. Longitud estándar (mm) en <i>Hoplías spp.</i> ...	49

Figura # 12. Analisis de componentes principales utilizando las figuras consenso (promedio) de cada drenaje. Los porcentajes explican el porcentaje de la varianza explicado por cada PC. Las figuras fueron aumentadas 3X.....	52
Figura # 13. Analisis de componentes principales utilizando las figuras consenso (promedio) de cada zona de captura. Las figuras fueron aumentadas 3X.	54
Figura # 14. Forma promedio de <i>Hoplias spp.</i> de acuerdo al sexo. (a) Hembra; (b) macho. Las imágenes fueron aumentadas 2X.	56
Figura # 15. Forma promedio de un <i>Hoplias spp.</i> en diferentes hábitat. (a) río; (b) represa. Las imágenes fueron aumentadas 3X.	57
Figura # 16. Forma promedio de <i>Hoplias spp.</i> capturados en drenajes de: (a) El Oro, (b) Guayas, (c) Manabí, (d) Esmeraldas, (e) Oriente.	59
Figura # 17. Clasificación de machos y hembras por análisis de función discriminante graficado vs. tamaño centroide.....	61

Figura # 18. Clasificación de peces de río o represa por análisis de función discriminante graficado vs. tamaño centroide.....	62
Figura # 19. Clasificación de peces de río o represa por análisis de función discriminante graficado vs. tamaño centroide. Se excluyen los datos de Oriente y Esmeraldas.....	64
Figura # 20. Clasificación de <i>H. malabaricus</i> y <i>H. microlepis</i> por análisis de función discriminante graficado vs. tamaño centroide.....	65
Figura # 21. Clasificación de <i>H. malabaricus</i> y <i>H. microlepis</i> por análisis de función discriminante graficado vs. tamaño centroide. Se consideran los peces que se encuentran en el rango mín. y máx. de tamaño centroide de <i>H. malabaricus</i>	67
Figura # 22. Factor 1 vs. Factor 8 dentro de la categoría Genus_Specie.....	70
Figura # 23. Factor 1 vs. Factor 6 dentro de la categoría hábitat.....	71
Figura # 24. Factor 1 vs. Factor 8 dentro de la categoría drenaje.....	72
Figura # 25. Factor 8 vs. factor 9 dentro de la categoría sexo.....	73

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla # I.	Clasificación taxonómica de <i>Hoplias microlepis</i>	11
Tabla # II.	Clasificación taxonómica de <i>Hoplias malabaricus</i>	12
Tabla # III.	Programas utilizados para el estudio.....	23
Tabla # IV.	Resumen de las localidades de capturas (Drenajes).....	42
Tabla # V.	Total de CE y FO resumido por grupos de presas.	43
Tabla # VI.	Clasificación del alimento ingerido por <i>Hoplias spp.</i> según el Índice de Importancia Relativa (%IIR), análisis de acuerdo al hábitat.....	46
Tabla # VII.	Clasificación del alimento ingerido por <i>Hoplias spp.</i> según el Índice de Importancia Relativa (%IIR), análisis de acuerdo al drenaje.....	47
Tabla # VIII.	Relación peso presa vs. peso depredador en <i>Hoplias spp.</i>	48
Tabla # IX.	Conteo de escamas en la línea lateral y serie dorsal.	50
Tabla # X.	Componentes principales (PC) generados por los mapas de homologías de los drenajes.	51
Tabla # XI.	Componentes principales (PC) generados por los mapas de homologías según las zonas de captura.	53
Tabla # XII.	Análisis multivariado de la variación de la forma del cuerpo, identificando a las variables descritas como principales factores que la generan. Wilks` Lambda es una estadística usada en análisis con múltiples variables y para la cual valores menores representan mayor significancia. (F= estadística de Fisher, df= grados de libertad, Prob= probabilidad).....	60

Tabla # XIII. Resultado de clasificación para la variable Sexo por función discriminante.....	60
Tabla # XIV. Resultado de clasificación para la variable hábitat por función discriminante.....	62
Tabla # XV. Resultado de clasificación para la variable hábitat por función discriminante. Se excluyen los datos de los drenajes Oriente y Esmeraldas.	63
Tabla # XVI. Resultado de clasificación para <i>H. microlepis</i> y <i>H. malabaricus</i> por función discriminante. Se incluyen únicamente los peces de río.....	64
Tabla # XVII. Resultado de clasificación para <i>H. microlepis</i> y <i>H. malabaricus</i> por función discriminante. Se incluyen únicamente <i>Hoplias spp.</i> de río con tamaño de centroide ≥ 152.7 y ≥ 390.3	66
Tabla # XVIII. Factores (axis) de mayor significancia representado en valores propios y porcentajes.....	68
Tabla # XIX. Matriz de contribución de las variables en la determinación de los principales factores. Las Variables X e Y representan coordenadas de los hitos.	69

ÍNDICE DE ANEXOS

ANEXO A - Índice de Importancia relativa (%IIR), porcentaje en número (%N), porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO), porcentaje en peso (%W) según el hábitat.....	91
ANEXO B – Índice de Importancia relativa (%IIR), porcentaje en número (%N), porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO), porcentaje en peso (%W) por drenaje.....	92
ANEXO C - Matriz de contribución de cada variable en la determinación de los factores más significativos.....	94

INTRODUCCIÓN

La presencia de los primeros peces primitivos en la tierra se remonta hacía varios cientos de millones de años mucho antes de la presencia humana [1], en donde las características del medio difieren mucho de lo que es hoy el planeta. Dicha presencia se calcula empezó en la Era Primaria, en el Período Ordovícico más concretamente hace 500 millones de años atrás en el tiempo [2]. Los peces se encuentran distribuidos por todo el mundo [1]. Habitan en zonas frías como los árticos (aunque en menor número) hasta los trópicos donde su número aumenta considerablemente. Los podemos encontrar habitando en innumerables cantidades en la zona epipelágica de los océanos hasta llegar a reducir significativamente sus poblaciones sumergidas varios cientos de metros de profundidad, llegando a la zona mesopelágica.

Su distribución no solo es exclusiva de aguas oceánicas, como se mencionó previamente, si no que los peces son especies cosmopolitas que han llegado a colonizar las aguas continentales, medio el cual es abismalmente distinto al marino. Encontrarse distribuidos dentro de las extensiones continentales implica variaciones en la altitud, donde se pone de manifiesto la eficiente adaptabilidad y evolución de los peces, puesto que se observan en altitudes que van desde cero metros sobre el nivel del mar hasta lagos ubicados miles de metros por encima del mar [1]. En resumen, se podría decir que los peces son excepcionalmente adaptables porque soportan altas y

bajas temperaturas, son resistentes a altas presiones y a condiciones de escasa luminosidad.

Los primeros estudios de la Ictiología en Ecuador empezaron en 1821 con Humboldt, en los que se hace referencia de la taxonomía de peces de aguas interiores. Posteriores investigaciones realizadas por Wagner, Boulenger, Fowler, Bohlke, Ovchinnyk, entre otros [3], siguieron esta línea de estudio. Barriga [4], en su trabajo resume en gran parte la riqueza ictiológica del Ecuador. A pesar de ello y sin despreciar las valiosas aportaciones de diversos autores, no se ha profundizado en estudios sobre la morfología de los peces, limitándose así a la observación directa de las distintas formas biológicas o mediciones como el ancho, largo, alto, la presencia o no de alguna estructura contenida en ellos. En este tipo de estudios, que forman parte de la morfometría tradicional (MT) [5,6], se trabaja potencialmente dentro de un amplio margen de errores, y no conserva la verdadera geometría de los objetos estudiados.

El presente proyecto pretende emplear un método alternativo y más preciso que ha sido desarrollado en las últimas décadas, la morfometría geométrica (MG) [5,7]. Esta metodología permite una descripción cuantitativa de la “forma pura” del objeto de estudio mediante el uso de instrumentos digitales y análisis estadísticos, para extrapolar los datos físicos obtenidos y convertirlos en datos numéricos o cuantificables denominadas morfocoordenadas. Para el efecto, se utilizó como objeto de estudio a *Hoplias microlepis* y *Hoplias malabaricus* (guanchiche) que son peces de aguas interiores, bentónicos con hábitos carnívoros. Se plantea la hipótesis de que existen diferencias morfológicas entre las poblaciones de las distintas zonas de

captura, y en diferentes hábitat como ecosistemas lénticos y lóticos, lo que podría presuntamente responder a fuerzas evolutivas o simple plasticidad al medio circundante [8]. Además, se expresará en términos Matemático-Estadísticos si existe relación aparente entre la forma y algunas variables como el hábitat, sexo, cuencas hidrográficas, alometría, dieta alimenticia habitual (analizando los contenidos estomacales de todos los peces recolectados). Estudios previos dentro de esta misma temática, han demostrado claros vínculos entre el hábitat, la ecología, y el tipo de alimento con la forma general del pez, de la boca, capacidades natatorias, etc. [9].

OBJETIVOS

GENERAL.

- ❖ Determinar si existen diferencias morfológicas entre poblaciones de *Hoplias spp.*, describir y cuantificar las diferencias morfológicas y examinar su variación con la distribución geográfica de la especie, el hábitat, la dieta alimenticia y el sexo.

ESPECIFICOS.

- ❖ Emplear la morfometría geométrica para determinar las divergencias morfológicas entre poblaciones de *Hoplias spp.*
- ❖ Correlacionar la forma final de los peces estudiados con su distribución geográfica, dieta y hábitat, considerándolas como posibles factores que la generan.

- ❖ Contribuir al conocimiento sobre uno de los géneros de depredador de agua dulce más importantes en América del Sur, *Hoplias spp.*

CAPITULO I. *Hoplias spp.*

1.1. Biología de *Hoplias spp.*

Hoplias spp., taxonómicamente se encuentran dentro del orden de los Characiformes en la familia Erythrinidae, están ampliamente distribuidos desde América Central hasta Argentina [10]. Son especies depredadoras agresivas que se ubican en el tope de la cadena alimenticia y generalmente tienen hábitos nocturnos. Tiene gran capacidad de tolerancia en épocas de escases de alimentos, los ambientes con bajas concentraciones de oxígeno, no representan un limitante para su normal desarrollo [11].

En el país se conoce muy poco sobre sus hábitos, por lo cual es preciso estudiar con más detalle la especie. Adicionalmente, en diversas zonas del Ecuador representan un recurso para la economía y alimentación humana.

En nuestro país, peces de este género se los conocen como “guanchiche” y se encuentran distribuidos en aguas interiores, a lo largo de la Costa y también en la

Amazonía [4], colonizando ambientes lénticos como esteros, pantanos, estanques, diques; y, ambientes lóticos como ríos y quebradas. En estos diferentes ecosistemas, las condicionales ambientales, el alimento, las influencias antropológicas, etc., difieren, lo que supone distintas condiciones para la adaptabilidad de las poblaciones de peces, sin exceptuar la posibilidad de que dichas condiciones podrían constituir fuerzas evolutivas en las poblaciones objeto de estudio. En Ecuador, se han identificado dos especies *Hoplias malabaricus* y *Hoplias microlepis*, las características que los diferencian se describen en la sección siguiente.

El guanchiche es una especie muy parasitada, hospedero de nemátodos que se observan principalmente en la grasa visceral, en membranas conectivas de intestinos y en algunos órganos específicos. En un estudio realizado por el Instituto Nacional de Pesca se reporta un alto porcentaje de ejemplares infestados, llegando al 91%. Probablemente esta patología esté relacionada con los hábitos carnívoros de la especie [3]. Los endoparásitos según Santos [12] corresponderían a *Contracaecum sp.* Por otro lado Jiménez y Álava (2009) investigaron la prevalencia parasitaria de *Gnathostoma spinigerum* en el guanchiche, causante de la zoonosis paniculitis nodular migratoria [13].

1. 1. 1. Características morfológicas.

Externamente, *Hoplias spp.* presentan características que comparten con algunas otras especies y que no precisamente se encuentran relacionadas [14] (Figura #1): La forma del cuerpo es sagitifforme recubierto con escamas cicloideas excepto en la

cabeza. Los accesorios locomotores están representados por la aleta caudal truncada, una aleta dorsal, sin aleta adiposa, un par de aletas pectorales, un par de aletas pélvicas y una anal. En las aletas dorsal y caudal, se observan manchas de color marrón oscuro. Su cuerpo, por lo general es de color marrón oscuro, aunque en algunas localidades puede verse de tonalidad más clara, el abdomen es color blanco. La boca carece de barbas y está ubicada en posición terminal a la cabeza. En la boca presenta dientes mandibulares cónicos muy filosos y grandes localizados en el premaxilar y mandíbula. También presenta dientes linguales (Figura #2) [3].

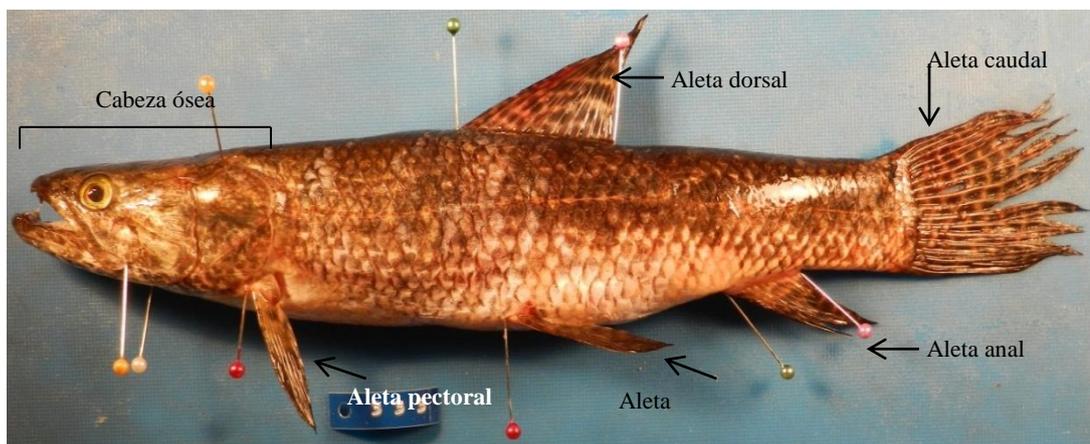


Figura # 1. Características externas del guanchiche.

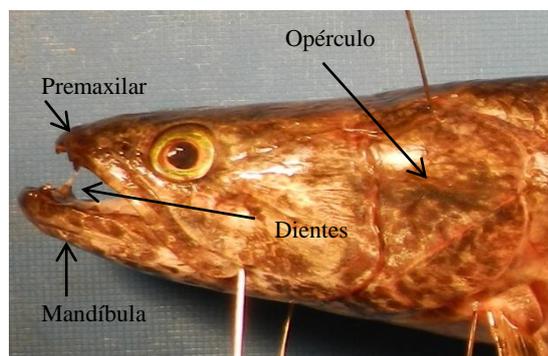


Figura # 2. Detalle de la cabeza, se observan los dientes filosos.

Hoplias microlepis y *H. malabaricus* se diferencian morfológicamente por el número de escamas en la serie dorsal y línea lateral. Glodek (1978) y Aguirre (2013) reportan en el Ecuador un número de 9 escamas para *H. malabaricus* en la serie dorsal, y, de 38 a 41 escamas en la línea lateral; mientras que *H. microlepis* tiene 11 en la serie dorsal y de 43 a 46 escamas en la línea lateral [10,15].

1. 1. 2. Hábitos alimenticios.

El orden de los *Characiformes* abarca alrededor de 1.700 especies de peces de agua dulce que se encuentran principalmente en aguas tropicales del hemisferio sur [16]. Debido a su diversidad, tienen una dieta muy variada, en la que se puede encontrar peces, crustáceos, insectos, larvas de insectos, semillas, frutos de plantas terrestres, etc. [17].

Hoplias spp. es bentónico, habita en ríos, riachuelos, esteros, lagos, pozos y pantanos de Centro y Sudamérica. Prefiere columnas de aguas tranquilas y poco profundas. Su coloración le permite camuflarse fácilmente entre la vegetación y rocas y poder atacar a sus presas [18].

El género *Hoplias* se caracteriza por ser un depredador voraz en el tope de la cadena alimenticia, de una fuerte mandíbula con la cual acecha a su presa con múltiples mordiscos hasta ser devorada. Al preferir zonas de poco movimiento, *Hoplias spp.* son agresivos y territorialista incluso con los de su misma especie [19].

Por lo general, suele alimentarse de peces de menor tamaño (como tilapias, vieja azul, dica) y en ocasiones han ingerido individuos de su misma especie. También se puede

alimentar de crustáceos (como langostas o camarones) e insectos acuáticos o terrestres [20].

De acuerdo a Yasuda (1960) la forma de la boca está altamente correlacionada con el tamaño de las presas y las modalidades de captura; a su vez Keast y Webb [9] encontraron que al presentar cambios en la boca también se dan cambios en la forma general del cuerpo, las capacidades de natación y la visión de algunas especies, por lo tanto, la dieta puede ser importante para interpretar posibles cambios morfológicos encontrados.

Si bien *H. microlepis* y el *H. malabaricus* comparten muchas características respecto a su biología y comportamiento, la mayor parte de estudios se han realizado para el segundo; este artículo permitirá conocer más a fondo los hábitos alimenticios del *H. microlepis* que fue colectado en mayor número.

1.2. Distribución y ecosistemas de la especie.

El género *Hoplias* está ampliamente distribuido en Centro y Sudamérica; *H. malabaricus* se encuentra en más localidades que *H. microlepis*, teniendo registros de la presencia de *H. malabaricus* en: Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Venezuela, Perú, Costa Rica, Guyana, Guyana Francesa, Paraguay, Surinam, Trinidad y Tobago y Uruguay, mientras que el segundo se halla más restringido en Panamá y Ecuador [21].

A nivel nacional, publicaciones locales han reportado la presencia del guanchiche en la provincia del Guayas tanto en embalses como represa Chongón y en la cuenca del río Guayas; en Manabí, la represa Daule-Peripa; en la provincia de Los Ríos, en el río Quevedo [22,10] y en esteros como Edén, Santa Ana, Mona, Jesús María y Cachari, además de zonas pantanosas como Higuerones, Libertad, Templanza, Higuerilla, Escalones y Casa Azul [23]. Aunque es difícil distinguir *H. microlepis* de *H. malabaricus*, el primero parece estar en el Río Guayas y ríos cercanos mientras que *H. malabaricus* se encuentra en el Oriente y en ríos de Esmeraldas [4]. Además la recolección efectuada para la investigación confirmó la existencia del *H. microlepis* en ríos y represas de la provincia de El Oro y en algunos ríos de Esmeraldas pero en menor número.

1.3. Taxonomía.

En Ecuador se puede encontrar *H. malabaricus* y *H. microlepis*. Una barrera geográfica (la cordillera de los Andes) ha separado por millones de años a *Hoplias* creando una especiación alopátrica [10]. Por su similitud en la forma y tamaño una manera de identificar la especie es por medio del conteo de escamas en el dorso entre las líneas laterales de ambos costados del cuerpo detrás de la aleta dorsal; y del número de escamas en la línea lateral [10], como se mencionó con antelación. Un análisis de MG podría facilitar la búsqueda de patrones en la forma del pez que ayuden a definir a las especies.

En las (Tabla #I) y (Tabla #II) se describen los taxones completos para cada especie de interés.

Tabla # I. Clasificación taxonómica de *Hoplias microlepis*

<i>Hoplias microlepis</i>	
Reino	Animalia
Subreino	Bilateria
Infrarreino	Deuterostomia
Filo	Chordata
Subfilo	Vertebrata
Infrafilo	Gnathostomata
Superclase	Osteichthyes
Clase	Actinopterygii
Subclase	Neopterygii
Infraclase	Teleostei
Superorden	Ostariophysi
Orden	Characiformes
Familia	Erythrinidae
Genero	<i>Hoplias</i>
Especie	<i>Hoplias microlepis</i>
Nombre común (Ecuador)	Guanchiche

Fuente: Catalog of Fishes [24]

Tabla # II. Clasificación taxonómica de *Hoplias malabaricus*.

<i>Hoplias malabaricus</i>	
Reino	Animalia
Subreino	Bilateria
Infrarreino	Deuterostomia
Filo	Chordata
Subfilo	Vertebrata
Infracilo	Gnathostomata
Superclase	Osteichthyes
Clase	Actinopterygii
Subclase	Neopterygii
Infraclase	Teleostei
Superorden	Ostariophysi
Orden	Characiformes
Familia	Erythrinidae
Genero	<i>Hoplias</i>
Especie	<i>H. malabaricus</i>
Nombre común (Ecuador)	Guanchiche

Fuente: Catalog of Fishes [24], Catalog of Fishes 1998 [25]

1.4. Estudios de la especie en Ecuador.

Una de las primeras instituciones en investigar sobre las especies bioacuáticas en Ecuador fue el INP (Instituto Nacional de Pesca) que en la actualidad realiza un seguimiento de especies de interés comercial en sectores importantes de pesca a nivel de la Costa ecuatoriana. Su estudio se enfoca en la determinación de cantidad de hembras y machos, su tamaño y el estado de madurez sexual, estableciendo de esa manera como estimar la talla media de madurez sexual y en base a eso realizar controles de pesca (talla mínima de captura). En el 2003 el INP publicó un catálogo con una breve caracterización de los peces de aguas continentales de la provincia de

Los Ríos entre los cuales se encontraba el *H. microlepis*, entre otras cosas mencionaban la máxima talla registrada (29 cm), su dieta carnívora, características morfológicas y ecología antes mencionadas en este estudio, destacan la frecuencia de la infección por nemátodos la cual no afecta a su salud [26].

CAPITULO II. MORFOMETRÍA.

El estudio de la morfología en sus inicios, aunque muy elemental, fue la principal herramienta para la diferenciación e identificación de estructuras macro y microscópicas de la diversidad biológica. Su alcance se restringía a la observación directa de la forma de células, órganos, tejidos así como sus dimensiones, peso, color y su simple forma física. Así, estos estudios constituyen meras consideraciones cualitativas o descriptivas.

