

**UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES
DE CHIAPAS**

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

**“Estrategias de historias de vida de las especies
mexicanas del género *Tlaloc* (Cyprinodontiformes:
Profundulidae)”.**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**Doctor en Ciencias en Biodiversidad y
Conservación de Ecosistemas Tropicales**

PRESENTA

MANUEL DE JESÚS ANZUETO CALVO



Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

Agosto de 2025

**UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES
DE CHIAPAS**

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

**“Estrategias de historias de vida de las especies mexicanas del
género *Tlaloc* (Cyprinodontiformes: Profundulidae)”.**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**Doctor en Ciencias en Biodiversidad y
Conservación de Ecosistemas Tropicales**

PRESENTA

MANUEL DE JESÚS ANZUETO CALVO

DIRECTOR

DR. ERNESTO VELÁZQUEZ VELÁZQUEZ

Instituto de Ciencias Biológicas- UNICACH.

CODIRECTORA

DRA. GENOVEVA CERDENARES LADRÓN DE GUEVARA

Universidad del Mar.

ASESOR

DR. GORGONIO RUIZ CAMPOS

Universidad Autónoma de Baja California.

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

Agosto de 2025





UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

SECRETARÍA ACADÉMICA DIRECCIÓN DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas a 21 de agosto de 2025
Oficio No. SA/DIP/0949/2025
Asunto: Autorización de Impresión de Tesis

C. Manuel de Jesús Anzueto Calvo

CVU: 381609

Candidato al Grado de Doctor en Ciencias en Biodiversidad y

Conservación de Ecosistemas Tropicales

Instituto de Ciencias Biológicas

UNICACH

Presente

Con fundamento en la opinión favorable emitida por escrito por la Comisión Revisora que analizó el trabajo terminal presentado por usted, denominado *Estrategias de Historias de vida de las especies Mexicanas del Género Tlaloc* (Cyprinodontiformes: Prdofundulidae) y como Director de tesis es el Dr. Ernesto Velázquez Velázquez (CVU: 93056) quien avala el cumplimiento de los criterios metodológicos y de contenido; esta Dirección a mi cargo autoriza la impresión del documento en cita, para la defensa oral del mismo, en el examen que habrá de sustentar para obtener el Grado de Doctor en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales.

Es imprescindible observar las características normativas que debe guardar el documento, así como entregar en esta Dirección una copia de la *Constancia de Entrega de Documento Recepcional* que expide el Centro Universitario de Información y Documentación (CUID) de esta Casa de estudios, en sustitución al ejemplar empastado.

Atentamente
"Por la Cultura de mi Raza"

Dra. Dulce Karol Ramírez López
DIRECTORA



C.c.p. Dra. Alma Gabriela Verdugo Valdez, Directora del Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH. Para su conocimiento.
Archivo/minutario.

EPL/DKRL/igp/gtr



2025, Año de la mujer indígena
Año de Rosario Castellanos

Ilustración: Noé Zenteno



Ciudad Universitaria, libramiento norte
poniente 1150, col. Lajas Maciel C.P. 29039.
Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México
investigacionyposgrado@unicach.mx

AGRADECIMIENTOS

Agradezco con todo mi ser a Dios, por darnos la salvación mediante la fe en el Señor Jesucristo y guiarme por medio de su Santo Espíritu, gracias por sustentarme y permitirme llegar a este punto de mi vida.

Agradezco a mi hermosa familia por cada momento que hemos compartido. A mis padres Sebastián Anzueto Salazar y Concepción Calvo Pérez, por la dedicación y el esfuerzo que han hecho para criarnos y educarnos a los ocho hijos, gracias por amarnos tanto, este logro es también de ustedes. A mi amada y hermosa esposa Brendi por ser mi ayuda idónea y por apoyarme siempre, a mis hijos Elías y Belén, a quienes amo grandemente.

Expreso mi gratitud y reconocimiento a mi mentor académico, el Dr. Ernesto Velázquez Velázquez, quien me ha brindado su amistad, apoyo y comprensión, desde la licenciatura, luego en la maestría y ahora en el doctorado. Gracias por abrirme las puertas del Museo de Zoología, y por compartir conmigo su vasto conocimiento sobre el fascinante grupo de los peces. ¡Muchas gracias Doc!

Agradezco a la Dra. Genoveva y al Dr. Gorgonio por su valiosa contribución y finas observaciones en cada semestre del doctorado, y por sus grandes aportaciones a este estudio. Gracias por todo, estimados.

A todos los compañeros del Museo, a la Dra. Sara Domínguez, por su valiosa amistad y aunque fuimos compañeros del doctorado, no se me olvida que primero fue una de mis mejores maestras en la licenciatura. Gracias, profe. A la M. en C. Fabiola Maza, una gran amiga, que esperamos nunca se vaya del Museo, siempre apoyando en todo. Gracias, Fabi. A Ceci Valeriano y Alejandra Aguilar, por su apoyo en laboratorio. A los estimados M. en C. Bruno Than, M. en C. Didier y Dr. Esteban, por su amistad y compañía.

Agradezco al Dr. Guillermo Salgado Maldonado por su valioso apoyo, que cuando pensamos en un momento, en desistir del doctorado, me alentó a continuar. ¡Muchas gracias, Dr. Memo!

Agradezco a todos los alumnos que han estado en el museo, colaborando como voluntarios, servicio social, o realizando su tesis (omito nombres para no olvidar a alguien). Muchas gracias por su apoyo y amistad.

Agradezco a los miembros del comité sinodal: el Dr. Alfonso A. González Díaz, el Dr. Emilio I. Romero Berny, el Dr. Gustavo Rivera Velázquez, el Dr. Miguel A. Peralta Meixueiro y el Dr. Ernesto Velázquez Velázquez, por sus comentarios y observaciones realizadas a mi trabajo

Agradezco al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT), por el apoyo otorgado a través de la Beca en el Programa Nacional de Posgrados de Calidad (PNPC) en el ciclo escolar 2022 –2023, para realizar el Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH).

DEDICATORIAS

A mis amados hermanos María Guadalupe, Hugo Alberto, Jesús Roberto, José Sebastián, María del Rocío, María Cecilia y Juan Antonio, porque los amo y espero siempre demos-tremos esa valiosa unidad, como familia, que este logro sea de gozo colectivo. Gracias por su hermosa compañía, Dios bendiga a sus familias.

A mi amada esposa Brendi, y mis amados hijos Calebcito y Belencita, porque los amo, y ocupé de su valioso tiempo para invertir en este estudio, espero un día vean que este logro es para ustedes.

A mis suegros Jorge y Rosita, y a mi cuñada Erikita, por el valioso apoyo y compañía que siempre me han brindado.

INDICE GENERAL

I.- RESUMEN	1
II. ABSTRACT.....	3
III. INTRODUCCIÓN.....	5
IV. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN E HIPÓTESIS	9
V. OBJETIVOS	10
5.1. Objetivo general.....	10
5.2. Objetivos específicos	10
VI.- PLAN DE ESTUDIO.....	11
VII.- CAPÍTULO I	12
VIII.- CAPÍTULO II	58
IX. DISCUSIÓN GENERAL	77
X. CONCLUSIONES GENERALES	81
XI. LITERATURA GENERAL	83

I.- RESUMEN

Los peces profundúlidos son uno de los elementos distintivos de la fauna endémica de América Central y el sur de México, la mayoría de las especies tienen rangos de distribución muy limitados. Son peces que habitan los arroyos y pequeños lagos de agua dulce de las zonas montañosas del sur de México y Centroamérica; constituyendo, en las zonas más elevadas, la única ictiofauna nativa. La familia es una de las menos diversas dentro del orden Cyprinodontiformes, con solamente 15 especies descritas, distribuidas en los géneros *Profundulus* y *Tlaloc*. El género *Tlaloc* exhibe una distribución restringida a la parte superior de la cuenca del Grijalva-Usumacinta, en México y Guatemala; así como también en la cuenca del río Ulúa en Honduras.

En este estudio se evaluó las variaciones de los índices somáticos, la reproducción y la edad y crecimiento de las especies mexicanas del género *Tlaloc* (*T. candalarius*, *T. labialis* y *T. hildebrandi*), que nos permitió entender cuál ha sido la estrategia de historia de vida adaptativa en este grupo. Los sitios de muestreo seleccionados se ubicaron en pequeños afluentes del río Grijalva, ubicados en los municipios de Ixtapa, Chenalhó, San Cristóbal de Las Casas y Tzimol, en el estado mexicano de Chiapas. *T. candalarius* y *T. labialis* fueron recolectadas en la temporada de lluvias (2019) y de estiaje (2020), mientras que *T. hildebrandi* durante la temporada de estiaje de 2015 y la de lluvias de 2016. Los especímenes fueron depositados en la Colección de Peces del Museo de Zoología de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.

El tipo de crecimiento encontrado para las especies mexicanas del género *Tlaloc* fue alométrico positivo, lo que indica una mayor ganancia proporcional en peso que en longitud ($b > 3$). Se registraron hasta siete años de edad mediante la lectura de los otolitos en las tres especies del género *Tlaloc*. Este estudio es el primero en utilizar anillos anuales de otolitos *sagitta*, en las especies mexicanas del género *Tlaloc*, para analizar la edad y el crecimiento. Se describe una buena relación lineal entre el radio total del otolito y la longitud del pez y se confirma la periodicidad anual en la formación de anillos en el otolito *sagitta* de *T. hildebrandi*. La especie *T. hildebrandi* muestra un crecimiento más rápido que *Tlaloc candalarius* y *T. labialis*. Las condiciones de los peces del género *Tlaloc*, son determinadas

como buenas, de acuerdo con los valores de Kr. Los valores más altos del IGS para las tres especies, se presentaron en la temporada de estiaje. La fecundidad media y absoluta más alta se presentó en *T. hildebrandi*. La proporción sexual (macho: hembra) en *T. labialis* es 1:1; mientras que en *T. hildebrandi* y *T. candalarius* se presentó la proporción sexual 1: 1.9 y 1:0.4, respectivamente. Los resultados de este estudio y su análisis nos permiten concluir que la estrategia de historia de vida adaptativa, para las tres especies mexicanas del género *Tlaloc* es la estrategia de vida oportunista, la cual es muy frecuente en muchas especies del orden Cyprinodontiformes. Esta información sobre historia de vida generada por el presente estudio proporciona datos biológicos básicos para fundamentar la investigación y el desarrollo futuros de programas de conservación *ex situ* de estas especies; una de ellas (e.g. *T. hildebrandi*) protegida en leyes nacionales e internacionales. También este estudio representa una de las primeras contribuciones al conocimiento de la biología reproductiva de *T. labialis* y *T. candalarius*. También representa uno de los primeros esfuerzos para avanzar en la comprensión de la historia natural de las especies que habitan los pequeños afluentes de la cuenca media del río Grijalva en el sur de México.

II. ABSTRACT

Profundulid fishes are one of the distinctive elements of the endemic fauna of Central America and southern Mexico, and most species have very limited distribution ranges. They inhabit the streams and small freshwater lakes of the mountainous regions of southern Mexico and Central America; in the highest elevations, they constitute the only native ichthyofauna. The family is one of the least diverse within the Cyprinodontiformis order, with only 15 described species, in two genera: *Profundulus* and *Tlaloc*. The genus *Tlaloc* exhibits a distribution restricted to the upper part of the Grijalva-Usumacinta basin in Mexico and Guatemala; as well as the Ulúa River basin in Honduras.

In this study, we evaluated variations related to somatic indices, reproduction, and the age and growth of Mexican species of the genus *Tlaloc* (*T. candalarius*, *T. labialis*, and *T. hildebrandi*), which allowed us to understand the adaptive life history strategy of this group. The selected sampling sites were located in small tributaries of the Grijalva River, located in the municipalities of Ixtapa, Chenalhó, San Cristóbal de Las Casas, and Tzimol, in the Mexican state of Chiapas. *T. candalarius* and *T. labialis* were recollected during the rainy season (2019) and dry season (2020), while *T. hildebrandi* was collected during the dry season of 2015 and the rainy season of 2016. The specimens were deposited in the Fish Collection of the Zoology Museum of the Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. The growth pattern found for the Mexican species of the genus *Tlaloc* was positively allometric, indicating a greater proportional gain in weight than in length ($b > 3$). Ages were recorded up to seven years by reading the otoliths of the three species of the genus *Tlaloc*. This study is the first to use annual rings of sagittal otoliths in Mexican species of the genus *Tlaloc* to analyze age and growth. A good linear relationship between total otolith radius and fish length is described, and the annual periodicity of ring formation in the sagittal otolith of *T. hildebrandi* is confirmed. The species *T. hildebrandi* shows faster growth than *Tlaloc candalarius* and *T. labialis*. The condition of the Mexican fish of the genus *Tlaloc* was determined as good, according to the K_r values. The highest IGS values for the three species occurred during the dry season. The highest mean and absolute fecundity was found in *T. hildebrandi*. The sex ratio in *T. labialis* is similar to 1:1; whereas in *T. hildebrandi* and *T. candalarius*, the sex ratio was unbalanced (1:1.9 and 1:0.4, respectively). The results of this

study and their analysis allow us to conclude that the adaptive life history strategy for the three Mexican species of the genus *Tlaloc* is the opportunistic life history strategy, which is very common in many species of the order Cyprinodontiformes. The life history information generated by this study provides important basic biological data to inform future research and the development of *exsitu* conservation programs for these species; one of them (e.g., *T. hildebrandi*) is protected by national and international laws. This study also represents one of the first contributions to our understanding of the reproductive biology of *T. labialis* and *T. candalarius*. It also represents one of the first efforts to advance our understanding of the natural history of species inhabiting the small tributaries of the middle Grijalva River basin in southern Mexico.

III. INTRODUCCIÓN

III. 1 Los peces de la familia Profundulidae.

Los profundúlidos son uno de los elementos distintivos de la fauna endémica de América Central y el sur de México (Morcillo et al., 2016) y la mayoría de las especies tienen rangos de distribución muy limitados. Son peces que habitan los arroyos y pequeños lagos de agua dulce de las zonas montañosas del sur de México y Centroamérica; constituyendo, en las zonas más elevadas, la única ictiofauna nativa (Velázquez-Velázquez et al., 2007); aunque algunas especies se han adaptado a vivir en arroyos de aguas cálidas y zonas bajas (Miller, 1955; Miller et al., 2005). Son peces pequeños, los adultos generalmente miden entre 60 y 100 mm de longitud patrón, aunque las tallas máximas que se han encontrado en algunas especies son de 130 mm de longitud total en las hembras y 120 mm para los machos (Velázquez-Velázquez et al., 2007). La familia es una de las menos diversas dentro del orden, con solamente 15 especies descritas (Domínguez-Cisneros et al., 2023), en comparación con las 353 especies nominales en la familia Poeciliidae (Nelson et al., 2016).

La familia Profundulidae fue erigida por Hoedeman and Bronner en 1951, la cual incluía un solo género nominal (*Profundulus* Hubbs, 1924), con dos subgéneros *Profundulus* y *Tlaloc* (Miller, 1955; Parenti, 1981), sin embargo, Morcillo et al. (2016), en su estudio de las relaciones filogenéticas e historia evolutiva de la familia Profundulidae, basados en datos moleculares, los dos subgéneros fueron erigidos a nivel de género.

El género *Tlaloc* Álvarez & Carranza, 1951, exhibe una distribución restringida a la parte superior de la cuenca del Grijalva-Usumacinta, en México y Guatemala (Miller et al., 2005); así como también en la cuenca del río Ulúa en Honduras (Morcillo et al., 2016). *Tlaloc hildebrandi* (Miller, 1950), es endémica de Chiapas, México (Velázquez-Velázquez y Schmitter-Soto, 2004), *Tlaloc labialis* (Günther, 1866), se restringe al sur de México (Chiapas) y Guatemala (Miller et al., 2005), *Tlaloc candalarius* (Hubbs, 1924), se distribuye en la frontera de México y Guatemala (Miller et al., 2005), y *Tlaloc portillorum* (Matamoros & Schaefer, 2010), es una especie endémica de Honduras en Centro América.

Las especies de los profundúlidos, han sido objeto de reciente interés, desde el punto de vista biológico y taxonómico, además, conforman a una de las pocas familias de peces dulceacuícolas endémicas a Mesoamérica (Morcillo et al., 2016); varias de sus especies poseen rangos de distribución muy restringidos, y son muy interesantes desde el punto de vista biogeográfico y por su historia evolutiva (Morcillo et al., 2016), adicionalmente algunas especies presentan problemas de conservación (destrucción de hábitat, contaminación, introducción de especies invasoras, etc.) (Lyons & Matamoros, 2020; Velázquez et al., 2004).

III.2 Crecimiento e historias de vida

La evaluación del crecimiento de las especies es crucial, debido a que este proceso influye directamente en la estructura poblacional. Se ha observado que el patrón de crecimiento de una especie permite asignar una escala de tiempo a los cambios que ocurren en la población. Es así como el patrón de crecimiento se ve reflejado en la producción de biomasa (Gómez-Ponce et al., 2011), la mortalidad natural, así como en el desempeño reproductivo (Hansen, et al., 1984). El crecimiento es considerado como el incremento gradual o el desarrollo progresivo con el tiempo en tamaño o peso del organismo. Es un proceso complejo que puede medirse por el cambio de longitud o peso de un pez individual o un grupo de peces entre dos tiempos de muestreo. El estudio del crecimiento consiste en estimar la relación que existe entre la talla de los peces y su edad, teniendo como objetivo dos resultados fundamentales. 1) Estimar el número de ejemplares de cada clase de edad, como una estimación de la estructura de edades que componen una población y 2) Estimar la talla media de los peces en cada edad (Gómez-Márquez, 1994). Existen dos métodos para medir la edad de los organismos: 1) Directos, en los que se considera la liberación y marcado de peces, utilización de peces con edad conocida, interpretación de estructuras duras. 2) Indirectos, los cuales se basan en la distribución de frecuencias de tallas de una población de peces. Estos estudios al igual que los que describen procesos fisiológicos, determinados y/o influenciados por factores ambientales, ecológicos y genéticos son muy importantes porque a su vez definen las estrategias de historia de vida (Hutchings, 2002).

Las características de la historia de vida de las especies son las responsables de la forma en que estas responden a los cambios ambientales, por lo que su entendimiento puede ser de

gran apoyo en el manejo y conservación de especies que se encuentran en un estado vulnerable; son el resultado del balance entre costo-beneficio de la forma en que se invierte la energía en todos los procesos vitales de las poblaciones. De acuerdo con Lev y Yampolsky (2001), la teoría de historia de vida se considera como una rama de la ecología y de la biología evolutiva que estudia los compromisos asociados a la distribución de energía entre las funciones vitales de crecimiento, mantenimiento y reproducción. Los estudios sobre historias de vida de los organismos describen la forma en que distribuyen su tiempo y energía entre las diversas actividades de su desarrollo o ciclo de vida (*e.g.* crecimiento, reproducción, alimentación, etc.) (Olinger et al., 2016; Sadava et al., 2009; Vila et al., 2005). Estos estudios proporcionan conocimiento básico de las estrategias reproductivas de organismos que comparten un mismo hábitat lo cual permite entender su coexistencia y cómo llevan a cabo sus actividades reproductoras, de tal manera que la descendencia de cada una de ellas pueda aprovechar los recursos disponibles en cada momento (Hernández, 2012).

Las estrategias de historia de vida de los peces se han optimizado a través de la selección natural para maximizar el éxito reproductivo (Olden & Kennard, 2010; Winemiller, 2005). Winemiller & Rose (1992), propusieron tres tipos de estrategias de historia de vida: 1.- *oportunista*, contempla a peces pequeños, de maduración rápida y de corta vida, 2.- *periódica*, peces más grandes, altamente fecundos con vidas más largas y 3.- *de equilibrio* que comprenden peces de tamaño intermedio que a menudo exhiben cuidado parental y producen menos crías, pero de tallas más grandes. Winemiller & Rose (1992), consideraron que los gradientes ambientales generan estrategias de historia de vida que se caracterizan por la optimización de los parámetros demográficos.

La taxonomía y sistemática de los peces de la familia Profundulidae, parece estar resuelta, las hipótesis actuales basadas en datos moleculares y caracteres morfológicos, dan un buen soporte sobre la sistemática y filogenia de los profundúlidos; sin embargo, hay vacíos de información en torno a la biología, ecología e historias de vida de la mayor parte de las especies; por lo que el propósito de este estudio es dilucidar algunos de los aspectos de las historia de vida de tres de las especies que integran el género *Tlaloc*; particularmente los concernientes a edad y crecimiento y aspectos reproductivos; lo anterior nos permitirá determinar el tipo de estrategia de historia de vida de las especies mexicanas del género

Tlaloc. Por lo que el propósito, de este estudio es evaluar las variaciones relacionadas con los índices somáticos, la reproducción y la edad y crecimiento de las especies mexicanas del género *Tlaloc*, que permitan entender cuál ha sido la estrategia de historia de vida adaptativa en este grupo. Se proyecta, que estos estudios permitan generar herramientas para la implementación de programas ad hoc de conservación de estas especies, y algunas de ellas (e.g. *T. hildebrandi*) que fungan como controladores biológicos de insectos vectores de enfermedades epidemiológicas comunes en Chiapas, al ser consumidores de larvas de insectos (Miller et al., 2005; Velázquez- Velázquez et al., 2007).

IV. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN E HIPÓTESIS

¿Qué aspectos de la historia de vida y de edad y crecimiento son similares o diferentes entre las tres especies del género *Tlaloc*?

¿Corresponden las características de historia de vida observadas en las especies del género *Tlaloc* con una estrategia oportunista, tal como ha sido propuesta la mayoría de los Cyprinodontiformes?

4.1 Hipótesis

Los peces teleósteos presentan una extraordinaria variedad de estrategias de historia de vida, estas estrategias están determinadas por la inversión de la edad específica en el esfuerzo reproductivo, en respuesta a los cambios en la supervivencia específica, y edad específica en la fecundidad inducida por cambios fisiológicos, ambientales, ecológicos y genéticos. Debido a que diversos grupos de Cyprinodontiformes poseen una estrategia reproductiva oportunista, se considera que los peces del grupo *Tlaloc* tienen una gran probabilidad de presentar el mismo tipo de estrategia de historia de vida (oportunista); sin embargo, la estrategia de vida adaptativa de este grupo podría verse influenciado por la inversión que presente cada especie en la longevidad, así como en los aspectos reproductivos y factores de crecimiento somático.

V. OBJETIVOS

5.1. Objetivo general

Analizar las estrategias de historia de vida de las especies mexicanas del género *Tlaloc*, basadas en variaciones de sus historias de vida asociadas con la reproducción, edad y crecimiento somático.

5.2. Objetivos específicos

- 5.2.1 Estimar comparativamente la edad y crecimiento de las especies mexicanas del género *Tlaloc*.
- 5.2.2 Evaluar y comparar los parámetros reproductivos e índices somáticos de las especies mexicanas del género *Tlaloc*.
- 5.2.3 Determinar las estrategias de historia de vida de las especies mexicanas del género *Tlaloc* con base en los parámetros de historias de vida.

VI.- PLAN DE ESTUDIO

Con el propósito de evaluar y determinar los aspectos relacionados con la historias de vida de tres de las cuatro especies del género *Tlaloc* (*T. labialis*, *T. candalarius* y *T. hildebrandi*), en este trabajo de investigación se evaluaron los aspectos de edad y crecimiento; así como los parámetros e indicadores somáticos de relación peso-talla y el factor de condición; además de los parámetros relacionados con las historias de vida como son el índice gonadosomático, la proporción sexual, la fecundidad, la talla a la primera madurez sexual, y el diámetro de los ovocitos; con el propósito de caracterizar las estrategias de vida de las tres especies mexicanas del género *Tlaloc*. El documento está organizado en dos capítulos, los cuales se abordan de la siguiente manera:

Capítulo I. Edad y crecimiento. Con base en el análisis de estructuras duras (otolitos) y mediante el análisis de retrocálculo se estimó la talla a edades tempranas en cada una de las especies mexicanas del género *Tlaloc* y mediante los datos de longitud y peso, se estimaron los modelos de crecimiento para cada especie.

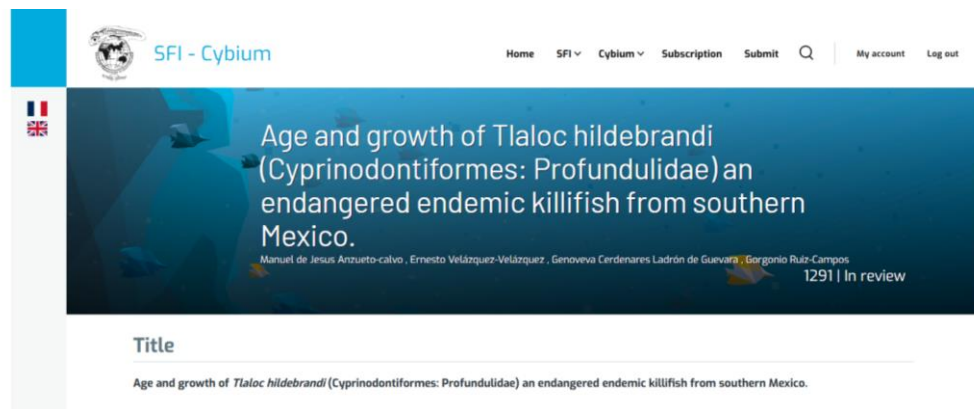
Capítulo II. Estrategias de historias de vida. Mediante los análisis de los indicios somáticos y parámetros reproductivos en las especies mexicanas del género *Tlaloc*, se caracterizó el tipo de estrategia de historia de vida de las tres especies.