2.1. Morfometría tradicional.

Antes de la primera mitad del siglo XX se concebía el período de transición de morfología descriptiva a estudios cuantitativos. Ya se empleaban variables cuantitativas como longitudes, altos, anchos, o ángulos como dimensiones lineales y gracias al generalizado uso de computadoras; se empezaron a utilizar modelos de análisis estadísticos multivariados [27] para tratar de encontrar alguna relación entre

las variables que producían las diferencias halladas. Además, se aspiraba poder explicarlas. Algunos de los modelos estadísticos utilizados son: Análisis de Componentes Principales (PCA), Análisis Factorial, Análisis de Variables Canónicas (CVA) y Análisis de la Función Discriminante (DFA) [5]. El análisis cuantitativo de la variación morfológica utilizando técnicas de estadística multivariados se denomina morfometría tradicional o multivariada.

Sin embargo, el problema de recrear en esencia la forma biológica en estudio; aún y con todos los avances tecnológicos, estadísticos y computacionales, no se había resuelto. Persistía la incongruencia de las mensuras lineales y la significancia biológica que implica cada una de ellas. Basta ejemplificar uno de los muchos inconvenientes del uso de MT en el estudio de las variaciones morfológicas: si tenemos un triángulo equilátero y un cuadrado, y, si consideramos únicamente la longitud de uno de sus lados y la altura de cada figura; ambos podrían tener valores idénticos de longitud y altura, sin embargo son dos figuras geométrica absolutamente distintas [7].

2.2. Morfometría geométrica.

Para mejor comprensión enunciaremos lo que Kendall [28,29], describe como forma: “Forma es toda la información geométrica que resulta de extraer los efectos de la posición, escala y rotación de un objeto” así pues se acuña el criterio de “forma pura” en biometría.

Con la idea más clara de que lo se denomina como forma biológica en este tipo de análisis, la pregunta que se genera es, ¿cómo se reproduce numéricamente la “forma” anatómica de un -objeto- expresando todas las características físicas y biológicas que lo describen? En MG se emplean “hitos” para crear un mapa de homologías o configuración que básicamente se definen como puntos que generan coordenadas en el espacio multidimensional, dos ejes si es bidimensional, y tres ejes si es un espacio tridimensional, los cuales son elegidos por el experimentador de acuerdo con algunas consideraciones para su correcta marcación [7]. Existen diferentes tipos de hitos, que varían en la precisión con que pueden definir a la variación morfológica:

Hitos tipo 1.- Este tipo de hitos deben predominar al momento de definir el mapa de homologías de la “forma pura”. Se marcan en zonas de fácil visualización como en la intersección de líneas relacionadas a estructuras anatómicas (entre huesos o músculos, por ejemplo).

Hitos tipo 2.- Marcaciones en zonas que describen curvaturas muy pronunciadas.

Hitos tipo 3.- Corresponden a conjunto de hitos que describen puntos muy distantes en la estructura estudiada, es el caso de diámetros, radios, longitudes, etc. Este tipo de hitos poseen poca información que valida la “forma pura” debido a que se enfoca en el tamaño más no en la forma por lo que deberían ser muy escasos al momento de la marcación.

Los criterios a considerar para la correcta marcación de hitos se detallan a continuación [7]:

Criterio de Homología.- Algunos autores también los denominan como hitos anatómicos que básicamente describen estructuras del objeto las cuales son comunes biológicamente bajo criterios de ontogenia y filogenia apropiados [29,30].

Consistencia en la posición de los hitos.- La ubicación de los hitos debe ser permanente, es decir; un hito no puede estar sobre otro, no se deben intercambiar las posiciones entre hitos y finalmente no debe haber pérdida de uno o un conjunto hitos. Todas las muestra a analizar deben contener el mismo número y en la misma posición relativa de hitos.

Cobertura adecuada del objeto de estudio.- Referente al número de hitos marcados en las imágenes bidimensionales o tridimensionales en las cuales se trabaja. Cantidades insuficientes de hitos suprime valiosa información de los objetos estudiados; por el contrario, una cantidad exagerada de hitos en relación del número de muestras revela información estadísticamente errónea.

Coplanaridad.- Se debe considerar el efecto que significa trabajar con imágenes bidimensionales de estructuras que presentan un tercer plano (profundidad) muy pronunciado. Es decir, no se puede evaluar la información presente en el plano posterior de la imagen en la que valida la forma pura del objeto. En estos casos se emplean imágenes tridimensionales.

Repetividad.- Considera la facilidad y precisión con la que el experimentador pueda marcar los hitos en todas las imágenes.

La MG se lleva a cabo mediante la secuencia de tres pasos:

- I. Obtención de los datos a partir de imágenes bi y tridimensionales.

- II. Generación de la información que describe la “forma pura”.
- III. Análisis estadístico que exploran y confirman la covariación de la forma y los factores que la generan.

2.2.1 Obtención de los datos.

Es el punto de partida del estudio, posterior a la recolección de muestras. La información que se logra recolectar es generada a partir de una configuración determinada de hitos (mapa de homologías) que recrean la forma del objeto y como se mencionó con antelación, cada uno de estos hitos representan un punto en el espacio descrito en forma de coordenadas cartesianas, (x,y) o (x,y,z) para espacios bidimensionales y tridimensionales, respectivamente; que más tarde serán sujetos a análisis estadísticos de covariación. Ahora, los datos se presentan en formato matriz de “K” filas referentes al número de hitos, por “C” columnas referentes número de coordenadas del espacio que representan $(K \times C)$, o viceversa. De esta manera, en un espacio bidimensional de la forma de una estructura descrita por un conjunto de 10 hitos la matriz resultante será 10×2 [7,31,32].

2.2.2 Generación de la información que describe la “forma pura”.

Cada configuración de hitos genera su propio “centroide” el cual es un punto que describe su posición en el espacio y matemáticamente está definido por: la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado de cada hito hacia su centroide (Figura #3). Debido a que las muestras no presentan un tamaño uniforme, el centroide puede ser escalado para llevar la configuración de puntos a un tamaño común, el

escalado es un proceso que elimina la variable tamaño y acerca más a lo que define Kendall como “shape” (forma pura), se trabaja ahora sobre el espacio de la pre-forma [31]. Los otros procesos, de rotación y traslación; los abordaremos a continuación. Es preciso mencionar que en este proceso de escalado se elimina una dimensión en cualquiera que fueren los espacios (2D ó 3D) [6].

Una vez obtenidos los centroides de cada configuración de hitos de las muestras en análisis lo que sigue es la translación, que consiste en sobreponer los mapas con sus respectivos centroides, con estos últimos alineados [31].

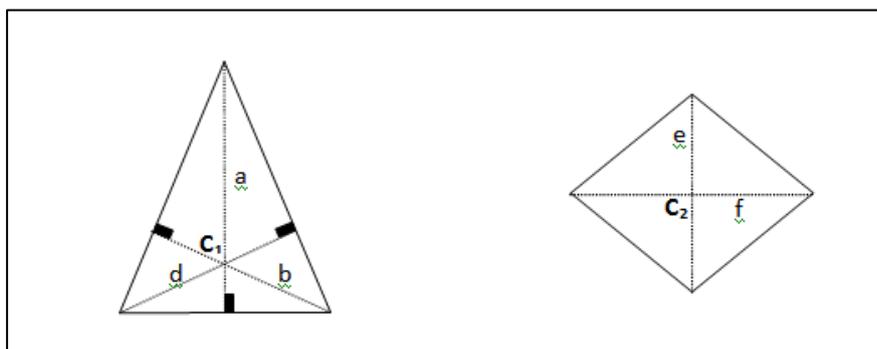


Figura # 3. Dos formas geométricas con sus centroides, C1 y C2 respectivamente. Para $C1 = \sqrt{(a^2 + b^2 + d^2)}$, para $C2 = \sqrt{(e^2 + f^2)}$.

Fuente: Ejemplo de Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: De la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa [7].

En éste segundo proceso también se “suprimen” dimensiones; 2 para espacios bidimensionales y, 3 en formas con volumen. Resta ahora proceder a eliminar los efectos de la rotación el cual elimina una dimensión para espacios dimensionales y tres para tridimensionales; los distintos mapas de homologías se rotaran en el espacio

de tal manera que cada mapa participante quede lo más próximo a una forma “promedio”, o mejor conocida como forma consenso.

En resumen, después de eliminar los efectos de escalado, traslación y rotación tendremos un total de dimensiones para espacios:

- Bidimensionales: $2K - 1$ dimensión por proceso de escalado, $- 2$ por traslación y -1 por rotación= $2K-4$ dimensiones.
- Tridimensionales: $3k - 1$ dimensión por proceso de escalado, -3 por traslación y -3 por rotación= $3K- 7$ dimensiones.

Donde k es el número de hitos [7].

Espacio de la forma.

Al finalizar estos tres procedimientos escalado, traslación y rotación se ha producido el espacio de la forma, en otros trabajos denominado como espacio de Kendall. Aunque este espacio ha sido sometido a la eliminación de las tres variables denotadas anteriormente, los mapas de homologías aún se encuentran en un espacio donde las distancias entre ellos son muy grandes, llamadas distancias de Procusto [6]. Por ello, es preciso reajustar nuevamente el espacio, donde los centroides se modifican de tal manera que sus distancias sean las menores posibles. Este análisis se denomina en MG Análisis generalizado de Procusto [31], también en otras obras se nombra como “Superposición de Procastes por cuadrados mínimos” [27].

A pesar que los datos generados en el espacio de Kendall se encuentran exentos de las tres variaciones, aún no podemos empezar a trabajar en la estadística multivariada porque estos valores se encuentran descritos matemáticamente en un espacio no

Euclidiano que es incompatible, por ello se emplean “espacios tangenciales”; lo cual son proyecciones estereoscópicas desde la configuración del espacio de Kendall. Para mayor detalle revisar Toro (2010) [7].

2.2.3 Análisis estadístico exploratorios y confirmatorios de la covariación de la forma y los factores que la generan.

Se emplean programas computacionales que permiten explorar el comportamiento las formas consenso extraídas de la imágenes digitalizadas de las muestras, evaluarlas entre ellas y las variables identificadas para el estudio, estimar la correlación y covariación de la forma y otros factores. Se pone a prueba la hipótesis planteada mediante el uso de la estadística.

2.3.Morfometría geométrica en América Latina.

A pesar de que esta innovadora metodología es relativamente nueva en el estudio de la validación de las variaciones morfológicas, su uso está ampliamente extendido a nivel mundial [33,34]. América Latina no es la excepción, existen importantes documentos que así lo demuestran. Por mencionar algunos países que se destacan en el uso de MG, se hallan:

Colombia con sus investigaciones biológicas aportan a un mejor conocimiento de la diversidad tropical. Las investigaciones no se confinan exclusivamente al ambicioso deseo de evidenciar la abundante diversidad biológica que alberga su suelo; también

se emplea la MG como herramienta alterna para resolver problemas de taxonomía. Por ejemplo, el Instituto Nacional de Salud de Colombia, con la finalidad identificar los principales vectores de malaria, tener una mejor comprensión y control de la enfermedad, la cual es una de las principales causa de muerte en países tropicales; diferenció once especies de *Anopheles* recurriendo a MG [35].

Un claro ejemplo sobre los problemas de taxonomía de organismos, como ocurre con muchas especies a escala global, es la situación que acontece en Venezuela donde algunas especies del Orden *Scorpiones* tienen especial atención en el área de salud. Por ello se precisó emplear MG como herramienta de apoyo para contribuir en el estudio de las diferencias entre especies del Orden *Scorpiones* y generar información para resolver los problemas taxonómicos [36]. En otro estudio de los principales vectores de transmisión de la tripanosomiasis o enfermedad de chagas, donde se analizan y resalta la importancia de la constitución de las alas para clasificar e identificar las especies de *Rhodnius* [37].

México, con riqueza histórica referente a asentamientos humanos antiguos, muestra su interés de descifrar la historia biológica de poblaciones humanas extintas [38], valiéndose en conjunto de la antropología, arqueología y morfometría geométrica están en busca de respuestas.

Gracias a su extenso perfil costanero, Brasil es reconocido a nivel mundial como un gran productor de camarón. La necesidad del conocimiento de los stocks de pesquerías así como los recursos vivos que las conforman y su potencial económico, promueven nuevas investigaciones sobre el tema. Análisis en la forma del cefalotórax

del *Xyphopeneaus kroyeri* en cuatro pesquerías del este de Brasil, revelan diferencias morfológicas entre poblaciones de las zonas de pesca [8].

Hasta el momento, Ecuador no registra investigaciones de este tipo.

2.4.Herramientas computacionales empleadas en MG.

Algunos de los programas empleados más comúnmente en esta investigación para la exploración de los datos de MG, se detallan en la (Tabla #III). Estas herramientas pueden ser adquiridas de manera gratuita en el portal descrito en la misma tabla. Algunos de ellos tienen aplicaciones muy variadas, como por ejemplo TPSUTIL el cual posee veinte utilidades para distintos fines; se hará referencia únicamente a las que se emplearon en el proyecto.

Tabla # III. Programas utilizados para el estudio.

HERRAMIENTA (abrev)	AUTOR	UTILIDAD	LINK DESCARGA
TPS DIG versión 2.16 (TPSDIG2)	F. James Rohlf, Copyright 2010	Digitalizar los hitos en las imágenes. Definir las escalas de longitud.	http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html
TPS UTILITY versión 1.52 (TPSUTIL)	F. James Rohlf, Copyright 2012	Construir archivos TPS desde las imágenes. Delete / Reordenar especímenes. Anexar archivos. Delete/ Reordenar landmarks. Desdoblar especímenes. Etc.	http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html
RELATIVE WARPS versión 1.49 (TPSRELW)	F. James Rohlf, Copyright 2010	Programa que realiza superposición de Procrusto y el PCA.	http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html
THIN PLATE SPLINE	F. James Rohlf,	Programa para comparar	http://life.bio.sunysb.edu/

version 1.20 (TPSSPLIN)	Copyright 2004	visualmente pares de muestras utilizando gradilla de deformación. Muestra la variación morfológica.	morph/index.html
TPS REGR versión 1.40 (TPSREGR)	F. James Rohlf, Copyright 2011	Programa que realiza superposición de Procrustes y análisis de regresión de los datos.	http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html
Tanagra versión 1.4.5	Ricco Racotomalala, Copyright 2003	Análisis exploratorio de los datos. Analisis Factorial con datos mixtos (AFDM)	http://eric.univ-lyon2.fr/~ricco/tanagra/eng/tanagra.html

2.5 Aplicaciones de la morfometría geométrica.

Siendo la MG una herramienta que facilita el estudio de las estructuras fenotípicas, en la actualidad es ampliamente utilizada en las ciencias naturales.

Estudios en biomedicina utilizaron esta técnica para relacionar el paso de la edad de en los humanos y el cambio en la forma de la caja torácica, con el fin de mejorar la creación de modelos computacionales para el área de lesiones biomecánicas. Correlacionaron el tamaño centroide respecto al peso, altura, edad e IMC (índice de masa corporal) individual de los 65 sujetos de muestra, de esta manera se puede comprender un cambio en la forma de esta zona y enlazarlo con los factores mencionados [39]. En otro estudio, se analizó también las diferencias morfológicas del cuerpo calloso (haz de fibras nerviosas ubicadas en el cerebro) de personas con Síndrome de alcoholismo fetal (SAF), Efecto alcohólico fetal (EAF) y personas sanas, encontrando claras evidencias de deformidades en los dos primeros [40].

En la entomología, la MG es ampliamente utilizada por su efectividad para encontrar diferencias intra e inter especies, además que la selección de hitos se facilita cuando se elige las alas para su identificación. Como ejemplo se menciona un estudio hecho

en Colombia acerca de la variabilidad morfométrica del *Neoleucinodes elegantalis* conocido como perforador de fruto, donde se encontró una relación de la forma con factores como ecorregión, altitud y hospedero (el tamaño de la fruta) [41]. En Venezuela se llevó a cabo una investigación morfológico y filogenético de la tribu *Rhodniini* que abarca los géneros *Rhodnius* y *Psammolestes*, el objetivo era encontrar diferencias en la estructura alar de dicha tribu para su identificación, lo cual fue confirmado empleando MG [37].

La antropología también utiliza la MG para hacer comparaciones entre grupos étnicos. En España se realizó un estudio en el que utilizaban los segundos y terceros molares de una población de homínidos del Pleistoceno, y analizaban como variaban la forma de estas muelas de acuerdo a la línea evolutiva, para lo que emplearon muestras de *Homo heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* y *H. sapiens* [42]. Estudios de dimorfismo sexual en habitantes de Sudáfrica determinaron por medio de la MG que los hombres de raza blanca de algunas zonas africanas no cumple con ciertas características morfológicas que permiten determinar su sexo utilizando la ranura isquiática (en la zona de la pelvis) como medio de identificación [43].

Existen muchos estudios empleando la MG con especies no pertenecientes a los homínidos. Por ejemplo, se estudió los cambios alométricos (cambios de forma relacionados con el tamaño) de una especie de pez, en base a registros fósiles en Uruguay [44]. A nivel de medicina también se utiliza la morfometría geométrica, en la histopatología o en neuroimágenes para determinar algún tipo de anomalías o enfermedades de manera que puedan ser identificadas con precisión matemática. En

esta área también se han publicado estudios en donde veterinarios determinan patologías con el uso de esta herramienta [45].

CAPITULO III. MATERIALES Y METODOS.

3.1.Recolección de las muestras.

Debido a la dificultad de captura de estos peces; estos fueron recolectados en número variable en cada localidad de pesca. En resumen, se muestrearon las provincias de la Costa: Esmeraldas, Guayas, El Oro, Los Ríos y Pastaza en la Amazonía. La región Interandina se excluye del estudio debido a que esta especie no está presente en la región interandina [4]. En distintas localidades dentro de cada provincia se realizó la compra a pescadores de especímenes frescos que pertenecían a distintos hábitats de interés como río y represa. Los especímenes fueron almacenados en recipientes térmicos con hielo para su traslado hacia el laboratorio y posterior análisis.

3.1.1 Zonas de captura.

Las localidades de captura están indicadas en la Figura #4. En total se muestrearon 14 localidades, cinco correspondientes a ecosistemas lénticos (represas) y nueve a

ecosistemas lóticos (ríos). Las localidades se establecieron dentro de drenajes de ríos; en total son cinco Drenajes. El drenaje Guayas está conformado por las localidades: ríos Babahoyo, Daule, Quevedo, Vinces, y las represas Daule Peripa, Chongón y Baba. Manabí conformado por el humedal La Segua y represa La Esperanza. El Oro se muestreó el río Buenavista y la represa Tahuín. En Esmeraldas se muestrearon los ríos Viche y Santiago. El Oriente comprende el ultimo drenaje, donde se muestreó en el río Puyo. En total, se colectaron 365 especímenes. El número de especímenes por localidad se encuentra listado en la Tabla #IV.



Figura # 4. Zonas de captura.

Fuente: Grupo Editorial Juárez [46].

3.2. Procesamiento de los peces recolectados.

3.2.1 Imágenes digitales de las muestras para análisis de MG.

Los peces recolectados fueron enderezados manualmente y fotografiados frescos con una cámara digital Nikon Coolpix P500 de 12.1 Megapíxeles. Para facilitar la ubicación de los hitos y digitalizarlos mediante TPSDIG2, se colocaron agujas en el cuerpo marcando hitos que eran difíciles de observar en las fotos de los especímenes. Todos los hitos fueron seleccionados según los criterios establecidos dentro de la MG indicados anteriormente. Luego, todos los especímenes fueron fijados en formol y almacenados en alcohol al 70% para posteriores estudios, que serán mencionados más adelante.

Las fotografías se realizaron en una mesa de trabajo que consiste de un soporte para cámara fotográfica y conexiones para luminarias. Los peces se pusieron sobre una bandeja y en el borde inferior se colocó un ictiómetro para poder hacer la escala de tamaño respectiva.

Finalizados todos los muestreos y la respectiva toma de fotos, se crearon archivos TPS. Este es un tipo de archivo con el que se trabaja en la MG que exhibe la ubicación en morfocoordenadas de cada hito marcado y se genera a partir de las imágenes digitales de los peces.

3.2.2 Matriz de morfocoordenadas: Archivo TPS.

Debido a los variados servicios que ofrecen los programas de la serie TPS, se emplearán reiteradas veces en este estudio. Esta es la herramienta que se usó para generar la matriz de morfocoordenadas.

Dentro de cada carpeta que contienen las imágenes digitales de los peces, se crea un archivo de extensión .TPS con el programa TPSUTIL en la opción “Build TPS file from images”. Inicialmente el archivo no muestra información sobre las morfocoordenadas de los hitos pues estas aún no han sido marcadas en esta etapa.

Para marcar los 20 hitos y generar la matriz mencionada, se abre el archivo TPS y se marca los hitos empleando un nuevo programa, TPSDIG2 versión 2.16, en los lugares establecidos previamente. Posteriormente se marcan los hitos con el botón “Digitalize landmarks”. Las morfocoordenadas van registrándose a medida que se marcan los hitos.

3.2.3 Función UNBEND: Corrección de datos de peces que experimentan curvatura en el cuerpo.

Muchas veces, los lugares de muestreo resultaron muy distantes del laboratorio; por lo que era preciso almacenar y trasladar por un período de tiempo prolongado los pescados en hielo. Estas condiciones de traslado resultaron en la deformación de algunos ejemplares, modificando su forma. La mayoría de los especímenes que exhibían curvatura en el cuerpo, exhibían curvaturas hacia arriba; muy pocos se observaron que estaban curvados hacia abajo. Es preciso corregir este error para

evitar direccionar la investigación hacia resultados que indiquen variaciones en la morfología a causa de ello.

Empleando la función UNBEND en el programa TPSUtility se corrigió el problema. Se emplearon todas las fotos, incluyendo las de los peces que no experimentaban curvatura o no era muy significativa. Por medio de varias experimentaciones se determinó que los datos de los peces que no presentan curvatura en el cuerpo, después de ser sometidos a la corrección mediante el programa no sufren ninguna perturbación, es decir; el utilitario solo actúa corrigiendo dicha curvatura, sea fuerte o no, en datos que la presenten.