VII.- CAPÍTULO I

EDAD Y CRECIMIENTO DE LAS ESPECIES MEXICANAS DEL GÉNERO *TLALOC* (CYPRINODONTIFORMES: PROFUNDULIDAE).

Age and growth of Tlaloc hildebrandi (Cyprinodontiformes: Profundulidae) an endangered endemic killifish from southern Mexico

Manuel de Jesús Anzueto Calvo, Ernesto Velázquez-Velázquez, Genoveva Cerdanars Ladrón de Guevara and Gorgonio Ruiz-Campos.



Enviado a **Cybium, International Journal of Ichthyology**, 13 de marzo de 2025

**Age and growth of *Tlaloc hildebrandi* (Cyprinodontiformes: Profundulidae) an
endangered endemic killifish from southern Mexico**

Manuel de Jesús ANZUETO CALVO (1,2), Ernesto VELÁZQUEZ-VELÁZQUEZ* (2),
Genoveva CERDENARES LADRÓN DE GUEVARA (3) & Gorgonio RUIZ-CAMPOS
(4)

(1) Doctorado en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Norte # 1150, Col. Lajas Maciel, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, C.P. 29029, México. (MDJAC) manuel.anzueto@unicach.mx

ORCID: 0000-0003-0738-4361

(2) Colección de Peces, Museo de Zoología, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Norte # 1150, Col. Lajas Maciel, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, C.P. 29029, México. (EVV) ernesto.velazquez@unicach.mx, ORCID: 0000-0003-1884-0502

(3) Laboratorio de Ictiología y Biología Pesquera, Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel. Cd Universitaria s/n Puerto Ángel, Municipio de San Pedro Pochutla, Oaxaca. 70902. México. (GCLDG) gcerdenares@gmail.com, ORCID: 0000-0001-7934-5893

(4) Colección Ictiológica, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California.
Carretera Transpeninsular 3917, Fraccc. Playitas 22860 Ensenada, Baja California, México.
gruiz@uabc.edu.mx, ORCID: 0000-0003-1790-456X

*Corresponding author: ernesto.velazquez@unicach.mx

Characters: 35,191 Figs: 5; Tabs: 5

Submitted: 13 Mar. 2025

Editor:

Running title

Age and growth of *Tlaloc hildebrandi*

Abstract

The Chiapas killifish (*Tlaloc hildebrandi*) is an endangered freshwater fish endemic to the highlands of Chiapas, Mexico. This highly restricted species faces ongoing habitat decline and degradation, principally caused by urbanization and pollution, as well as the threat posed by invasive species. The otolith has long been recognized as one of the structures in fish anatomy most useful as a powerful tool for use in fish aging because of its accretionary growth and species-specific shape. The present study analyzed annual *T. hildebrandi* otolith rings, documenting the growth pattern to describe the age and population structure of the species of interest. Otolith analysis revealed that Chiapas killifish range from 0 to 7 years in age, while the frequency distribution of *T. hildebrandi* length presented seven modes corresponding to seven age classes or cohorts. The length-weight relationship (LWR)

equation showed positive-allometric growth ($b > 3$), with no differences between sexes observed. Additionally, the von Bertalanffy growth equation was expressed as SL: $L_t = 142.5(1 - e^{-0.161(t-0.264)})$ and TL: $L_t = 169.4(1 - e^{-0.155(t-0.199)})$. These findings contribute to the understanding of Chiapas killifish age and growth patterns, thus emphasizing the continuous need for research and monitoring to support the management and conservation efforts for this species.

Résumé

Âge et croissance de *Tlaloc hildebrandi* (Cyprinodontiformes: Profundulidae), un killifish endémique menacé du sud du Mexique

Le killifish du Chiapas (*Tlaloc hildebrandi*) est un poisson d'eau douce endémique des hauts plateaux du Chiapas, au Mexique, qui est menacé d'extinction. Cette espèce très restreinte est confrontée au déclin et à la dégradation continus de son habitat, principalement dus à l'urbanisation et à la pollution, ainsi qu'à la menace posée par les espèces envahissantes. L'otolithe est depuis longtemps reconnu comme l'une des structures de l'anatomie des poissons les plus utiles en tant qu'outil puissant pour le vieillissement des poissons, en raison de sa croissance par accréion et de sa forme spécifique à l'espèce. La présente étude a analysé les anneaux annuels de l'otolithe de *T. hildebrandi*, documentant le modèle de croissance pour décrire l'âge et la structure de la population de l'espèce en question. L'analyse des otolithes a révélé que l'âge du killifish de Chiapas varie de 0 à 7 ans, tandis que la distribution de fréquence de la longueur de *T. hildebrandi* présentait sept modes correspondant à sept classes d'âge ou cohortes. L'équation de la relation longueur-poids (LWR) a montré une croissance allométrique positive ($b > 3$), sans qu'aucune différence entre les sexes n'ait été observée. En outre, l'équation de croissance de von Bertalanffy a été

exprimée comme suit : SL : $L_t = 142,5 (1 - e^{-0,161(t-0,264)})$ et TL : $L_t = 169,4 (1 - e^{-0,155(t-0,199)})$.

Ces résultats contribuent à la compréhension des schémas d'âge et de croissance du killifish de Chiapas, soulignant ainsi le besoin continu de recherche et de suivi pour soutenir les efforts de gestion et de conservation de cette espèce.

Keywords:

Growth parameters, length-weight relationship, otoliths, von Bertalanffy model

INTRODUCTION

Profundulidae represents one of the few endemic freshwater families found in the Mesoamerican region, with most profundulid species presenting restricted distributional ranges. Wherein they are found in only a few adjacent river systems (Matamoros *et al.*, 2014; Morcillo *et al.*, 2016). Until recently, Profundulidae comprised a single genus, *Profundulus*, with two subgenera, *Profundulus* and *Tlaloc* (Miller, 1955; Miller *et al.*, 2005). Recently Morcillo *et al.* (2016) and Dominguez-Cisneros *et al.* (2023) resurrected the genera *Profundulus* and *Tlaloc* and, based on molecular evidence and morphological characters, identified the monophyly of these groups.

The distribution of the *Tlaloc* genus is restricted, ranging from southern Mexico to Honduras. This genus is made up of four species (Miller, 2005; Morcillo *et al.*, 2016; Dominguez-Cisneros *et al.*, 2023a). *Tlaloc hildebrandi* (Miller, 1950), a fish endemic to Chiapas, Mexico (Velázquez-Velázquez and Schmitter-Soto, 2004), is a small cyprinodontoid presenting a respective minimum and maximum size of 14.35 mm and 110.66 mm (standard length) (Domínguez-Cisneros *et al.*, 2017) and inhabiting lentic and lotic ecosystems with rocky bottom habitats and aquatic vegetation. The species is

zoobenthivorous, with a diet composed of aquatic insects, crustaceans, amphipods, and mollusks (Domínguez-Cisneros *et al.*, 2023b).

Currently, *T. hildebrandi*, also known as the *Escamudo de San Cristóbal* or Chiapas killifish, has been cataloged as an endangered species (P) under Mexican legislation (NOM-059-ECOL-2010 SEMARNAT) (SEMARNAT, 2020). It is also listed on the International Union for Conservation of Nature (IUCN) Red List of Threatened Species (EN) (Schmitter-Soto and Vega-Cendejas, 2019), due to its restricted distribution and the threats it faces due to invasive species and habitat vulnerability.

Tlaloc hildebrandi occurs in the upper reaches of the Grijalva and Usumacinta River basins in Chiapas, Mexico (Gómez-González *et al.*, 2015; Domínguez-Cisneros *et al.*, 2017; Anzueto-Calvo *et al.*, 2022). The species exhibits a restricted extent of occurrence, wherein the number of locations where it occurs is limited to three, based on the recognition of at least three evolutionarily significant units (Velazquez-Velazquez *et al.*, 2016; Beltrán-López *et al.*, 2021).

Endemic species with very restricted distribution ranges are particularly vulnerable and typically have a reduced capacity to adapt to environmental change (Marčić *et al.*, 2021). The lack of knowledge about the endemic species of interest to the present study has also undermined efforts to protect it, as, without an understanding of its biology, it is impossible to ensure its protection and survival. To date, published studies on the biology of *T. hildebrandi* have solely examined its corporal indices (somatic indices) (Anzueto-Calvo *et al.*, 2022) and general diet (Domínguez-Cisneros *et al.*, 2023b). In contrast, the knowledge of the taxonomy, ecology, and conservation of profundulids is far more widely available (Miller, 1955; Velázquez-Velázquez and Schmitter-Soto, 2004; Morcillo *et al.*, 2016; Beltrán-López *et al.*, 2021; Calixto-Rojas *et al.*, 2021; Dominguez-Cisneros *et al.*, 2023;

Soria-Barreto *et al.*, 2023). However, an understanding of its population structure is crucial for adequate conservation plans.

Growth can be evaluated when age and size information are combined. Growth data enables an analysis of the effectiveness of resource utilization and the management strategies applied to conserve a specific species (Isely and Grabowski, 2007). Otoliths have long been recognized as one of the most useful anatomical structures for use as a tool in fish ageing because of their accretionary growth and species-specific shape (Imai *et al.*, 2002; Pino *et al.*, 2004; Skeljo and Ferri, 2012). Despite these concerns, basic information essential for its conservation is lacking in the life-history traits of the Chiapas killifish. The present study analyzed annual otolith rings obtained from *T. hildebrandi* and documented the growth pattern observed to describe the age and population structure of this endangered endemic fish. This data provides fundamental knowledge for any future conservation programs for the species.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The present study was carried out in the Grijalva-Teapa and Grijalva-Chicoasén hydrographic networks, located in the Chiapas highlands (Velázquez-Velázquez *et al.*, 2016). Sampling was conducted at nine collecting locations, four in the San Cristóbal valley (the municipality of San Cristóbal de las Casas) and five in the Chenalhó valley (the municipalities of San Juan Chamula, Chenalhó, and Chalchihuitán) (Fig. 1; Table I), at altitudes ranging from 1277 to 2163 meters above sea level. Eight sampling events were carried out in each locality throughout the year sampled.

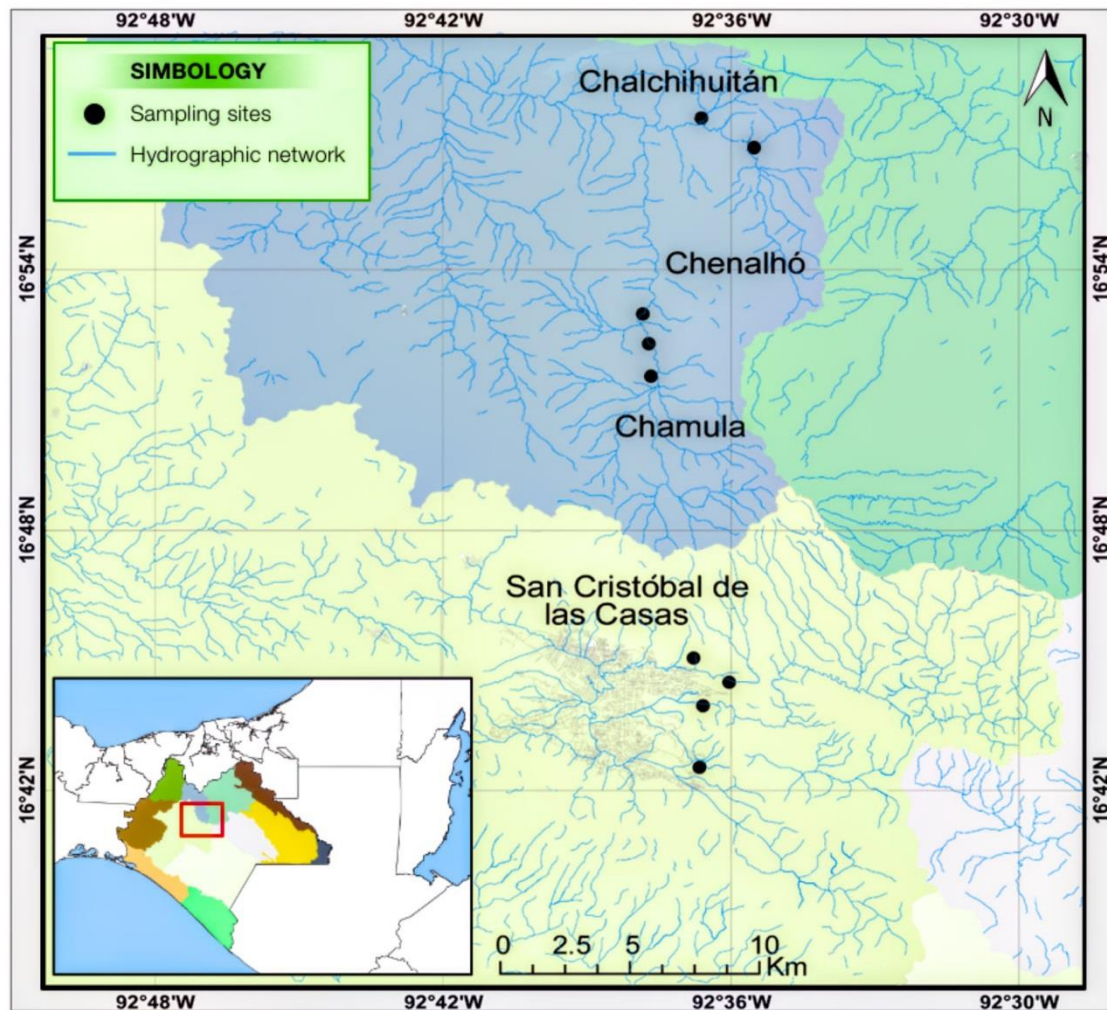


Figure 1. *Tlaloc hidebrandi* sampling locations in two hydrographic networks of the highlands of Chiapas, Mexico.

Table I. Fish sampling locations in the San Cristóbal and Chenalhó valleys, Chiapas, Mexico.

Id	Latitude N	Longitude W	Altitude Masl	Location	Valley
1	16.955415°	-92.610206	1277	Community of Chalchihuitán	Chenalhó
2	16.947326°	-92.593656	1314	Community of Las Limas	Chenalhó
3	16.877482°	-92.630416	1559	Entrance to Chenalhó	Chenalhó
4	16.871916°	-16.871916	1577	Water intake, Chenalhó	Chenalhó
5	16.858179°	-92.625379	1654	Community of Yitic	Chenalhó
6	16.746195°	-92.614537	2139	Community of 4 de Marzo-Rio Amarillo	S. Cristóbal
7	16.743658°	-92.602017	2162	Community of Molino los Arcos	S. Cristóbal
8	16.733950°	-92.611625	2163	Las Canastas Ecotourism Center	S. Cristóbal
9	16.708468°	-92.612033	2132	Entrance to UNICH	S. Cristóbal

The fish were collected between October 2015 and September 2016. At each sampling location, AC electrofishing equipment and a seine-type net (3 m long and 2 m high, with a 0.5 cm mesh size) was used for sampling a transect of 150 m. The specimens captured were fixed in 10% formalin and preserved in 70% ethanol. A sub-sample was deposited for use as voucher specimens in the Ichthyological Collection of the Chiapas University of the Sciences and Arts (MZ-UNICACH), under the scientific collection permit number SGPA/DGVS/00488/16 issued by the General Directorate of Wildlife at the Secretariat of Environment and Natural Resources of Mexico.

Each specimen was measured for both total (TL) and standard (SL) length, using a digital caliper (precision 0.01 mm), and weighed with a digital scale (0.01 g). The length-weight relationship (LWR) was obtained as both the standard and total LWRs (SLWR, TLWR, respectively) by means of the non-linear least squares regression equation, using the non-linear model $W = a L^b$ (Froese, 2006), where W and L are the weight (g) and length (mm) of the fish, respectively, while “a” and “b” are the parameters of the model (Le Cren, 1951). This analysis was first performed separately by sex (female and male) but then

considered both sexes. Coefficient b indicated the type of growth, classified as isometric when equal to three or allometric when significantly different from three (Esmaeili and Ebrahimi, 2006; Aguirre *et al.* 2008) and analyzed using the student's t -test (Zar, 1999).

Otolith analysis complemented with size frequency distributions was used to determine both the type of somatic growth and age in the *T. hildebrandi* specimens. Sagitta otoliths were extracted from 81 specimens of different size classes and obtained from each sampling event. The otolith pair of each specimen was obtained from the posterior part of the skull, where it is easier to access the otic chambers and then extract the otoliths, which, once extracted, were placed in 90% glycerin for at least 24 hours before examination and interpretation with a stereoscopic microscope. Images of each otolith were taken using a Velab VE-LX1800 digital camera, with the ImageView program x64 then used for the measurement and interpretation of the growth rings. The distances from each otolith ring to the focus were measured to obtain the marginal increase index.

Both the determination of age and back calculation of lengths were based on the interpretation of annual growth rings in the otoliths obtained from the specimens. The back calculation enables the estimation of the length of the fish during earlier stages of its life. A linear relationship between the radius of the otolith and the standard (SL) or total length (TL) of the fish was calculated via the linear regression method (Ricker, 1973), $SL = a + b \cdot RT$ and $TL = a + b \cdot RT$, where: SL and TL are the standard and total length of the fish, respectively; RT is the total radius of the otolith; and "a" and "b" are the constants estimated based on the regression model. This predictive model was used for estimating the size of this fish during previous stages of development. The significance of the relationship between RT and TL was determined by means of the Pearson correlation coefficient (r) (Sokal and Rohlf, 1981).

The lengths at previous stages of development of the fish captured were estimated using the back-calculation model defined as $L_i = c + (L_C - c) \left(\frac{S_i}{S_C} \right)$, where L_i is the length of the fish when the ring $i = 1$ to n was formed, L_C is the length of the fish when the otolith sample was obtained, S_i the radius of the ring $i = 1$ to n , and S_C was the total radius of the otolith (Francis, 1990).

The growth, in terms of both SL and TL, of the *T. hildebrandi* specimens was obtained by means of the von Bertalanffy growth function. This mathematical model determines the size that an organism will reach, based on its age, with the growth in size expressed as $L_t = L_\infty [1 - \exp^{-k(t-t_0)}]$, where: L_t = length at time “t” of the species; L_∞ = maximum length of the species or asymptotic length, which is that reached by the fish at an infinite age; K = constant growth; and t_0 = parameter of initial age. The adjustment criterion for the growth model used was the negative logarithm of likelihood.

A multinomial analysis of size distribution, based on Haddon (2011), was carried out with the purpose of differentiating age classes, assuming a normal density distribution for each age group (Haddon, 2011). The adjustment criterion for the multinomial analysis was the Akaike information index (AIC), while the CAR package (Fox and Weisberg, 2011) was used to carry out the statistical analysis of the LWR, conducted using statistical software R 4.2.1 (R Development Core Team, 2023).

RESULTS

The SL-WR and TL-WR of the 602 *T. hildebrandi* specimens (both sexes combined) were determined with the non-linear equations $W = 0.014 \cdot SL^{3.185}$ and $W = 0.007 \cdot TL^{3.278}$, respectively (Fig. 2). As sampled, the species showed a positive allometric growth, both in

SL ($b > 3$; $t = 19.42$, $p < 0.01$) and TL ($b > 3$; $t = 28.54$, $p < 0.01$). The SL-WR and TL-WR were computed separately via sex, showing, in both cases, a somatic growth of allometric type (Table II). No differences between sexes were observed.

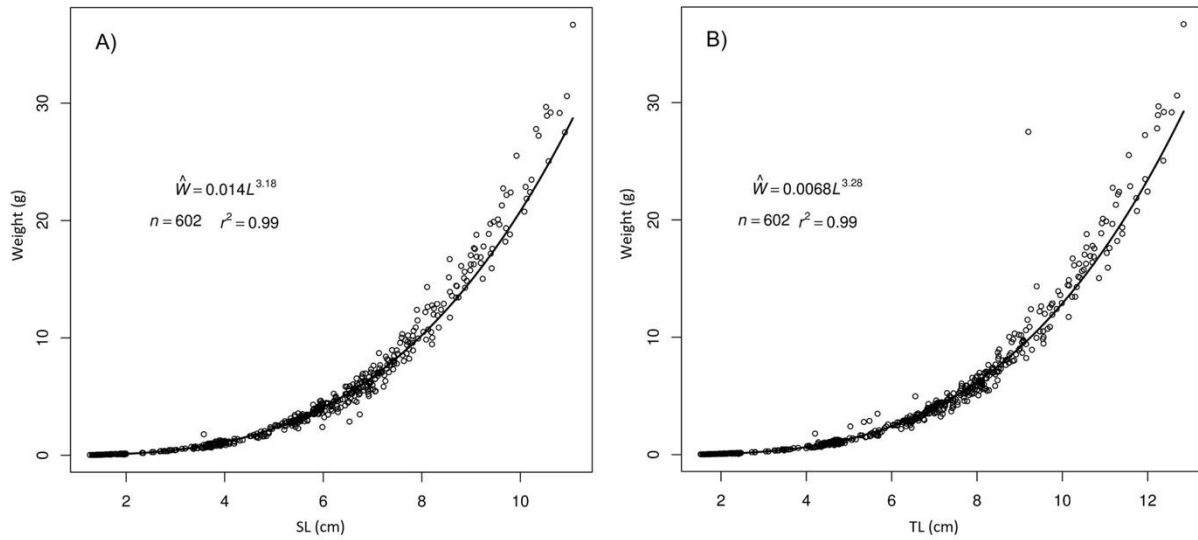


Figure 2. Standard length-weight (SL-WR) and total length-weight (TL-WR) relationships for *T. hildebrandi* males and females, in the highlands of Chiapas, Mexico; (A) SL-WR and (B) LT-WR.

Table II. Standard length-weight (SL-WR) and total length-weight (LT-WR) relationships for *T. hildebrandi*. n = number of individuals; Min. and Max. = minimum and maximum standard and total length (cm); a and b = SL-WR and TL-WR parameters; $CI_l(a)$, $CI_u(a)$, $CI_l(b)$, and $CI_u(b)$ = lower

limit and upper limit of 95% confidence intervals for a and b, respectively; and r^2 = coefficient of determination.

SLWR										
Sex	n	Min	Max	a	CI_l(a)	CI_u(a)	b	CI_l(b)	CI_u(b)	r²
Female	404	1.300	11.100	0.014	0.013	0.014	3.165	3.141	3.189	0.994
Male	198	1.300	10.900	0.013	0.013	0.014	3.210	3.179	3.241	0.995
Both sexes	602	1.300	11.100	0.014	0.013	0.014	3.185	3.166	3.204	0.995
TLWR										
Sex	n	Min	Max	a	CI_l(a)	CI_u(a)	b	CI_l(b)	CI_u(b)	r²
Female	404	1.500	12.800	0.007	0.007	0.007	3.262	3.238	3.287	0.994
Male	198	1.500	12.700	0.007	0.006	0.007	3.306	3.270	3.341	0.994
Both sexes	602	1.500	12.800	0.007	0.007	0.007	3.278	3.259	3.298	0.994

For the interpretation of age, as indicated via the otolith measurements, the ratio of otolith radius (RT) to the length of the fish (SL and TL) was calculated for 81 individuals. Seven annual growth rings were identified in the right otoliths (Fig. 3). The regression conducted for RT and length (either SL or TL) showed a direct relationship, as expressed by the equations $SL = -8.218 + 0.0635 * RT$ ($r = 0.972$, $P < 0.001$) and $TL = -8.6215 + 0.0734 * RT$ ($r = 0.970$, $p < 0.001$). These results enabled the otolith radius to be used for estimating the size of the fish captured at previous ages. The observed and calculated maximum mean standard lengths were 101.33 mm (SD = 5.8) and 100.63 mm (SD = 4.5), respectively. The observed and calculated maximum mean total lengths were 117.85 mm (SD = 6.58) and 117.19 mm (SD = 5.29), respectively, with the individuals representative of the age class of 6+ (Table III), in both cases.

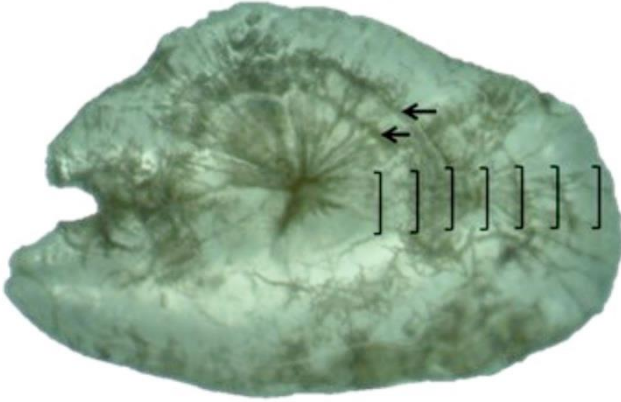


Figure 3. Right otolith (sagitta) of a seven-year-old *Tlaloc hildebrandi* individual (ID366) from the highlands of Chiapas, Mexico.

Table III. Mean values and standard deviation (SD) of SL and TL (both observed and calculated using the LWR parameters), as obtained for each *T. hildebrandi* age group.

Age	Length	Observed length (mm)	SD	Calculated length (mm) LWR parameters	SD
1+	SL	35.14	1.97	35.93	6.29
2+	SL	39.26	3.81	40.09	3.12
3+	SL	61.3	7.02	60.87	7.25
4+	SL	70.67	9.04	72.45	9.9
5+	SL	89.55	10.85	88.67	7.71
6+	SL	101.33	5.8	100.63	4.58
7+	SL	96.64	12.78	96.07	14.52
1+	TL	41.57	2	42.41	7.27
2+	TL	47.04	4.37	47.22	3.61
3+	TL	72.24	7.92	71.24	8.38
4+	TL	81.46	12.56	84.62	11.45
5+	TL	104.22	12.52	103.37	8.91
6+	TL	117.85	6.58	117.19	5.29
7+	Total	113.3	13.5	111.93	16.78

The highest marginal increase index value observed was 0.72 for the months of April and July, while the lowest values were observed in the months of October and December (0.42 and 0.58, respectively).

The lengths at previous ages were calculated using the back-calculation model, with maximum values of 95.02 and 110.57 mm found for SL and LT, respectively, corresponding to age 6+ (Table IV).

Table IV. Average values and standard deviation (SD) obtained for each age group via the back-calculation analysis conducted for the SL and TL of *T. hildebrandi*.

Age	SL calculated (mm)	SD	TL calculated (mm)	SD
1	18.82	1.74	22.69	2.01
2	30.99	1.01	37.35	1.11
3	50.10	5.81	59.23	6.69
4	60.69	7.95	70.09	11.13
5	79.98	10.68	93.17	12.37
6	95.02	3.38	110.57	3.88
7	86.96	11.75	102.03	12.34

The equation used for the conversion of SL to TL is $TL = 1.1868 + 1.1558 (SL)$ ($R^2 = 0.9991$; $p < 0.001$).

Based on the frequency distribution of length for both SL and TL (mm) for all the specimens obtained from the highlands of Chiapas and examined by the present study, seven modes were determined, which correspond to seven age classes or cohorts (Fig. 4; Table V).

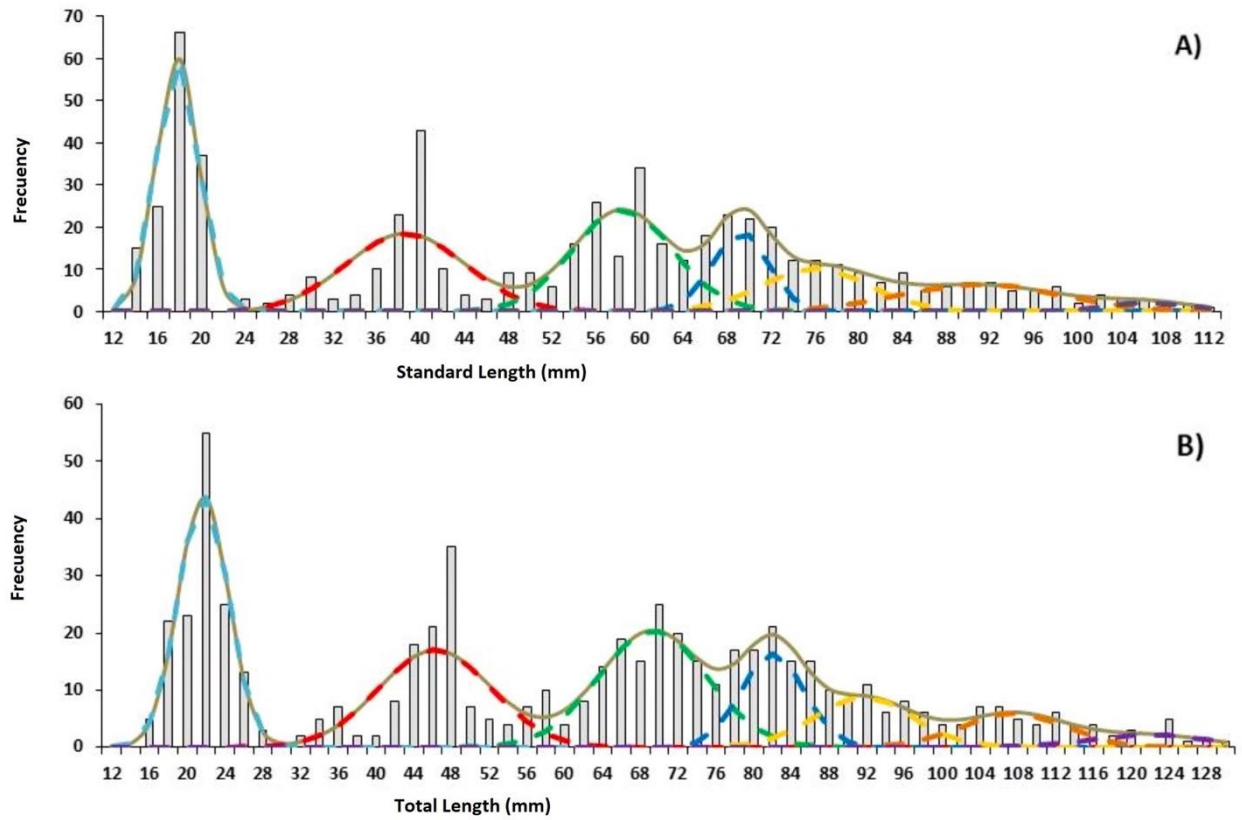


Figure 4. Age classes assessed in the multinomial analysis conducted on the distribution of frequencies for standard (A) and total (B) length of *Tlaloc hildebrandi* in Chiapas, Mexico.

Table V. Mean values and standard deviation (SD) obtained for each age class via the multinomial analysis of the frequencies of standard and total length *T. hildebrandi*.

Age classes (mode)	Mean SL mm	SD SL	Mean TL mm	SD TL
1	16.8	1.82	20.67	2.58
2	37.57	5.36	45.23	6.03
3	57.38	4.54	68.72	5.86
4	68.15	2.48	80.73	2.69
5	75.03	4.89	87.67	3.88
6	90.09	7.48	95.92	3.84
7	105.75	4.18	106.54	3.14

Based on the standard and total lengths obtained via back-calculation, the growth equation (Bertalanffy 1938) for each of the seven *T. hildebrandi* age classes for SL was $L_t = 142.5(1 - e^{-0.161(t-0.264)})$ and $L_t = 169.4(1 - e^{-0.155(t-0.199)})$ for TL. The growth model applied for the species of interest was proposed by von Bertalanffy (Fig. 5).

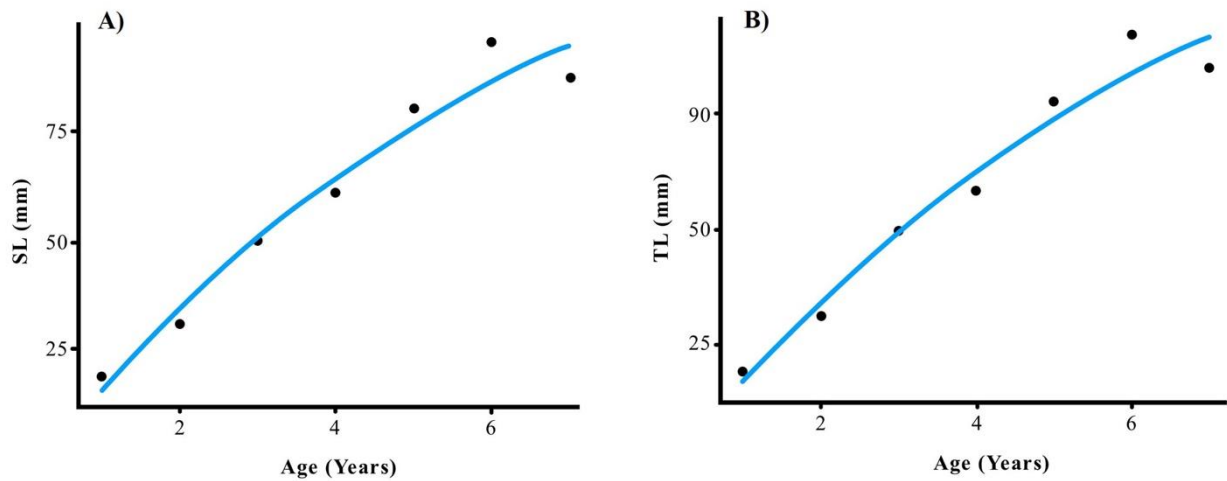


Figure 5. Von Bertalanffy growth model as applied on *Tlaloc hildebrandi* to estimate standard (A) and total length (B) by age (years).

DISCUSSION

The present study reported length-weight ratios for *T. hildebrandi* inhabiting several freshwater environments in the highlands of Chiapas. The Coefficient *b* values for the study population were within the limits reported by Froese (2006) and correspond to that reported by Cruz (2018) for *T. hildebrandi* (positive allometric growth). However, the LWRs were different to the findings reported recently by Anzueto-Calvo *et al.* (2022), who found intraspecific variations in LRW values for both positive allometric and isometric growth. Length-weight ratios were not constant over the entire year and varied depending on various

ecological and biological conditions, such as food availability, feeding rate, gonad development, and spawning period (Bagenal and Tesch, 1978). Consequently, the parameters estimated by the present study should be considered only for the variable of sampling time, as the Chiapas killifish were collected in different months and years.

The otolith edge analysis conducted on a Chiapas killifish native to southern Mexico, namely a subtropical species, revealed that the annual deposition of rings occurs in the otoliths of *Tlaloc hildebrandi* even in an area adjacent to a tropical region. The present study is the first to use annual otolith rings to analyze age and growth in a remote subtropical area, which was possible due to the good linear relationship between the total radius of the otolith (RT) and the total length of the fish (LT). This relationship between RT and LT has been demonstrated using scales in *Fundulus lima*, a cyprinontiform that inhabits the oases of Baja California Sur, Mexico (Ruiz-Campos *et al.*, 2019). The present study confirms the annual periodicity in the formation of rings in the sagittal otolith of *T. hildebrandi*, as also observed in other species of many teleosts (Jones, 1986).

For many bony fish species, edge-type analysis of sagittal otoliths has shown a strong seasonal cycle in ring formation, corresponding to one opaque zone and one translucent zone per year. The moment of formation of the translucent zone coincides with the decrease in seawater temperature during the winter period (autumn-winter) (Beckman and Wilson, 1995). This was observed in the sagittal otoliths of the *T. hildebrandi* sampled by the present study, whose habitat is located in a mountain wetland, where the water temperature decreases during the winter (6-9°C) (Gobierno de Chiapas, 2016), and coincides with that observed in the marginal increase index, which was lower in the months of October and December.

While the back-calculation technique was initially developed for estimating adult fish size from scale annuli, these techniques have also been used to estimate fish size from marks

on a variety of other hard body parts, including otoliths (Hare and Cowen, 1995). The back-calculation analysis conducted on *T. hildebrandi* by the present study revealed that, for the seven-year age class, the pattern and total length values were lower than for the six-year age class, which is thought to be due to the apparent change in the growth rate, known as the Lee phenomenon (Ricker, 1975; 1992; Quist *et al.*, 2012; Shoup and Michaletz, 2017).

Knowledge of growth parameters (*e.g.*, the von Bertalanffy growth constant k) is essential for developing resources and ecosystem management programs (Froese and Pauly, 2000; Gubiani *et al.*, 2012).

The k parameters estimated here ($k = 0.161$, SL) are consistent with other studies, which found that smaller species present higher values (Pauly, 1998). K values of 0.20 to 0.50 correspond to fast-growing species, while values of 0.05 to 0.10 correspond to slow-growing species (Branstetter, 1987; Liu *et al.*, 2022). *Tlaloc hildebrandi* shows an intermediate and uniform growth, because the k values observed oscillate between $k = 0.161$ (SL) and $k = 0.155$ (TL). The high number of small and medium-sized species exhibiting a fast growth rate is associated with the higher temperatures recorded in the tropics (Gubiani *et al.*, 2012), with Pauly (1998) affirming that metabolic rates increase with temperature and that growth is limited by the respiratory metabolism. Thus, tropical fishes should generally be expected to remain at a small size (Gubiani *et al.*, 2012). In the habitat of the Chiapas killifish, the temperature registered in the September to April period ranges from 13 to 23°C (Cruz-Maza, 2018).

Age-based demography is fundamental to the management of wild fish populations. Age estimates for individuals can determine rates of change in key life-history parameters. These age-based characteristics are critical for population viability analysis in endangered species and for developing conservation strategies (Jensen *et al.*, 2009; Hasler *et al.*, 2011;

Cooke *et al.*, 2012). The Chiapas killifish holds a critical conservation status in the Amarillo River sub basin, due to changes in land use, population growth, and rapid urbanization (Soria-Barreto *et al.*, 2023). As factors affecting adult survival remain the most significant threat for freshwater fish, conservation efforts should concentrate on these issues to prevent the extinction of this species endemic to the Grijalva-Usumacinta basin.

Acknowledgments

We appreciate the financing provided to Guillermo Salgado under the project: CONACyT A-1-S-19959; UNAM DGAPA PAPIIT IN200820. Collection permits (SGPA/DGVS/03479/09, SGPA/DGVS/02208/13) were provided by the Ministry of Environment and Natural Resources (SEMARNAT). This article forms part of the results of the doctoral thesis research project of the author Manuel de Jesús Anzueto Calvo (scholarship no. CVU 381609), student of the Doctorate of Sciences in Biodiversity and Conservation of Tropical Ecosystems program at UNICACH. Said author thanks the *Consejo Nacional de Humanidades Ciencias y Tecnologías* (CONAHCYT or National Humanities, Sciences, and Technologies Council) for the partial financing provided for this research.

REFERENCES

Aguirre, H., Amezcua, F., Madrid-Vera, J., & Soto, C. (2008). Length-weight relationship for 21 fish species from a coastal lagoon in the southwestern Gulf of California. *Journal of Applied Ichthyology*, 24(1), 91-92. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2007.01043.x>

- Anzueto-Calvo, M. J., Velázquez-Velazquez, E., Ruiz-Campos, G., Maza, B. G. C., & Domínguez-Cisneros, S. E. (2022). Evaluation of somatic indexes in the endangered and endemic killifish *Tlaloc hildebrandi* (Cyprinodontiformes: profundulidae). *Neotropical Biodiversity*, 8(1), 267-270.
<https://doi.org/10.1080/23766808.2022.2096533>
- Bagenal, T. B., & Tesch, F. W. (1978). *Methods for assessment of fish production in fresh waters* (3rd edit.). Blackwell Scientific.
- Beckman, D., & Wilson, A. (1995). Seasonal timing of opaque zone formation in fish otoliths. In D. H. Secor, J. M. Dean & S.E. Campana (eds), *Recent developments in fish otolith research* (p. 27-43). University of South Carolina Press.
- Beltrán-López, R. G., González-Díaz, A. A., Soria-Barreto, M., Garduño-Sánchez, M. A., Xochitla-Castrejón, C., Rodiles-Hernández, R., & Ornelas-García, C. P. (2021). Genetic diversity and structure of one of the most endangered freshwater fish species in Mexico: *Tlaloc hildebrandi* (Miller, 1950) and recognition of its evolutionarily significant units. *PeerJ*, 9, e11952. <https://doi.org/10.7717/peerj.11952>
- Branstetter S. (1987). Age and growth estimates for blacktip, *Carcharhinus limbatus*, and spinner, *C. brevipinna*, Sharks from the Northwestern Gulf of Mexico. *Copeia*, 4, 964. <https://doi.org/10.2307/1445560>
- Calixto-Rojas, M., Lira-Noriega, A., Rubio-Godoy, M., De León, G. P., & Pinacho-Pinacho, C. D. (2021). Phylogenetic relationships and ecological niche conservatism in killifish (Profundulidae) in Mesoamerica. *Journal of Fish Biology*, 99(2), 396-410.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14727>

- Cooke, S., Paukert, C., & Hogan, Z. (2012). Endangered river fish: Factors hindering conservation and restoration. *Endangered Species Research*, 17(2), 179-191.
<https://doi.org/10.3354/esr00426>
- Cruz, M. B. G. (2018). Historia de vida y ecología de *Tlaloc hildebrandi* (Miller, 1950) en los altos de Chiapas, México (Tesis de maestría). Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.
- Domínguez-Cisneros, S. E., Velázquez-Velázquez, E., Anzueto-Calvo, M. J., Gómez-González, A. E., Liévano-Trujillo, J. L., & Matamoros, W. A. (2017.) Ampliación de la distribución geográfica del popoyote de San Cristóbal *Tlaloc hildebrandi* (Miller 1950) (Cyprinodontiformes: Profundulidae). *Lacandonia*, 11(2), 13-18.
- Domínguez-Cisneros, S. E., Domínguez-Domínguez, O., Velázquez-Velázquez, E., & Pérez-Rodríguez, R. (2023). Redescription and diagnoses of the genera *Profundulus* and *Tlaloc* (Cyprinodontiformes: Profundulidae), Mesoamerican endemic fishes. *Neotropical Ichthyology*, 21(1). <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2022-0089>
- Domínguez-Cisneros, S. E., Kobelkowsky, A., & Velázquez-Velázquez, E. (2023). Trophic morphology and diet of the endangered fish *Tlaloc hildebrandi* (Cyprinodontiformes: Profundulidae). *Revista de Biología Tropical*, 71(1), e54253.
<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v71i1.54253>
- Esmaili, H. R., & Ebrahimi, M. (2006). Length-weight relationships of some freshwater fishes of Iran. *Journal of Applied Ichthyology*, 22(4), 328-329.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00653.x>

- Fox, J., & Weisberg, S. (2011). An (R) companion to applied regression. Second edition. Thousand Oaks, CA: Sage. Retrieved from <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Francis, R. I. C. C. (1990). Back-calculation of fish length: A critical review. *Journal of Fish Biology*, 36(6), 883-902. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05636.x>
- Froese, R., & Pauly, D. (eds.) (2000). *FishBase 2000, concepts, design and data sources*. ICLARM Contrib. No. 1594. International Center for Living Aquatic Resources Management (ICLARM). Los Banos, Laguna, Philippines.
- Froese, R. (2006). Cube law, condition factor and weight-length relationships: History, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22(4), 241-253. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00805.x>
- Gobierno de Chiapas (2016). *Programa Regional de Desarrollo: Región V Altos Tzoltsil-Tseltal*. Gobierno de Chiapas.
- Gómez-González, A. E., Velázquez-Velázquez, E., De Jesús Anzueto-Calvo, M., & Maza-Cruz, M. F. (2015). Fishes of the Grijalva River basin of Mexico and Guatemala. *Check List*, 11(5), 1726. <https://doi.org/10.15560/11.1726>
- Gubiani, É. A., Gomes, L. C., & Agostinho, A. A. (2012). Estimates of population parameters and consumption/biomass ratio for fishes in reservoirs, Paraná State, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 10(1), 177-188. <https://doi.org/10.1590/s1679-6225201200010001>
- Haddon, M. (2011). *Modelling and quantitative methods in fisheries* (2nd edit.). Chapman & Hall, CRC Press.

- Hare, J. A., & Cowen, R. K. (1995). Effect of age, growth rate, and ontogeny on the otolith size – fish size relationship in bluefish, *Pomatomus saltatrix*, and the implications for back-calculation of size in fish early life history stages. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52(9), 1909-1922. <https://doi.org/10.1139/f95-783>
- Hasler, C., Donaldson, S., Guimond, E., Patterson, D., Mossop, B., Hinch, S., & Cooke, S. (2011). Osmoregulatory, metabolic, and nutritional condition of summer-run male Chinook salmon in relation to their fate and migratory behavior in a regulated river. *Endangered Species Research*, 14(1), 79-89. <https://doi.org/10.3354/esr00343>
- Imai, C., Sakai, H., Katsura, K., Honto, W., & Hida, Y. (2002). Growth model for the endangered cyprinid fish *Tribolodon nakamurai* based on otolith analyses. *Fisheries Science*, 68(4), 843-848. <https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2002.00501.x>
- Isely, J. J., & Grabowski, T. B. (2007). Age and growth. In C. S. Guy & M. L. Brown (eds), *Analysis and interpretation of freshwater fisheries data* (p. 187-228). American Fisheries Society Press.
- Jensen, O. P., Gilroy, D. J., Hogan, Z., Allen, B. C., Hrabik, T. R., Weidel, B. C., Chandra, S., & Zanden, M. J. V. (2009). Evaluating recreational fisheries for an endangered species: A case study of taimen, *Hucho taimen*, in Mongolia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66(10), 1707-1718. <https://doi.org/10.1139/f09-109>
- Jones, C. M. (1986). Determining age of larval fish with the otolith increment technique. *Fishery Bulletin*, 84, 91-103.

- Le Cren, E. D. (1951). The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *Journal of Animal Ecology*, 20(2), 201. <https://doi.org/10.2307/1540>
- Liu, F., Yongo, E., Liang, Z., Fu, Q., Huang, B., Cai, X. W., & Guo, Z. (2021). Age, growth, reproductive biology and mortality of *Cranoglanis multiradiatus*, a threatened freshwater fish in Hainan Island, China. *Journal of Applied Ichthyology*, 38(2), 184-193. <https://doi.org/10.1111/jai.14291>
- Marčić, Z., Komljenović, I., Čaleta, M., Buj, I., Zanella, D., & Mustafić, P. (2021). Age, growth, and population structure of endemic *Telestes karsticus* (Actinopterygii: Cyprinidae, Leuciscinae) from Sušik Creek, Croatia. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 51(3), 225-232. <https://doi.org/10.3897/aiep.51.e67815>
- Matamoros, W. A., McMahan, C. D., Chakrabarty, P., Albert, J. S., & Schaefer, J. F. (2014). Derivation of the freshwater fish fauna of Central America revisited: Myers's hypothesis in the twenty-first century. *Cladistics*, 31(2), 177-188. <https://doi.org/10.1111/cla.12081>
- Miller, R. R., (1955). A systematic review of the Middle American fishes of the genus *Profundulus*. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan*, 92, 1-63.
- Miller, R. R., Minckley, W. L., & Norris, S. M. (2005). *Freshwater fishes of Mexico*. Chicago, The University of Chicago Press.
- Morcillo, F., Ornelas-García, C. P., Alcaraz, L., Matamoros, W. A., & Doadrio, I. (2016). Phylogenetic relationships and evolutionary history of the Mesoamerican endemic freshwater fish family Profundulidae (Cyprinodontiformes: Actinopterygii).

- Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94, 242-251.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.09.00>
- Pauly, D. (1998). Tropical fishes: Patterns and propensities. *Journal of Fish Biology*, 53(sA), 1-17. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb01014.x>
- Pino, C. A., Cubillos, L. A., Araya, M., & Sepúlveda, A. (2004). Otolith weight as an estimator of age in the Patagonian grenadier, *Macruronus magellanicus*, in central-south Chile. *Fisheries Research*, 66(2-3), 145-156.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2003.07.003>
- Quist, M. C., Pegg M. A. & Devriesn D. R. (2012). Age and growth. In A. Z. Parrish & T. Sutton (eds), *Fisheries techniques* (p. 677-731). American Fisheries Society Press.
- R Development Core Team. (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Retrieved from: <http://www.r-project.org/>(accessed 26 January 2022).
- Ricker, W. E. (1973). Linear regressions in fishery research. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 30(3), 409-434. <https://doi.org/10.1139/f73-072>
- Ricker, W. E. (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, 191.
- Ricker, W. E. (1992).- Back-calculation of fish lengths based on proportionality between scale and length increments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(5), 1018-1026. <https://doi.org/10.1139/f92-114>
- Ruiz-Campos, G., Arista-Palacios, V. B., & Andreu-Soler, A. (2019). Edad y crecimiento del pez *Fundulus lima* (Cyprinodontiformes: Fundulidae) en el río La Purísima, Baja

- California Sur, México. *Revista de Biología Tropical*, 67(6), 1461-1472.
<http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v67i6.36920>
- Schmitter-Soto, J., & Vega-Cendejas, M. (2019). *Tlaloc hildebrandi*. The International Union for Conservation of Nature Red List of Threatened Species: e. T169366A1274187. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T169366A1274187>. Accessed on 06 March 2025.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales) (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental- Especies nativas de México de flora y fauna silvestres- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio- Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*. 30 de diciembre, segunda sección: 1-77.
- Shoup, D. E., & Michaletz, P. H. (2017). Growth estimation: Summarization. In: M. C. Quist & D. A. Isermann (eds), *Age and growth of fishes: Principles and techniques* (p. 233-264). American Fisheries Society Press.
- Škeljo, F., & Ferri, J. (2012). The use of otolith shape and morphometry for identification and size-estimation of five wrasse species in predator-prey studies. *Journal of Applied Ichthyology*, 28(4), 524-530. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01925.x>
- Sokal, R. R., & Rohlf, F. J. (1981). *Biometry* (2nd ed.). Freeman, W.H. & company.
- Soria-Barreto, M., González-Díaz, A., Rodiles-Hernández, R., & Ornelas-García, C. (2023). Estimating the population size and habitat quality of the Endangered fish *Tlaloc hildebrandi* in Mexico. *Endangered Species Research*, 50, 17-30.
<https://doi.org/10.3354/esr01216>

- Velázquez-Velázquez, E., & Schmitter-Soto, J. J. (2004). Conservation status of the San Christóbal pupfish *Profundulus hildebrandi* Miller (Teleostei: Profundulidae) in the face of urban growth in Chiapas, Mexico. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems*, 14(2), 201-209. <https://doi.org/10.1002/aqc.605>
- Velázquez-Velázquez, E., Domínguez-Ruiz, E., Domínguez-Cisneros, S. E., Hernández-Sánchez, J. C., & Rodríguez Martínez, R. K. (2007). *Monografía de Profundulus hildebrandi Miller, 1950, pez endémico de Chiapas*. Colección Jaguar UNICACH Press.
- Velázquez-Velázquez, E., López-Vila, J. M., Gómez-González, A. E., Romero-Berny, E. I., Lievano-Trujillo, J. L., & Matamoros, W. A. (2016). Checklist of the continental fishes of the state of Chiapas, Mexico, and their distribution. *ZooKeys*, 632, 99-120. <https://doi.org/10.3897/zookeys.632.9747>
- Von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws II). *Human Biology*, 10, 181-213.
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical analysis* (4th ed.). New Jersey, Prentice Hall.

**Edad y crecimiento de *Tlaloc labialis* y *T. candalarius*
(Cyprinodontiformes: Profundulidae), en la cuenca media del Grijalva,
Chiapas, México.**

Manuel de Jesús Anzueto Calvo

Ernesto Velázquez-Velázquez

Genoveva Cerdanars Ladrón de Guevara

Gorgonio Ruiz-Campos

En preparación para la *Revista Mexicana de Biodiversidad*

Edad y crecimiento de *Tlaloc labialis* y *T. candalarius* (Cyprinodontiformes: Profundulidae), en la cuenca media del río Grijalva, Chiapas, México.

Manuel de Jesús Anzueto Calvo^{1,2}; <https://orcid.org/0000-0003-0738-4361>

Ernesto Velázquez-Velázquez²; <https://orcid.org/0000-0003-1884-0502>

Genoveva Cerdanars Ladrón de Guevara^{3*}; <https://orcid.org/0000-0001-7934-5893>

Gorgonio Ruiz-Campos⁴; <https://orcid.org/0000-0003-1790-456X>

1. Doctorado en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Nte. Pte. 1150, C.P. 29029 Tuxtla Gutiérrez, Chis. manuel.anzueto@unicach.mx (*correspondencia)
2. Colección Ictiológica, Museo de Zoología, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH), Libramiento Norte Poniente No. 1150, Col. Lajas Maciel, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. México. C.P. 29039. ernesto.velazquez@unicach.mx
3. Laboratorio de Ictiología y Biología Pesquera, Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel. Cd Universitaria s/n Puerto Ángel, Municipio de San Pedro Pochutla, Oaxaca. 70902. México. gcerdenares@gmail.com
4. Colección Ictiológica, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California. Carretera Transpeninsular 3917, Fracc. Playitas 22860 Ensenada, Baja California, México. gruiz@uabc.edu.mx

Abstract

The genus *Tlaloc* has a restricted distribution to the upper part of the Grijalva-Usumacinta basin in Mexico and Guatemala. The species *Tlaloc labialis* is restricted to southern Mexico (Chiapas) and Guatemala; *Tlaloc candalarius* is restricted to the border between Mexico and Guatemala. Considerable work has been done on the taxonomy, ecology, and conservation of the profundulid group; however, age information is also required, an integral and necessary component of fish population studies due to its usefulness in assessing population dynamics such as growth, mortality, and recruitment. This study analyzed the otolith annual rings of *T. labialis* and *T. candalarius*, documenting growth patterns to describe the age and population structure of both species. Otolith analysis revealed that *T. labialis* and *T. candalarius* range in age from 0 to 7 years. The length frequency distribution of *T. candalarius* presented six modes corresponding to six age classes or cohorts, while *T. labialis* only presented four cohorts. The length-weight relationship (LWR) equation showed positive allometric growth ($b > 3$) for both species.

Furthermore, the von Bertalanffy growth equation for *T. candalarius* was expressed as $L_t = 140.47 (1 - e^{-0.0894 (t-0.07014)})$ and for *T. labialis* $L_t = 91.91 (1 - e^{-0.1150 (t-(-1.08594))})$. These findings contribute to the understanding of the age and growth patterns of these profundilid species, emphasizing the continued need for research and monitoring to support management and conservation efforts.

Keywords: Growth parameters, length-weight relationship, otoliths, von Bertalanffy model

Resumen

El género *Tlaloc*, presenta una distribución restringida a la parte superior de la cuenca del Grijalva-Usumacinta, en México y Guatemala. La especie *Tlaloc labialis*, se restringe al sur de México (Chiapas) y Guatemala; *Tlaloc candalarius*, en la frontera de México y Guatemala. En el grupo de los profundúlidos, se ha documentado de una manera considerable temas en el conocimiento de la taxonomía, ecología y conservación; sin embargo, se requiere también información de la edad, que es una parte integral y necesaria en los estudios poblacionales de peces por la utilidad en la evaluación de la dinámica poblacional, tales como el crecimiento, mortalidad y reclutamiento. El presente estudio analizó los anillos anuales de los otolitos de *T. labialis* y *T. candalarius*, documentando el patrón de crecimiento para describir la edad y la estructura poblacional de ambas especies. El análisis de otolitos reveló que ambas especies *T. labialis* y *T. candalarius* tienen un rango de edad de 0 a 7 años. La distribución de frecuencia de la longitud de *T. candalarius* presentó seis modas correspondientes a seis clases de edad o cohortes, mientras que *T. labialis*, solamente presentó cuatro cohortes. La ecuación de la relación longitud-peso (LWR) mostró un crecimiento alométrico positivo ($b > 3$) para ambas especies. Además, la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy para *T. candalarius*, se expresó como $L_t = 140.47 (1 - e^{-0.0894 (t-0.07014)})$ y para *T. labialis* $L_t = 91.91 (1 - e^{-0.1150 (t-(-1.08594))})$. Estos hallazgos contribuyen a la comprensión de los patrones de edad y crecimiento de estas especies de profundúlidos, lo que enfatiza la necesidad continua de investigación y monitoreo para apoyar los esfuerzos de manejo y conservación de estas especies.

Palabras clave: Parámetros de crecimiento, relación longitud-peso, otolitos, modelo de von Bertalanffy.

INTRODUCTION

La familia Profundulidae actualmente esta conformada por 15 especies validas (Van der Laan & Eschmeyer, 2024), comunmente son conocidos como escamudos (Lozano-Vilano y De La Maza-Benignos, 2017). Esta familia posee una distribución desde México hasta

Centroamérica (Miller, 1955; Morcillo et al., 2016; Nelson et al., 2016; Parenti, 1981) y está conformada por dos géneros, *Tlaloc* Álvarez & Carranza 1951 y *Profundulus* Hubbs 1924 (Morcillo et al., 2016).

El género *Tlaloc* Álvarez & Carranza, 1951, exhibe una distribución restringida a la parte superior de la cuenca del Grijalva-Usumacinta, en México y Guatemala (Miller, 2005); así como también en la cuenca del río Ulúa en Honduras (Morcillo et al. 2016). La especie *Tlaloc hildebrandi* (Miller, 1950), es endémica de Chiapas, México (Velázquez-Velázquez and Schmitter-Soto, 2004), *Tlaloc labialis* (Günther 1866), se restringe al sur de México (Chiapas) y Guatemala (Miller et al., 2005), *Tlaloc candalarius* (Hubbs 1924), se distribuye en la frontera de México y Guatemala (Miller et al., 2005), y *Tlaloc portillorum* (Matamoros & Schaefer 2010), es una especie endémica de Honduras en Centro América.

A diferencia de *T. hildebrandi*, el resto las especies del grupo *Tlaloc*, han tenido una escasa documentación en temas que comprenden la estructura poblacional, que es muy importante para los planes de conservación y manejo de las especies. Se ha documentado de una manera considerable temas en el conocimiento de la taxonomía, ecología y conservación de los profundúlidos (Miller, 1955; Velázquez-Velázquez & Schmitter-Soto, 2004; Beltrán-López et al., 2021; Morcillo et al. 2016; Dominguez-Cisneros et al., 2023; Soria-Barreto et al., 2023; Calixto-Rojas et al., 2021); sin embargo se requiere también conocimiento de la edad para este grupo, que es una parte integral y necesaria en los estudios poblacionales de peces por la utilidad en la evaluación de la dinamica poblacional, tales como el crecimiento, mortalidad y reclutamiento (Ruíz-Campos et al., 2019), además, al combinar la información de edad y tamaño, podemos evaluar el crecimiento. El crecimiento nos proporciona cierta indicación de la utilización de los recursos y la eficacia de nuestras estrategias de gestión (Isely & Grabowski, 2007).

En el empleo de las estructuras duras para la determinación de la edad destacan las escamas (Ruíz-Campos et al., 2019), sin embargo, se ha documentado que los otolitos han sido de las estructuras anatómicas más útiles para los peces debido a su crecimiento por acreción y su forma específica para cada especie, y por lo tanto pueden utilizarse como herramientas fundamentales para la determinación de edad en peces (Imai et al., 2002; Pino et al., 2004; Skeljo & Ferri, 2012), sin embargo aun se carece de esta información básica en las especies de *T. candalarius* y *T. labialis*, que son esenciales para su conservación, por lo que el

proposito de este estudio fue analizar los anillos anuales de los otolitos de *T. candalarius* y *T. labialis*, y documentar aquí los patrones de crecimiento para describir la edad, y estructura de la población, de estas especies, de tal manera que pueda considerarse como una herramienta ,uy importante para futuros programas de manejo de estas especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

Area de estudio:

Este estudio se realizó en la cuenca media del río Grijalva; Grijalva-Chicoasén (Velázquez-Velázquez et al., 2016). La recolección de muestras se efectuó en dos tributarios de la cuenca del Grijalva, el río Tzimol y el río Hondo, ubicados en los municipios de Tzimol e Ixtapa (Figura 1), con altitudes de 1379 y 1109 metros sobre el nivel del mar, respectivamente. Se realizaron seis eventos de muestreo en cada localidad en un ciclo anual.

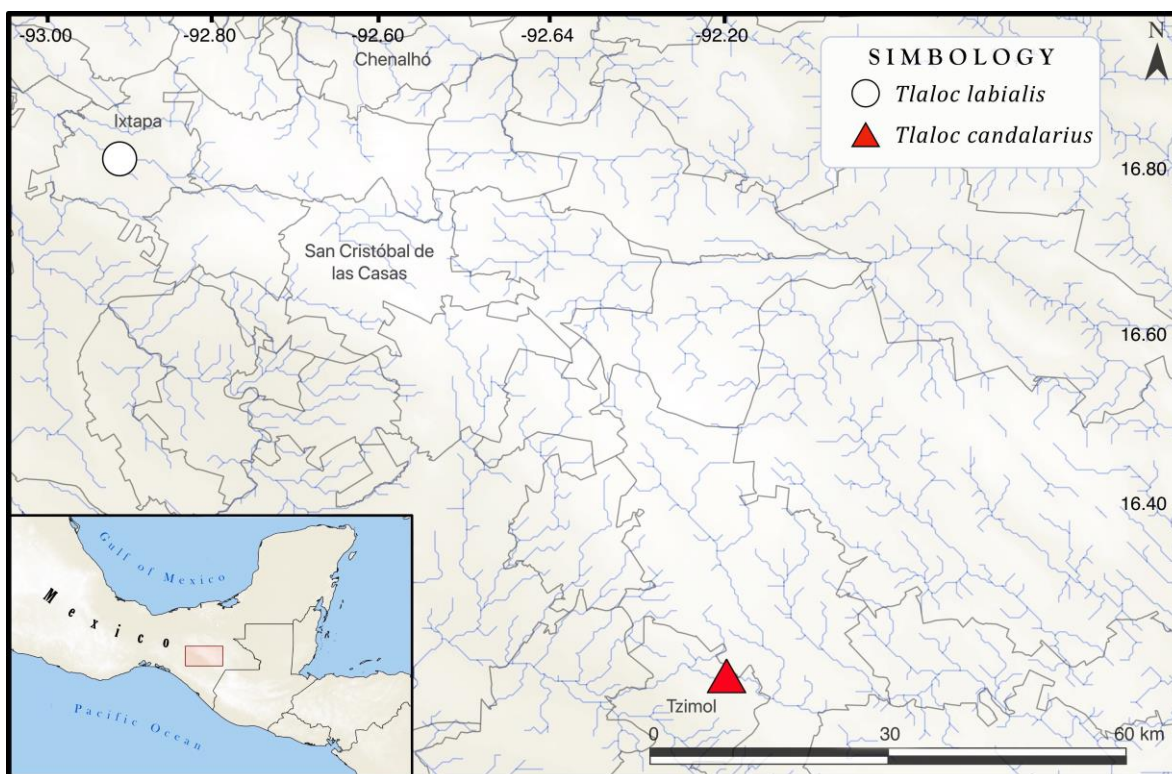


Figura 1. Localidades de muestreo para *T. candalarius* y *T. labialis* en la red hidrográfica de Chiapas, México.

Los peces fueron recolectados entre septiembre de 2019 y marzo de 2021. En cada sitio de muestreo se utilizó equipo de electropesca y una red tipo chinchorro (3 m de largo, 2 m de alto y 0.5 cm de malla) para muestrear un transecto de 150 m. Las muestras capturadas se fijaron en formalina al 10% y se conservaron en etanol al 70%. Una muestra de los especímenes fue depositada en la Colección Ictiológica de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (MZ-UNICACH).

A cada ejemplar se le midió la longitud estándar (SL) y total (TL), utilizando un calibrador digital (precisión de 0.01 mm), fueron pesados con una balanza digital (0.01 g). La relación longitud-peso (RLW) se efectuó mediante la longitud estándar y total (RSLW y RTLW, respectivamente). Se determinó mediante la ecuación de regresión no lineal de mínimos cuadrados, utilizando el modelo no lineal $W = a L^b$ (Froese, 2006), donde W y L son el peso (g) y la longitud (mm) del pez, respectivamente; “a” y “b” son parámetros del modelo (Le Cren, 1951). Este análisis se realizó considerando ambos sexos. El coeficiente b indicó el tipo de crecimiento: el crecimiento isométrico es cuando b es igual a 3 y el crecimiento alométrico es cuando b es significativamente diferente de 3 (Esmaeili & Ebrahimi, 2006; Aguirre et al., 2008); las diferencias en el tipo de crecimiento con respecto a $b=3$, fue analizada mediante la prueba t de Student (Zar, 1999).

Para determinar la edad y el patrón de crecimiento somático de *T. candalarius* y *T. labialis*, se realizaron análisis de otolitos complementados con distribuciones de frecuencia de talla. Se extrajeron otolitos Sagitta de 61 y 27 ejemplares de *T. candalarius* y *T. labialis*, respectivamente, de diferentes clases de tamaño de cada evento de muestreo. El par de otolitos de cada ejemplar se obtuvo de la parte posterior del cráneo, donde es más fácil el acceso a las cámaras óticas y la extracción de los otolitos. Una vez extraídos los otolitos, se colocaron en glicerina al 90% durante al menos 24 horas antes de su examen e interpretación mediante microscopio estereoscópico. Se tomaron imágenes de cada otolito utilizando una cámara digital Velab VE-LX1800. Se utilizó el programa ImageView x 64 para la medición e interpretación de los anillos de crecimiento. Se midieron las distancias de cada anillo de otolitos con respecto al foco para obtener el índice de incremento marginal.

La determinación de la edad y el retrocálculo de las longitudes se basaron en la interpretación de los anillos de crecimiento anual en los otolitos. El cálculo inverso permite estimar la longitud de los peces en la etapa anterior de su vida. Se realizó una relación lineal entre el radio del otolito y la longitud estándar (SL) y total (TL) del pez mediante el método de regresión lineal (Ricker, 1973): $SL = a + b \cdot RT$, y $TL = a + b \cdot RT$; donde SL y TL son la longitud estándar y total del pez, respectivamente, RT es el radio total del otolito, “a” y “b” son constantes estimadas a partir del modelo de regresión. Este modelo predictivo se utilizó para estimar el tamaño de este pez en épocas pasadas. La importancia de la relación entre RT y TL fue determinada por el coeficiente de correlación de Pearson (r) (Sokal & Rohlf, 1981).

Las longitudes de los peces en edades pasadas se estimaron utilizando el modelo de retrocálculo definido como $L_i = c + (L_C - c) \left(\frac{S_i}{S_C} \right)$, donde L_i es la longitud del pez cuando se formó el anillo $i=1$, L_C es la longitud del pez cuando se obtuvo la muestra del otolito, S_i el radio del anillo $i=1$ y S_C el radio total del otolito (Francis, 1990).

El crecimiento en SL y TL de *T. labialis* y *T. candalarius* se obtuvieron o mediante la función de crecimiento de von Bertalanffy. Este modelo matemático determina el tamaño que puede alcanzar un organismo en función de su edad; el crecimiento en talla se expresa de la siguiente manera: $L_t = L_{\infty} [1 - \exp^{-k(t-t_0)}]$ Donde: L_t = longitud en el tiempo “t” de la especie; L_{∞} = longitud máxima de la especie o longitud asintótica, que es la que alcanzará el pez a una edad infinita; K = constante de crecimiento; t_0 = parámetro de edad inicial. El criterio de ajuste del modelo de crecimiento utilizado fue el logaritmo negativo de likelihood.

Se realizó un análisis multinomial de distribución de tallas basado en Haddon (2010), con el propósito de diferenciar clases de edad. Suponiendo una distribución de densidad normal para cada grupo de edad (Haddon, 2010). El criterio de ajuste del análisis multinomial fue el índice de información de Akaike (AIC). Todos los análisis se realizaron con el uso del software estadístico R 3.0.2 (R Development Core Team 2013) utilizando el paquete “CAR” (Fox & Weisberg, 2011).

RESULTADOS

La RLW para *T. candalarius* (61 specimens) fue determinada por la ecuación no lineal $W = 0.018 \cdot SL^{3.15}$, mientras que en *T. labialis* la RLW fue expresada por la ecuación $W = 0.014 \cdot TL^{3.24}$, estas especies mostraron un crecimiento alométrico positivo (Cuadro 1).

Cuadro 1. Relación longitud peso para *T. candalarius* y *T. labialis*. n= número de individuos; Min. and Max. = longitud estandar mínima y máxima (cm); a y b= parametros de la Relación longitud peso; CI_l (a), CI_u (a), y CI_l (b), CI_u (b)= límite inferior y límite superior de intervalos de confianza de 95%, de “a” y “b”, respectivamente; r^2 = coeficiente de determinación.

Species	n	Min	Max	a	CI_l (a)	CI_u (a)	b	CI_l (b)	CI_u (b)	r^2
<i>T. candalarius</i>	61	1.80	8.0	0.018	0.016	0.021	3.155	3.073	3.236	0.9902
<i>T. labialis</i>	53	2.30	5.8	0.014	0.012	0.016	3.239	3.114	3.365	0.9814

Para la interpretación de la edad en otolitos, la relación del radio del otolito (RT) y la SL (para este analisis la SL fue expresada en mm) fue evaluado en 48 y 20 individuos de *T. candalarius* y *T. labialis* respectivamente. El número máximo de anillos de crecimiento anual identificados en los otolitos sagitta derechos fue de siete para ambas especies (Figura 2). La regresión de RT y longitud (SL), en *T. candalarius* se mostró una relación directa expresada por la ecuación $SL = -0.7324 + 0.0619 \cdot RT$ ($r^2 = 0.9107$, $P < 0.001$), para *T. labialis* fue $SL = 9.2149 + 0.0573 \cdot RT$ ($r = 0.9115$, $P < 0.001$). Estos resultados nos permitieron utilizar el radio del otolito para estimar el tamaño de este pez en edades pasadas. La longitud estándar media máxima observada en *T. candalarius* fue de 73.23 mm (DE= 9.38) y la calculada fue de 71.99 mm (DE= 2.44). Para *T. labialis* la longitud estándar máxima observada fue de 58.43 mm (único ejemplar) y la calculada fue de 61.68 mm, en ambas especies los individuos son representativos de la clase de edad de 7+ (Cuadro 2).

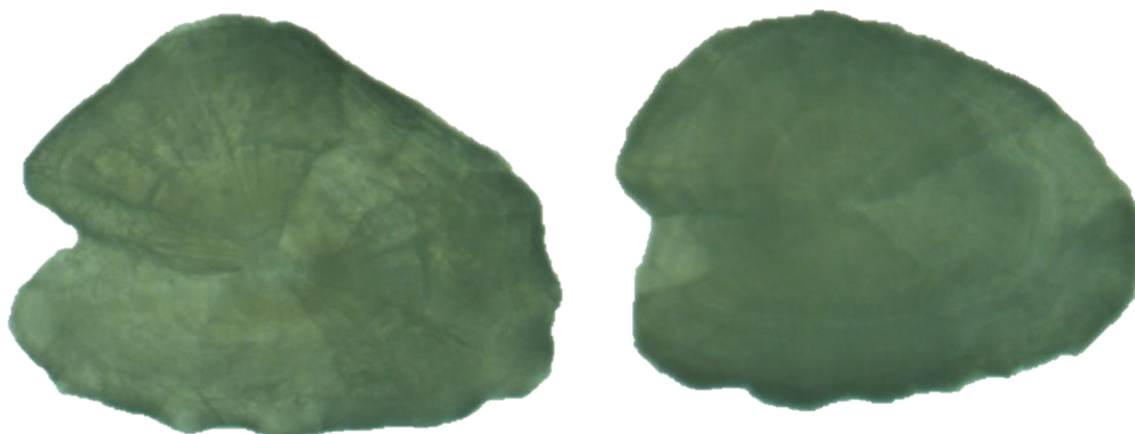


Figure 2. Otolito derecho (sagitta) de *T. candalarius*: ID04 (izquierda), *T. labialis*: ID73 (derecha), of seven years old from the highlands of Chiapas, Mexico.

Cuadro 2. Valores medios y desviación estandar (D.E.) de longitud estándar (SL) observada y calculada con los parametros de la relación longitud peso (“a” y “b”), obtenidos para cada grupo en *T. candalarius* y *T. labialis*. NA: no aplica por ausencia de registro y/o un solo individuo.

Edad	Especie	SL (mm)		SL (mm)	
		Observada	D. E.	Calculada	D. E.
1+	<i>T. candalarius</i>	NA	NA	NA	NA
2+	<i>T. candalarius</i>	24.79	5.38	25.16	6.37
3+	<i>T. candalarius</i>	35.62	7.82	35.39	6.18
4+	<i>T. candalarius</i>	44.34	10.01	45.17	9.06
5+	<i>T. candalarius</i>	55.89	5.41	55.26	3.84
6+	<i>T. candalarius</i>	63.53	6.58	64.27	3.17
7+	<i>T. candalarius</i>	73.23	9.38	71.99	2.44
1+	<i>T. labialis</i>	25.85	1.69	25.48	2.44
2+	<i>T. labialis</i>	30.10	4.02	30.67	2.60
3+	<i>T. labialis</i>	40.65	14.50	43.18	12.20
4+	<i>T. labialis</i>	51.31	NA	43.59	NA
5+	<i>T. labialis</i>	49.39	6.95	47.25	4.33

6+	<i>T. labialis</i>	57.95	NA	59.93	NA
7+	<i>T. labialis</i>	58.43	NA	61.68	NA

Los valores mas altos del incremento marginal se presentaron en marzo (0.91) para *T. candalarius*, y en noviembre (0.71) para *T. labialis*, mientras que los valores mas bajos fueron en septiembre (0.30) para *T. candalarius*, y en enero (0.37) para *T. labialis*.