Para emplear correctamente el utilitario, se requiere definir previamente en un archivo de extensión **.NTS**, una serie corta de puntos los cuales corresponden a una selección de hitos que definan al eje donde se forma la curvatura. En este estudio, la curvatura se presenta longitudinalmente al cuerpo de los peces. Este archivo se crea en un editor de texto como “Block de notas” o “Word pad” indicando los puntos que definen el eje antes descrito y guardando con la extensión NTS. Ver (Figura #5).

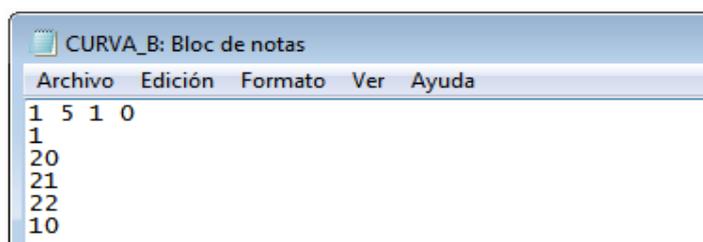


Figura # 5. Archivo **.NTS** que describe el eje de curvatura para realizar el UNBEND.

En la imagen se observa los 5 hitos seleccionados para definir el eje, en esta experimentación 1, 20, 21, 22, 10. El orden no es de importancia. La primera fila de números se debe conservar, modificando únicamente el segundo número “5”; si el número total de hitos que se emplea son 3, este valor debe registrarse en vez de 5.

Inicialmente se marcaron un total de 20 hitos numerados del 1 al 20. Para esta corrección se adicionaron 2 hitos temporalmente: hito 21 perpendicularmente debajo de hito 7, e hito 22 perpendicularmente arriba del hito 12, ambos sobre la línea lateral del pez. Para mejor entendimiento ver Figura #6.

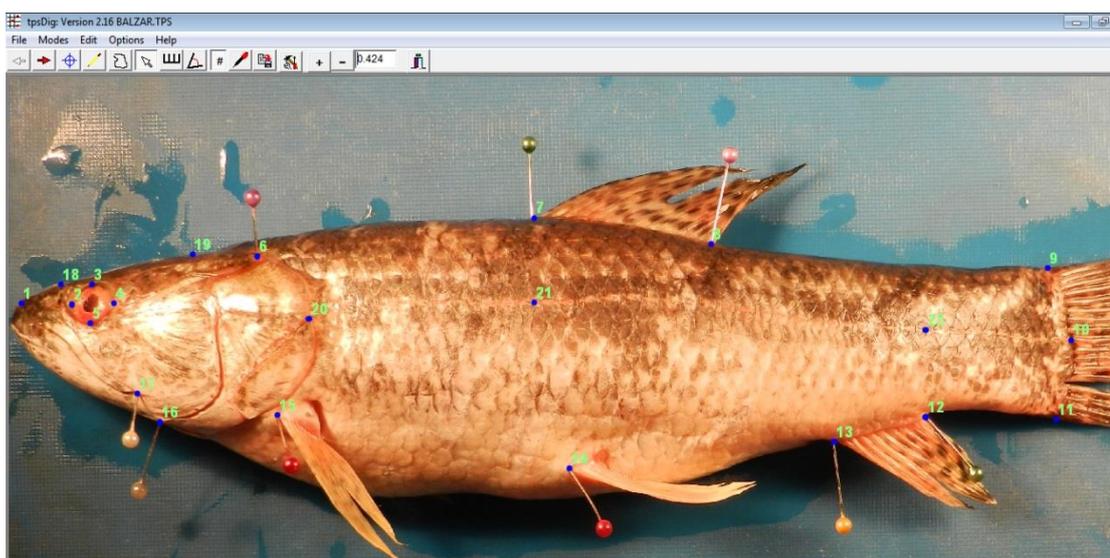


Figura # 6. Captura de pantalla de TPSDIG2 adicionando temporalmente los hitos 21 y 22 para realizar el UNBEND.

Al cabo de enderezar los especímenes matemáticamente con la función UNBEND, se restituyó al número inicial de 20 hitos. Para esto se empleó nuevamente TPSUTIL con la opción “Delete/reorder landmarks”. La matriz de especímenes enderezados fue usada en todos los análisis posteriores.

Medición longitud total del pez.

Para la medición de las longitudes de los peces procesados se empleó un método alternativo al uso de un ictiómetro. Se empleó el programa mencionado TPSDIG2 con el cual se marcaron los hitos en las fotos de los peces. Con la ayuda del botón “*Image edit tools*” se estableció 10 milímetros como “*Reference length*” en la pestaña “*Measure*” y se marcó la escala sobre la longitud que corresponde a un centímetro (1cm) en la regla que aparece debajo del pez en cada foto.

Configurada la escala, en la ventana principal se pulsó el botón “*Make linear measurements*” y se trazó un línea recta sobre el cuerpo del pez desde la punta del hocico hasta el final del pedúnculo caudal. Los datos de longitud estándar (LS) fueron guardados para todos los especímenes incluidos en el estudio.

3.2.4 Contenido estomacal (CE).

Todos los procesos detallados a seguir, fueron realizados posterior a la toma de la foto de cada espécimen respectivamente, esto debido a que se debe evitar al máximo la deformación causada por agentes externos y que cambien la forma del pescado.

Se realizó un corte longitudinal en la zona ventral desde la base de la cabeza hasta la altura de la aleta pélvica. Se extirpó el estómago realizando un corte en el (esófago) y en (la base del estómago); con precaución de no destruir su contenido se cortó el estómago longitudinalmente, se extrajo, pesaron en una balanza de precisión Ohaus ($\pm 0.0001\text{g}$) e identificaron las presas. Las presas fueron identificadas hasta el último taxón posible, para lo cual se consultó con expertos en la identificación de peces y

guías de identificación de peces de agua dulce de la región [47]. Las presas se preservan en alcohol al 70%. También se pesaron los estómagos vacíos.

En este mismo proceso se pesaron los especímenes con sus respectivos estómagos vacíos y se registraron sus pesos junto con los datos de contenidos estomacales.

Se calculó la frecuencia de ocurrencia para las presas que resulta de la división del número de veces que una presa se halló en los estómagos para el total de contenidos; y porcentaje de frecuencia de ocurrencia (FO y %FO, respectivamente) de los grupos tróficos o presas según Yáñez-Arancibia [48], porcentaje de número (%N) de las presas consumidas, el porcentaje en peso (%W), Índice de importancia relativa absoluta y porcentual (IIR y %IIR, respectivamente) definidos por [49]:

$$IIR = \%FO * (\%N + \%W)$$

$$\%IIR = \left(\frac{IIR_i}{\sum_{i=1}^n IIR_i} \right) * 100$$

Donde i es el grupo trófico que se desea calcular %IIR, n es el número total de grupos tróficos. Se establecieron rangos para %IIR <10% como alimentos consumidos accidentalmente; $10\% \leq \%IIR \leq 40\%$ alimentos secundarios; y, para %IIR >40% como alimentos de consumo preferencial o principales [50]. La relación peso presa/peso depredador se calculó siguiendo T. Aoyama [51].

Se consideró la relación Peso total/Longitud estándar que estima la ganancia de peso del pez por unidad de longitud (mm) y nos brinda una idea de la robustez del cuerpo. Para ello se calcularon los promedios de los pesos totales y longitudes estándar de los peces capturados en cada sistema de drenaje.

Adicionalmente se determinó el sexo de los individuos extrayendo una fracción de las gónadas, observándolas en un microscopio compuesto Motic B1 Series.

3.2.5 conteo de escamas de la línea lateral y serie dorsal.

Como se mencionó en la sección Biología de la especie, existen escasas diferencias fáciles de identificar entre *H. microlepis* y *H. malabaricus* [10]. Para ello se procedió a contar las escamas sobre la línea lateral y de la serie dorsal en todos los especímenes sobre el plano izquierdo del cuerpo, excepto en aquellos que estaban deteriorados por efectos del transporte, captura o mal estado de salud, en los que se realizó estos procesos sobre el plano derecho del cuerpo.

Las escamas sobre la línea lateral se cuentan desde el extremo posterior de la cabeza y detrás de los opérculos, hasta el inicio de la aleta caudal.

El conteo en la serie dorsal se ilustra en la Figura #7.

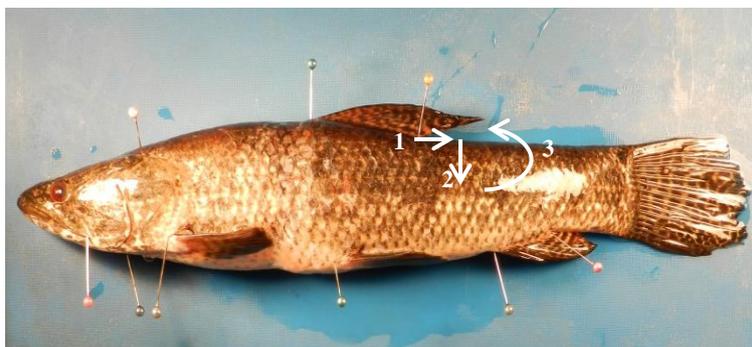


Figura # 7. Conteo de escamas de la serie dorsal.

1. Contar la tercera o cuarta escama detrás de la aleta dorsal.
2. Ubicarse en la línea lateral.

3. Sin tomar en cuenta la escama en la línea lateral, se realiza el conteo de escamas en la serie dorsal de izquierda a derecha.

Cabe notar que en ninguno de los casos hubo un número mayor a 11 escamas ni inferior a 9 escamas para *H. microlepis* y *H. malabaricus*, respectivamente.

3.2.6 Medición de los radios de las aletas.

A todos los especímenes capturados se midió la longitud de radios. Se utilizó un calibrador digital Fowler Sylvac con precisión de 0.1mm. Las longitudes de los radios de las aletas considerados fueron: Aleta dorsal (LRD), aleta caudal (LRC), aleta anal (LRA), aleta pélvica (LRP) y aleta pectoral (LRAP), para las dos últimas, solo se midió del lado izquierdo. De cada aleta se toma el radio que tenga mayor longitud. Adicionalmente, se midió el ancho entre los ojos (AO) y el ancho detrás de la cabeza (ACb), al terminar los opérculos. Estos datos fueron utilizados para realizar el análisis factorial con datos mixtos.

3.3. Análisis de la información de MG.

3.3.1 Thin plate spline y relative warps.

Para tener una perspectiva clara y poder visualizar los cambios morfológicos entre los peces analizados se emplea la función de la Placa delgada (TPS- en Inglés) criterio desarrollado por Bookstein (1989) [52]. Básicamente esta función se sustenta en la idea de tener una placa metálica u otro material maleable infinitamente delgada la

cual tendrá inscrita una cuadrícula donde se plasma la configuración consenso o el mapa de homología (explicada anteriormente) en la que se sobrepondrá una segunda configuración “blanco” de la cual se quiere observar las diferencias. Al “sobreponer” ambas configuraciones, la placa que recrea la configuración blanco se deformará en relación a las diferencias existentes entre ellas. Es decir, mientras mayor sean las diferencias morfológicas entre ambas configuraciones, la deformación en la placa será más significativa, definiendo así los cambios morfológicos. La magnitud de estas deformaciones se calcula y expresa en términos de energía de torsión.

El TPS relative warps realiza el análisis de los componentes principales generados a partir de los mapa de homologías de cada imagen, y representan los ejes de mayor varianza morfológica descrita por los hitos seleccionados. Para crear los mapas de homologías de cada drenaje, los archivos TPS que contenían la matriz de morfocoordenadas de los peces que correspondían a un drenaje determinado (Guayas, por ejemplo) fueron adjuntados en un solo archivo TPS mediante el programa TPS UTIL; luego este archivo se alineó (variación en la forma de los cuerpos relacionada a diferencias en el tamaño, la ubicación y la rotación de los especímenes en las fotos) empleando el programa de TPS RELATIVE WARPS 1.49. Estos datos mostraran un nuevo mapa de homologías que recrea la forma promedio de los peces capturados en ese lugar. Una vez adjuntados y alineados otra vez a todos los archivos, se procede a realizar el análisis de componentes principales. Se consideraron los dos primeros factores que presentan el mayor porcentaje de variación morfológica.

3.3.2 Análisis de regresión

Este análisis, en estadística, se aplica para estimar la relación entre un conjunto de datos (en este caso las 20 morfocoordenadas de cada uno de los especímenes) con variables independientes (tamaño centroide o alometría, drenaje, sexo y hábitat). De esa manera se puede calcular cuál de los factores mencionados es el que mayor impacto tiene en la variación de la forma en *Hoplias spp.*

Se utilizó el programa tpsRegr versión 1.40, donde se requiere un archivo con los 20 hitos de los especímenes y otro con una matriz donde se muestran las variables con sus valores. Cabe mencionar que de los 365 especímenes hubo tres en los que no se pudo identificar el sexo, por lo que fueron excluidos de este análisis.

Antes de obtener cada uno de los resultados se seleccionaba la opción “*Retain current residual SS*” (retener la suma de cuadrados residual actual). Primero se obtiene los valores para todos los factores juntos y luego se vuelve a correr el programa pero con una variable menos de manera que, haciendo eso con cada uno de las variables, se puede evaluar cuáles variables tienen un efecto significativo sobre la forma del cuerpo de los especímenes y determinar cuáles tienen mayor significancia. El programa exhibe dos resultados que nos permiten afirmar esto; uno es el valor de Wilks lambda, una estadística para análisis con múltiples variables que entre menor sea, indica más significancia de ese factor sobre la morfología del pez; y, el porcentaje no explicado de la varianza que representa la proporción de la varianza en la morfología que no puede ser explicada por las variables escogidas.

3.3.3 Análisis de función discriminante (DFA)

El DFA es un análisis estadístico de multivariantes, similar al análisis de regresión donde existe una variable dependiente categórica y una variable independiente continua que es quien determina a que grupo pertenece [53]. El análisis tiene como objetivo encontrar relaciones lineales entre las variables continuas que puedan discriminar o distinguir a los grupos en los que se clasificó a los especímenes y calcular las probabilidades de clasificación correcta de individuos.

Para esto, se utilizó un programa estadístico IBM SPSS Statistics 21. Se necesitó una matriz con los Partial Warps (la weight matrix incluyendo las variables de la forma del cuerpo extraídos del programa tpsRELW) y la clasificación categórica de la variable. Los cálculos para el análisis discriminante se hicieron bajo validación cruzada, que consiste en utilizar todos los especímenes excepto al que se lo va a clasificar, haciendo los resultados más confiables, esto se hizo para todas las muestras.

El método se usó para examinar la magnitud de diferenciación entre especímenes a base de las variables sexo, especie (*H. microlepis* o *H. malabaricus*) y hábitat (río o represa).

3.3.4 Análisis factorial con datos mixtos (AFDM).

Debido a que los datos recolectados para MG correspondían a variables tanto continuas como discretas, fue preciso emplear un método de análisis factorial que

podiera involucrar las dos categorías; ambas se encuentran relacionadas en la variación morfológica de los peces.

Las variables continuas utilizadas fueron: tamaño centroide, LRD, LRC, LRA, LRP, LRAP, AO, ACb, correspondiendo a las variables mesurables y , 1X, 2X, 3X...20X, 1Y, 2Y, 3Y...20Y que son los pares de coordenadas que describen cada hito. Las discretas, representadas por: género, hábitat, drenaje y sexo; todas son datos cualificables.

El Análisis factorial con datos mixtos (AFDM) se llevó a cabo usando el programa TANAGRA 1.4.50, descrito en el capítulo anterior.

En el mismo programa y análisis; simultáneamente se empleó un análisis adicional para determinar la cantidad y los valores propios de los factores más significativos, para ello se adicionó la opción PARALLEL ANALYSIS determinando así 8 factores de importancia. No obstante este análisis adicional, no elimina los demás factores, es decir, el cómputo del AFDM emplea todos los factores determinados por las variables pero los 8 más significantes se visualizaran en los reportes. Es preciso mencionar que si no se realiza este análisis simultáneamente, TANAGRA mostrará únicamente los 5 factores más significativos, perdiendo así información sobre los resultados del análisis.

Para discriminar el número de factores de mayor significancia, el programa se vale de la siguiente ecuación.

$$se_{\mu il} = 1 + 1.6 \sqrt{\frac{(P - 1)}{(N - 1)}}$$

Donde P es el número total de factores, en este caso son 57. N es el tamaño de la muestra (365 peces). Dando un total $seuil = 1.62$. Cualquier factor con valor propio inferior a 1.62 se considerara de menor importancia.

RESULTADOS

ANÁLISIS DE CONTENIDO ESTOMACAL (CE).

Se analizaron un total de 365 peces recolectados de distintas localidades que correspondían a los cinco drenajes: El Oro, Guayas, Esmeraldas, Manabí y Oriente (Tabla #IV). Se hallaron 110 peces con contenidos estomacal, representando el 30.1% del total.

Tabla # IV. Resumen de las localidades de capturas (Drenajes).

Drenajes	Rios (n=215)	Represas (n=150)
Guayas	Babahoyo, cantón Babahoyo (44)	Daule Peripa (64)
	Babahoyo, cantón Samborondón (29)	Chongón (57)
	Daule, Santa Lucia (20)	Baba (5)
	Daule, Balzar (10)	
	Quevedo (5)	
	Vinces (26)	–
Manabí	Humedal La Segua (31)	La Esperanza (11)
El Oro	Buenavista (25)	Tahuín (13)
Esmeraldas	Viche (2)	–
	Santiago (6)	–
Oriente	Puyo (17)	–

Las presas fueron clasificadas en siete grupos; el grupo “Peces no definidos” se utilizó para clasificar los CE que no fueron posibles identificar (mayoritariamente restos de peces, material orgánico, etc.) (Tabla #V). Los valores totales porcentuales de Frecuencia de ocurrencia (%FO) de los grupos se muestran en la Figura #8 y se generan al multiplicar FO por 100.

Tabla # V. Total de CE y FO resumido por grupos de presas.

GRUPOS	Número	FO
Cichlidae	9	0.082
Characiformes	30	0.272
Crustacea	12	0.109
Vegetal	2	0.018
Insectos	3	0.027
Peces no definidos	53	0.481
Sternopygidae	1	0.009
TOTAL	110	-
Ejemplares analizados	365	-
Ejemplares con CE	110 (30.1)%	-
Estómagos vacíos	255 (69.9%)	-

Se identificó y clasificó las presas como vieja azul (*Aequidens rivulatus*), vieja roja (*Cichlasoma festae*), tilapia (*Oreochromis sp.*) y otros cíclidos dentro del grupo “cichlidae”. Dama (*Brycon sp.*), dica (*Pseudocurimata boulengeri*), guanchiche (*Hoplias spp.*), *Landonia latidens* y otros characiformes se incluyó en el grupo “characiformes”. El bío (*Sternopygus macrurus*) representa un grupo aislado debido que solo se encontró un solo espécimen dentro del estómago de un guanchiche. El grupo “vegetal” está conformado por materia vegetal como hojas y tallos verdes

mientras que “insectos” está conformado por neánidas (fase larval) de *Anisoptera*. Finalmente el grupo “crustacea” está formado por langostas de agua dulce.

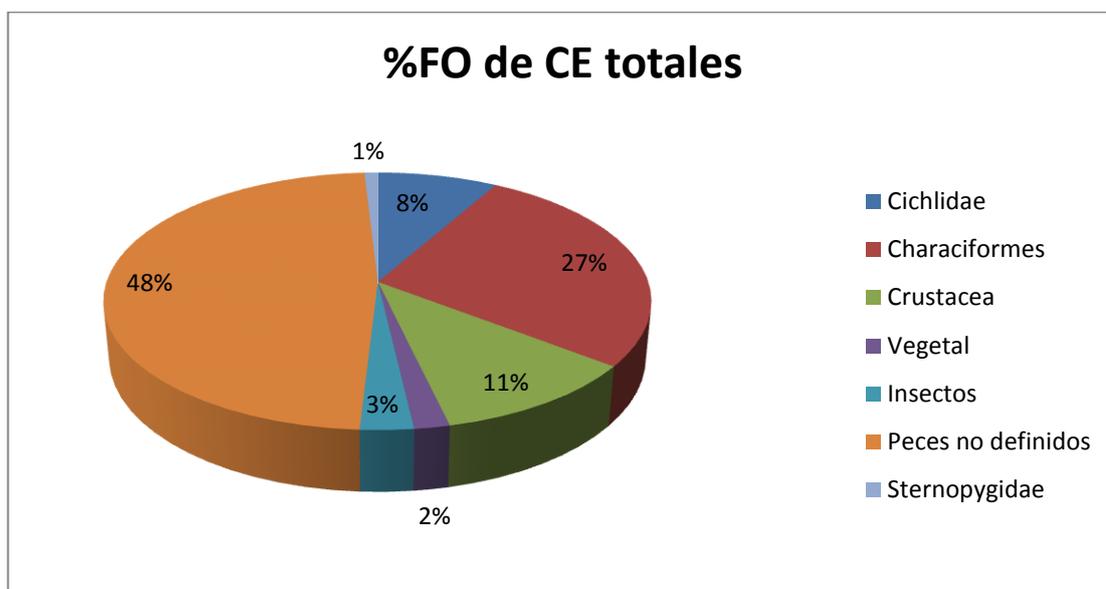


Figura # 8. %FO de los grupos tróficos (presas) presentes en ejemplares con contenido estomacal (CE) en los cinco drenajes.

Los porcentajes correspondientes a frecuencia de ocurrencia (%FO) de los grupos tróficos presentes en ejemplares capturados en río y represa, se visualizan en la Figura #9 y Figura #10, respectivamente. De las presas que se pudieron identificar, los “characiformes” fueron el grupo de presas de preferencia de *Hoplias spp.* seguidos por “crustacea”. Se observa que los mayores valores de %FO son para los grupos tróficos “peces no definidos” seguido por “characiformes”, “cichlidae” y “crustacea” para ambientes lóticos; mientras que para ambientes represados las preferencias alimenticias varían un poco, quedando de la siguiente manera: “peces no

definidos” seguido por “characiformes”, “crustacea” y “cichlidae”. Sin embargo, revisando los %IIR se determinará si las presas constituyen alimentos de mayor o menor importancia en la dieta de la especie.