Se obtuvieron las longitudes calculadas en edades pasadas usando el modelo de retrocalculo. Los valores de SL maximos fueron 66.74 y 55.67 mm para *T. candalarius* y *T. labialis*, respectivamente, ambas correspondientes a la edad 7+ (Cuadro 3)

Cuadro 3. Valores medios y desviación estandar (DE) obtenida para cada grupo de edad en el analisis de retrocalculo para SL de *T. candalarius* y *T. labialis*. NA: no aplica por ausencia de registro y/o un solo individuo.

Edad	Especie	SL	
		calculada	SD
		(mm)	
1	<i>T. candalarius</i>	NA	NA
2	<i>T. candalarius</i>	21.64	7.12
3	<i>T. candalarius</i>	38.83	9.83
4	<i>T. candalarius</i>	40.18	9.92
5	<i>T. candalarius</i>	50.62	6.52
6	<i>T. candalarius</i>	58.28	8.47
7	<i>T. candalarius</i>	66.74	10.24
1	<i>T. labialis</i>	20.19	2.58
2	<i>T. labialis</i>	25.57	2.48
3	<i>T. labialis</i>	35.79	10.82
4	<i>T. labialis</i>	42.52	NA
5	<i>T. labialis</i>	43.48	5.74
6	<i>T. labialis</i>	52.26	NA
7	<i>T. labialis</i>	55.67	NA

Basado en la distribución de frecuencias de SL (mm) en todos los especímenes examinados se determinaron las modas que corresponden a seis clases o cohortes de edades para *T. candalarius* y cuatro clases para *T. labialis* (figura 3 y cuadro 4).

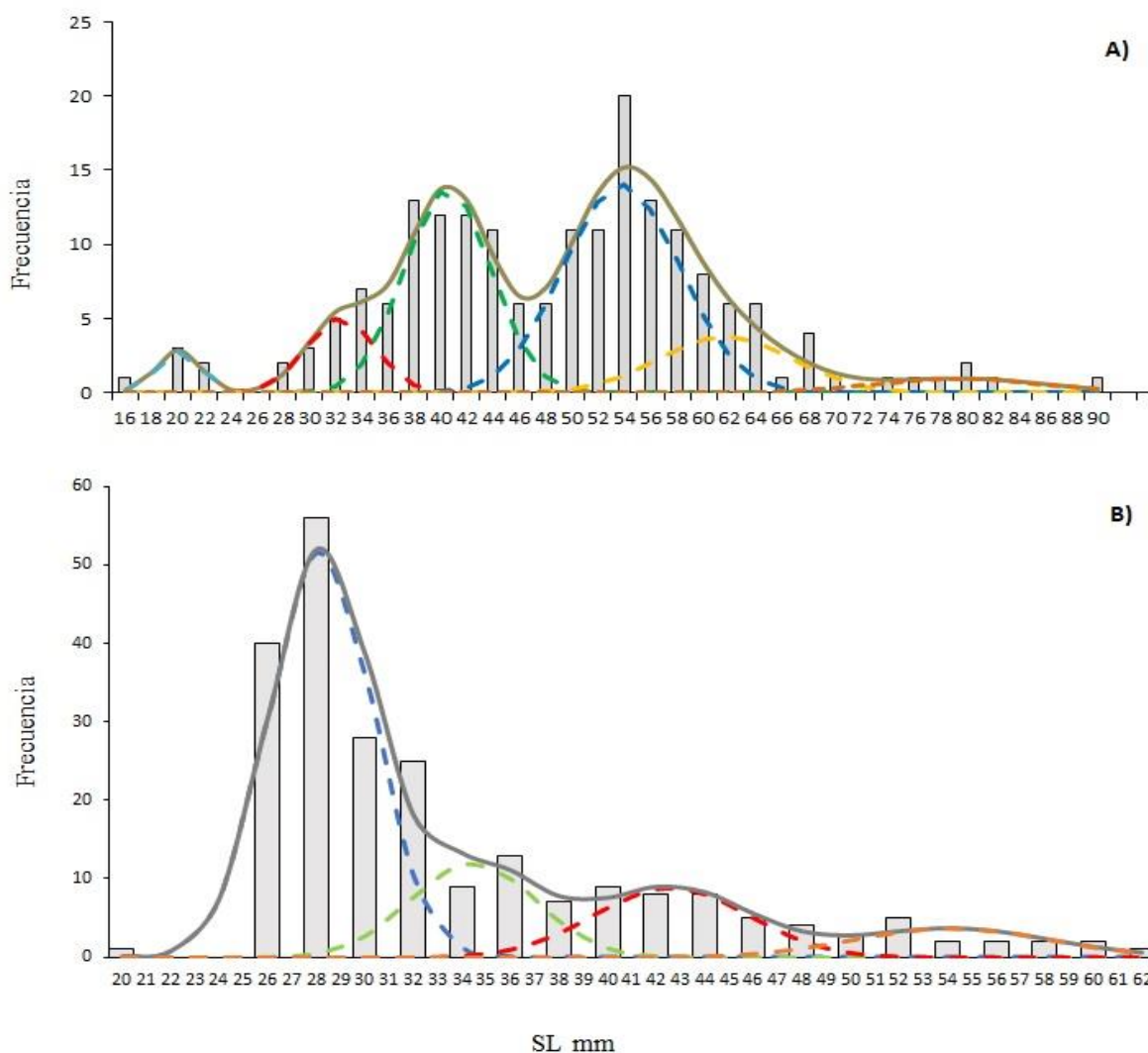


Figure 3. Clases de edad evaluadas en el análisis multinomial con base en la distribución de frecuencias de longitud estándar de A) *T. candalarius* y B) *T. labialis*.

Table 5. Valores medios y deasviación estandar (DE) de cada clase de edad en el analisis multinomial de frecuencias de longitud estandar de *T. candalarius* y *T. labialis*.

Especie	Clase de edad (Moda)	Promedio SL mm	DE SL
<i>T. candalarius</i>	1	19.04	1.56
<i>T. candalarius</i>	2	31.42	2.58
<i>T. candalarius</i>	3	39.57	3.25
<i>T. candalarius</i>	4	52.79	4.34
<i>T. candalarius</i>	5	60.72	4.99
<i>T. candalarius</i>	6	78.47	6.45
<i>T. labialis</i>	1	27.18	2.04
<i>T. labialis</i>	2	33.44	2.51
<i>T. labialis</i>	3	41.61	3.12
<i>T. labialis</i>	4	53.15	3.99

Basados en las longitudes obtenidas por retrocalculo de la SL, para cada una de las clases de edad de *T. candalarius* se obtuvo la siguiente ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy (Bertalanffy, 1938): $L_t = 140.47 (1 - e^{-0.0894 (t-0.07014)})$. Para *T. labialis* la ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy fue la siguiente: $L_t = 91.91 (1 - e^{-0.1150 (t-(-1.08594))})$, así mismo se obtuvo el modelo de crecimiento de Von Bertalanffy para ambas especies (figura 4).

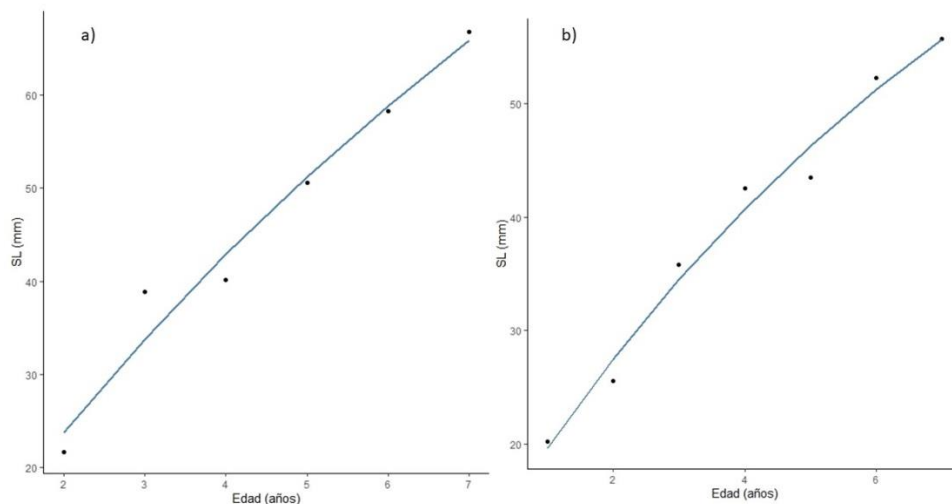


Figura 4. Modelo de crecimiento de Von Bertalanffy de a) *T. candalarius* y b) *T. labialis* para estimar la longitud estandar en función de la edad.

DISCUSIÓN

El tipo de crecimiento alométrico positivo obtenido en este estudio para *T. candalarius* y *T. labialis*, es muy similar a Anzueto-Calvo et al. (2017) y Aguilar-Decelis (2023) registran para *T. labialis* y *T. candalarius* respectivamente, así mismo Cruz-Maza (2018) reporta un crecimiento similar para *T. hildebrandi*, especie del mismo género. Sin embargo Velázquez-Velázquez et al. (2015), reporta para *T. labialis* un valor isométrico, podría considerarse que esta diferencia se debe al número de individuos utilizados en ese estudio, ya que Velázquez-Velázquez et al. (2015) contempla (1315 individuos); se ha evidenciado que las especies que presentan valores fuera del rango isométrico se debe a muestras no representativas numéricamente o a especies particulares que presentan cambios morfológicos notables durante su ontogenia (Froese, 2006).

La fuerte asociación observada entre la longitud del otolito y la longitud del pez en las especies analizadas en este estudio, expresados por los valores altos de la correlación, fortalecen la sugerencia de utilizar la longitud del radio del otolito derecho para determinar la longitud del pez, al igual que en *T. hildebrandi*, pez endémico de los altos de Chiapas, (Anzueto-Calvo et al., en prensa) y muchas otras especies de teleósteos (Jones, 1986). Estas tres especies registraron hasta siete años de edad mediante la lectura de los otolitos y en todas el incremento marginal fue menor en la temporada de estiaje, resultados similares obtuvieron Beckman & Wilson (1995) quienes mencionan que el momento de formación de la zona translúcida coincide con la reducción de la temperatura del agua de mar durante el periodo invernal (otoño-invierno).

Los otolitos han sido empleados como estructuras duras para la estimación del tamaño en los peces, mediante la técnica de retrocálculo (Hare & Cowen, 1995). Los valores máximos calculados de longitud estandar para *T. candalarius* y *T. labialis* corresponden a la clase de siete años, esta técnica puede ser empleada como una herramienta de gran utilidad; de acuerdo a Smith (1983), el retrocálculo es una herramienta de gran utilidad, ya que se

puede monitorear las tasas de crecimiento promedio de varias clases de edad en la población, identificando de esta forma años o estaciones de crecimiento lento o rápido. Además, la información puede ser utilizada para establecer correlaciones con factores ambientales y datos básicos para construir modelos de crecimiento predictivos.

En este estudio se encontraron diferencias en el número de cohortes entre las dos especies estudiadas. La presencia de seis cohortes en *T. candalarius* se considera que se debe a que la mayoría de ejemplares fueron de tamaño mayores a 24 mm, con una edad considerada de dos años, excluyendo a ejemplares que podrían representar a peces de un año de edad; de igual manera sucedió con *T. labialis*, la longitud estándar tuvo un rango de 25.85 a 58.43 mm, estos ejemplares fueron más pequeños que en *T. candalarius*, lo que ocasionó la ausencia de cohortes mayores; estas características son esenciales para representar de mejor manera las cohortes, como refieren Joo & Díaz (2017), quienes mencionan que la distribución de las tallas de capturas, es de suma importancia para la estimación del crecimiento y la dinámica espacio-temporal de las cohortes.

La determinación de la edad es indispensable para el conocimiento de la dinámica poblacional (Chong & Aguayo, 2009). Conocer los parámetros de crecimiento nos ayudan a construir modelos de ecosistemas y gestionar recursos (Froese & Pauly, 2000, Gubiani et al., 2012). *Tlaloc candalarius* y *T. labialis* presentaron un valor de $k = -0.08$ y -0.11 respectivamente, lo que corresponde a especies con un tipo de crecimiento ligeramente lento. De acuerdo a Liu et al. (2022) especies con valores de k entre 0.20 a 0.50 son especies de crecimiento rápido y valores entre 0.05 a 0.10 son especies de crecimiento lento. Conocer las estimaciones de la edad de los individuos pueden determinar las tasas de cambio en los parámetros clave de la historia de vida. Estas características basadas en la edad son fundamentales para el análisis de la viabilidad poblacional en especies en peligro de extinción y para el desarrollo de estrategias de conservación (Jensen et al., 2009; Hasler et al., 2011; Cooke et al., 2012), sobre todo en el ecosistema acuático de la cuenca del río Grijalva que nos proporcionan servicios y bienes que se ve fuertemente amenazado.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el financiamiento del proyecto: CONACyT A-1-S-19959; UNAM DGAPA PAPIIT IN200820 to GS-M. el permiso de colecta fue provisto por la secretaria del medio ambiente y recursos naturales (SGPA/DGVS/03479/09, SGPA/DGVS/02208/13) (SEMARNAT).

El primer autor agradece al Consejo Nacional de Humanidades Ciencias y Tecnologías sus (CONAHCYT) como uno de sus becarios (CVU 381609), para su financiamiento parcial. Este artículo contiene parte de los resultados de la tesis para el Doctorado en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales, en la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.

REFERENCIAS

Aguirre, H., Amezcua, F., Madrid-Vera, J., & Soto, C. (2008). Length-weight relationship for 21 species from coastal lagoon in the southwestern Gulf of California. *J. App. Ichthyol.*, 24: 91-92.

Beckman D, Wilson A. Seasonal timing of opaque zone formation in fish otoliths. In: Secor, DH, JM Dean & SE Campana (eds), *Recent developments in fish otolith research*. 1995. 27-43. University of South Carolina Press.

Beltrán-López, R.G, González-Díaz, AA, Soria-Barreto, M., Garduño-Sánchez, MA, Xochitla-Castrejón, C., Rodiles-Hernández, R., & Ornelas-García, C. P. (2021). Diversidad genética y estructura de una de las especies de peces de agua dulce más amenazadas de México: *Tlaloc hildebrandi* (Miller, 1950) y reconocimiento de sus unidades evolutivamente significativas. *Peer J*, 9, e11952.

Calixto-Rojas, M., Lira-Noriega, A., Rubio-Godoy, M., Pérez-Ponce de León, G., & Pinacho-Pinacho, C.D. (2021). Relaciones filogenéticas y conservadurismo de nicho ecológico en killis (Profundulidae) en Mesoamérica. *Revista de biología de peces*, 99 (2), 396-410.

Chong, J., & Aguayo, M. (2009). Edad y crecimiento del pez espada (*Xiphias gladius* Linnaeus, 1758) en el Pacífico suroriental (Diciembre 1994-Septiembre 1996). *Latin american journal of aquatic research*, 37(1), 1-15.

Domínguez-Cisneros, SE, Domínguez-Domínguez, O., Velázquez-Velázquez, E., & Pérez-Rodríguez, R. (2023). Redescrición y diagnóstico de los géneros *Profundulus* y *Tlaloc* (Cyprinodontiformes: *Profundulidae*), peces endémicos de Mesoamérica. *Ictiología Neotropical*, 21.

Esmaili, H.R., & M. Ebrahimi. (2006). Length–weight relationships of some freshwater fishes of Iran. *J. App. Ichthyol.*, 22: 328–329.

Fox, J., & Weisberg, S. (2011). *An (R) companion to applied regression, second edition*. Thousand Oaks, CA: Sage. Retrieved from <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>

Francis, R. I. C. C. (1990). Back-calculation of fish length: a critical review. *Journal of Fish Biology*, 36(6), 883-902.

Froese, R. (2006). Cube law, condition factor and weight–length relationships: History, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22(4), 241–253.

González-Díaz, A. Á., Díaz-Pardo, E., Soria-Barreto, M., & Martínez-Ramírez, E. (2014). Diferencias osteológicas entre los subgéneros *Profundulus* y *Tlaloc* (Teleostei: *Profundulidae*). *International Journal of Morphology*, 32(3), 1074-1078.

Haddon, M. (2010). *Modelización y métodos cuantitativos en pesquerías*. Prensa CRC.

Imai, C., Sakai, H., Katsura, K., Honto, W., & Hida, Y. (2002). Growth model for the endangered cyprinid fish *Tribolodon nakamura* based on otolith analyses. *Fisheries science*, 68(4), 843-848.

Jones CM. Determining age of larval fish with the otolith increment technique. *Fishery Bulletin*. 1986. 84, 91-103.

Joo, R., & Díaz, E. (2017). Tamaño óptimo de muestra para estimar la distribución de tallas y proporción de juveniles de anchoveta por lance a bordo de la flota de cerco peruana. *Revista peruana de biología*, 24(1), 59-66.

Le Cren, E., D. (1951). The length–weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J Anim Ecol*. 1951; 20 (2):201–219.

Lozano-Vilano, M. L., & De la Maza-Benignos, M. (2017). Diversity and status of Mexican killifishes. *Journal of Fish Biology*, 90(1), 3-38.

Miller, R.R. (1955). A systematic review of the Middle American fishes of the genus *Profundulus*. Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology of the University of Michigan, 92, 1–64.

Miller, R.R., Minckley, W.L., & Norris, S.M. (2005). *Freshwater fishes of Mexico*. Chicago: The University of Chicago Press.

Morcillo, F., Ornelas-García, C. P., Alcaraz, L., Matamoros, W. A., & Doadrio, I. (2016). Phylogenetic relationships and evolutionary history of the Mesoamerican endemic freshwater fish family Profundulidae (Cyprinodontiformes: Actinopterygii). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94, 242-251.

Nelson, J. S., Grande, T. C., & Wilson, M. V. (2016). *Fishes of the World*. John Wiley & Sons.

Parenti, L. R. (1981). A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 168, pp. 335-557.

Pino, C. A., Cubillos, L. A., Araya, M., & Sepúlveda, A. (2004). Otolith weight as an estimator of age in the Patagonian grenadier, *Macruronus magellanicus*, in central-south Chile. *Fisheries Research*, 66(2-3), 145-156.

R Development Core Team. (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Retrieved from: <http://www.R-project.org> (accessed 26 January 2022)

Ricker, W. E. (1973). Linear regression in fishery research. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 30, 409-434.

Ruiz-Campos, G., Arista Palacios, V. B., & Andreu-Soler, A. (2019). Edad y crecimiento del pez *Fundulus lima* (Cyprinodontiformes: Fundulidae) en el río La Purísima, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical*, 67(6), 1461-1472.

Škeljo, F., & Ferri, J. (2012). The use of otolith shape and morphometry for identification and size-estimation of five wrasse species in predator-prey studies. *Journal of Applied Ichthyology*, 28(4), 524-530.

Sokal, R. R., & Rohlf, F. J. (1981). *Biometry* (2nd Ed). New York: Freeman, W.H. & company.

Soria-Barreto, M., González-Díaz, A. A., Rodiles-Hernández, R., & Ornelas-García, C. P. (2023). Estimating the population size and habitat quality of the Endangered fish Tlaloc hildebrandi in Mexico. *Endangered Species Research*, 50, 17-30.

Van der Laan, R., Fricke, R. y Eschmeyer, WN (eds) (2024). Catálogo de peces de eschmeyer: clasificación. (<http://www.calacademy.org/scientists/catalog-of-fishes-classification/>). Versión electrónica consultada el 02 de octubre de 2024.

Velázquez-Velázquez, E., & Schmitter-Soto, J. J. (2004). Conservation status of the San Christóbal pupfish *Profundulus hildebrandi* Miller (Teleostei: Profundulidae) in the face of urban growth in Chiapas, Mexico. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 14(2), 201-209.

Velázquez-Velázquez, E., Maza-Cruz, M., Gómez-González, A. E., & Navarro-Alberto, J. A. (2015). Length-weight relationships for 32 fish species in the Grijalva River Basin, México. *Journal of Applied Ichthyology*, 31(2), 413-414.

Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis. 4^a Ed. Prentice Hall. New Jersey. 663 p.

VIII.- CAPÍTULO II

HISTORIAS DE VIDA DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *Tlaloc* (CYPRINODONTIFORMES: PROFUNDULIDAE).

Life history of Mexican species of the genus *Tlaloc* (Cyprinodontiformes, Profundulidae).

Manuel de Jesús Anzueto, Ernesto Velázquez-Velázquez, Genoveva Cerdanars Ladrón de Guevara, Gorgonio Ruiz-Campos, Guillermo Salgado-Maldonado.

Life history of Mexican species of the genus *Tlaloc* (Cyprinodontiformes, Profundulidae)

Manuel d. J. Anzueto-Calvo^{1,2}, Blanca C. Valeriano-Cabrera², Alejandra G. Aguilar-Decelis², Ernesto Velázquez-Velázquez^{2,*}, Genoveva Cerdaneres Ladrón de Guevara³, Gorgonio Ruiz-Campos⁴ and Guillermo Salgado-Maldonado⁵

¹Doctorado en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Chiapas, México; ²Colección de Peces, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México; ³Laboratorio de Ictiología y Biología Pesquera, Universidad del Mar, Oaxaca, México; ⁴Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México; ⁵Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México

Received: 15 December 2023; Accepted: 1 August 2024.

Abstract: Fish of the genus *Tlaloc* are distributed from southern Mexico to Central America and are a distinctive example of the endemic fauna of the Mesoamerican highlands, which has been scarcely studied in Mexico. The present study provides basic life-history data for the species *Tlaloc hildebrandi*, *T. candalarius*, and *T. labialis*, which are native to the headwaters of the Grijalva-Usumacinta basin in southeastern Mexico. We collected 918 specimens to determine their Length-Weight Relationship (LWR), Relative Condition Factor (Kr), sex ratio, Gonadosomatic Index (GSI), fecundity, and size at first sexual maturity. Both sexes of all species had positive allometric growth, except for *T. candalarius* females (isometric). Mean Kr and sex ratio values differed significantly among species. Females' GSI values differed significantly among species but were highest during the dry season in all three species. Absolute fecundity was positively correlated with standard length and weight. Sexual maturity was reached at different lengths among species. Based on these results, we suggest that all three species present an opportunistic life strategy, which is very common in fish of the order Cyprinodontiformes. These results represent a first contribution on the life-history of this group of fish and provide basic information that is fundamental to ensuring their conservation.

Key words: Fecundity; sex ratio; Gonadosomatic Index; Length-Weight Relationship.

Introduction

Freshwater fishes of the family Profundulidae, commonly known as escamudos (Lozano-Vilano and De La Maza-Benignos 2017), represent one of the few extant fish families endemic to Mesoamerica (Domínguez-Cisneros et al. 2023). With 13 nominal species (Domínguez-

*Corresponding author. E-mail: ernesto.velazquez@unicach.mx

©Copyright: the Author(s), 2024 | Licensee PAGEPress, Italy

Cisneros et al. 2023), they are one of the least diverse within the order Cyprinodontiformes (Parenti 1981). Members of this family are distributed from southern Mexico to Central America (Miller 1955; Parenti 1981; Morcillo et al. 2016; Nelson et al. 2016). Most of the species of this family have very limited ranges, inhabiting streams and small freshwater lakes in the mountainous areas of southern Mexico and Central America; at the highest altitudes of their distribution, they are the only native ichthyofauna (Miller 1955; Miller et al. 2005).

Small freshwater fish taxa face a higher risk of extinction globally than other taxa due to their vulnerability to habitat disturbance and degradation (Olden et al. 2007). Cyprinodontiform species such as guayacons (genus *Gambusia* Poey, 1854) and pupfish are no exception, due to their small size, unique life cycles, and, for most species, limited geographic distribution (Costa 1998). In Mexico specifically, they are among the most threatened groups of species (Lozano-Vilano and De La Maza-Benignos 2017; Lyons et al. 2019). An essential first step toward designing and implementing conservation strategies for these species and their habitat is to understand the reproductive biology and life history traits that regulate their populations (Winemiller 2005).

The genus *Tlaloc* Álvarez & Carranza, 1951, is one of the two genera of the family Profundulidae and comprises four species: *Tlaloc hildebrandi* (Miller, 1950), *Tlaloc labialis* (Günther, 1866), *Tlaloc candalarius* (Hubbs, 1924), and *Tlaloc portillorum* (Matamoros & Schaefer, 2010). The distribution of this genus is restricted to the upper part of the Grijalva-Usumacinta basin in Mexico and Guatemala (Miller et al. 2005; Morcillo et al. 2016) and the Ulúa River basin in Honduras (Matamoros and Schaefer 2010). Aspects of the ecology, life histories, and conservation of this genus have been studied in only one species (*T. hildebrandi*) (Velázquez-Velázquez and Schmitter-Soto 2004; Velázquez-Velázquez et al. 2007).

Given this lack of basic biological information, the present study aimed at characterizing important life history traits (sex ratio, Gonadosomatic Index, GSI, fecundity, and size at first sexual maturity) and somatic indices (Length-Weight Relationship, LWR, and Relative Condition Factor, Kr) of three species of genus *Tlaloc* (i.e., *T. hildebrandi*, *T. labialis*, and *T. candalarius*). This information is key to the management and conservation of endemic and threatened freshwater fish of the tributaries of the Grijalva-Usumacinta basin in southern Mexico.

Materials and methods

Study area

The Grijalva River is located in south-southeastern Mexico and northwestern Guatemala and, together with the Usumacinta River (Grijalva-Usumacinta Basin), constitutes the largest fluvial system in Mesoamerica (Tamayo 1964). The Grijalva River basin begins in the upper part of the Sierra de los Cuchumatanes in Guatemala and mostly drains towards south-southeastern Mexico until emptying into the Gulf of Mexico (Hudson et al. 2005; Garcia-Garcia 2011). The mid basin of the Grijalva River presents a semi-warm humid climate with rains in summer (May-October) and a well-defined dry season (November-April) (Plascencia-Vargas et al. 2014). The sampling sites selected were in small tributaries of the Grijalva River located in the municipalities of Ixtapa, Chenalhó, San Cristóbal de las Casas, and Tzimol in the Mexican state of Chiapas (Figure 1) and which maintain disjunct populations of the three species studied. All sampling sites were in second-order water bodies (i.e., small streams and lagoons with depths less than 1 m; Table 1). The substrate at the sampling stations were mainly gravel and sand, with some mud and clay, and some with aquatic vegetation dominated by *Berula erecta*, *Potamogeton* sp., *Typha* sp., *Elodea* sp. and filamentous algae.

Sampling collection

We sampled at four sites (Figure 1, Table 1) using electrofishing equipment (SAMUS-725MS, 12 V voltage) and a seine net (3 m long, 2 m high, 0.5 cm mesh size). Sampling comprised ten trawls at each site in a section of the river approximately 150 m long. The specimens obtained were then fixed in a 10% formalin solution and preserved in 70% ethanol. The fish of the species *T. candalarius* and *T. labialis* were collected during both the rainy season of 2019 and the dry season of 2020, while the *T. hildebrandi* specimens were collected during the dry season of 2015 and the rainy season of 2016. After collection and analysis, the specimens were deposited in the Fish Collection of the Museum of Zoology of the Chiapas University of the Sciences and Arts (collection code: 1138, MZ-UNICACH) (Sabaj 2020).

Somatic indices

The fish were counted, measured (standard length, SL mm), weighed (including gonads; g), and sexed. All calculations for somatic indices were calculated using data for non-eviscerated fish. We calculated the LWR and Kr somatic indices. For LWR, parameters were obtained from the non-linear regression equation (Froese 2006), where W is the weight (g)

Table 1. Geographic coordinates and mean values of physical parameters of the sampling sites.

Sites	Latitude N	Longitude W	Flow (m/s)	Depth (m)	Canopy (%)	Width (m)
San Cristóbal	16° 44' 46.4"	92° 36' 52.4"	0.5	0.6	60	5
Chenalhó	16° 51' 30.3"	92° 37' 31.2"	0.9	0.5	30	9
Tzimol	16° 12' 5.8"	92° 11' 24.2"	0.5	0.5	80	10
Ixtapa	16° 48' 39.6"	92° 54' 29.4"	0.5	0.6	80	10

m, meters; m/s, meters per seconds.

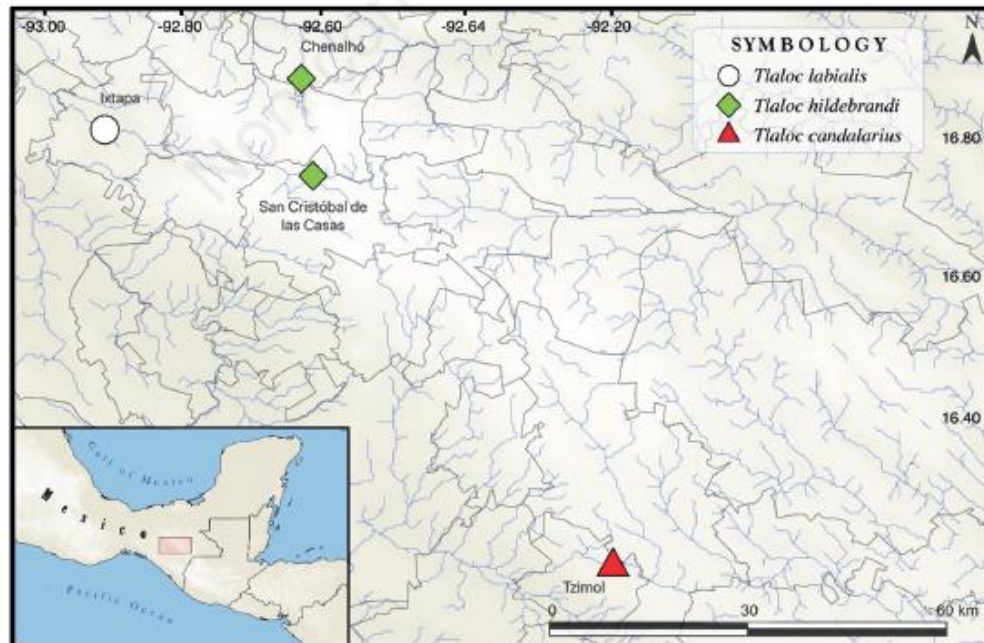


Figure 1. Sampling locations for the three species of interest of the genus *Tlaloc* in the state of Chiapas, Mexico.

of the fish, L is the standard length (mm), and a and b correspond to the intercept and the slope of the regression, respectively. The Kr for each individual was estimated using the Le Cren (1951) index, as follows:

$$Kr = \frac{W}{aL^b}$$

where Kr is the relative condition factor of the individual fish, W is its weight (g), and L is its standard length (mm).

Reproductive parameters

To quantify the selected reproductive parameters (sex ratio, GSI, absolute fecundity (F), oocyte diameter, and size at first sexual maturity), the fish were dissected following established protocols (Riesch et al. 2015; 2016). The sex ratio (M:F) for each species was estimated considering an expected sex ratio of 1:1. The stages of sexual maturity of the females were determined macroscopically, in accordance with Vazooler (1996). The GSI was calculated as $GSI = G/W * 100$, where G is gonad weight (g) and W is fish weight (g) (De Vlaming et al. 1982). The GSI was calculated only for females, since gonad weight variability is more representative in this sex than in males. The absolute fecundity (F) was determined as the number of eggs per female. The relationships between F and standard length were estimated for each species, via the simple (least squares) linear regression model.

The size at first sexual maturity (L_{50}) was estimated based on the average standard lengths at which 50 % of the individuals of each sex reached maturity (Roa et al. 1999) using the following logistic model of binomial maturity data:

$$PL = \frac{1}{1 + \exp -(A + B * L)}$$

where PL is the proportion of individuals that are mature at each interval of length (L) and A and B are the model parameters.

Data analysis

Differences among species in LWR data were determined by calculating the confidence intervals for Parameter b ($b=3.0$ versus $b \neq 3.0$), while the Kr data for the species were compared with a non-parametric Kruskal-Wallis (K-W) analysis of variance. The sex ratio for each species was analyzed using the chi-square test (X^2 , $p < 0.05$) to determine whether or not the observed ratio fit the expected (1:1) ratio. All analyses were performed using the R Statistical Software package (R Development Core Team 2013).

Results

A total of 918 specimens of three species of the genus *Tlaloc* were analyzed (Table 2): 501 *T. hildebrandi* individuals (333 females, 168 males); 165 *T. candalarius* individuals (48 females, 117 males); and 229 *T. labialis* individuals (93 females and 136 males).

Length-Weight Relationship

The estimates of the parameters a and b for the LWRs, the coefficient for the determination of r^2 , and the confidence intervals (95%) for a and b are presented in Table 2. The LWR data were compared among the three species and between the sexes (males versus females) within each of the species of interest. For *T. hildebrandi* and *T. labialis*, Parameter b was higher than 3.0, thus indicating positive allometric growth, with no difference between sexes. In *T. candalarius*, the b parameter differed between males (positive allometric) and females (isometric) (Table 2).

Relative Condition Factor

The average Kr values differed significantly among species (K-W= 47.894, $p<0.001$; Figure 2). The highest values were recorded for *T. candalarius* (Kr=1.04; Standard Error, SE, 0.009) and *T. hildebrandi* (Kr=1.03, SE=0.006), while the lowest value was found for *T. labialis* (Kr=0.97; SE=0.008).

Sex ratio

Of the *T. hildebrandi* specimens analyzed, 66.47% were females, corresponding to a ratio of 1:1.98 (males: females), which was significantly different from the expected 1:1 ratio ($X^2=27.255$, $p<0.001$). For *T. candalarius*, 70.91% of the specimens captured were male, giving a ratio of 1:0.41 (males: females), which was significantly different from 1:1 ($X^2=14.225$, $p<0.001$). For *T. labialis*, slightly more males (59.39%) than females were sampled, giving a sex ratio of 1:0.68 (males: females), which was not significantly different from 1:1 ($X^2=3.702$, $p=0.054$).

Gonadosomatic Index

The GSI values for females of the three *Tlaloc* species of interest were higher during the dry season (Figure 3; K-W= $p<0.001$ for between-season comparisons within each

Table 2. Length-Weight Relationship (LWR) parameters for the three species of the genus *Tlaloc*.

Species	Sex	N	Min	Max	a	CI _{low} (a)	CI _{up} (a)	b	CI _{low} (b)	CI _{up} (b)	r ²
<i>T. hildebrandi</i>	F	333	1.7	11.1	0.014	0.013	0.015	3.167	3.134	3.200	0.991
	M	168	1.8	10.9	0.012	0.011	0.014	3.247	3.196	3.297	0.989
	F/M	501	1.7	11.1	0.013	0.013	0.014	3.195	3.168	3.221	0.991
<i>T. candalarius</i>	F	48	3.2	8.0	0.025	0.021	0.031	2.972	2.852	3.092	0.981
	M	117	1.5	8.8	0.017	0.015	0.019	3.176	3.099	3.253	0.983
	F/M	188	1.5	8.8	0.017	0.016	0.019	3.165	3.106	3.225	0.983
<i>T. labialis</i>	F	93	1.8	6.1	0.013	0.012	0.015	3.289	3.19	3.389	0.979
	M	136	2.5	4.8	0.012	0.011	0.015	3.326	3.17	3.483	0.929
	F/M	229	1.8	6.1	0.013	0.012	0.014	3.327	3.254	3.399	0.973

F, females; M, males; F/M, both sexes; N, number of individuals; Min. and Max., minimum and maximum standard length (cm); a and b, LWR parameters; CI_{low} (a), CI_{up} (a), and CI_{low} (b), CI_{up} (b), lower and upper 95% confidence intervals for a and b, respectively; r², coefficient of determination.

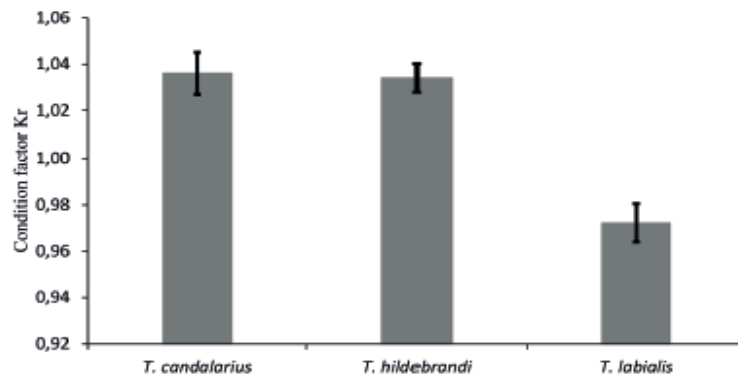


Figure 2. Average Relative Condition Factor (Kr) values for the three species of interest of the genus *Tlaloc*. The vertical line indicates $1 \pm$ Standard Error (SE).

species). In addition, the average GSI values differed significantly among the three species (K-W= $p<0.001$), with *T. labialis* showing lower investment in reproduction than the other two species (Figure 3).

Fecundity

The absolute and relative fecundity values based on data from 124 female specimens of the three species are provided in Table 2. The mean diameter of the hydrated oocytes was significantly different among the three species ($H=37.51$; $p<0.0001$) with higher values for *T. labialis* (1.69 mm) and *T. candalarius* (1.42 mm) than for *T. hildebrandi* (1.05 mm). There were significant positive relationships between fecundity and standard length and weight ($p<0.0001$ in both cases). The regression models conducted for the three species are presented in Table 3.

Table 3. Mean fecundity, interval (Min = minimum, Max = maximum), and oocyte diameter values for females of three species of the genus *Tlaloc* sampled.

	<i>T. candalarius</i> (N=44)	<i>T. hildebrandi</i> (N=49)	<i>T. labialis</i> (N=32)
Average fecundity	344.36 (SE=19.48)	1099.06 (SE=124.48)	394.45 (SE=27.52)
Fecundity interval (Min-Max)	82-605	352-4393	115-830
Relative fecundity	99.19	289.07	179.13
Oocyte diameter (mm)	1.42 (SE=0.48)	1.05 (SE=0.39)	1.69 (SE=0.56)
Fecundity-length relationship	$y=8.5158x - 109.3$	$y=41.214x - 1672.8$	$y=16.277x - 382.26$
Values for r, R ² , and level of significance (P)	$r=0.64$, $R^2=0.4135$, $p<0.0001$	$r=0.72$, $R^2=0.5153$, $p<0.0001$	$r=0.75$, $R^2=0.5618$, $p<0.0001$
Fecundity-weight relationship	$y=33.991x + 209.17$	$y=114.05x + 266.84$	$y=95.621x + 162.12$
Values for r, R ² , and P	$r=0.57$, $R^2=0.3305$, $p<0.0001$	$r=0.82$, $R^2=0.6803$, $p<0.0001$	$R^2=0.5461$, $r=0.74$, $p<0.0001$

SE, standard error.

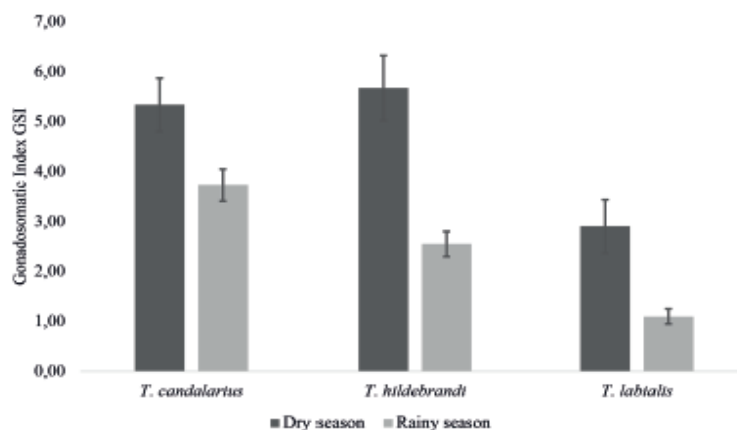


Figure 3. Average Gonadosomatic Index (GSI) values for the three species of the genus *Tlaloc*. The vertical line indicates $1 \pm$ Standard Error (SE).

Size at First Sexual Maturity

The L_{50} for *T. candalarius* was 5.82 cm SL, with parameters $a=-6.9544$, $b=0.1199$, and $r^2=0.35$. The L_{50} for *T. hildebrandi* was 5.52 cm SL, $a=-7.8809$, $b=0.1438$, and $r^2=0.60$. The L_{50} for *T. labialis* was 4.10 cm SL, with parameters $a=-14.74$, $b=0.3590$, and $r^2=0.74$ (Figure 4).

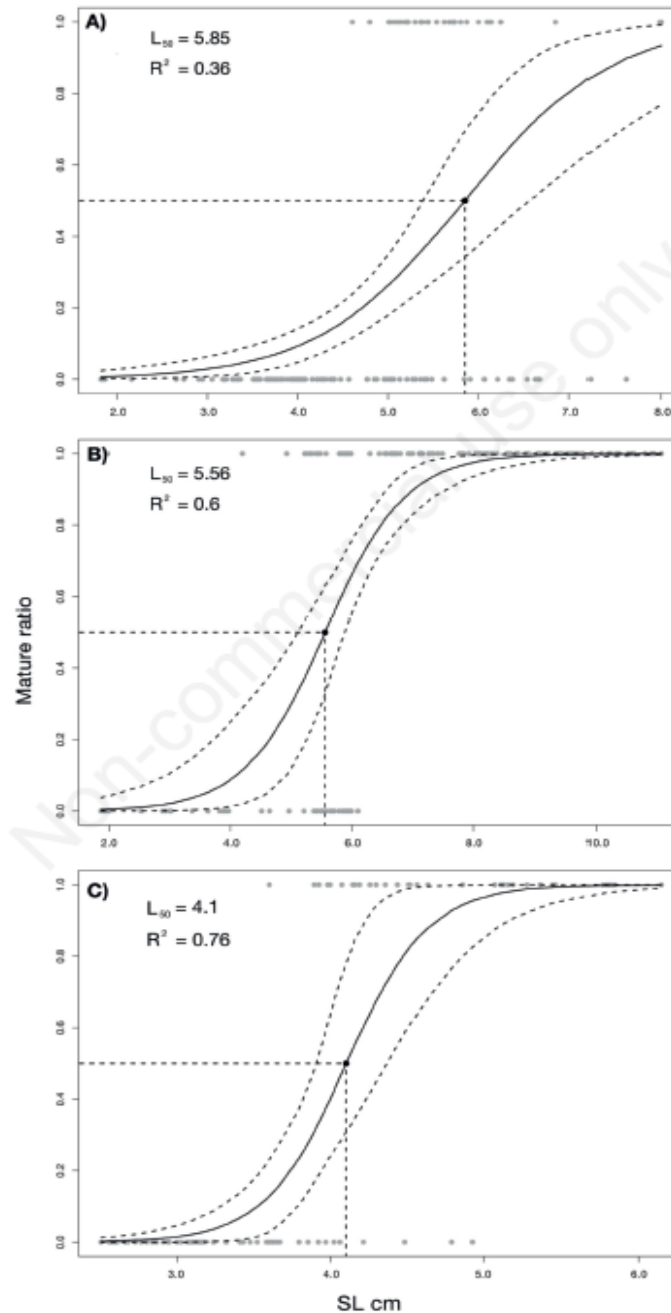


Figure 4. Size at First Sexual Maturity (L_{50}) of A) *T. candalarius*, B) *T. hildebrandi* and C) *T. labialis* in the state of Chiapas, Mexico.

Discussion

Somatic indices

The LWR and somatic condition factor are descriptors of great interest in the study of fish population ecology, as they provide fundamental information on growth strategies, nutritional status, and reproduction (Cifuentes et al. 2012; Neumann et al. 2012). The value of the b parameter in the LWR ($W = aL^b$) generally ranges from 2.5 to 3, and it describes whether the pattern of growth is negative allometric (<3), isometric ($=3$), or positive allometric (>3). In an isometric growth pattern ($b=3$), small specimens have the same shape and condition as large specimens (Froese 2006). The most significant finding of the present study in terms of these somatic indicators was that (with the exception of *T. candalarius* females), both sexes of all three species present positive allometric growth ($b>3.0$), which indicates a greater proportional gain in weight than in length (Froese 2006). Isometric-type growth (i.e., weight and length increase proportionally) was found only for *T. candalarius* females ($b=3.0$). Length-weight relationship values in fish are affected by many factors, including habitat, seasonality, sex, diet, and type and time of preservation (Froese 2006; Karachle and Stergiou 2008; Anzueto-Calvo et al. 2017). The sex difference in LWR in *T. candalarius* may be associated with the low number of females sampled, given that, on average, their LWR values were less than half of those obtained for the males sampled (Table 1). Differences in LWR values are frequently the product of numerically unrepresentative samples (Carlander 1969; Froese 2006).

An additional biometric tool is the K_r , which was derived from the LWR (Le Cren 1951) and reflects physical and biological circumstances and the fluctuations in growth that occur due to the interactions among feeding conditions, parasitic infections, and physiological factors (Le Cren 1951). It also indicates changes in food reserves and is therefore an indicator of the general condition of fish (Froese 2006; Neuman et al. 2012). The highest K_r values recorded in the present study show that *T. candalarius* and *T. hildebrandi* are more robust ($K_r>1$) than *T. labialis* ($K_r<1$), suggesting superior somatic condition in these species. *Tlaloc labialis* also presented the lowest values for size, with a maximum standard length of 6.1 mm compared to 8.8 mm and 11.1 mm in *T. candalarius* and *T. hildebrandi*, respectively. Fish are assumed to be in generally good condition when K_r values are near 1 (Jisr et al. 2018).

Life history parameters

High GSI values are generally related to reproductive activity and coincide with the presence of mature gonads, while low GSI values are associated with periods of rest or low reproductive activity (Saborido-Rey 2014). The average GSI values of the females of the three *Tlaloc* species sampled differed significantly between the rainy and dry seasons of the year, with higher values during the dry season (February–May), suggesting greater reproductive activity. Burt et al. (1988) proposed that multiple spawning and prolonged breeding seasons in fishes were associated with environments with less seasonal variation and smaller fish body sizes and predicted that tropical fishes were more likely to be multiple spawners than temperate species. Our findings for *Tlaloc* species and other studies on profundulid fishes (Velázquez-Velázquez et al. 2007) indicate that the reproductive period begins in the month of February, peaks between March and April, and extends until the month of June, before ceasing completely with the beginning of the rains and the consequent drop in temperature (Velázquez-Velázquez et al. 2007). Defining the reproductive period for a fish species usually requires some degree of morphological interpretation, including choosing between the use of the gonad maturity scale (macroscopic analysis) or the oocyte ma-

turity scale (microscopic analysis). Although microscopic analysis provides a better understanding of the entire reproductive cycle, it is substantially slower, more expensive, and more difficult to apply with highly diverse fish communities (Fontoura et al. 2018).

Fecundity is an important life-history parameter in fish, as it is one of the major components of their fitness (Endler 1986). Fecundity may increase with increasing body size, vary within and among species, and differ among seasons (Wootton 1990). Here, we found that fecundity was positively correlated with length and body weight, although *T. hildebrandi* presented much higher mean and absolute fecundity values than *T. labialis* and *T. candalarius*. This relationship has also been observed in several Cyprinodontiformes species (Reznick and Miles 1989; Gonçalves et al. 2011; Schalk et al. 2014) and other freshwater fish species (Lowe-McConnell 1975).

As fish of the family Profundulidae present little secondary sexual dimorphism, the sex ratio was evaluated via the direct observation of the gonads. Only *T. labialis* presented a sex ratio similar to 1:1, while *T. candalarius* had a female-biased sex ratio and *T. hildebrandi* had a male-biased ratio. In contrast to our results, Velázquez-Velázquez and Schmitter-Soto (2004) estimated an equal sex ratio (1:1) *T. hildebrandi*. Calculating the sex ratio provides information that is useful for understanding population dynamics in fish species (Vazzoler 1996), as similar proportions of males to females maximize the effective size of the population (Caughley 1994). The causes and implications of variations in the proportion of males to females may depend on numerous ecological and evolutionary processes. Skewed proportions of males to females may be the product of skewed proportions at birth, sex-differential juvenile and/or adult mortality, different maturation times in each sex, and sex differences in dispersal (Székely et al. 2014). Sex determination in fish refers to the genetic process that establishes the sex of an organism (Bahamonde et al. 2013), for this group it is unknown if sex determination exists. Deviations in the sexual ratio can be due to various environmental factors, for example, changes in water temperature or pH, salinity, photoperiod, and population density, among others (Enriquez-Valencia et al. 2022).

Scientific reports on sexual maturity in fish of the family Profundulidae are scarce. Here, we found that *T. labialis* females reach sexual maturity at a smaller size (L_{50}) than *T. candalarius* and *T. hildebrandi* females (41 mm versus 58.23 and 55.22 mm SL, respectively). These differences in size at first sexual maturity may be advantageous for *T. labialis*, as maturation at a smaller size means higher levels of offspring production throughout an individual's lifespan.

Life strategies

Winemiller and Rose (1992) identified three life history strategies in freshwater fish - opportunistic, equilibrium, and periodic - which represent trade-offs among the basic demographic parameters of fecundity, survival, and onset and duration of reproduction. An opportunistic life strategy is characteristic of small-sized species with low juvenile survival that mature at an early age and are associated with habitats with frequent and intense disturbances (Winemiller 1989; Winemiller and Rose 1992). The results of our study that the three species of the genus *Tlaloc* studied here had characteristics that fit this general description: they are small-sized fish (61–111 mm SL), and females reached sexual maturity at small sizes. Furthermore, they are fractional or partial spawners (evidenced by the presence of both immature and mature oocytes). Based on these characteristics, we suggest that the three species of the genus *Tlaloc* present an opportunistic life strategy, as is frequent in many species of the order Cyprinodontiformes (Winemiller 1989; Winemiller and Rose 1992; Schalk et al. 2014).