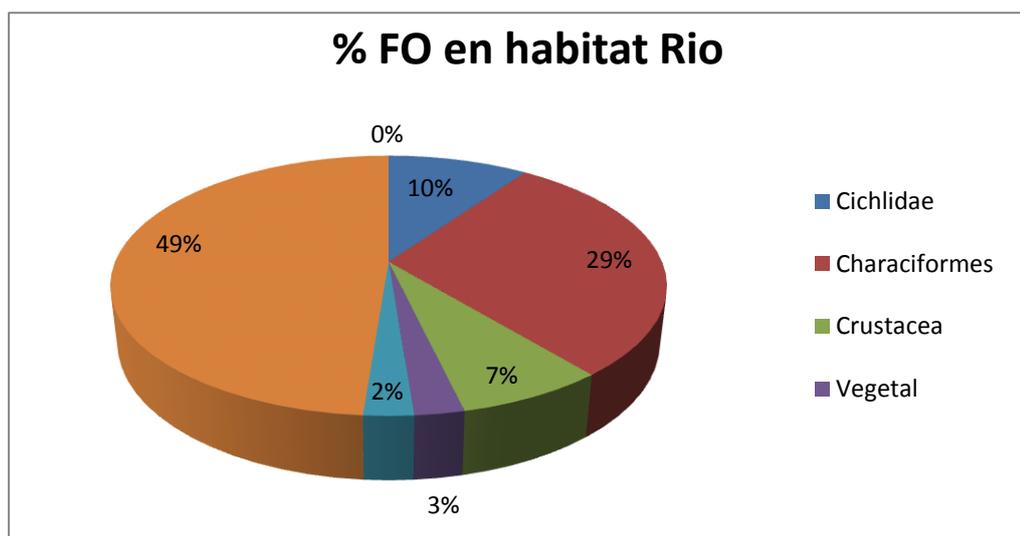


Figura # 9. %FO de los grupos tróficos presentes en ejemplares con CE en el hábitat río.

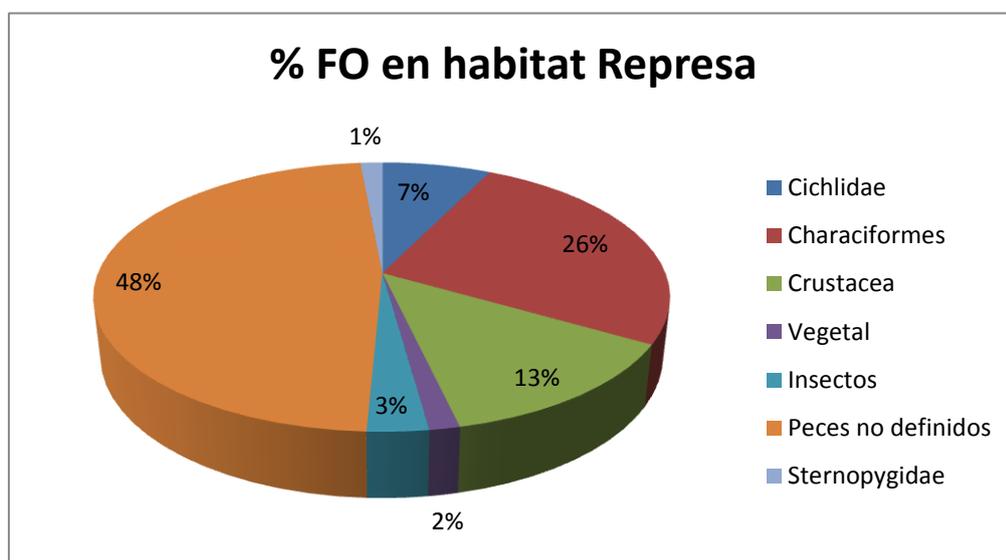


Figura # 10. %FO de los grupos tróficos presentes en ejemplares con CE en el hábitat represa

Tabla # VI. Clasificación del alimento ingerido por *Hoplias spp.* según el Índice de Importancia Relativa (%IIR), análisis de acuerdo al hábitat.

Hábitat	Alimento		
	Principal	Secundario	Accidental
Río	Peces no definidos	Characiformes	Cichlidae Crustacea Vegetal Insectos
Represa	Peces no definidos	Characiformes	Cichlidae Crustacea Insectos Sternopygidae Vegetal

Luego de analizar los contenidos estomacales de los peces capturados en ríos y represas, se observa que en ambos casos *Hoplias spp.* prefiere alimentarse de peces (principal y secundarios) incluyendo a su dieta de manera accidental crustáceos, insectos y materia vegetal (Tabla #VI). En ANEXO A se detallan los valores exactos para cada grupo trófico.

Al igual que en el análisis anterior, los grupos crustáceos, insectos y materia vegetal, además de “sternopygidae” (*Sternopygus macrurus*) son consumidos de manera accidental en cualquiera de los drenajes (Tabla #VII). Aunque la clasificación de estos grupos tróficos (alimento accidental), difieren en poca magnitud (%IIR) se evidencia la preferencia por crustáceos en ciertos hábitat dentro de cada drenaje; por ejemplo, los guanchiches de río en el drenaje Guayas consumen en mayor número (%N) y volumen (%W) crustáceos (%IIR=0.6), en relación a la materia vegetal (%IIR=0.2), mientras que para las represas, la ingesta ocasional de crustáceos (%IIR=4.3) se encuentra por debajo de los cíclidos (%IIR=6.8) aun cuando estos son consumidos en menor número que los anteriores, esto se debe al gran tamaño que

representan los cíclidos (%W). Los valores exactos (%IIR) de todos los grupos pueden ser revisados en el ANEXO B.

Manabí es el único caso donde los cíclidos conforman la dieta principal de *Hoplias spp.* y los Characiformes quedan como complemento en los ríos muestreados. En el resto de drenajes los grupos tróficos peces no definidos y Characiformes ocupan los primeros lugares de esta clasificación.

Tabla # VII. Clasificación del alimento ingerido por *Hoplias spp.* según el Índice de Importancia Relativa (%IIR), análisis de acuerdo al drenaje.

Drenaje	Hábitat	Alimento		
		Principal	Secundario	Accidental
Guayas	Río	Peces no definidos	Characiformes	Crustacea Vegetal
	Represa	Peces no definidos	Characiformes	Cichlidae Crustacea Sternopygidae Vegetal e Insectos
El Oro	Río	Peces no definidos, Characiformes	_____	Crustacea Cichlidae
	Represa	Characiformes	Peces no definidos	_____
Manabí	Río	Cichlidae	Peces no definidos	Characiformes
	Represa	Characiformes	Peces no definidos	Crustacea Insectos
Esmeraldas	Río	Peces no definidos	_____	_____
Oriente	Río	Peces no definidos	_____	Insectos

Los guanchiches de mayor peso (en promedio) fueron capturados en El Oro y Manabí. Sin embargo, en los peces de El Oro se halló contenidos estomacales que no superan de 2.8% del peso total de su depredador, mientras que los de Manabí los guanchiches ingirieron un volumen de presas que bordean el 8% de su peso total;

aproximadamente, en masa, tres veces más que los de El Oro. Para Guayas se anota un valor de 4.1% (Tabla #VIII).

Tabla # VIII. Relación peso presa vs. peso depredador en *Hoplias spp.*

Drenajes	Prom Wpez (g)	Prom Wce (g)	Wce/Wpez	%
Guayas	254,53	10,35	0,041	4,1
EL Oro	373,00	10,43	0,028	2,8
Manabí	352,13	27,27	0,077	7,7
Esmeraldas	14,00	0,40	0,029	2,9
Oriente	126,67	2,79	0,022	2,2
Rio	291,39	9,34	0,032	3,2
Represa	274,28	14,23	0,052	5,2

Al parecer, *Hoplias* en represas se alimenta de presas más grandes en relación a su peso (5.2%) que otros *Hoplias* de ríos (3.2%).

Robustez.

Los peces más robustos son los de Manabí ($R=1.38$), es decir éstos se observaran muy *anchos* y cortos. Guayas y El Oro parecen tener peces de la misma robustez ($R=1.18$). Los del Oriente tienden a ser más uniformes (relación cercana a 1), mientras que los de Esmeraldas son más alargados y delgados ($R=0.56$) (Figura #11).

Los valores de R para rio y represa son casi los mismos ($R=1.18$ y $R=1.19$) lo que parece que no hay mucha diferencia en cuanto a la ganancia de peso en relación al tamaño.

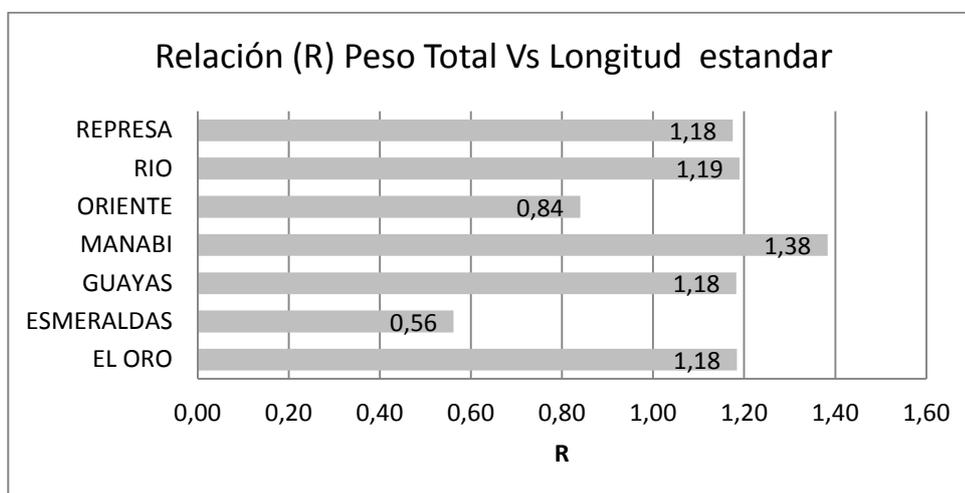


Figura # 11. Relación Peso total (g) vs. Longitud estándar (mm) en *Hoplias spp.*

Conteo de escamas en la línea lateral y serie dorsal.

De los 365 peces colectados, 342 corresponden a *H. microlepis* (93.7% del total muestreado) y 23 peces fueron *H. malabaricus* (6.3%), según el conteo del número de escamas en la serie dorsal y la línea lateral. Los drenajes donde se encuentran *H. malabaricus* son Esmeraldas y Oriente. *H. microlepis* está presente en Guayas, El Oro, Manabí y Esmeraldas. En Esmeraldas las dos especies conviven en el mismo sistema (drenaje) aunque en ríos distintos; en el río Santiago se capturaron seis *H. malabaricus*, aunque uno de ellos presenta la misma condición que el espécimen de Manabí el cual posee nueve escamas en la serie dorsal y 43 en sobre la línea lateral; en el río Viche se obtuvieron dos *H. microlepis* (Tabla #IX). Nótese que para ninguna de las dos especies se registran valores de 42 escamas en la serie dorsal.

Tabla # IX. Conteo de escamas en la línea lateral y serie dorsal.

Especie	Nº escamas	LINEA LATERAL								SERIE DORSAL	
		DRENAJE	39	40	41	42	43	44	45	46	9
<i>H. microlepis</i>	Guayas	0	0	0	0	76	138	41	5	0	260
<i>H. microlepis</i>	El Oro	0	0	0	0	14	16	8	0	0	38
<i>H. microlepis</i>	Manabí	0	0	0	0	14	23	5	0	1	41
<i>H. microlepis</i>	Esmeraldas (Viche)	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
<i>H. malabaricus</i>	Esmeraldas (Santiago)	0	4	1	0	1	0	0	0	6	0
<i>H. malabaricus</i>	Oriente	1	8	8	0	0	0	0	0	17	0

Análisis de morfometría geométrica.**Relative Warps y Thin Plate Spline: Variación de la forma del cuerpo.**

Para examinar la variación en la forma del cuerpo, se consideró únicamente los especímenes a los que se pudo determinar el sexo (n=362), el análisis de componentes principales se llevó a cabo mediante el programa TPS Relative Warps. La Tabla #X muestra los PC con sus valores propios (SV), el porcentaje de la variación morfológica explicada por cada PC (%PC) y los valores acumulados de la varianza explicada por los PC (%CUM) utilizando las figuras consenso (promedio) de cada drenaje. Los PC que explican en mayor porcentaje la variación en la forma son PC1=62.76% y PC2=24.31%, que representan un porcentaje acumulado de 87% de la variación morfológica total. Es preciso mencionar que esta variación en la forma es generada únicamente por las morfocoordenadas de los cuerpos de cada pez capturado.

Tabla # X. Componentes principales (PC) generados por los mapas de homologías de los drenajes.

PC	SV	%	CUM %
1	0.02189	62.76	62.76
2	0.01362	24.31	87.07
3	0.00835	9.14	96.21
4	0.00538	3.79	100.00

En la Figura #12, se muestra un punto que representa la ubicación del mapa de homologías de cada drenaje en el plano X(PC1), Y(PC2) (Relative warps plot). Existe una clara separación de los puntos 2 y 5 correspondientes a las figuras consenso de Esmeraldas y Oriente respectivamente, ubicados sobre el eje X positivo (PC1). Estos se caracterizan por poseer el cuerpo alargado, delgado y ojos grandes mientras que los que se encuentran en el otro extremo poseen un cuerpo más grande y ojos pequeños. En los puntos de El Oro, Guayas y Manabí se evidencia una cercanía lo que significa una similitud en sus formas. Podría decirse que estos peces tienen un cuerpo más robusto.

En los extremos de cada eje del gráfico se exhiben figuras de la forma que tendrían los peces ubicados en estos extremos. Las imágenes fueron editadas para brindar mejor perspectiva al lector, uniendo los hitos y colocándole sus respectivas aletas (sus longitudes son aproximadas).

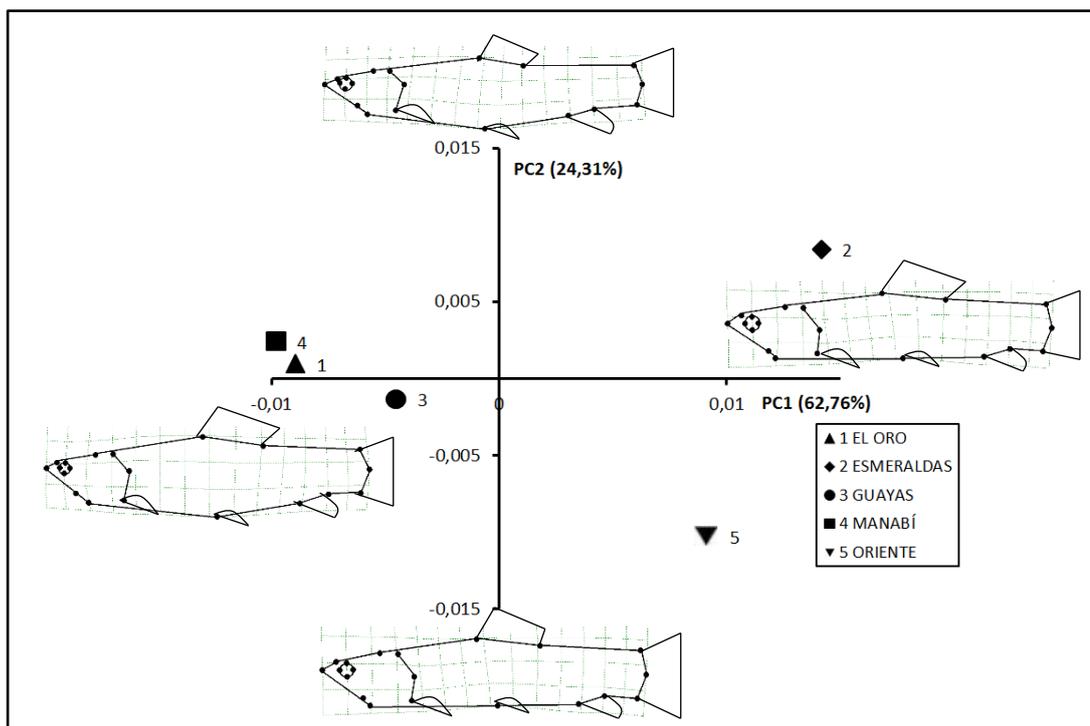


Figura # 12. Análisis de componentes principales utilizando las figuras consenso (promedio) de cada drenaje. Los porcentajes explican el porcentaje de la varianza explicado por cada PC. Las figuras fueron aumentadas 3X.

Para el segundo análisis se consideró las zonas de captura, es decir cada uno de los lugares donde se consiguieron los especímenes. En total fueron 16 localidades, generando un total de 15 componentes principales. Considerando PC1 y PC2 se alcanza un porcentaje acumulado de 56,18% de variación de la forma explicada (Tabla #XI), si tomáramos en cuenta los seis primeros componentes se explica más de 91%.

Tabla # XI. Componentes principales (PC) generados por los mapas de homologías según las zonas de captura.

PC	SV	%PC	% CUM
1	0,0346	40,31	40,31
2	0,0217	15,87	56,18
3	0,0192	12,43	68,61
4	0,0175	10,37	78,97
5	0,0142	6,80	85,78
6	0,0129	5,66	91,43
7	0,0093	2,93	94,36
8	0,0080	2,18	96,54
9	0,0058	1,12	97,66
10	0,0054	0,98	98,64
11	0,0040	0,53	99,17
12	0,0032	0,35	99,53
13	0,0027	0,24	99,77
14	0,0019	0,12	99,89
15	0,0018	0,11	100,00

La Figura #13 muestra 16 puntos, uno por cada zona de captura. Se utilizó un ícono para representar a cada zona de captura que se encuentran dentro de un mismo drenaje, además de mostrar al icono en negro o blanco para hacer referencia si dicha zona corresponde a un río o represa respectivamente. Existe una clara tendencia de los especímenes de represa a ubicarse en el cuadrante inferior izquierdo a pesar de que pertenezcan a diferentes drenajes. Este grupo de peces se caracteriza por poseer un cuerpo más robusto, los ojos pequeños y una aleta dorsal ligeramente más larga. Se observa un marcado patrón en la distribución de los puntos de los peces capturados en el drenaje Guayas; así, los puntos 2 y 3 correspondientes a los peces río Daule tiene morfología más robusta, mientras que los puntos 5, 6 y 7, que

corresponden a los ríos Babahoyo y Quevedo, son más alargados, tienen la cabeza pequeña y ojos grandes. Los peces de las zonas de captura del río Viche y río San Agustín (Esmeraldas) y río Puyo (Oriente), son generalmente alargados, delgados, cabeza pequeña, ojos grandes. Estos lugares se encuentran distantes del resto.

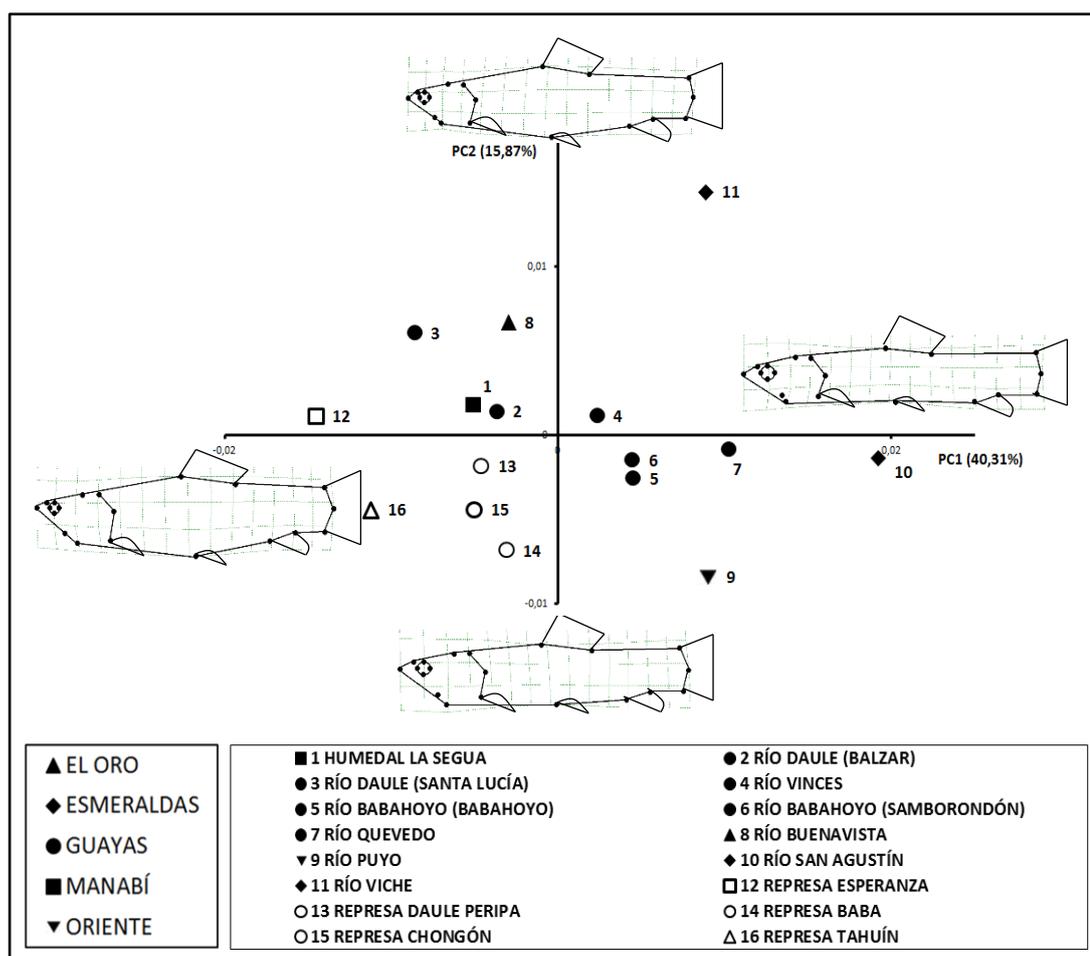


Figura # 13. Análisis de componentes principales utilizando las figuras consenso (promedio) de cada zona de captura. Las figuras fueron aumentadas 3X.