Conclusions

The life history information generated by the present study provides important basic biological data to inform future research and development of *ex situ* conservation programs. This is particularly urgent for species under conservation threat, such as *T. hildebrandi*, which is currently recognized as threatened (Semarnat 2010; Schmitter-Soto and Vega-Cendejas 2019). This is a situation very similar to that observed for *T. portillorum*, a species endemic to Honduras (Central America) and which is threatened with extinction (Lyons and Matamoros 2020). In sum, the present study represents the first contribution to knowledge on the reproductive biology of *T. labialis* and *T. candalariae*. It also represents one of the first efforts to advance our understanding of the natural history of the species that inhabit the small tributaries of the mid basin of the Grijalva River in southern Mexico.

Authors' contributions

All authors contributed to the study conception and design. Material preparation, data collection, and analysis were performed by MAC, BCVC, AGAD. The first draft of the manuscript was written by EVV, and GCLG, GRC, GSM commented on previous versions of the manuscript. All authors have read and approved the final version of the manuscript, and agreed to be held accountable for all aspects of the work.

Conflict of interest

The authors declare no potential conflict of interest.

Funding

We are grateful for financing from CONAHCYT project A-1-S-19959; UNAM DGAPA PAPIIT IN200820, IN217723 and CONAHCyT A1-S-19959 granted to GSM. As a recipient of one of its scholarships (CVU 381609), the first author thanks the Consejo Nacional de Humanidades Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT or National Council for Humanities, Science, and Technology) for the partial financing.

Availability of data and materials

All data generated or analyzed during this study are included in this published article.

Acknowledgments

The present article contains part of the results obtained by the doctoral dissertation in the program *Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales* (Doctor of Science in the Biodiversity and Conservation of Tropical Ecosystems) being undertaken at the Chiapas University of the Sciences and Arts. Collection permits (SGPA/DGVS/03479/09, SGPA/DGVS/02208/13) were provided by the Ministry of Environment and Natural Resources (SEMARNAT).

References

- Anzueto-Calvo MJ, Velázquez-Velázquez E, Matamoros WA, Cruz Maza BGA, Nettel-Hernanz A. 2017. Effect of conservation of fish in formalin and ethanol on length-weight relationships and condition factor in *Tlaloc labialis* (Günther, 1866). *Journal of Applied Ichthyology*. 33:1184–1186. <https://doi.org/10.1111/jai.13461>
- Bahamonde PA, Munkittrick KR, Martyniuk CJ. 2013. Intersex in teleost fish: are we distinguishing endocrine disruption from natural phenomena? *General and comparative Endocrinology*. 192:25–35. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.04.005>
- Burt A, Kramer DL, Nakatsuru K, Spry CV. 1988. The tempo of reproduction in *Hyphessobrycon pulchripinnis* (Characidae), with a discussion on the biology of 'multiple spawning' in fishes. *Environmental Biology of Fishes*. 22:15–27. <https://doi.org/10.1007/BF00000541>
- Carlander KD. 1969. Handbook of freshwater fishery biology. Ames, USA: Iowa State University Press. 752 pp.
- Caughley G. 1994. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology*. 63:215–244. <https://doi.org/10.2307/5542>
- Cifuentes R, González J, Montoya G, Jara A, Ortiz N, Piedra P, Habit E. 2012. Relación longitud-peso y factor de condición de los peces nativos del río San Pedro (cuenca del río Valdivia, Chile), *Gayana (Concepción)*. 76:86–100. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382012000100009>
- Costa W. 1998. Phylogeny and classification of Rivulidae revisited: origin and evolution of annualism and miniaturization in rivulid fishes (Cyprinodontiformes: Aplocheiloidei). *Journal of Comparative Biology*. 3:33–92.
- De Vlaming V, Grossman G, Chapman F. 1982. On the use of the gonosomatic index. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 73:31–9. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(82\)90088-3](https://doi.org/10.1016/0300-9629(82)90088-3)
- Domínguez-Cisneros SE, Domínguez-Domínguez O, Velázquez-Velázquez E, Pérez-Rodríguez R. 2023. Redescription and diagnoses of the genera *Profundulus* and *Tlaloc* (Cyprinodontiformes: Profundulidae), Mesoamerican endemic fishes. *Neotropical Ichthyology*. 21:e220089. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2022-0089>
- Endler JA. 1986. Natural selection in the wild. Monographs in Population Biology. Princeton, USA: Princeton University Press. 354 pp.
- Enriquez-Valencia CE, Prieto-Mojica CA, Gómez-Balanta FZ. 2022. Regulación genética de la determinación sexual y diferenciación gonadal en peces teleósteos. *Entramado*. 18:1–14. <https://doi.org/10.18041/1900-3803/entramado.1.7607>
- Fontoura NF, Ceni G, Braun AS, Marques CDS. 2018. Defining the reproductive period of freshwater fish species using the Gonadosomatic Index: a proposed protocol applied to ten species of the Patos Lagoon basin. *Neotropical Ichthyology*. 16:e170006. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170006>
- Froese R. 2006. Cube law, condition factors and weight-length relationships: History, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*. 22:241–253. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00805.x>
- García-García A. 2011. La cuenca hidrográfica transfronteriza Grijalva: La danza de Politics-Policy y el mapeo Institucional en México y Guatemala. *Aqua-LAC*. 3:127–140. <https://doi.org/10.29104/phi-aqualac/2011-v3-2-05>
- Gonçalves C, Souza UP, Volcan MV. 2011. The opportunistic feeding and reproduction strategies of the annual fish *Cynopoecilus melanotaenia* (Cyprinodontiformes: Rivulidae) inhabiting ephemeral habitats on southern Brazil. *Neotropical Ichthyology*. 9:191–200. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252011000100019>
- Hudson PF, Hendrickson DA, Benke AC, Varela-Romero A, Rodiles-Hernández R, Minckley WL. 2005. Rivers of Mexico. In: Benke CA, Cushing C, editors. Rivers of North America. Amsterdam: Elsevier Inc. Press. p. 1030–1084.
- Jisr N, Younes G, Sukhn C, El-Dakdouki MH. 2018. Length-weight relationships and relative condition factor of fish inhabiting the marine area of the Eastern Mediterranean city, Tripoli-Lebanon. *The Egyptian Journal of Aquatic Research*. 44:299–305. <https://doi.org/10.1016/j.ejar.2018.11.004>

- Karachle PK, Stergiou KI. 2012. Morphometrics and Allometry in Fishes. In: Wahl C, editor. Morphometrics. Rijeka, Croatia: In Tech Press. p. 65–86.
- Le Cren ED. 1951. Length-weight relationship and seasonal cycle in gonadal weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *The Journal of Animal Ecology*. 20:201–219. <https://doi.org/10.2307/1540>
- Lowe-McConnell RH. 1975. Fish communities in tropical freshwaters. Their distribution, ecology and evolution. London: Longman Press. 337 pp.
- Lozano-Vilano ML, De la Maza-Benignos M. 2017. Diversity and status of Mexican killifishes. *Journal of Fish Biology*. 90:3–38. <https://doi.org/10.1111/jfb.13186>
- Lyons J, Piller KR, Artigas-Azas JM, Dominguez-Dominguez O, Gesundheit P, Köck M, Medina-Nava M, Mercado-Silva N, Ramirez-Garcia A, Findley KM. 2019. Distribution and current conservation status of the Mexican Goodeidae (Actinopterygii, Cyprinodontiformes). *ZooKeys*. 885:115–158. <https://doi.org/10.3897/zookeys.885.38152>
- Lyons TJ, Matamoros WA. 2020. *Tlaloc portillorum*. The IUCN Red List of Threatened Species: e.T125347429A164692340. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T125347429A164692340.en>
- Matamoros WA, McMahan CD, Chakrabarty P, Albert JS, Schaefer JF. 2014. Derivation of the freshwater fish fauna of Central America revisited: Myers's hypothesis in the twenty-first century. *Cladistics*. 31:177–188. <https://doi.org/10.1111/cla.12081>
- Matamoros WA, Schaefer JF. 2010. A new species of *Profundulus* (Cyprinodontiformes: Profundulidae) from the Honduran central highlands. *Journal of Fish Biology*. 76:1498–1507. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02596.x>
- Miller RR. 1955. A systematic review of the Middle American fishes of the genus *Profundulus*. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*. 92:1–64.
- Miller RR, Minckley WL, Norris SM. 2005. Freshwater Fishes of Mexico. Chicago: University of Chicago Press. 652 pp.
- Morcillo F, Omelas-García CP, Alcaraz L, Matamoros WA and Doadrio I. 2016. Phylogenetic relationships and evolutionary history of the Mesoamerican endemic freshwater fish family Profundulidae (Cyprinodontiformes: Actinopterygii). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 94:242–251. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.09.002>
- Nelson JS, Grande TC, Wilson MV. 2016. *Fishes of the World*. Hoboken, USA: John Wiley and Sons Press. 711 pp.
- Neuman RM, Guy CS, Willis DW. 2012. Length-weight, and associated structural indices. In: Zale AV, Parrish DL, Sutton TM, editors. Fisheries techniques. Bethesda, USA: American Fisheries Society Press. p. 637–676.
- Olden JD, Kenaard MJ. 2010. Intercontinental comparison of fish life history strategies along a gradient of hydrologic variability. *American Fisheries Society Symposium*. 73: 83–107.
- Parenti LR. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of Cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 168:335–557.
- Plascencia-Vargas H, González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N, Álvarez-Solís D, Musálem-Castillejos K. 2014. Características físico-bióticas de la Cuenca del río Grijalva. In: González-Espinosa M, Brunel-Manse MC, editors. Montañas, pueblos y agua. Dimensiones y realidades de la cuenca Grijalva. Mexico City: Juan Pablos Editor Press. p. 29–79.
- R Development Core Team. 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Available from: <https://www.r-project.org/>
- Reznick RN, Miles DB. 1989. A review of life history patterns in Poeciliid fishes. In: Meffe GK, Snelson FF, editors. Evolution and ecology of Poeciliid fishes. Englewood Cliffs, USA: Prentice Hall Press. p.125–147.
- Riesch R, Easter T, Layman CA, Langerhans RB. 2015. Rapid human-induced divergence of life-history strategies in Bahamian livebearing fishes (family Poeciliidae). *Journal of Animal Ecology*. 84:1732–1743. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12425>
- Riesch R, Tobler M, Lerp H, Jourdan J, Doumas T, Nosil P, Plath M. 2016. Extremophile Poeciliidae: multivariate insights into the complexity of speciation along replicated ecological gradients. *BMC Evolutionary Biology*. 16:1–15. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0705-1>

- Roa R, Ernst B, Tapia F. 1999. Estimation of size at sexual maturity: An evaluation of analytical and resampling procedures. *Fishery Bulletin*. 97:570–580.
- Sabaj MH. 2020. Códigos para colecciones de historia natural en ictiología y herpetología. *Copeia*. 108:593–669. <https://doi.org/10.1643/ASIHCONDONS2020>
- Saborido RF. 2014. Ecología de la reproducción y potencial reproductivo en poblaciones de peces marinos. Unpublished PhD thesis, Universidad de Vigo, España. 71 pp.
- Schalk CM, Montaña CG, Libson ME. 2014. Reproductive strategies of two Neotropical killifish, *Austrolebias vanderbergi* and *Neofundulus ornatipinnis* (Cyprinodontiformes: Rivulidae) in the Bolivian Gran Chaco. *Revista de Biología Tropical*. 62:109–117. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i1.6567>
- Schmitter-Soto J, Vega-Cendejas M. 2019. *Tlaloc hildebrandi*. The IUCN Red List of Threatened Species: e.T169366A1274187. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T169366A1274187.en>
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental- Especies nativas de México de flora y fauna silvestres- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio- Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. Ciudad de México: SEMARNAT. 77 pp.
- Székely T, Weissing FJ, Komdeur J. 2014. Adult sex ratio variation: implications for breeding system evolution. *Journal of Evolutionary Biology*. 27:1500–1512. <https://doi.org/10.1111/jeb.12415>
- Tamayo LT. 1964. The Hydrography of Middle America. In: Wauchope RT, West CR, editors. Handbook of Middle-American Indians. Austin, USA: University of Texas Press. pp. 84–121.
- Van Der Laan R, Eschmeyer WN, Fricke R. 2014. Family-group names of recent fishes. *Zootaxa*. 3882:1–230. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3882.1.1>
- Vazzoler AE. 1996. Biología da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. Maringá, Spain: Universidade estadual de Maringá Press. 169 pp.
- Velázquez-Velázquez E, Domínguez-Ruiz E, Domínguez-Cisneros SE, Hernández SC, Rodríguez MR. 2007. Monografía de *Profundulus hildebrandi* Miller, 1950, pez endémico de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Mexico: Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. 36 pp.
- Velázquez-Velázquez E, Navarro-Alberto J, Domínguez-Cisneros SE, Vega-Cendejas ME. 2009. Length-weight relationships for 24 fish species in a coastal lagoon of the Mexican South Pacific. *Journal of Applied Ichthyology*. 25:228–229. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2008.01199.x>
- Velázquez-Velázquez E, Schmitter-Soto JJ. 2004. Conservation status of the San Cristobal pupfish *Profundulus hildebrandi* Miller (Teleostei: Profundulidae) in the face of urban growth in Chiapas, Mexico. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 14:201–209. <https://doi.org/10.1002/aqc.605>
- Winemiller KO. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*. 81:225–241. <https://doi.org/10.1007/BF00379810>
- Winemiller KO. 2005. Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 885:872–885. <https://doi.org/10.1139/f05-040>
- Winemiller KO, Rose KA. 1992. Patterns of life-history in North America fishes: implications for population regulations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 49:2196–2218. <https://doi.org/10.1139/f92-242>
- Wootton JR. 1990. Ecology of Teleost Fishes. Fish and Fisheries Series 1. London: Chapman and Hall Press. 404 pp.

Publisher's note: all claims expressed in this article are solely those of the authors and do not necessarily represent those of their affiliated organizations, or those of the publisher, the editors and the reviewers. Any product that may be evaluated in this article or claim that may be made by its manufacturer is not guaranteed or endorsed by the publisher.

This article is distributed under the terms of the Creative Commons Attribution-NonCommercial International License (CC BY-NC 4.0) which permits any noncommercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author(s) and source are credited.

**Evaluation of somatic indexes in the endangered and endemic killifish
Tlaloc hildebrandi (Cyprinodontiformes: Profundulidae).**

Manuel J. Anzueto-Calvo,

Ernesto, Velázquez-Velazquez,

Gorgonio Ruiz-Campos, Brenda G. Cruz Maza

Sara E. Domínguez-Cisneros.

Evaluation of somatic indexes in the endangered and endemic killifish *Tilaloc hildebrandi* (Cyprinodontiformes: Profundulidae)

Manuel J. Anzueto-Calvo^{a,b}, Ernesto Velázquez-Velázquez^a, Gorgonio Ruiz-Campos^c, Brenda G. Cruz Maza^a and Sara E. Domínguez-Cisneros^a

^aColección Ictiológica, Museo de Zoología, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH), Tuxtla Gutiérrez, México; ^bConservación de Ecosistemas Tropicales, Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH Posgrado en Ciencias en Biodiversidad y , Tuxtla Gutiérrez, México; ^cFacultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, México

ABSTRACT

Tilaloc hildebrandi is a small (<130 mm) freshwater fish endemic to Southwest Mexico and is listed as endangered through habitat loss and invasive species. We determine and compare the parameters of the length–weight relationship, relative weight, and condition factor among different populations of the endemic killifish, *T. hildebrandi*. Fulton's condition factor (K), relative weight (Wr), and the length–weight relationship were estimated for three killifish populations throughout its distribution range in the highlands of Chiapas, México. The Wr was significantly lowest in fishes where there are higher anthropogenic activities. The somatic indexes and the length–weight relationships for *T. hildebrandi* are hereby published for the first time in both the scientific literature and databases, such as Fishbase.

ARTICLE HISTORY

Received 2 June 2021
Accepted 28 June 2022

KEYWORDS

Relative weight; Fulton's condition; length–weight relations; killifish; endemic fish

Tilaloc hildebrandi (Miller, 1950), known as Chiapas killifish, is a freshwater fish endemic to highlands of Chiapas, Mexico. This species is listed as threatened by IUCN and Mexican law in the endangered category [1,2] due to its low abundance and confined distributional range [3]. Recently, this species has been subject to environmental pressures due to habitat alterations in the Grijalva River basin produced by urban growth in the valley of San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Nonetheless, new populations have been recently discovered in the upper reaches of the high Usumacinta River in Chiapas, México [4].

Corporal indices have been used widely for fisheries management, conservation, and biomonitoring of environmental stress on fish health. Most commonly used are somatic indexes such as condition factor (CF), relative weight (RW), and length–weight relationship (LWR) [5,6]. Thus, this study aimed to determine and compare the parameters of the length–weight relationship, relative weight, and condition factor among different populations of the endemic killifish, *T. hildebrandi*, through its distribution range, in order to enhance the conservation of this genetic resource.

Fish samples were collected in 18 localities of three populations [7], two populations belonging to the Grijalva basin (The Valley of San Cristóbal and The Chenalhó River basin), and one from the Usumacinta River (Ocosingo) [Figure 1], from December 2014 to August 2017. In the field, specimens were fixed in a 10% formaldehyde solution, stored for 2 days, and then transferred to a 70% ethanol solution for final

preservation. The standard length (mm) and weight (g) measurements were taken from all the specimens of each population.

The fish length–weight relationships were considered to be allometric growth models. The LWR was determined for each population and all specimens using the allometric equation [8]. Relative weight was calculated for each fish as Neumann et al. [9]. Fulton's condition factor (K) was calculated using the equation of Fulton [10].

Since our data did not follow the assumptions for parametric measurement, a Kruskal–Wallis was implemented in order to test for significant differences between the different populations for both somatic indexes: Wr and K. The statistical significance level of the coefficient of determination (r^2) and 95% confidence intervals (95%CI) of a and b in the LWR relationships were also estimated [11]. All analyses were performed with the use of the statistical software R 3.0.2 [12] using the “CAR” package [13].

A total of 632 fish individuals were collected (scientific collection permit: SGPA/DGVS/00488/16). The population name, sample size (n), minimum and maximum standard length, intercept a , slope b , 95% confidence intervals of a and b , and coefficient of determination (r^2) are summarized in Table 1. The LWR relationship for the Chiapas killifish along assessed populations, showed a positive allometric growth ($b = 3.156$) (LLb = 3.134, ULb = 3.178). However, the separate analysis of the three populations showed significant variations in the value of b ;

CONTACT Ernesto Velázquez-Velázquez  ernesto.velazquez@unicach.mx

© 2022 The Author(s). Published by Informa UK Limited, trading as Taylor & Francis Group.
This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

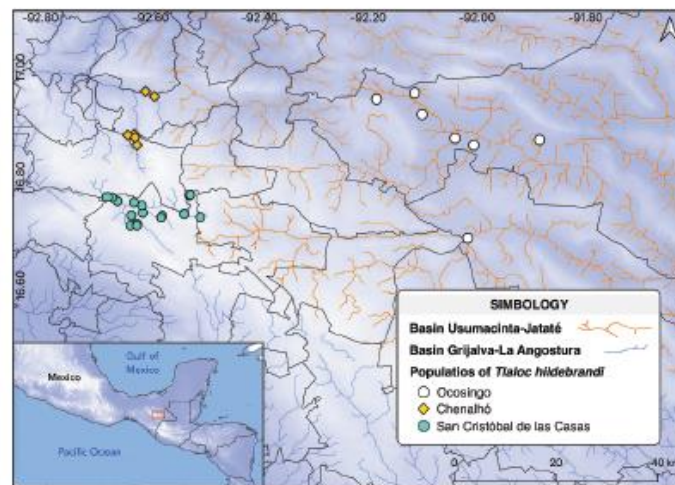


Figure 1. Localities of fish sampling *Tlaloc hildebrandi* in Chiapas, Mexico.

Table 1. Parameters of the length–weight relationship of *T. hildebrandi* in three populations the highlands of Chiapas, México.

Population	n	Min	Max	a	LL(a)	UL(a)	b	LL(b)	UL(b)	r ²
Chenalhó	338	1.2	11.1	0.014	0.014	0.015	3.198	3.176	3.22	0.996
Ocosingo	167	1.7	8.1	0.02	0.017	0.023	2.904	2.797	3.012	0.945
San Cristóbal	127	1.7	10.8	0.013	0.012	0.014	3.193	3.151	3.234	0.995
All	632	1.2	11.1	0.015	0.014	0.015	3.156	3.134	3.178	0.992

Maximal standard length (cm); W. Min-Max = minimal and maximal weight (g); a and b = length–weight relationship parameters; IC (a) and IC (b) = confidence intervals at 95% of a and b; r² = coefficient of determination.

the parameter *b* ranged from 2.904 (isometric growth) (Ocosingo) to 3.198 and 3.193 (positive allometric growth) (Chenalhó and San Cristóbal, respectively). All relations were statistically significant ($P < 0.001$), with high *r*² values ranging from 0.945 (Ocosingo) to 0.996 (Chenalhó) [Table 1].

The average relative weight (Wr) for all combined populations was 1.00 (SD = 0.19); with the San Cristóbal population having the lowest average value (0.96, SD = 0.13), while the highest average value was found in the Ocosingo population (1.02, SD = 0.32) [Table 2]. Significant differences were found in the relative weight between populations ($H = 22.695$, $P < 0.0001$).

Fulton's condition index (K) for all combined populations has an average value of 1.88 ± 0.36 , with the lowest average value for the Ocosingo population (1.82 ± 0.52) and the highest average value for the San Cristóbal population (1.94 ± 0.22) [Table 2].

Table 2. Values of the relative weight (Wr) and the index of condition Fulton (K) of *T. hildebrandi* in three populations of different municipalities of the highlands of Chiapas, México.

Population	n	Wr	SD (Wr)	K	(SD) K
Chenalhó	338	1.00	0.12	1.89	0.30
Ocosingo	167	1.02	0.32	1.82	0.52
San Cristóbal	127	0.96	0.09	1.94	0.22
All	632	1.00	0.19	1.88	0.36

n = number of individuals; SD = standard deviation.

Significant differences were found among the compared populations in the condition factor K ($H = 45.065$, $p < 0.0001$).

Condition indices provide a useful assessment of the plumpness and physiological well-being of fishes. Such indices provide an indirect means of evaluating ecological relations and the effects of various management strategies [14]. In addition, the corporal indices have been commonly used for biomonitoring of environmental stress on fish health [15–17]. In this study, Wr was significantly lowest in fishes from San Cristóbal where there are higher anthropogenic activities [3]. These Wr values cannot be related to fish sex or reproductive processes because the fish samples were collected in different periods. Data collected throughout the sampling period are not representative of a particular season. Therefore, the estimated parameters Wr should be treated as mean annual values. Although our study has not investigated the influence of environmental stress on *T. hildebrandi*, the lowest values of Wr in fish from San Cristóbal could be related to a higher presence of environmental stressors (sewage water, parasites, and invasive species, among others) [3]. The introduction of invasive alien species has been documented in San Cristóbal (*Micropterus salmoides*, *Oncorhynchus mykiss*, *Cyprinus carpio*); further risk factors related to urban growth included sewage pollution of streams, as well as habitat destruction (lakes dried up

for house construction or maize culture), fragmentation (dams), and modification (destruction of riparian vegetation, garbage accumulation, silting) [3]. Despite the above, there is still little literature related to the physical-chemical parameters of water for the other two sites (Chenalhó and Ocosingo). However, some parameters documented in the Chenalhó River indicate a better quality of water at this site [18].

The spatial variation in the type of growth (b), as well as the significant difference in the value of weight and condition factor of the Chiapas killifish (*T. hildebrandi*), could be influenced by multiple factors both biotic and abiotic related to the temperature, sex, season, stage of maturity, stomach content, competition, food availability, habitat quality and human perturbation among other factors [19,20].

The values of a and b for the three populations in this study were within the limits reported by Froese [5], although these parameters varied significantly among the populations studied. We recorded that the exponent b values were higher than 3 ($b > 3$) in two populations (Chenalhó and San Cristóbal); thus, both populations could be categorized as populations displaying an allometric positive growth pattern, while the population of Ocosingo exhibited an isometric growth pattern ($b = 3$). LeCren [21] pointed out that intraspecific variations in the length-weight relationship might be because of variations in ecological conditions of habitats and physiology or either of them, which were not considered in the present study.

Finally, our study provides an estimate of somatic indices and length-weight relationships for *T. hildebrandi*, and these results are published for the first time in both the scientific literature and databases, such as Fishbase [22]. This information has very interesting implications for the conservation efforts in the freshwater fish diversity in regions of scarce information with high conservation priority, such as the Chiapas highlands basins. Endemic taxa may become extinct before population-level studies are completed, but such studies should form part of the basis for any conservation program. Due to the low genetic diversity of *T. hildebrandi* [7], it is necessary to establish ex situ reproductive stocks as a first step in the conservation of its genetic diversity. This, along with in situ strategies, will allow for the persistence of the species. Particular conservation efforts should be directed to the population of San Cristóbal (Amarillo subbasin) due to strong environmental pressure, low catches per unit of effort (a small population size), and low genetic flow with the rest of the populations.