Thin Plate Spline.

El programa TPSSpline genera el mapa de hitos con su respectiva deformación en una gradilla de acuerdo a la forma promedio de todos los puntos. Se utiliza para poder visualizar diferencias en la forma del cuerpo entre individuos o figuras consenso de las muestras. A su vez, permite aumentar el grado de deformación, para que los cambios sean más notorios.

El programa se lo utilizó para ver algún cambio en la morfología, mediante el uso de TPSUTIL y TPSRELW (explicado anteriormente). Los especímenes fueron clasificados por sexo (hembras y machos), hábitat (río y represa) y drenaje (El Oro, Guayas, Manabí, Esmeraldas y Oriente). Se consideró únicamente los especímenes a los que se pudo determinar el sexo (n=362). Estos arreglos fueron contrastados versus la forma promedio (forma consenso) de todos los especímenes. De esta manera se visualiza cómo cambia la forma de los peces según sea el criterio, sexo por ejemplo, respecto a la forma promedio de todos los peces. La distancia Procrustes, d^2 , indica la magnitud de este cambio; mientras mayor sea este valor, mayor son las diferencias entre la forma promedio y la estudiada.

Por Sexo.

Se evalúa la forma promedio del cuerpo de las hembras (a) y machos (b) de *Hoplias spp.* No se evidencia un marcado dimorfismo sexual, el valor de “ d^2 ” para ambos casos confirma que las imágenes son muy parecidas (Figura #14). Más adelante se

determinara estadísticamente (AFDM, DFA, Análisis de Regresión) si existe alguna diferenciación. Sin embargo, se aprecia que para las hembras la zona abdominal es un poco más abultada que en los machos. El resto de características no parecen ser distintas.

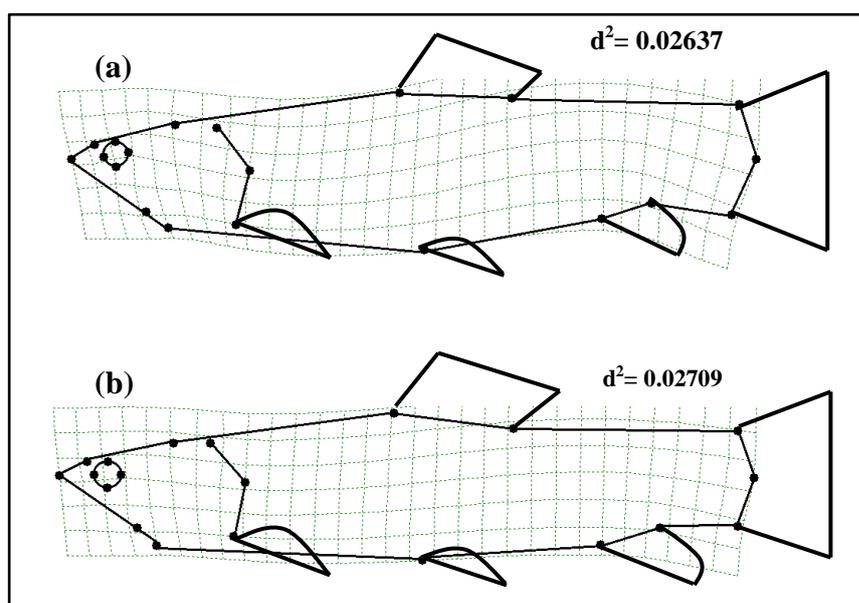


Figura # 14. Forma promedio de *Hoplias* spp. de acuerdo al sexo. (a) Hembra; (b) macho. Las imágenes fueron aumentadas 2X.

Por hábitat.

La Figura #15 representa los casos para los peces capturados en (a) ríos o (b) represas. En el caso de los especímenes de río se observa que son un poco más delgados y por tanto también alargados, la cabeza es más alargada y apunta

ligeramente hacia abajo. Los peces de represa tienen en general un cuerpo más grueso en especial en la zona abdominal.

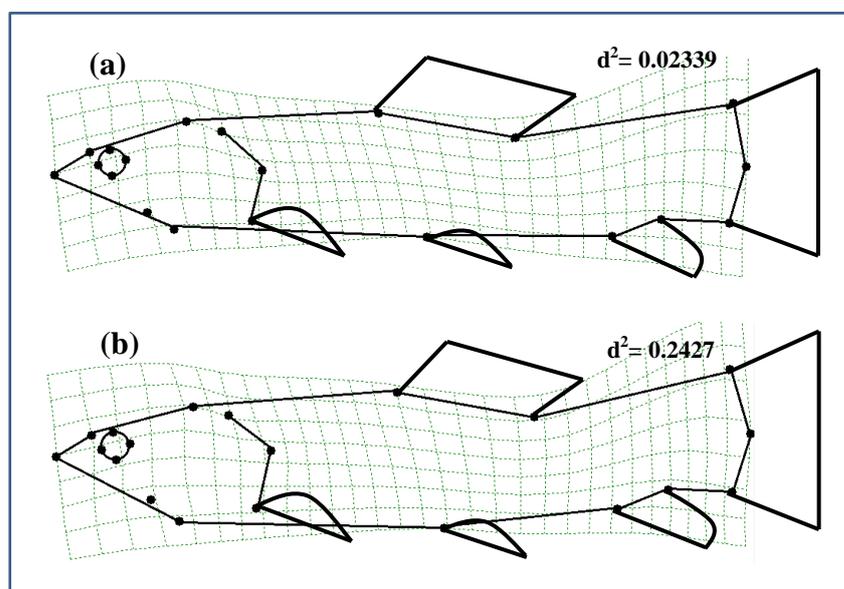


Figura # 15. Forma promedio de un *Hoplias spp.* en diferentes hábitat. (a) río; (b) represa. Las imágenes fueron aumentadas 3X.

Por drenaje.

Los peces de El Oro y Guayas tienen características muy similares, se distinguen por tener la zona abdominal prominente, cabeza corta y grande, ojos pequeños. La porción media del pez es ancha, además la porción final de la cola apunta hacia abajo.

Figura #16 (a) El Oro y (b) Guayas.

Los peces de Manabí son los más robustos. En la zona media del cuerpo es muy gruesa en comparación al resto, tienen una gran cabeza, sus ojos pequeños. La aleta dorsal es de mayor tamaño.

Como se lo mencionó en secciones anteriores, los peces de Esmeraldas y Oriente se caracterizan por tener el cuerpo muy alargado y delgado (Figura #16 (d) y (e) respectivamente). Para los de Esmeraldas la aleta dorsal muy corta al igual que la aleta anal, la cabeza es grande y con ojos de gran tamaño lo que deja en evidencia la alometría en esta población. El último tercio del cuerpo es muy alargado a diferencia de los demás peces de otros drenajes.

Los peces del Oriente comparten similitudes con los de Esmeraldas, como el cuerpo fino y alargado, ojos grandes, pero se diferencia por la aleta dorsal que en este caso tiene una base más grande y también por tener la cabeza un poco más grande que los de Esmeraldas. El cuerpo es curvado ligeramente hacia abajo.

Análisis de regresión.

El programa TpsRegr demostró que las diferencias observadas en la forma del cuerpo entre ejemplares de *Hoplias spp.* relacionadas al tamaño centroide, al drenaje, al hábitat y al sexo en los análisis previos eran estadísticamente significativas, siendo el drenaje la variable con mayor efecto en la variación morfológica. Todas estas variables combinadas en el análisis de regresión explican aproximadamente 12% de la variación morfológica de *Hoplias spp.* (Tabla #XII) indicando que hay mucha varianza en la forma del cuerpo entre individuos que no está relacionada a las variables analizadas. Se consideró únicamente los especímenes a los que se pudo determinar el sexo (n=362).

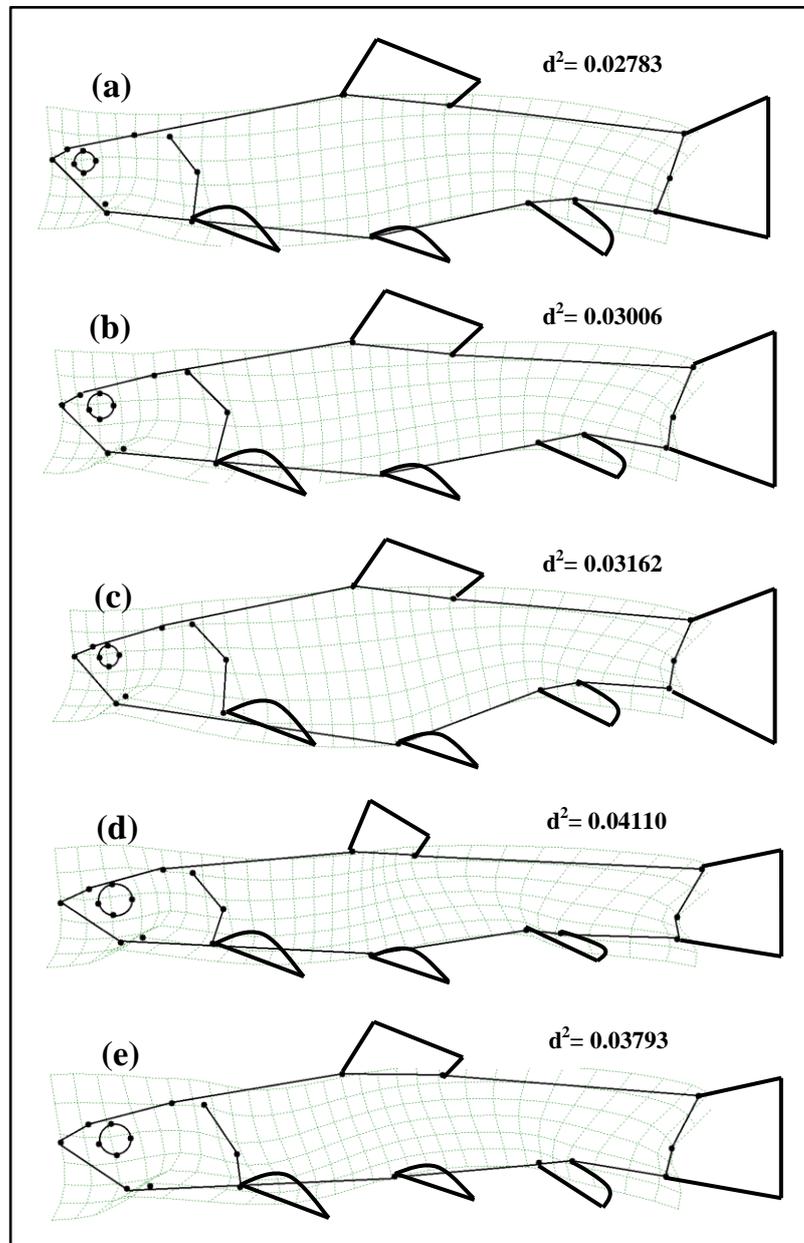


Figura # 16. Forma promedio de *Hoplias spp.* capturados en drenajes de: (a) El Oro, (b) Guayas, (c) Manabí, (d) Esmeraldas, (e) Oriente.

Tabla # XII. Análisis multivariado de la variación de la forma del cuerpo, identificando a las variables descritas como principales factores que la generan. Wilks` Lambda es una estadística usada en análisis con múltiples variables y para la cual valores menores representan mayor significancia. (F= estadística de Fisher, df= grados de libertad, Prob= probabilidad).

Variables	Wilks' Lambda	F	df1	df2	Prob	% explicado
Drenaje	0,1527	5,331	144	1273,2	<0.001	4.60
Centroide	0,2945	21,227	36	319,0	<0.001	3.28
Hábitat	0,4912	9,178	36	319,0	<0.001	2.91
Sexo	0,7936	2,304	36	319,0	<0.001	0.79

Análisis de función discriminante.

Sexo.

Los resultados del análisis señalan la imposibilidad de clasificar correctamente a *Hoplias spp.* según sea su sexo. Solo el 60.5% de los peces fueron clasificados correctamente (Tabla #XIII) (Figura #17).

En todas las gráficas el valor de la función discriminante fue graficado versus el tamaño centroide para observar los efectos de la alometría.

Tabla # XIII. Resultado de clasificación para la variable Sexo por función discriminante.

Validación cruzada	Sexo	Grupo de pertenencia pronosticado		Total
		Macho	Hembra	
Recuento	Macho	68	85	153
	Hembra	58	151	209
%	Macho	44,4	55,6	100
	Hembra	27,8	72,2	100
Clasificación Correcta final		60.5		

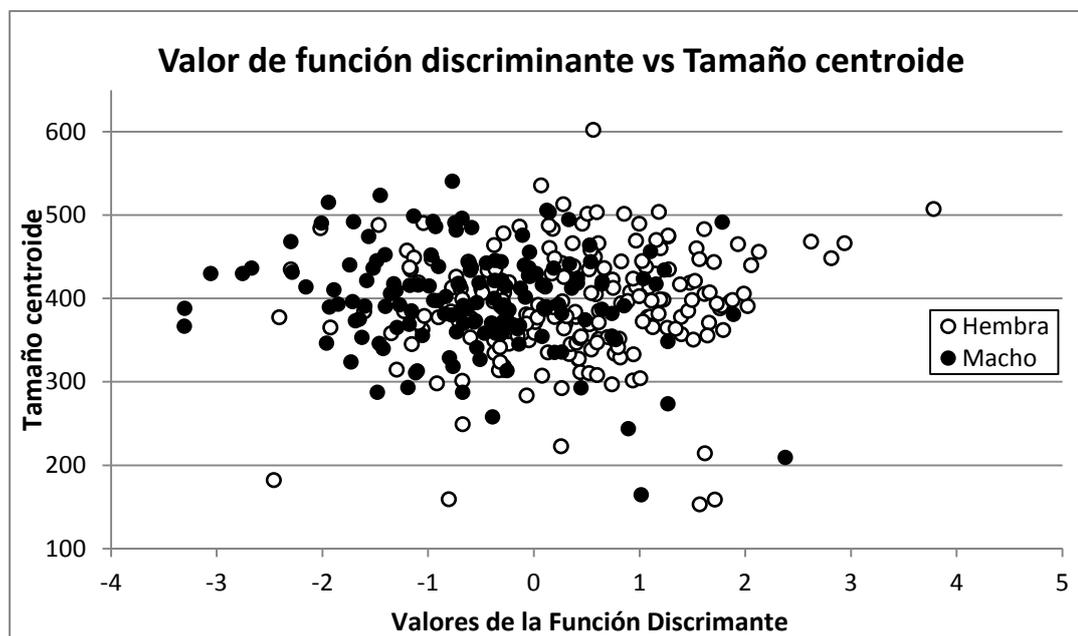


Figura # 17. Clasificación de machos y hembras por análisis de función discriminante graficado vs. tamaño centroide.

Hábitat.

Al realizar el análisis para discriminar los grupos de peces que pertenecen a hábitats represados o ríos se obtiene que el 79% del total de los datos fueron clasificados correctamente a base de la forma del cuerpo. Esto concuerda con los análisis previos indicando que hay una diferencia significativa en la forma del cuerpo entre poblaciones que habitan ríos y las poblaciones dentro de las represas artificiales (Tabla #XIV) (Figura #18).

Tabla # XIV. Resultado de clasificación para la variable hábitat por función discriminante.

Validación cruzada	Hábitat	Grupo de pertenencia pronosticado		Total
		Río	Represa	
Recuento	Río	175	38	213
	Represa	38	111	149
%	Río	82,2	17,8	100
	Represa	25,5	74,5	100
	Clasificación correcta final	79.0		

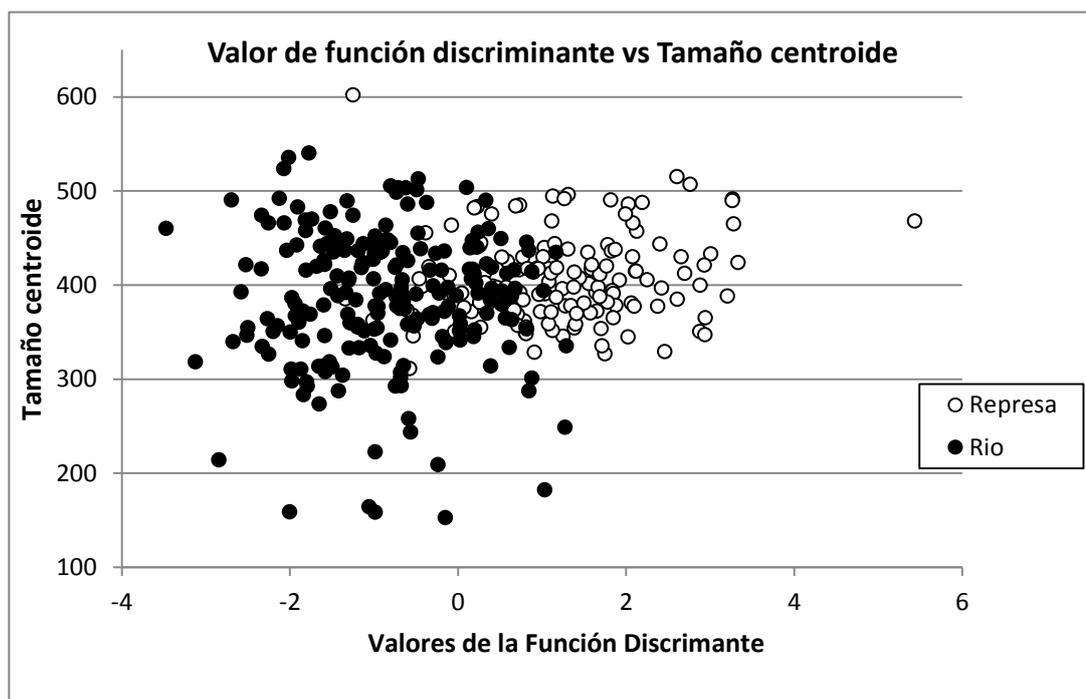


Figura # 18. Clasificación de peces de río o represa por análisis de función discriminante graficado vs. tamaño centroide.

De forma paralela se realizó el mismo análisis discriminante para evaluar la variable hábitat, sin considerar los peces de los drenajes Oriente y Esmeraldas con la finalidad

de evitar sesgar los resultados debido a que en estas localidades solo se recolectaron peces de río. No obstante, el porcentaje de clasificación general correcta disminuye en <1% en relación al análisis anterior (Tabla #XV) (Figura #19).

Tabla # XV. Resultado de clasificación para la variable hábitat por función discriminante. Se excluyen los datos de los drenajes Oriente y Esmeraldas.

Validación cruzada	Hábitat	Grupo de pertenencia pronosticado		Total
		Río	Represa	
Recuento	Río	154	35	189
	Represa	39	110	149
%	Río	81,5	18,5	100
	Represa	26,2	73,8	100
	Clasificación correcta final	78.10		

H. microlepis vs. H. malabaricus.

Para este análisis se emplearon los datos de los peces que fueron recolectados en ríos dentro de cada drenaje. Se efectuó esto, debido a que en ninguno de los drenajes se encontró *H. malabaricus* en hábitats represados, lo propio es para evitar sesgar los resultados hacia datos errados.

De esta manera, a *Hoplias spp.* es posible clasificar correctamente, con las variables identificadas para el estudio, con un 96.2% (Tabla #XVI). Se observan dos grupos bien diferenciados (Figura #20).

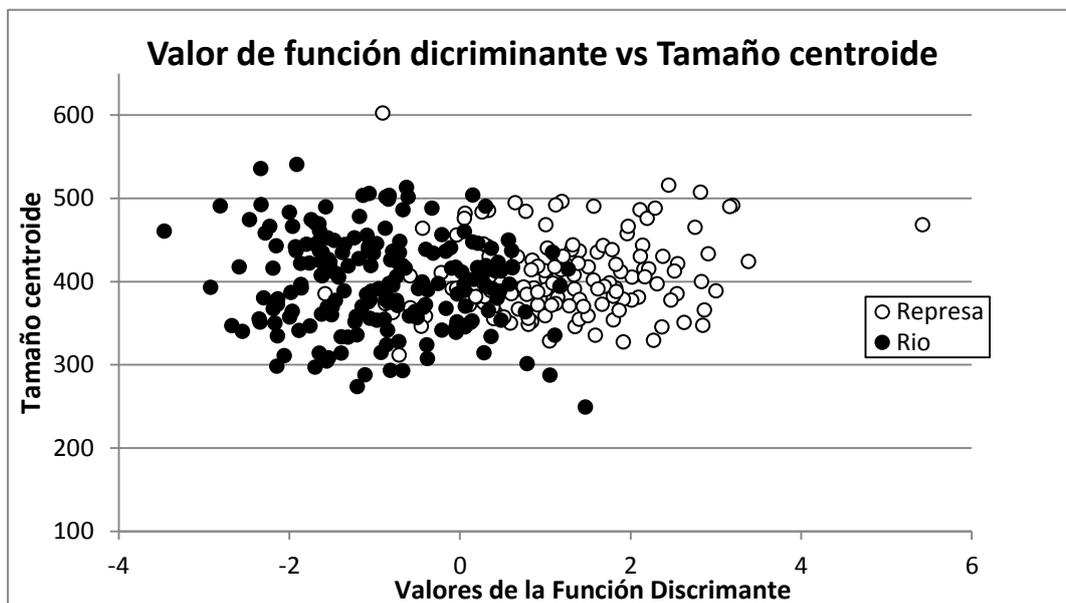


Figura # 19. Clasificación de peces de río o represa por análisis de función discriminante graficado vs. tamaño centroide. Se excluyen los datos de Oriente y Esmeraldas.

Tabla # XVI. Resultado de clasificación para *H. microlepis* y *H. malabaricus* por función discriminante. Se incluyen únicamente los peces de río.

Validación cruzada	ESPECIE	Grupo de pertenencia pronosticado		Total
		<i>H. microlepis</i>	<i>H. malabaricus</i>	
Recuento	<i>H. microlepis</i>	187	4	191
	<i>H. malabaricus</i>	4	18	22
%	<i>H. microlepis</i>	97,9	2,1	100
	<i>H. malabaricus</i>	18,2	81,8	100
	Clasificación correcta final	96.2		

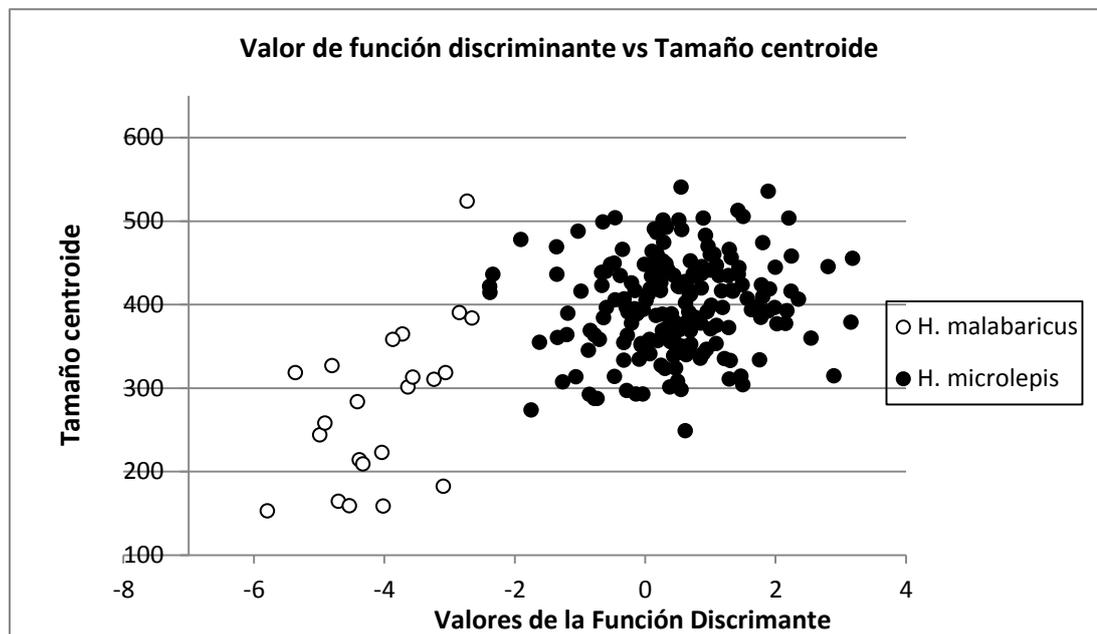


Figura # 20. Clasificación de *H. malabaricus* y *H. microlepis* por análisis de función discriminante graficado vs. tamaño centroide.

Considerando que el tamaño podría ser un factor influyente, se realizó un estudio paralelo. Para esto se estima al tamaño de centroide como una referencia del tamaño del pez. Se seleccionaron los especímenes de río de *H. microlepis* que se encuentran en el rango ≥ 152.7 y ≥ 390.3 de tamaño de centroide que corresponden a *H. malabaricus* con longitudes estándar mínima y máxima, respectivamente. Es preciso mencionar que se excluyó un *H. malabaricus* con tamaño de centroide igual a 523.7 que corresponde a la longitud estándar máxima registrada en este estudio, esta exclusión se hace debido a que este valor se distancia en gran medida del valor señalado anteriormente (tamaño de centroide 390.3) haciendo que se la muestra de *H. microlepis* aumente (107 especímenes).

De esta manera se logra clasificar correctamente el 99% de *Hoplias spp.* con las variables planteadas en el estudio y el 100% de *H. microlepis* se clasifica correctamente como tal (Tabla #XVII). En la gráfica se visualiza una notoria separación entre las dos especies (Figura # 21).

Tabla # XVII. Resultado de clasificación para *H. microlepis* y *H. malabaricus* por función discriminante. Se incluyen únicamente *Hoplias spp.* de río con tamaño de centroide ≥ 152.7 y ≥ 390.3

Validación cruzada	ESPECIE	Grupo de pertenencia pronosticado		Total
		<i>H. microlepis</i>	<i>H. malabaricus</i>	
Recuento	<i>H. microlepis</i>	84	0	84
	<i>H. malabaricus</i>	1	20	21
%	<i>H. microlepis</i>	100	0	100
	<i>H. malabaricus</i>	4,8	95,2	100
	Clasificación correcta final	99.0		

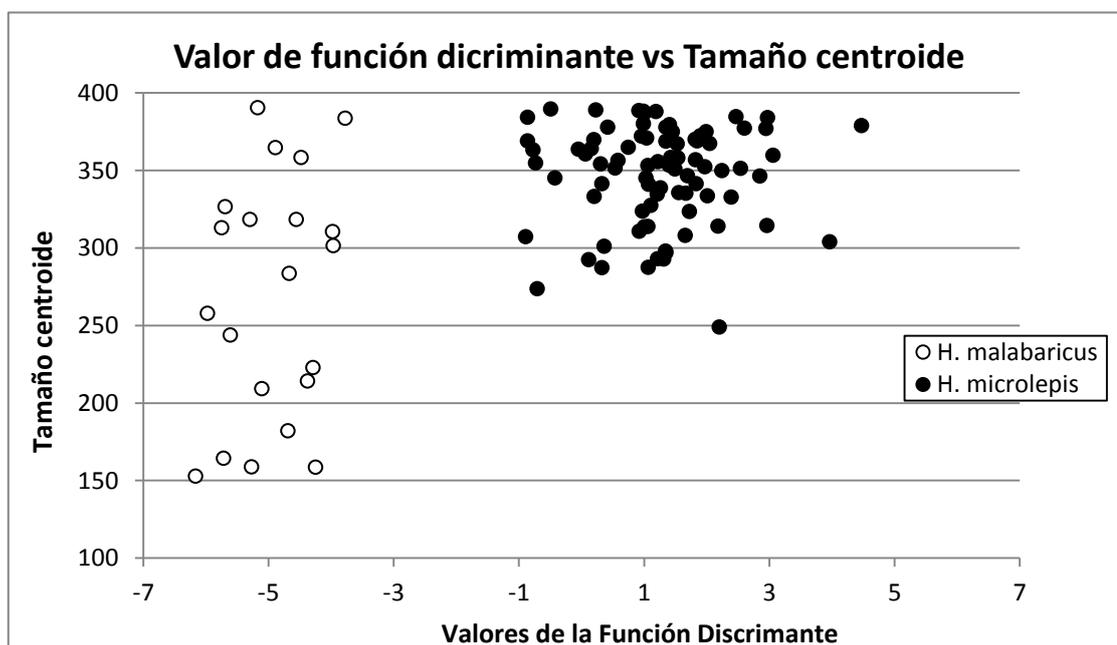


Figura # 21. Clasificación de *H. malabaricus* y *H. microlepis* por análisis de función discriminante graficado vs. tamaño centroide. Se consideran los peces que se encuentran en el rango mín. y máx. de tamaño centroide de *H. malabaricus*.

Análisis factorial de datos mixtos (AFDM).

En el AFDM se escogieron todas las variables que se seleccionaron dentro del estudio (incluyendo las morfocoordenadas), en base a eso, el análisis evalúa los factores que son más representativos para diferenciar los grupos sexo, hábitat, drenaje y especie.

Se identificaron ocho factores de importancia para este análisis, los mismos representan aproximadamente un 68% de la variación morfológica (TABLA #XVIII).

Sin embargo, los 22 primeros factores explican un 90% de la variación morfológica

representada por las 47 variables continuas y las 4 discretas. Siendo el primero y segundo los factores de mayor porcentaje con 21.6% y 12.4% respectivamente.

Tabla # XVIII. Factores (axis) de mayor significancia representado en valores propios y porcentajes.

Axis	Eigen value	% explained	% cumulated
1	12,354544	21,67%	21,67%
2	7,104508	12,46%	34,14%
3	5,993222	10,51%	44,65%
4	4,449901	7,81%	52,46%
5	2,426735	4,26%	56,72%
6	2,304138	4,04%	60,76%
7	2,020082	3,54%	64,30%
8	1,857041	3,26%	67,56%
9	1,517747	2,66%	70,22%

Los factores resaltados son aquellos que superan el valor $se_{\mu il} = 1.62$, siendo estos los de mayor significancia, como ya se explicó en el Cap. III.

El factor 1 fue determinado casi en su totalidad por variables que expresan medidas de longitud como son: LS, LRD, LRC, LRA, LRP, LRAP, AO, Acb, Centroide (Tabla #XIX).

Las contribuciones (CRT%), que representan la aportación de cada variable en la determinación a un solo factor; y QLT% que indica el porcentaje de contribución del atributo en cada uno de los factores (estos porcentajes, de todos los factores, suman el 100% de la contribución de dicha variable), ambos valores se expresan en ANEXO C. La variable discreta Genus_Specie aportó o contribuyó con el 2.7% del total en la determinación del factor 1, pero las variables Centroide y LS fueron las que más

aportaron para la determinación del mismo factor, con 6.8% cada una. Esto sugiere que el primer factor está asociado con variación en el tamaño de los peces, lo cual es usual en este tipo de análisis. Por otro lado existen aportaciones dentro de la misma variable (atributo) para distintos factores, es decir, contribuyeron en la determinación de más de un factor (de ser el caso). Tomando en consideración la misma variable Genus_Specie: fue determinante para los factores 1, 5, 6, 8 con valores QLT 33%, 7%, 10%, 11% respectivamente.

Tabla # XIX. Matriz de contribución de las variables en la determinación de los principales factores. Las Variables X e Y representan coordenadas de los hitos.

Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7	Factor 8
Especie	1X, 2X,	1X, 2X,	6X, 14X,	Especie	Especie	Drenaje	Especie
Drenaje	3X, 11X,	3X, 5X,	17X,	Drenaje	Hábitat	3X, 4X,	Drenaje
Centriode	12X,	9X, 10X,	19X, 2Y,	5X, 6X,	Drenaje	5X, 6X,	Sexo,
LS, LRD,	15X,	18X,	3Y, 4Y,	11X,	3X,	7X, 8X,	7X, 10X,
LRC, LRA,	18X, 2Y,	19X,	5Y, 6Y,	16X, 1X,	4X, 7X,	10X,	12X,
LRP,	7Y, 8Y,	20X, 3Y,	7Y, 12Y,	13X,	8X, 13X,	11X,	13X,
LRAP,	10Y,	6Y,8Y,	13Y,	16X,	15X,	12X,	14X,
AO, Acb,	11Y,	9Y, 10Y,	15Y,	17X,	16X, 1Y,	13X,	15X,
4X, 8X	13Y,	11Y,	16Y,	19X,	4Y, 6Y,	14X,	16X, 1Y,
9X, 2Y 5Y	17Y,	12Y,	19Y,	20X, 1Y,	7Y, 11Y,	19X, 7Y,	9Y, 11Y,
	18Y,19Y,	13Y,	20Y	2Y, 6Y,	14Y,	8Y, 9Y,	14Y
	20Y	16Y,		12Y,	18Y	14Y,	
		19Y,		16Y,		19Y	
		20Y		19Y			

Las variable que se observan numeradas de la siguiente forma: 1X, 2X, 3X...20X y 1Y, 2Y, 3Y...20Y representan los pares de coordenadas (X,Y) de cada uno de los 20 hitos empleados para la extracción de la información de las fotografías digitales de

los peces empleados para el estudio de MG. Estas coordenadas fueron sometidas a procesos de *alineación* mediante el programa TPSRELW previo al análisis.

A continuación se muestra gráficamente la interacción de los factores de mayor significancia dentro de cada variable discreta.

Entre el factor 1 (eje horizontal) y factor 8 (eje vertical) expresan un 44% de la variación morfológica. Se aprecia que existe una aparente separación entre ambas especies, en la parte inferior izquierda se agrupa *H. microlepis* en el plano opuesto esta *H. malabaricus*. (Figura #22).

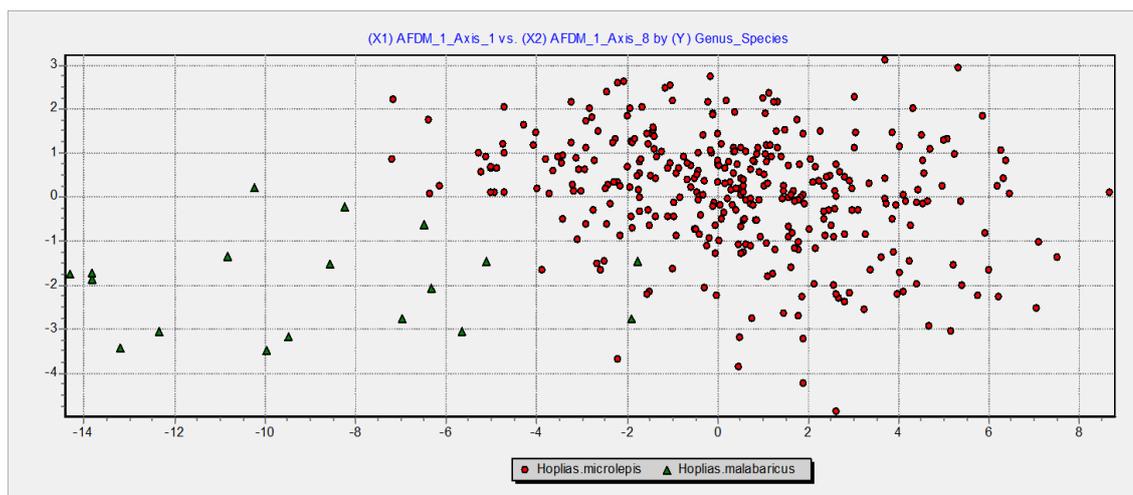


Figura # 22. Factor 1 vs. Factor 8 dentro de la categoría Genus_Specie.

Del mismo modo se puede observar que existe una ligera separación entre los grupos dentro de la categoría hábitat. Los factores que se involucran en la gráfica son factor 6 y 1, juntos expresan un total de 36% de la variación morfológica dentro de esta categoría. Los especímenes de río (círculos rojos) se ubican en el plano izquierdo,

mientras que los de represa (triángulos en verde) en el plano derecho; aunque existen especímenes que no se excluyen completamente. (Figura #23).

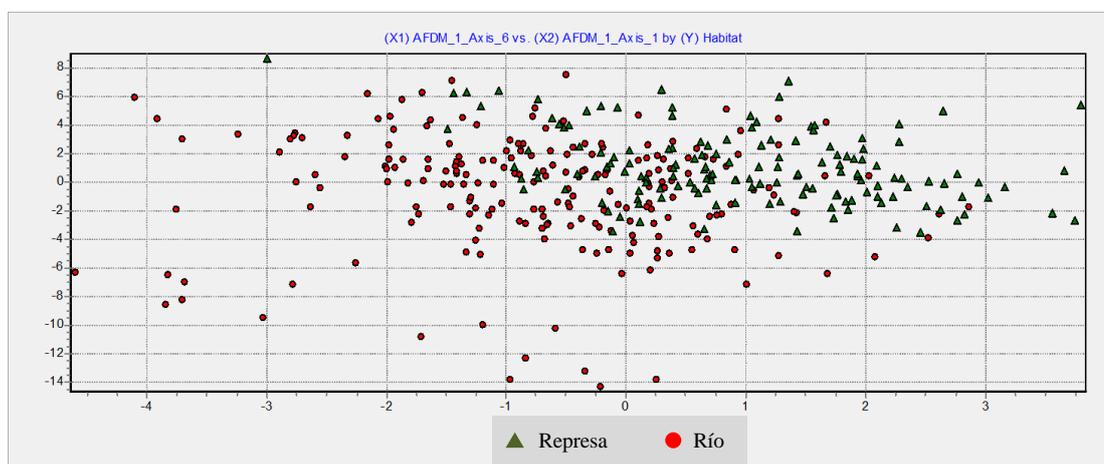


Figura # 23. Factor 1 vs. Factor 6 dentro de la categoría hábitat.

Al graficar los datos correspondientes a drenaje se diferencian casi a la perfección tres grupos: Guayas y El Oro ubicados en la parte superior derecha del plano (círculos rojos y triángulos verdes, respectivamente); los peces representativos de Manabí (cuadrados amarillos) localizados en el lado izquierdo de la gráfica; y finalmente, Esmeraldas y Oriente (cruces azules y cruces negras, respectivamente) en la parte inferior izquierda. Esta variación en la forma esta expresada por los factores 1 y 8 con un 21% dentro de su categoría. (Figura #24).

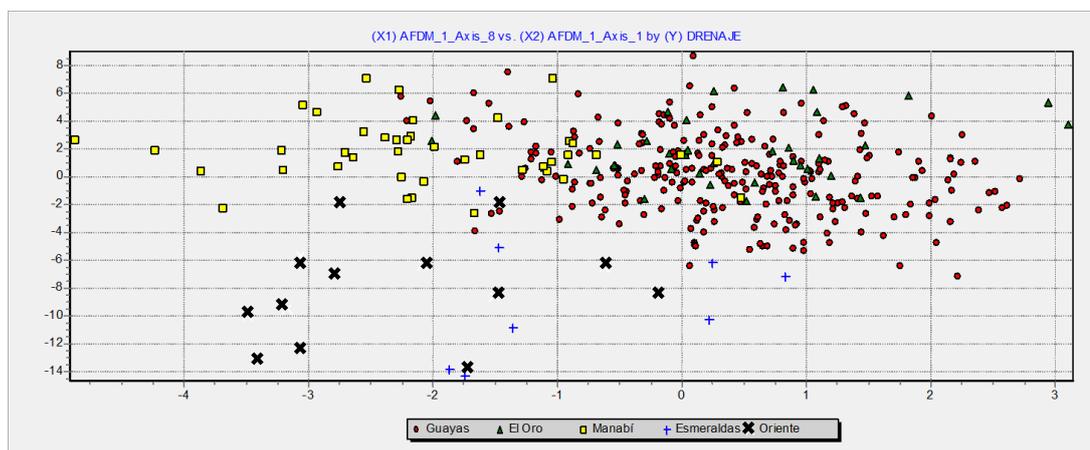


Figura # 24. Factor 1 vs. Factor 8 dentro de la categoría drenaje.

Para la variable discreta, sexo; se identificó únicamente un solo factor de importancia, el número 8. Para poder visualizar los datos se seleccionó el segundo factor con mayor valor de QLT% correspondiendo así al factor 9, dando como porcentaje final apenas un 7% de la varianza dentro de esta categoría. Es preciso mencionar que no se puede discriminar entre hembras (triángulos) o machos (círculos) con este análisis (Figura #25). Los cuadrados amarillos corresponden a peces los cuales no fue posible identificar el sexo.

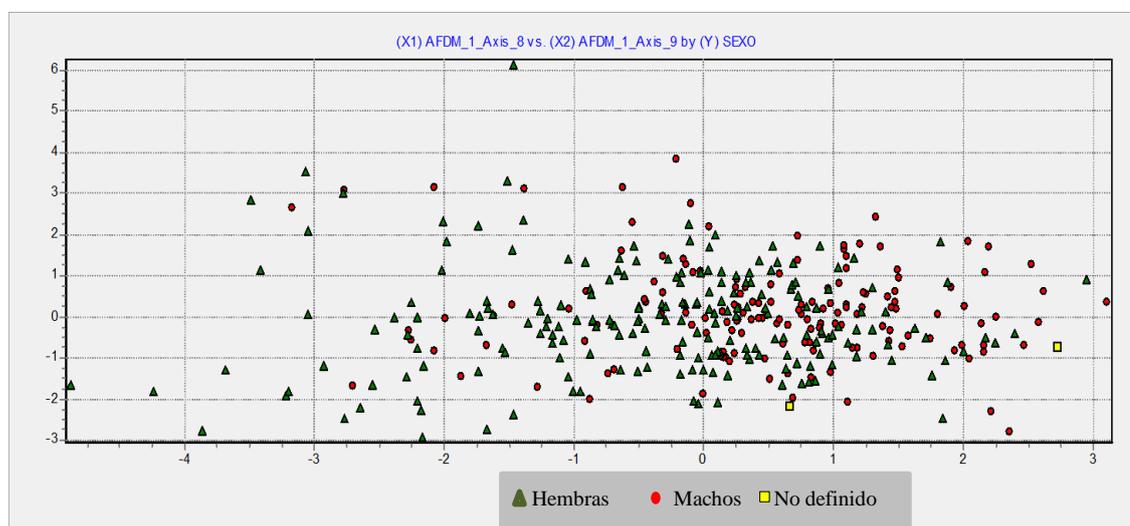


Figura # 25. Factor 8 vs. factor 9 dentro de la categoría sexo.

DISCUSION

Los objetivos generales de este estudio eran determinar si existen diferencias morfológicas entre poblaciones de *Hoplias spp.* utilizando métodos de MG para describir y cuantificar las diferencias morfológicas, y comparar esta variación con la distribución geográfica del género, el hábitat, la dieta alimenticia y el sexo. Se evidencia que hay diferencias morfológicas significativas entre especies, entre poblaciones de *Hoplias* geográficamente aisladas (diferentes ríos) y entre poblaciones en diferentes tipos de hábitats (ríos vs. represas). La MG resultó una técnica eficiente para cuantificar y describir diferencias morfológicas en el guanchiche. Sin embargo factores como al sexo, no tuvieron un impacto sustancial sobre la variación morfológica en el guanchiche. Tampoco se encontró una relación fuerte entre la dieta y la variación morfológica o el tipo de hábitat. A continuación se discute las implicaciones de los resultados para el conocimiento sobre *Hoplias spp.* en Ecuador.

Análisis de contenido estomacal.

La identificación de los componentes de la dieta y su importancia relativa en este estudio, permite esclarecer la influencia de este factor en las diferenciaciones morfológicas entre poblaciones; y además, conocer el comportamiento predador de *Hoplias spp.*

Investigaciones previas han demostrado que algunas veces la dieta tiene efectos en la morfología de los peces. Muchas veces esta deriva en la especialización de dientes o de otras estructuras bucales; es el caso de una población de cíclidos en el lago Tanganyika en África [54]. En otros casos, hay correlaciones entre la forma del cuerpo y la dieta debido a diferenciación de los nichos ecológicos en diferentes áreas o hábitats como en el caso de los sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* [55]. No obstante, las variaciones morfológicas de guanchiches de ríos y represas confirmados por el DFA y AFDM, no pueden ser atribuidos a la selectividad de su dieta puesto que en el análisis de contenido estomacal, se clasifican a los grupos tróficos según sea su importancia y en ambos hábitats (ríos y represas) los peces parecen tener los mismos hábitos alimenticios. Estos peces, al poseer hábitos predadores iguales y morfología distinta hacen que estas condiciones sean excluyentes.

Las presas de preferencia de *Hoplias spp.*, en especial en la región de la costa del Ecuador, son peces en el orden Characiformes y la familia Cichlidae. Esto es consistente con estudios precedentes como el de Araujo Montenegro *et. al.* (2013), quienes encontraron Characidos pequeños (*Astyanax spp.*) y Cichlidos entre las presas más importantes de *Hoplias aff. malabaricus* en la Represa de Taperoá II en el estado de Paraíba, Brasil [56]. No existe un estudio sobre la abundancia de estos

recursos en los respectivos hábitat muestreados en este estudio y de acuerdo a las distintas estaciones climáticas (aunque el presente trabajo se realizó en épocas variadas); de esta manera no está claro si las costumbres predatoras de *Hoplias spp.* pueden ser imputables a la abundancia y disponibilidad de las presas. En este artículo el guanchiche exhibe un comportamiento piscívoro, lo que concuerda con Banquett-Cano *et. al.* [57], y Araujo-Montenegro *et al.* [56]. Pereira *et. al.* (2013) demostró que *H. malabaricus* de un embalse en Sao Paulo tienen hábitos carcinófagos (que se alimentan de crustáceos), donde las características del ecosistema ayudaron al desarrollo de camarones [58]. Similarmente, se ha documentado cambios significativos en la dieta de *Hoplias malabaricus* en lagos de Brasil después de la introducción de depredadores exóticos para la pesca deportiva [59], lo cual indica que especies de guanchiche son capaces de modificar su dieta de acuerdo a cambios en la disponibilidad de presas. También existen reportes del consumo de presas raras por parte de *Hoplias* en otras regiones como es el caso de una cecilia (*Amphibia: Gymniophiona: Typhlonectinae*) ingerida por un espécimen de *Hoplias malabaricus* en el estado de Paraná, Brasil [60]. Este tipo de comportamiento es consistente con oportunismo de un depredador voraz como es el guanchiche.

Aunque los hábitos alimenticios eran similares entre poblaciones y hábitats, si hubieron algunas diferencias que se pueden discutir. A pesar de que los peces de Manabí son más pequeños ($W_{pez} = 352.13$) que los de El Oro ($W_{pez} = 373.0$) los primeros ingieren mayor volumen de alimento, casi tres veces más que los de El Oro. En muchas ocasiones fueron peces enteros de gran tamaño (peso máximo encontrado

w= 60.18g). Este escenario podría verse explicado por la gran capacidad de una boca protráctil. En general, el guanchiche en la costa del Ecuador parece preferir presas grandes pues la mayoría de los especímenes solo tenían una presa grande en el estómago que requería una expansión considerable del aparato digestivo para alojar la presa. Además, los guanchiches del Guayas en promedio consumen el mismo volumen que los de El Oro aunque éstos pesen casi de 120 gramos más que los primeros. De esta manera los peces de Manabí y Guayas son los que ingieren mayor volumen de alimento en relación a su peso. Esta voracidad característica del guanchiche le permite permanecer largos periodos en ayuno [57].

En éste artículo, de los 365 peces capturados, se registra un solo caso de canibalismo que representa menos del 1% de los estómagos con contenido. En otro estudio, en el río Paraná se colectaron 495 ejemplares, en los cuales, se registró cuatro casos de canibalismo (1.7% de los estómagos con contenido); dos se hallaron en los estómagos de guanchiches en estadio larval, uno en juvenil y uno en etapa adulta [61]. También otros estudios, en Colombia y Argentina reportan conductas caníbales de *H. malabaricus* [57,62]. Aunque es probable que el guanchiche en el Ecuador exhiba canibalismo como ha sido documentado en otras áreas, la frecuencia parece relativamente baja.

Robustez.

En el cálculo de la relación peso total versus longitud estándar para estimar la robustez, los peces de río evidencian mayor valor ($R=1.19$) en comparación con los de represa ($R=1.18$) aunque la diferencia es pequeña. Por otro lado, en el análisis de placa delgada los especímenes de río se muestran a *Hoplias* más delgados y alargados longitudinalmente en relación a los de represa. Probablemente los peces, al tener que movilizarse en hábitats más turbulento o torrentoso (ríos), implican que aumente la fricción con el medio acuático; de esta manera podría decir que estos peces han modificado su morfología para reducir la superficie de contacto con el agua, y así se reduce dicha fricción. A diferencia de los embalses en donde el sedentarismo es potencialmente mayor.

Conteo de escamas.

El número y el tamaño de las escamas es la característica principal que diferencia *H. microlepis* de *H. malabaricus*. De acuerdo a la información adquirida y los datos proporcionados en los estudios de Barriga (2012), *H. microlepis* está distribuido en la cuenca del Guayas [4] y en los ríos de Manabí y El Oro mientras que *H. malabaricus* se encuentra en Esmeraldas y el Oriente. Aunque en Esmeraldas no existe registro de poblaciones de *H. microlepis*, los dos ejemplares de *Hoplias* colectados en el Río Esmeraldas (Viche) en este estudio tenían el número de escamas correspondiente a *H. microlepis*, sugiriendo que esta especie puede llegar hasta la cuenca del Río Esmeraldas. Cinco de los seis especímenes de la cuenca del Río Santiago se

identificaron como *H. malabaricus* a base del número de escamas así como todos los especímenes del Oriente. Un espécimen del Río Santiago tenía el número de escamas característico de *H. microlepis*, No está claro si ambas especies habitan en la cuenca del Río Santiago o si hay un polimorfismo relacionado a las escamas en las poblaciones de *Hoplías* en esta cuenca.

Se encontró en el drenaje Manabí un espécimen que posee nueve escamas en la serie dorsal y 43 en la línea lateral, y se clasifica como *H. microlepis*. Puede ser que este sea un polimorfismo que ocurre a baja frecuencia en las poblaciones de Manabí. Aguirre et al., encontraron en las represas Chongón y Daule Peripa guanchiches que presentan esta misma peculiaridad (3 y 1 guanchiche, respectivamente) [10].

Análisis de morfometría geométrica.

El análisis de regresión confirmó que los parámetros identificados como variables para este estudio (sexo, drenaje y hábitat) están significativamente relacionadas con la forma del guanchiche. Incluso la variable tamaño centroide se asocia con la morfología del pez indicando que hay alometría significativa en el guanchiche.

En los análisis de Regresión y AFDM, al sexo lo consideran como la variable de menos influencia en las diferencias morfológicas presentes en los guanchiches. El análisis de función discriminante tan solo clasifica a un 60.5% de los peces correctamente de acuerdo al sexo. De la misma manera en el Thin Plate Spline no se puede visualizar diferencias notorias en estos grupos, excepto por la zona abdominal

que es más pronunciada en las hembras. Aunque es evidente que no existe dimorfismo sexual pronunciado, la diferencia que se observa en el abdomen de algunos ejemplares puede atribuirse hembras que hayan sido capturadas en el momento que estaban ovadas. Hasta ahora, no se registran informes ni métodos de observación directa que ayuden a la identificación sexual de esta especie, aunque se puede lograr por métodos invasivos como la canulación con los especímenes vivos [63], o con biopsias en especímenes muertos.

Bajo esta clasificación por drenajes, el análisis de Relative Warps identificó diferencias morfológicas que claramente separan a Esmeraldas y Oriente del resto de drenajes. La cabeza prominente, un área pequeña en la cavidad ocular y la zona abdominal más abultada (descritas por la Componente Principal 1) fueron características propias de Manabí, Guayas y El Oro. Esto puede ser explicado por dos posibles motivos: 1.) Al no haber especímenes de represa en Oriente y Esmeraldas, la forma promedio de estos se basó únicamente en los de río que tienen morfología opuesta a la descrita anteriormente. 2.) El grupo de peces capturados en estos drenajes corresponden a la especie *H. malabaricus* (excepto tres especímenes), lo que genera una forma promedio en base a ésta especie que en comparación con la generada con por los demás drenajes donde se capturaron *H. microlepis*, difieren a causa de la especie, aunque no en gran medida. Consecuentemente, estas características podrían emplearse también para la identificación del *Hoplias spp.* en Ecuador.

También se observan diferencias morfológicas dentro de la población muestreada en el drenaje del Guayas; así por ejemplo, los peces capturados en el río Daule en las

localidades de Balzar y Vinces, al occidente de la cuenca del Guayas se observan más robustos, con cabeza más grande y ojos pequeños, por otro lado, los peces de río Babahoyo y Quevedo son peces sagitiformes o alargados, con cabeza más fina, ojos de mayor tamaño y más hacia atrás que los anteriores, éstos peces fueron colectados de la zona oriental del drenaje Guayas (En las cercanías de la ciudad de Babahoyo y Samborondón). Esta distribución de los peces colectados en los ríos descritos, sugiere que hay una diferenciación en la forma entre poblaciones de peces en el drenaje del Guayas.

Una de las diferencias más notorias que se observó, fue la diferenciación entre poblaciones de guanchiche que habitan ríos vs. los que habitan lagos artificiales formados por represas. Utilizando el análisis de Thin Plate Spline, los guanchiche que habitan los ríos tienden a ser más delgados, con ojos de tamaño medio y cabeza fina apuntando hacia abajo. Los de represa son más grandes, especialmente en el abdomen que es abultado, tienen la cabeza más grande dirigida hacia arriba y ojos de mayor tamaño que los peces de río; esta última característica también fue descrita por Aguirre *et. al.* [10]. De la misma manera, el AFDM coincide con estos resultados, existen peces que comparten características morfológicas y otros marcadamente distintos.

En las imágenes del Thin Plate Spline, se puede observar en detalle que *Hoplías* de represa tiene un abdomen más prominente que los de río. Lo cual puede dar origen a la hipótesis de que siendo los hábitats represados un ambiente con mayores recursos

alimenticios, los guanchiches en estos sistemas se alimentan mejor que en los ríos y se vuelven más robustos.

Las diferencias morfológicas entre poblaciones de río y represa pueden ser producto de: 1. La plasticidad fenotípica, que ocurre cuando un solo genotipo posee la capacidad de generar diferentes fenotipos como respuesta a diferencias de las condiciones ambientales; en otras palabras, es la interacción del genotipo con el ambiente al que está expuesto que resulta en cambios en la expresión de proteínas sin cambios en los alelos [64]. La plasticidad fenotípica es muy común incluyendo en los peces y permite una respuesta más rápida a cambios ambientales ya que no requiere cambios en el genoma a través de las generaciones, facilitando la adaptabilidad de la especie. Simplemente involucra cambios en la expresión de proteínas relacionadas a cambios ambientales. Hay muchos ejemplos de plasticidad fenotípica en ambientes naturales. Por ejemplo, *Pseudocrenilabrus multicolor victoriae* un cíclido de África que habita en pantanos y lagos, fue sometido a condiciones de hipoxia para un grupo y normoxia otro grupo, y se registraron cambios en la forma y plasticidad del cerebro, siendo más pequeño en ambientes bajos en oxígeno. Con esto se demostró que sin necesidad de sufrir cambios genéticos, la morfología, en este caso de un pez, puede variar por las condiciones del medio [65]. La plasticidad fenotípica entonces se presenta como una explicación alternativa válida para los cambios morfológicos de los especímenes en río y represa, ya que al ser ambientes diferentes en ciertos aspectos como corrientes, temperatura, disponibilidad de alimento, profundidad, nutrientes, influencias antropogénicas, etc., puede dar origen a cambios significativos

tanto en la forma como en el comportamiento de *H. microlepis*. Así por ejemplo, es posible que peces de río necesiten desplazarse constantemente y más rápido para capturar a sus presas lo que se facilitaría si tuvieran un cuerpo más fino, mientras que los de ambientes represados potencialmente requieren de menos movilidad.

La segunda opción sería un caso de evolución contemporánea que es el cambio en la frecuencia de alelos (cambios en el genoma) que ocurre en un corto período de tiempo [10,66]. Ambas hipótesis son válidas considerando que el tiempo que llevan aislado poco menos de 30 años, tiempo en que se crearon las represas y embalses.

Existen muchos casos documentados de evolución contemporánea y frecuentemente están relacionados influencia antropogénica. Por ejemplo, Aguirre y Bell en el 2012 comprobaron que una población anádroma de *Gasterosteus aculeatus*, que colonizó el Lago Loberg hace tres décadas aproximadamente, empezó a evolucionar a la forma típica de esa especie cuando habita en ambientes lénticos [67]; otros estudios también reportan microevolución en peces [68,69], del mismo modo las aves también experimentan estos fenómenos, es el destacado caso de los pisonos de Darwin [70]. Algo similar podría estar sucediendo con *Hoplias microlepis* en Ecuador, que originalmente reside en ríos. A raíz de la creación de embalses artificiales, tuvo que adaptar su cuerpo y conducta a las que el ambiente le exigía ya que las condiciones ambientales, niveles de oxígeno, flujo de agua, y las comunidades de peces e invertebrados son muy diferentes en embalses que en ríos. Estudios genéticos permitirían conocer si se está dando un caso de microevolución en *H. microlepis* y validar esta hipótesis.

Aunque hace mucho tiempo se conoce que la creación de embalses resulta en cambios ecológicos significativos [71], en años recientes, se han documentado varios casos de cambios morfológicos en peces de río que han colonizado embalses. Por ejemplo, Palkovacs *et. al.* (2008) encontraron cambios morfológicos que evolucionaron en paralelo entre poblaciones del clupeido *Alosa pseudoharengus* en Connecticut, EEUU, atrapadas en agua dulce por represas en comparación a poblaciones anádromas que viven en el mar pero entran a agua dulce para reproducirse. Este estudio incluía un componente genético indicando que las formas de agua dulce se habían originado independientemente varias veces. Similarmente, Haas *et. al.* (2010) encontraron diferencias significativas en la forma del cuerpo del cyprinido, *Cyprinella venusta* en ocho pares de sitios de muestreo en ríos y embalses artificiales de la cuenca del río Mobile en Alabama, EEUU. Los peces de los embalses tenían el cuerpo más profundo (parecido al caso de *Hoplias* en este estudio) y diferían en el tamaño de la cabeza, posición del ojo, y la posición y el largo de la aleta dorsal. Franssen (2011) estudio varias poblaciones de otra especie de cyprinido, *Cyprinella lutrensis*, en ríos y embalses artificiales en el estado de Oklahoma, EEUU, y encontró que las poblaciones de los embalses tenían el cuerpo más profundo (también parecido al caso de *Hoplias* en este estudio) y la cabeza más pequeña que las de río. Este autor crío individuos de una población de represa y una de río en el laboratorio y encontró que las diferencias morfológicas se mantenían en cautiverio sugiriendo que tienen una base genética. Estos estudios indican que los cambios morfológicos documentados en poblaciones en embalses de *Hoplias microlepis* en la

costa del Ecuador pueden ser relativamente comunes. Cuando los peces que se encuentran en ambientes nuevos después de la formación de embalses artificiales por represas, es probable que se adaptan a estas nuevas condiciones, y que parte de la adaptación incluya cambios morfológicos como los que se ha documentado en el guanchiche. Estudios con otras especies de peces en embalses serían necesarios para evaluar que tan común es en peces del Ecuador el tipo de cambio documentado en el presente estudio.

CONCLUSIONES

- Los hábitos alimenticios de *Hoplias spp.* demuestran que son predadores carnívoros.
- Los alimentos de preferencia en cualquiera que fueran los hábitats o drenajes, son los peces, en especial peces del orden Characiformes y de la familia Cichlidae, y en menor volumen los invertebrados.
- La dieta del guanchiche no parece constituir un factor determinante en la variación morfológica entre poblaciones porque en todos los drenajes y hábitats el patrón alimenticio es similar, y, las diferencias en la forma corporal se han confirmado.
- El análisis de regresión confirma características alométricas en el guanchiche; hay cambios significativos en la forma del cuerpo de los guanchiches de tal manera que peces pequeños exhiben ojos de mayor tamaño en relación a su cuerpo, y viceversa.
- No existe dimorfismo sexual pronunciado en el *Hoplias spp.* Los diferentes análisis ratifican que no hay realmente una característica distintiva en la

morfología del pez, entre macho y hembra, que pueda servir como identificador para el sexo.

- Existen diferencias entre poblaciones de *Hoplias*. Los guanchiches de Guayas, Manabí y El Oro se pueden agrupar según sus similitudes, mientras que Esmeraldas y Oriente constituyen otro grupo porque difieren de los antes mencionados. Estas diferencias coincide en general con la distribución de las dos especies que se encuentran en la zona de estudio, *Hoplias microlepis* y *H. malabaricus*.
- Los análisis corroboran a los peces de río y de represa como dos grupos que difieren significativamente en su morfología.
- En términos generales, la forma del *Hoplias spp.* de río se define como un pez delgado, de cabeza fina y apuntando ligeramente hacia abajo con ojos pequeños. Los de represa son mayor tamaño, abdomen prominente, cuerpo más profundo, cabeza de mayor tamaño y ligeramente hacia arriba.
- La clasificación por especie fue la más precisa para el análisis de función discriminante superando el 96% de especímenes correctamente categorizados.

RECOMENDACIONES

1. En algún estudio posterior sería bueno conseguir *H. malabaricus* de represa, para ver si estos varían su forma y quizá encontrar similitudes con los *H. microlepis*, ya que el ser solo de ríos puede que haya sesgado los datos bajo la clasificación río vs represa.
2. Sería importante conocer cuáles son los factores más substanciales para la variación de la forma tanto en entre hábitats, drenaje y especie. Conociendo esto, se podría identificar cuáles son las ventajas que estos cambios le proporcionan.
3. Considerando que *H. microlepis* en América del Sur es poco frecuente, utilizar MG para comparar con la misma especie encontrada en Centroamérica sería interesante.
4. Análisis genéticos de los especímenes colectados permitirían esclarecer si las diferencias observadas en los diferentes grupos se deba a un caso de plasticidad fenotípica o de evolución contemporánea.

5. Un estudio filogenético del *H. microlepis* y *H. malabaricus*, nos permitiría conocer su historia evolutiva y el tiempo de separación de estas dos especies, proporcionando un claro ejemplo de especiación alopátrica.

ANEXOS

**ANEXO A - Índice de Importancia relativa (%IIR),
porcentaje en número (%N), porcentaje de frecuencia de
ocurrencia (%FO), porcentaje en peso (%W) según el
hábitat.**

HABITAT (n=265)	Rio (n= 215)					Represa (n=250)				
	%N	%FO	%W	IIR	%IIR	%N	%FO	%W	IIR	%IIR
Cichlidae	1,9	9,8	22,9	241,5	6,25	3,3	7,2	17,7	152,1	3,48
Characiformes	5,6	29,3	34,4	1170,9	30,33	12,0	26,1	41,4	1393,6	31,89
Crustacea	1,4	7,3	2,2	26,0	0,67	6,0	13,0	5,3	147,5	3,37
Vegetal	0,5	2,4	0,2	1,6	0,04	0,7	1,4	0,1	1,1	0,03
Insectos	0,5	2,4	0,0	1,2	0,03	1,3	2,9	0,3	4,9	0,11
Peces no definidos	9,3	48,8	40,3	2419,6	62,67	22,0	47,8	33,8	2667,7	61,05
Sternopygidae	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00	0,7	1,4	1,4	3,0	0,07

**ANEXO B – Índice de Importancia relativa (%IIR),
porcentaje en número (%N), porcentaje de frecuencia de
ocurrencia (%FO), porcentaje en peso (%W) por drenaje.**

GUAYAS (n=260)	Rio (n=134)					Represa (n=126)				
	%N	%FO	% W	IIR	%IIR	%N	%FO	%W	IIR	%IIR
Cichlidae	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00	4,0	9,1	26,4	275,9	6,82
Characiformes	5,2	26,3	46,6	1363,0	32,79	9,5	21,8	32,9	926,5	22,92
Crustacea	1,5	10,5	1,2	28,4	0,68	6,3	14,5	5,7	174,7	4,32
Vegetal	0,7	5,3	0,7	7,7	0,18	0,8	1,8	0,2	1,8	0,04
Insectos	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00	0,8	1,8	0,1	1,6	0,04
Peces no definidos	6,7	47,4	51,5	2758,1	66,35	21,4	49,1	32,7	2656,3	65,72
Sternopygidae	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00	0,8	1,8	2,1	5,2	0,13

EL ORO (n=38)	Rio (n=25)					Represa (n=13)				
	%N	%FO	% W	IIR	%IIR	%N	%FO	% W	IIR	%IIR
Cichlidae	4,0	9,1	6,7	97,3	1,86	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00
Characiformes	16,0	36,4	43,3	2157,2	41,28	23,1	50,0	49,8	3645,8	75,96
Crustacea	4,0	9,1	6,8	97,9	1,87	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00
Vegetal	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00
Insectos	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00
Peces no definidos	20,0	45,5	43,2	2873,0	54,98	23,1	50,0	0,0	1153,8	24,04
Sternopygidae	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00	0,0	0,0	50,2	0,0	0,00

MANABI (n=42)	Rio (n=31)					Represa (n=11)				
	%N	%FO	% W	IIR	%IIR	%N	%FO	% W	IIR	%IIR
Cichlidae	9,7	42,9	49,5	2535,8	56,14	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00
Characiformes	3,2	14,3	22,6	369,6	8,18	27,3	37,5	61,2	3318,7	56,77
Crustacea	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00	9,1	12,5	6,0	188,3	3,22
Vegetal	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00
Insectos	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00	9,1	12,5	1,1	127,3	2,18
Peces no definidos	9,7	42,9	27,9	1611,5	35,68	27,3	37,5	31,7	2211,8	37,83
Sternopygidae	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00

ESMERALDAS (n=8)	Rio (n=8)				
	%N	%FO	% W	IIR	%IIR
Cichlidae	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00
Characiformes	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00
Crustacea	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00
Vegetal	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00
Insectos	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00
Peces no definidos	12,5	100,0	100,0	11250,0	100,00
Sternopygidae	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00

ORIENTE (n=17)	Rio (n=17)				
	%N	%FO	% W	IIR	%IIR
Cichlidae	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00
Characiformes	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00
Crustacea	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00
Vegetal	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00
Insectos	5,9	33,3	1,2	236,0	3,10
Peces no definidos	11,8	66,7	98,8	7371,2	96,90
Sternopygidae	0,0	0,0	0,0	0,0	0,00

ANEXO C - Matriz de contribución de cada variable en la determinación de los factores más significativos.

Contribuciones	Fact 1		Fact 2		Fact 3		Fact 4		Fact 5		Fact 6		Fact 7		Fact 8	
	CTR %	QLT %														
Genus_Species	2,7	33	0,0	0	0,3	1	0,8	4	2,8	7	4,4	10	1,1	2	5,9	11
Habitat	0,5	6	0,4	3	0,8	5	1,5	7	0,0	0	12,9	30	0,5	1	1,0	2
DRENAJE	3,1	10	0,7	1	1,2	2	0,8	1	7,7	5	4,9	3	8,1	4	23,3	11
SEXO	0,0	0	0,1	0	0,1	0	0,6	1	0,2	0	0,1	0	0,2	0	6,1	6
CENTROID	6,8	84	0,5	3	0,4	2	0,2	1	0,2	1	0,5	1	0,4	1	0,1	0
LS	6,8	83	0,6	4	0,4	2	0,3	1	0,1	0	0,5	1	0,7	1	0,1	0
LRD	6,3	78	0,6	5	0,3	2	0,4	2	0,3	1	0,1	0	0,2	0	0,0	0
LRC	6,6	82	0,4	3	0,0	0	0,3	1	0,4	1	0,0	0	0,3	1	0,0	0
LRA	6,4	78	0,8	6	0,2	1	0,3	1	0,3	1	0,1	0	0,3	1	0,2	0
LRP	6,4	79	0,6	4	0,1	1	0,4	2	0,4	1	0,3	1	0,6	1	0,1	0
LRAP	5,8	72	0,3	2	0,1	1	0,4	2	0,2	0	0,6	1	0,2	0	0,0	0
AO	6,3	78	0,4	3	0,0	0	0,1	0	0,4	1	0,8	2	1,1	2	0,1	0
Acb	6,4	80	0,2	1	0,2	1	0,4	2	0,3	1	0,7	2	1,3	3	0,0	0
1X	1,3	16	3,1	22	6,5	39	0,3	1	0,4	1	0,0	0	1,4	3	0,0	0
2X	0,5	6	2,9	21	8,2	49	0,1	1	1,2	3	0,1	0	1,3	3	0,2	0
3X	0,2	2	4,9	35	3,1	19	0,0	0	0,4	1	4,1	9	3,1	6	0,2	0
4X	3,8	47	1,0	7	0,1	0	0,7	3	1,8	4	3,4	8	3,0	6	0,1	0
5X	1,1	13	0,7	5	5,7	34	0,4	2	5,7	14	1,0	2	2,2	4	0,3	1
6X	0,1	1	0,8	6	3,1	19	4,5	20	5,5	13	0,3	1	2,0	4	0,1	0
7X	1,3	16	0,1	1	1,7	10	0,1	1	0,1	0	9,3	21	3,3	7	2,4	4
8X	2,1	26	1,6	11	0,4	2	0,2	1	0,1	0	7,0	16	2,8	6	0,2	0
9X	2,8	34	0,8	6	4,5	27	0,0	0	0,5	1	1,3	3	0,8	2	0,1	0
10X	1,1	13	0,0	0	3,1	18	0,0	0	0,3	1	1,7	4	9,2	19	4,3	8
11X	0,9	11	4,1	29	0,2	1	1,7	8	3,1	7	0,0	0	3,0	6	0,1	0
12X	0,8	9	3,4	24	0,1	0	0,1	0	1,4	3	0,5	1	4,6	9	8,7	16
13X	0,7	8	1,7	12	0,0	0	0,2	1	2,0	5	3,6	8	7,6	15	1,3	2
14X	0,9	11	0,5	4	0,1	1	3,9	17	1,3	3	0,0	0	3,9	8	9,1	17
15X	0,3	4	2,0	14	1,7	10	1,6	7	1,3	3	2,2	5	1,2	2	2,3	4
16X	0,0	0	1,4	10	0,2	1	0,9	4	14,1	34	2,0	5	0,7	1	4,9	9
17X	1,6	20	1,3	9	0,1	1	2,2	10	4,6	11	0,6	1	1,4	3	0,0	0
18X	0,6	7	4,7	33	3,5	21	0,6	3	0,3	1	0,2	0	0,5	1	0,2	0
19X	0,4	5	0,0	0	4,8	29	2,4	11	2,3	6	0,9	2	6,7	13	0,1	0
20X	0,3	4	1,4	10	6,7	40	0,3	2	6,4	15	0,0	0	0,4	1	0,9	2

1Y	0,1	1	1,8	13	0,7	4	1,1	5	7,7	19	10,4	24	0,0	0	2,0	4
2Y	2,3	28	2,0	14	0,6	4	7,3	33	2,7	7	0,4	1	0,9	2	0,0	0
3Y	0,0	0	0,2	1	2,9	18	12,2	54	0,2	0	0,2	0	0,2	0	0,0	0
4Y	1,4	17	0,5	3	0,0	0	12,1	54	0,2	1	3,0	7	0,4	1	0,4	1
5Y	3,5	43	1,7	12	0,0	0	6,1	27	0,1	0	1,8	4	0,3	1	0,0	0
6Y	0,1	1	0,2	1	6,1	37	4,5	20	2,4	6	1,9	4	0,1	0	0,7	1
7Y	0,1	1	5,4	39	0,8	5	2,6	11	0,4	1	2,9	7	3,1	6	1,0	2
8Y	0,0	0	5,8	41	4,6	28	0,2	1	0,0	0	0,1	0	2,1	4	0,6	1
9Y	0,7	9	1,8	13	3,5	21	0,3	2	0,1	0	0,1	0	2,3	5	5,4	10
10Y	1,3	16	6,0	43	3,7	22	0,2	1	0,2	1	1,4	3	1,7	3	0,0	0
11Y	0,2	3	4,4	31	2,1	13	0,6	3	0,4	1	3,3	8	0,2	0	6,1	11
12Y	0,1	1	1,0	7	1,9	11	4,6	20	8,6	21	0,0	0	1,7	3	0,2	0
13Y	1,0	12	3,2	22	4,2	25	3,2	14	0,7	2	0,1	0	1,2	2	0,7	1
14Y	1,0	13	0,3	2	0,4	2	0,0	0	0,5	1	6,1	14	5,9	12	7,2	13
15Y	1,3	16	1,5	11	0,2	1	6,3	28	0,4	1	0,0	0	1,3	3	1,2	2
16Y	1,4	17	1,4	10	3,0	18	2,5	11	5,8	14	0,5	1	1,5	3	1,0	2
17Y	0,0	0	7,4	53	0,8	5	0,9	4	0,2	0	0,1	0	0,1	0	0,0	0
18Y	0,1	1	6,9	49	0,0	0	0,5	2	1,1	3	3,1	7	0,8	2	0,3	1
19Y	0,3	3	2,7	19	3,5	21	5,6	25	2,0	5	0,2	0	2,2	4	0,4	1
20Y	0,6	7	3,6	26	3,0	18	2,4	11	0,0	0	0,1	0	0,1	0	0,2	0

Los números resaltados son los valores de mayor importancia

BIBLIOGRAFÍA

- [1] C. Granado, *Ecología de los peces*. Sevilla, España: Gafitrés, 1996.
- [2] M. Vegas,. Lima, Perú, 1987, vol. 5, ch. 1.
- [3] Instituto Nacional de Pesca., *Estudio sobre la Biología de los peces del río Vinces*. Guayaquil, 1974, vol. III.
- [4] R. Barriga, "Lista de peces de agua dulce e intermarales del Ecuador.," *Revista Politecnica.*, vol. 30, no. 3, pp. 83-119, 2012.
- [5] D. Adams, F. Rohlf, and D Slice, "Geometrics morphometrics: ten years of progress following the "revolution", " *Italian Journal of Zoology*, vol. 71, pp. 5-16, 2004.
- [6] M. L. Zelditch, D. L. Swidersky, and H. & Fink, W. Sheets, *Geometrics Morphometrics for Biologists.*, 2004.
- [7] M. Toro, G. Manriquez, and I. Suazo, "Morfometría Geométrica y el estudio de las formas biológicas: De la Morfología descriptiva a la Morfología

- Cuantitativa.," vol. 28, no. 4, pp. 977-990, 2010.
- [8] F. Bissaro, J. Gómez, and A. Madeira, "Morphometric variation in the shape of cephalothorax of shrimp *Xyphopeneaus kroyeri* on the east coast of Brazil.," *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom.*, vol. 93, pp. 683-691, 2013.
- [9] A. Keast and D. Webb, "Mouth and Body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario.," vol. 23, no. 12, pp. 1845-1874, 1966.
- [10] W. Aguirre, V. Shervette, P. Calle, R. Navarrete, and S. Agorastos, "Morphological and Genetic Divergence of *Hoplias microlepis* (Characiformes, Erythrinidae) in Rivers and Artificial Impoundments of Western Ecuador.," 2013.
- [11] J. Acuña, E. González, M. Alvarez, and C. Peñaherrera, "Evaluación del contenido de aminoácidos en guabina (*Hoplias malabaricus*), Bloch 1794, capturadas en el embalse hipereutrífico de Suata (estado de Aragua, Venezuela)," *Redalyc*, vol. 21, pp. 265-274, 2011.
- [12] J. Santos, *Identificación de nemátodos parásitos en peces dulceacuícolas colectados en los ríos: San Pablo, Caracol y Babahoyo*. Guayaquil: Universidad Estatal de Guayaquil., 2011, Tesis de pregrado.
- [13] P. Jiménez and J. Álava, "Infección por *Gnathostoma* (Spirurida: Gnathostomatidae) en *Hoplias microlepis*: prevalencia, correlación con la talla

- del pez, huéspedes e implicaciones para salud pública en Ecuador.," vol. 29, pp. 591-603, 2009.
- [14] C. Bond, "External features and internal anatomy," in *Biology of fishes*. Washington: Saunders College Publishing, 1979, ch. 2, pp. 11-60.
- [15] G. Glodek, *The freshwater fishes of western Ecuador*. Estados Unidos.: Northern Illinois University., 1978, Tesis de postgrado.
- [16] J. Nelson, *Fishes of the World*, 4th ed. Canada: Jhon Wiley and Sons., 2006.
- [17] FONACIT. Atlas Peces de agua dulce de Venezuela. [Online].
<http://izt.ciens.ucv.ve/mbucv/peces/Proyecto%20Atlas/PaginaWeb/ORDEN%20CHARACIFORMES.htm>
- [18] J. Maldonado et al., *Peces de los Andes de Colombia*. Bogotá D.C, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos "Alexander Von Humboldt"., 2005.
- [19] M. Zambrano, *Contribución al conocimiento de especies de peces de agua dulce autóctonos factibles de desarrollo en ambiente controlado*. Guayaquil, Ecuador: Universidad Estatal de Guayaquil, 2011, Tesis de pregrado.
- [20] J. Costa and E. Carvalho, "Population structure and stock assessment of *Hoplias malabaricus* (Characiformes: Erythrinidae) caught by artisanal fishermen in river-reservoir transition area in Brazil.," *Revista de Biología Tropical.*, vol. 59, pp. 71-83, Marzo 2011.
- [21] R. Reis, S. Kullander, and K. Ferraris, *Checklist of freshwater fishes of South*

and Central America., Edipucrs., Ed. Brasil: Grafica Epece, 2003.

- [22] R. Gilbert, R.J. Gilbert, and T. Roberts, "A preliminary survey of the freshwater food fishes of Ecuador.," Auburn, 1972.
- [23] W. Revelo, "Aspectos biológicos y pesqueros de las principales peces del sistema hídrico de la provincia de Los Ríos durante el 2009.," Instituto Nacional de Pesca., Los Ríos., Boletín científico y técnico. 2010.
- [24] (2004, Mayo) Catalog of Fishes. [Online].
http://www.calacademy.org/research/Ichthyology/catalog/Hoplias_microlepis
- [25] William. Eschmeyer, "Catalog of Fishes," *Special publication of the center for Biodiversity and Information.*, vol. 1-3, 1998.
- [26] Instituto Nacional de Pesca., "Catalogo de peces de aguas continentales de la provincia de Los Ríos- Ecuador.," IRBA, INP, Guayaquil, 2003.
- [27] S. Torcida and I. Perez, "Análisis de Procrustes y estdios de la variación morfológica.," *Revista Argentina de Antropología Biológica*, vol. 14, pp. 131-141, Enero 2012.
- [28] D. G. Kendall, "The diffusion of Shape," *Advance in Applied Probaility*, vol. 9, pp. 448-430, 1977.
- [29] I. Dryden and K. Mardia, "Statistical Shape Analysis.," *John Wiley and Sos*, 1998.
- [30] F. Bookstein, "Foundations of morphometrics," *Anual Reveiw of Ecology and Sistematics*, vol. 13, pp. 451-470, 1982.

- [31] L. Monteiro, L. Guillermo, and L. Rivera, "Shape spaces, metrics and lineal models for evolutionary rates.," *Proceedings of the second Brazilian symposium on Matematical and Computational Biology.*, vol. 1, pp. 179-207, 2003.
- [32] F. James Rohlf, "Morphometrics spaces, shape components and the effects of linear transformations.," *Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook*, pp. 117-129, 1996.
- [33] J. Rohlf and L. Marcus, "A revolution in Morphometrics," *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 8, 1993, Reviews.
- [34] J. Rohlf, "Morphometrics," *Annual reviews of Ecology and Sistematics*, vol. 21, pp. 299-316, 1990.
- [35] Instituto Nacional de Salud., "Discriminación por Morfometría Geométrica de once especies de Anopheles (Nyssorhynchus) presentes en Colombia.," *Biomedica*, vol. 28, pp. 371-385, 2008.
- [36] W. Bechara and J. Liria, "Morfometria geometrica en cinco especies de Buthidae y Scorpionidae (Aracnida: Scorpiones) de Venezuela.," *Revista Mexicana de Biodiversidad*, vol. 83, pp. 421-431, 2012.
- [37] A. Soto, J. Liria, and E. De Luna, "Morfometría Geométrica y Filogenia en Rhodniini (Hemiptera, Reduviidae) de Venezuela.," *Acta zoológica Mexicana*, vol. 27, pp. 87-102, 2011.
- [38] M.E. Quinto, *Morfometría Geométrica craneofacial: Inferencias en la Historia*

Biológica de los pobladores de Teotihuacan. Estado de Hidalgo, México, 2007.

- [39] F. Gayzik, Yu M., Danelson K., Slice D., and Stitzelj, "Quantification of age related shape change of the human rib through geometrics morphometrics.," *Journal of biomechanics*, vol. 41, pp. 1545-1554, 2008.
- [40] F. Bookstein, P. Sampson, A. Streissguth, and P. Connor, "Geometric morphometric of corpus callosum and subcortical structures in the fetal alcohol-affected brain.," *Teratology*, vol. 64, no. 1, pp. 4-32, 2009.
- [41] V. Obando, *Variabilidad morfométrica de Neoleusinodes elegantalis (Guaneae): perforador de frutos de solanácidas de importancia económicas*. Medellín, Colombia: Universidad Nacional de Colombia, 2011.
- [42] Aida Gomez-Robles, José Bermúdez, María Martinón, Prado Leyre, and Luis Arsuaga, "A geometric morphometric analysis of hominin upper second and third molars, with particular emphasis on European Pleistocene populations," 2012.
- [43] M. Stayn, E. Pretorius, and L. Hutten, "Geometric morphometrics analysis of the greater sciatic notch in South Africans.," *Homo-Journal of comparative human biology.*, vol. 54, no. 3, pp. 197-206, 2004.
- [44] Marcelo Cardillo, *Some applications of Geometric Morphometrics to Archeology*. Berlin: EarthSciences, 2010.
- [45] I.M Reid, "Morphometric Methods in Veterinary Pathology: A review".
- [46] Grupo Editorial Juarez, Mapa físico del Ecuador, 2012.

- [47] E. Laaz, V. Salazar, and A. Torres, *Guía ilustrada para la identificación de peces continentales de la cuenca del río Guayas*. Guayaquil, Ecuador: Universidad de Guayaquil, 2009.
- [48] A. Yáñez, J. Curiel, and V. de Yáñez, "Prospección biológica del bagre marino *Galeichthys caerulescens* (GUNTHER) en el sistema lagunar costero de Guerrero, Mexico.," 1975.
- [49] E. Cortés, "A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes," *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, vol. 54, pp. 726-738, 1997.
- [50] C. Olaya, F. Segura, and G. Tordecilla, *Estimación de los parametros biológicos básicos de peces comerciales del río Sinú- II Fase*. Cordoba, 2007.
- [51] T. Aoyama, "Concerning the survey of food habits, especially the survey of food habits of benthos fishes which were caught at Yellow Sea and East China Sea.," *Materials Japanese*, 1956.
- [52] F. Bookstein, "Principal warps: Thin plate splines and the decomposition of deformation," *Transactions on pattern analysis and machine intelligent*, vol. 11, pp. 567-585, Junio 1989.
- [53] Departamento de estadística. Universidad Carlos III de Madrid. [Online]. <http://halweb.uc3m.es/esp/Personal/personas/jmmarin/esp/AMult/tema6am.pdf>
- [54] D. Adams and L. Rüber, "Evolutionary convergence of body shape and trophic morphology in Cichlids from the lake Tanganyika.," *Journal of Evolutionary*

Biology, vol. 14, pp. 325-332, Diciembre 2001.

- [55] JD McPhail, "Speciation and evolution of reproductive isolation in the sticklebacks (*Gastersteus*) of south-western Bristh Columbia," *The Evolutionay Biology of the threespine stickleback*, pp. 399-437, 1994.
- [56] A Araujo, A Brito, M Lima, J Ribeiro, and C Crispim, "Piscivory by *Hoplias* aff. *malabaricus* (Bloch, 1794): a question of prey availability?," *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 25, no. 0, pp. 68-78, 2013.
- [57] C. Banquett et al., "Habitos alimenticios del moncholo, *Hoplias malabaricus* (PISCES: ERYTHRINIDAE) en la ciénaga grande de Lorica, Sistema río Sinú, Colombia.," *DAHLIA Rev. Asoc. Colomb. Ictiol*, vol. 8, pp. 79-88, 2005.
- [58] C. Pereira, W. Smith, and E. Espíndola, "Habitos alimenticios de nueve especies del embalse de Tres Irmaos, Sao Paulo, Brasil," *Universidad y Ciencia*, pp. 33-38, Octubre 2004.
- [59] P. dos Santos and A. Lima, "Mudança na dieta da traíra *Hoplias malabaricus* (Blonch) (Erythrinidae, Characiformes) em lagoas da bacia do rio Doce devido à introdução de peixes piscívoros.," *Revta. Bras. Zool.*, vol. 18, pp. 1219-1225, 2001.
- [60] F Gazola da Silva, T Mott, M Varajao, and J Simoes, "*Chthonerpeton viviparum* Parker & Wettstein 1929 (Amphibia, Gymnophiona, Typhlonectinae) in Paraná state, Brazil and the first record of predation of this species by *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794)(Actinopterygii, Erythrinidae),"

Pan-American Journal of Aquatic Sciences, vol. 2, pp. 261-262, 2007.

- [61] O. Oliveros and L. Rossi, "Ecología trófica de *Hoplias malabaricus* (PISCES: ERYTHRINIDAE)," *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litora*, vol. 22, pp. 56-68, 1991.
- [62] V. Almeida, N. Hahn, and E. Vazzoler, "Feeding patterns in five predatory fishes of the high Paraná river floodplain.," *Ecology of freshwater fishes*, vol. 6, pp. 123-133, 1997.
- [63] Ministerio de asuntos Agrarios y Producción de la provincia de Buenos Aires., "Avance de proyecto: Piscicultura de la tararira (*Hoplias malabaricus*).," Buenos Aires, 2007.
- [64] West-Eberhard and M., "Developmental plasticity and evolution," *Oxford University Press*, 2003.
- [65] L. Chapman, J. Albert, and G. Frietson, "Developmental plasticity, Genetic differentiation and Hypoxia-induced trade-offs in an African Cichlid Fish.," *The Open Evolution Journal*, vol. 2, pp. 75-88, 2008.
- [66] A. Hendry and M. Kinnison, "The pace of modern life: measuring rates of contemporary microevolution.," *Evolution*, vol. 53, pp. 1637-1653.
- [67] W. Aguirre and M. Bell, "Twenty years of body shape evolution in a threespine stickleback population adapting to a lake environment," *Biological Journal of Linnean Society*, vol. 105, pp. 817-831, 2012.
- [68] M. Bessert and G. Ortí, "Genetics effects of habitat fragmentation on blue

sucker populations in the upper Missouri River (*Cypleptus elongatus*, Lesueur, 1918).," *Conservation Genetics* , vol. 9, pp. 821-832, 2001.

[69] D. Reznick and C. Ghalambor, "The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptative evolution.," *Genetica*, pp. 183-198, 2001.

[70] P. Grant and R. Grant, *40 Years of evolution: Darwin's finchers on Daphne Major Island*. Estados Unidos: Princeton University Press, 2014.

[71] R. Baxter, "Environmental Effects of Dams and Impoundments," *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 8, pp. 255-283, 1977.