Acknowledgments

We thank the staff of the UNICACH museum of zoology, especially to Adán E. Gómez González*, Jorge Lievano, Jesús Hernández and Alejandro Jamangapé, for the

support in fieldwork. We thank Diego Ardon and Alejandro Nettel for their contribution in the revision of this manuscript.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the author(s).

ORCID

Ernesto Velázquez-Velázquez  <http://orcid.org/0000-0003-1884-0502>

References

- [1] Diario Oficial (DOF). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección Ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de. Segunda Sección: México: D.F. 2010, 78.
- [2] Schmitter-Soto J, Vega-Cendejas M. *Tlaloc hildebrandi*. The IUCN red list of threatened species 2019: e. T169366A1274187 [Downloaded on 21 January 2020]. Available from: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T169366A1274187.en>.
- [3] Velázquez-Velázquez E, Schmitter-Soto JJ. Conservation status of the San Cristóbal pupfish *Profundulus hildebrandi* miller (Teleostei: profundulidae) in the face of urban growth in Chiapas, Mexico. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. 2004;14(2):201–209.
- [4] Domínguez-Cisneros SE, Velázquez-Velázquez E, Anzueto-Calvo M. Ampliación de la distribución geográfica del popoyote de San Cristóbal *Tlaloc hildebrandi* (Miller 1950), (Cyprinodontiformes: profundulidae). LACANDONIA. 2017;11(2):13–18.
- [5] Froese R. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. J Appl Ichthyol. 2006;22(4):241–253.
- [6] Montenegro D, Gonzalez MT. Evaluation of somatic indexes, hematology and liver histopathology of the fish *Labrisomus philippii* from San Jorge Bay, northern Chile, as associated with environmental stress. Rev Biol Mar Oceanogr. 2012;47(1):99–107.
- [7] Beltrán-López RG, González-Díaz AA, Soria-Barreto M, et al. Genetic diversity and structure of one of the most endangered freshwater fish species in Mexico: *Tlaloc hildebrandi* (Miller, 1950) and recognition of its evolutionarily significant units. PeerJ. 2021;9:e11952.
- [8] Ricker WE. Linear regressions in fisheries research. J Fish Res Board Can. 1973;30(3):409–434.
- [9] Neumann RM, Guy CS, Willis DW. Length, weight, and associated indices. In: Fisheries techniques. 3rd ed. Bethesda: Maryland: American Fisheries Society; 2012. p. 637–676.
- [10] Fulton TW. The rate of growth of fishes. Twenty-second Annual Report, 1904;141–241.
- [11] Zar JH. Análisis bioestadístico. 4th ed. Nueva Jersey (NJ): Prentice Hall Press; 1999.

- [12] R Development Core Team. Version 2013 (accessed 2017 Jan 26). Available from: R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>
- [13] Fox J, Weisberg S. An R companion to applied regression. 2nd ed. Thousand Oaks: CA; 2011.
- [14] Murphy BR, Willis DW, Springer TA. The relative weight index in fisheries management: status and needs. *Fisheries*. 1991;16(2):30–38.
- [15] Barker DE, Khan RA, Hooper R. Bioindicators of stress in winter flounder, *Pleuronectes americanus*, captured adjacent to a pulp and paper mill in St. George's Bay, Newfoundland. *Can Fish Aquat Sci*. 1994;51(10): 2203–2209.
- [16] Khan RA, Payne JF. A multidisciplinary approach using several biomarkers, including a parasite, as indicators of pollution: a case history from a paper mill in Newfoundland. *Parassitologia*. 1997;39(3):183–188.
- [17] Andreu-Soler A, Ruiz-Campos G. Effects of exotic fishes on the somatic condition of the endangered killifish *fundulus lima* (Teleostei: fundulidae) in Oases of baja California Sur, Mexico. *Southw Naturalist*. 2013;58(2):192–20.
- [18] Cruz-Maza BG. Historia de vida y ecología de *Tlaloc hildebrandi* (Miller, 1950) en los altos de Chiapas, México. [master's thesis]. Tuxtla Gutiérrez (TG): Universidad de Ciencias y artes de Chiapas; 2018.
- [19] Pauly D. Some simple methods for the assessment of tropical fish stock. *FAO Fish Tech Pap*. 1983;234.
- [20] Blackwell BG, Brown ML, Willis DW. Relative weight (W_r) status and current use in fisheries assessment and management. *Rev Fish Sci*. 2000;8(1):1–44.
- [21] Le Cren ED. The length–weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J Anim Ecol*. 1951;20(2):201–219.
- [22] Froese R, Pauly D (eds.). FishBase. [Version February/ 2017]. World Wide Web Electronic Publication. Available from: <http://www.fishbase.org>

IX. DISCUSIÓN GENERAL

Se ha documentado de una manera considerable, avances en el conocimiento de la taxonomía, ecología y conservación de los profundúlidos (Miller, 1955; Velázquez-Velázquez & Schmitter-Soto, 2004; Beltrán-López et al., 2021; Morcillo et al. 2016; Dominguez-Cisneros et al., 2023; Soria-Barreto et al., 2023; Calixto-Rojas et al., 2021); sin embargo el conocimiento de la edad y aspectos de historia de vida, para este grupo, es escaso, siendo una parte integral y necesaria en los estudios poblacionales de peces, por la utilidad en la evaluación de la dinámica poblacional, tales como el crecimiento, mortalidad y reclutamiento (Ruíz-Campos et al., 2019), así como estudios que describen los compromisos asociados a la distribución de energía entre las funciones vitales de crecimiento, mantenimiento y reproducción (Lev & Yampolsky, 2001).

9.1 Edad y crecimiento de las especies mexicanas del género *Tlaloc*

El tipo de crecimiento encontrado para las especies mexicanas del género *Tlaloc* fue alométrico positivo, estos resultados se comportan dentro de los límites reportados por Froese (2006), y coincide con Cruz Maza (2018), para *T. hildebrandi*, y Anzueto-Calvo et al. (2017) y Aguilar-Decelis (2023), para *T. candalaria* y *T. labialis* respectivamente. La variación de este parámetro, registrado por Anzueto-Calvo et al. (2022), en una población de *T. hildebrandi*, está en función de diversas condiciones ecológicas y biológicas, como la disponibilidad de alimento, la tasa de alimentación, el desarrollo gonadal y el período de desove (Bagenal & Tesch, 1978). La variación en *T. labialis*, reportada por Velázquez-Velázquez et al. (2015), se considera que es debido a muestras no representativas numéricamente o a especies particulares que presentan cambios morfológicos notables durante su ontogenia (Froese, 2006).

Este estudio es el primero en utilizar anillos anuales de otolitos *sagitta*, en las especies mexicanas del género *Tlaloc*, para analizar la edad y el crecimiento en una zona subtropical. Se describe una relación lineal entre el radio total del otolito (RT) y la longitud del pez (LP), al igual que en escamas del ciprinodóntido *Fundulus lima* (Ruiz-Campos et al., 2019). Se confirma la periodicidad anual en la formación de anillos en el otolito sagital de *T. hildebrandi*, también se observa en otras especies de muchos teleósteos (Jones, 1986). En

muchas especies de peces óseos, el análisis de tipo de borde de los otolitos sagitales ha mostrado un fuerte ciclo estacional en la formación de anillos, correspondiente a una zona opaca y una zona translúcida por año. Para *T. hildebrandi*, *T. candalarius* y *T. labialis*, el momento de formación de la zona translúcida coincidió con la disminución de la temperatura del agua, muy similar a lo que Beckman & Wilson (1995) reportan en un período invernal (otoño-invierno).

Se registraron hasta siete años de edad mediante la lectura de los otolitos en las especies mexicanas del género *Tlaloc*. Los otolitos han sido empleados como estructuras duras para la estimación del tamaño en los peces, mediante la técnica de retrocálculo (Hare & Cowen, 1995). Se considera que el fenómeno de Lee (Ricker, 1975; 1992; Quist et al., 2012; Shoup & Michaletz, 2017), influyó en las diferencias de las longitudes retrocalculadas en estas especies. La constante de crecimiento de von Bertalanffy, (k), es uno de los parámetros de crecimiento, esencial para el desarrollo de programas de gestión de recursos y ecosistemas (Froese & Pauly, 2000; Gubiani et al., 2012). Las especies *T. candalarius* y *T. labialis* presentaron valores de k que corresponde a especies con un tipo de crecimiento ligeramente lento, mientras que *T. hildebrandi* muestra un crecimiento intermedio. De acuerdo con Liu et al. (2022) especies con valores de k entre 0.20 a 0.50 son especies de crecimiento rápido y valores entre 0.05 a 0.10 son especies de crecimiento lento. La demografía basada en la edad es fundamental para la gestión de las poblaciones de peces silvestres. Las estimaciones de la edad de los individuos pueden determinar las tasas de cambio en parámetros clave del ciclo de vida. Estas características basadas en la edad son cruciales para el análisis de la viabilidad poblacional de especies en peligro de extinción y para el desarrollo de estrategias de conservación (Jensen et al., 2009; Hasler et al., 2011; Cooke et al., 2012).

10.2 Historias de vida de las especies del género *Tlaloc*

Como parte de los índices somáticos, el tipo de crecimiento de las especies mexicanas del género *Tlaloc*, presentaron alometría positiva, en el análisis que incluyó machos y hembras, lo que indica una mayor ganancia proporcional en peso que en longitud (Froese, 2006), sin embargo, solamente en las hembras de *T. candalarius*, se presentaron valores de isometría, se considera que esta diferencia se debe a que los valores de la relación longitud-peso en los peces se ven afectados por muchos factores, incluyendo el hábitat, la estacionalidad, el sexo, la dieta y el tipo y tiempo de preservación (Froese, 2006; Karachle & Stergiou, 2008;

Anzueto-Calvo et al., 2017), pero también puede estar asociada con el bajo número de hembras muestreadas, dado que, en promedio, sus valores de LWR fueron menos de la mitad de los obtenidos para los machos muestreados, y de acuerdo a Carlander (1969) y Froese (2006), las diferencias en los valores de LWR son frecuentemente el producto de muestras numéricamente no representativas.

De acuerdo con los valores de Kr, las condiciones de los peces mexicanos del género *Tlaloc*, son buenas (valores cercanos a 1), sin embargo, la diferencia del valor de Kr entre especies se atribuye a la forma más robusta de *T. candalarius* y *T. hildebrandi*, en comparación a *T. labialis*, esta especie presentó el valor más bajo de este parámetro. Este parámetro refleja las circunstancias físicas y biológicas, así como las fluctuaciones en el crecimiento que ocurren debido a las interacciones entre las condiciones de alimentación, las infecciones parasitarias y los factores fisiológicos (Le Cren, 1951).

Los valores más altos del IGS de las especies mexicanas del género *Tlaloc*, se presentaron en la temporada de estiaje, con una diferencia significativa con relación a la temporada de lluvias. Estos resultados concuerdan con Velázquez-Velázquez et al. (2007) para *T. hildebrandi*. Se plantea que estas especies poseen una mayor actividad reproductiva al abarcar ambas temporadas, de acuerdo con Burt et al. (1988) el desove múltiple y las temporadas reproductivas prolongadas en los peces se asociaban con ambientes con menor variación estacional y peces de menor tamaño corporal, también consideran que los peces tropicales tienen mayor probabilidad de desoves múltiples que las especies templadas.

Se observó una correlación positiva entre la longitud y el peso corporal, de las especies mexicanas del género *Tlaloc*. La fecundidad media y absoluta más alta se presentó en *T. hildebrandi*, se considera que es debido a que fueron peces de mayor tamaño; de acuerdo con Wootton (1990), la fecundidad puede aumentar con el incremento del tamaño corporal, variar dentro y entre especies, y diferir entre estaciones. Esta relación también se ha observado en varias especies de Cyprinodontiformes (Reznick & Miles, 1989; Gonçalves et al., 2011; Schalk et al., 2014) y otras especies de peces de agua dulce (Lowe McConnell, 1975).

La proporción sexual de *T. candalarius* y *T. hildebrandi* fue diferente a 1:1, únicamente *T. labialis* registró una proporción sexual similar a 1:1. Las proporciones sesgadas de machos

y hembras pueden deberse a proporciones sesgadas al nacer, mortalidad juvenil y/o adulta diferencial según el sexo, diferentes tiempos de maduración en cada sexo y diferencias sexuales en la dispersión (Székely et al., 2014).

Para este estudio se reporta que las hembras de *T. labialis* alcanzan la madurez sexual a una talla menor (L50) que las hembras de *T. candalarius* y *T. hildebrandi*, estas diferencias de tamaño en la primera madurez sexual pueden ser ventajosas para *T. labialis*, ya que la maduración a un tamaño menor implica una mayor producción de crías a lo largo de la vida. De acuerdo con Gulland (1971), Csirke (1980) y García-Alberto (2010) la talla de madurez varía en función del tiempo, el ambiente y la presión pesquera, como una estrategia reproductiva (Gulland, 1971; Csirke, 1980; García-Alberto, 2010).

En este estudio sugerimos que las tres especies mexicanas del género *Tlaloc* presentan una estrategia de vida oportunista, como es frecuente en muchas especies del orden Cyprinodontiformes (Winemiller, 1989; Winemiller & Rose, 1992; Schalk et al., 2014). Una estrategia de vida oportunista es característica de las especies de pequeño tamaño con baja supervivencia juvenil, que maduran a una edad temprana y se asocian a hábitats con perturbaciones frecuentes e intensas (Winemiller, 1989; Winemiller & Rose, 1992). Los resultados de nuestro estudio indican que las tres especies del género *Tlaloc* estudiadas aquí presentaron características que se ajustan a esta descripción general: son peces de tamaño pequeño (61–111 mm LE) y las hembras alcanzaron la madurez sexual a tamaños pequeños.

X. CONCLUSIONES GENERALES

La información presentada en este estudio evalúa las variaciones relacionadas con los índices somáticos, la reproducción y la edad y crecimiento de las especies mexicanas del género *Tlaloc*, que nos permite sugerir algunas de las conclusiones más importantes:

El tipo de crecimiento encontrado para las especies mexicanas del género *Tlaloc* fue alométrico positivo, lo que indica una mayor ganancia proporcional en peso que en longitud.

Se registraron hasta siete años de edad mediante la lectura de los otolitos en las especies mexicanas del género *Tlaloc*. Este estudio es el primero en utilizar anillos anuales de otolitos *sagitta*, en las especies mexicanas del género *Tlaloc*, para analizar la edad y el crecimiento. Se describe una buena relación lineal entre el radio total del otolito y la longitud del pez y se confirma la periodicidad anual en la formación de anillos en el otolito sagital de *T. hildebrandi*.

De acuerdo con la constante de crecimiento de von Bertalanffy, (k), las especies *T. candalarius* y *T. labialis* presentaron un tipo de crecimiento más lento que el de *T. hildebrandi*. Estas características basadas en la edad son cruciales para el análisis de la viabilidad poblacional de especies en peligro de extinción y para el desarrollo de estrategias de conservación.

Las condiciones de los peces mexicanos del género *Tlaloc*, son buenas con valores de K_r cercanos a 1.

Los valores más altos del IGS de las especies mexicanas del género *Tlaloc*, se presentaron en la temporada de estiaje.

La fecundidad media de *T. candalarius* fue de 344.36 (error estándar= 19.48), de *T. labialis* fue 394.45 (27.52) y *T. hildebrandi* 1099.06 (124.48), esta última también presentó la fecundidad absoluta más alta, se considera que es debido a que fueron peces de mayor tamaño.

La proporción sexual (macho: hembras) fue de 1:1 solamente en *T. labialis* mientras que en *T. candalarius* y *T. hildebrandi* se registró una proporción sexual de (1:0.41 y 1:1.9, respectivamente).

Los resultados de este estudio y su análisis nos permiten concluir que la estrategia de historia de vida adaptativa, para las tres especies mexicanas del género *Tlaloc* es la estrategia de vida oportunista, la cual es muy frecuente en muchas especies del orden Cyprinodontiformes.

Esta información sobre historia de vida generada por el presente estudio proporciona datos biológicos básicos importantes para fundamentar la investigación y el desarrollo futuros de programas de conservación ex situ de estas especies; una de ellas (e.g. *T. hildebrandi*) protegida en leyes nacionales e internacionales y que fungen como controladores biológicos de insectos vectores de enfermedades epidemiológicas comunes en Chiapas, al ser consumidores de larvas de insectos.

Este estudio representa una de las primeras contribuciones al conocimiento de la biología reproductiva de *T. labialis* y *T. candalarius*. También representa uno de los primeros esfuerzos para avanzar en la comprensión de la historia natural de las especies que habitan los pequeños afluentes de la cuenca media del río Grijalva en el sur de México.

XI. LITERATURA GENERAL

- Aguilar-Decelis A. G. (2023). Aspectos reproductivos de *Tlaloc candalarius* (Hubbs, 1924), en la subcuenca del río San Vicente, Tzimol, Chiapas. (Tesis de licenciatura, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas).
- Anzueto-Calvo M.J., Velázquez-Velazquez E., Matamoros W.A., Cruz Maza B.G.A. & Nettel-Hernanz A. (2017). Effect of conservation of fish in formalin and ethanol on length-weight relationships and condition factor in *Tlaloc labialis* (Günther, 1866). *Journal of Applied Ichthyology*. 33(6):1184-1186.
<https://doi.org/10.1111/jai.13461>.
- Anzueto-Calvo M. J., Velázquez-Velázquez E., Ruiz-Campos G., Cruz-Maza B. G. & Domínguez-Cisneros S. E. (2022). Evaluation of somatic indexes in the endangered and endemic killifish *Tlaloc hildebrandi* (Cyprinodontiformes: profundulidae). *Neotropical Biodiversity*, 8(1): 267-270.
- Bagenal T. B. & Tesch F. W. (1978). Edad y Crecimiento. En: Bagenal, T., Ed., *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*, 3.^a edición. IBP Handbook No. 3, Blackwell Science Publications, Oxford.
- Beckman D. & Wilson A. (1995). Seasonal timing of opaque zone formation in fish otoliths. In: Secor, DH, JM Dean & SE Campana (eds), *Recent developments in fish otolith research*. 27-43. University of South Carolina Press.
- Beltrán-López R. G., González-Díaz A. A., Soria-Barreto M., Garduño-Sánchez M. A., Xochitla-Castrejón C., Rodiles-Hernández R. & Ornelas-García C. P. (2021). Genetic diversity and structure of one of the most endangered freshwater fish species in Mexico: *Tlaloc hildebrandi* (Miller, 1950) and recognition of its evolutionarily significant units. *Peer J*, 9: e11952.
<https://doi.org/10.7717/peerj.11952>
- Burt A., Kramer D. L, Nakatsuru K., & Spry C.V. (1988). The tempo of reproduction in *Hyphessobrycon pulchripinnis* (Characidae), with a discussion on the biology of 'multiple spawning' in fishes. *Environmental Biology of Fishes*. 22:15-27. <https://doi.org/10.1007/BF00000541>
- Calixto-Rojas M., Lira-Noriega A., Rubio-Godoy M., Pérez-Ponce de León G. & D. Pinacho-Pinacho C. (2021). Phylogenetic relationships and ecological niche

conservatism in killifish (Profundulidae) in Mesoamerica. *Journal of Fish Biology*. 99 (2): 396-410.

- Carlander K. D. (1969). Handbook of freshwater fishery biology. Ames (IA): Iowa State University Press. 752 pp.
- Cooke S. J., Paukert C. & Hogan Z. (2012). Peces de río en peligro de extinción: factores que dificultan la conservación y restauración. *Investigación de especies en peligro de extinción*. 17 (2): 179-191.
- Cruz Maza B. G. A. (2018). *Historia de vida y ecología de Tlaloc hildebrandi (Miller, 1950) en los altos de Chiapas, México*. (Tesis de maestría, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas).
- Csirke B. (1980). Introducción a la dinámica de poblaciones de peces. Food & Agriculture Org. Documento Técnico Pesca. (192):82
- Domínguez-Cisneros S.E, Domínguez-Domínguez O., Velázquez-Velázquez E. & Pérez-Rodríguez R. (2023). Redescription and diagnoses of the genera *Profundulus* and *Tlaloc* (Cyprinodontiformes: Profundulidae), Mesoamerican endemic fishes. *Neotropical Ichthyology*. 21(1). <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2022-0089>.
- Froese R. (2006). Cube law, condition factors and weight-length relationships: History, meta- analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*. 22: 241-253. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00805.x>
- Froese R. & Pauly D. (Eds.) 2000. FishBase: concepts, design and data sources. Los Baños, Laguna, Philippines: International Center for Living Aquatic Resources Management.
- García-Alberto G. (2010). Reproducción de la sardina del pacífico *Sardinops sagax* (Jenyns, 1842) en la región sur de la Corriente de California (Tesis de maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas).
- Gómez-Márquez J. L. (1994). Métodos para determinar la edad en los organismos acuáticos. FES Zaragoza, UNAM, México, D.F. 89 p.
- Gómez-Ponce M. A., Granados-Flores K., Padilla C., López-Hernández M. & Núñez-Nogueira G. (2011). Edad y crecimiento del híbrido de tilapia *Oreochromis niloticus* & *Oreochromis aureus* (Perciformes: Cichlidae) en la represa “Zimapán” Hidalgo, México. *Revista de Biología Tropical*, 59(2), 761-770.

- Gonçalves C., Souza U.P. & Volcan M.V. (2011). The opportunistic feeding and reproduction strategies of the annual fish *Cynopoecilus melanotaenia* (Cyprinodontiformes: Rivulidae) inhabiting ephemeral habitats on southern Brazil. *Neotropical Ichthyology*. 9(1):191-200. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252011000100019>.
- Gubiani É. A., Gomes L. C. & Agostinho A. A. (2002). Estimates of population parameters and consumption/biomass ratio for fishes in reservoirs, Paraná State, Brazil. *Neotropical Ichthyology*. 10: 177-188.
- Gulland J.A. (1971). The Fish Resources of the Oceans. Surrey (England): Fishing News (Books) Ltd. 255 p.
- Hansen J. E., Cousseau M. B. & Gru D. L. (1984). Características poblacionales de la anchoíta (*Engraulis anchoita*) del Mar Argentino. Parte I. El largo medio al primer año de vida, crecimiento y mortalidad. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 4: 21-48.
- Hare J. A. & Cowen R. K. (1995). Effect of age, growth rate, and ontogeny on the otolith size–fish size relationship in bluefish, *Pomatomus saltatrix*, and the implications for back-calculation of size in fish early life history stages. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 52(9): 1909-1922.
- Hasler C. T., Donaldson M. R., Sunder R. P., Guimond E., Patterson D. A., Mossop B., Hinch S. G. & Cooke S. J. (2011). Osmoregulatory, metabolic, and nutritional condition of summer-run male Chinook salmon in relation to their fate and migratory behavior in a regulated river. *Endangered Species Research*. 14(1): 79-89.
- Hernández C. J. (2012). Ecología de la reproducción del bolín yucateco *Floridichthys polyommus* (Hubbs 1936) en el Sistema lagunar La Carbonera, Yucatán. Tesis de Licenciatura. Universidad del Mar. Campus Puerto Ángel, Oaxaca, México.
- Hutchings J.A. (2002). Life histories of fish. In: Hart PJB & JD Reynolds (eds). *Fish biology*, pp. 149-174. Blackwell Science, Oxford.
- Jensen O. P., Gilroy D. J., Hogan Z., Allen B. C., Hrabik T. R., Weidel B. C., Chandra S. & Zanden M. J. V. (2009). Evaluating recreational fisheries for an

endangered species: a case study of taimen, *Hucho taimen*, in Mongolia. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences*. 66(10): 1707–1718.

- Jones C. M. (1986). Determining age of larval fish with the otolith increment technique. *Fishery Bulletin*, 84: 91-103.
- Karachle P. K. & Stergiou K.I. (2012). Morphometrics and Allometry in Fishes. In: Wahl C, editor. Morphometrics. Rijeka: In Tech Press. p. 65–86.
- Le Cren E.D. (1951). Length-weight relationship and seasonal cycle in gonadal weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *The Journal of Animal Ecology*. 20:201-219. <https://doi.org/10.2307/1540>.
- Lev Y. & Yampolsky L. Y. (2001). Life History Theory. *Encyclopedia of life sciences*.
- Liu F., Yongo E., Liang Z., Fu Q., Huang B., Cai X. W. & Guo Z. (2022). Edad, crecimiento, biología reproductiva y mortalidad de *Cranoglanis multiradiatus*, un pez de agua dulce amenazado en la isla de Hainan, China. *Journal of Applied Ichthyology*, 38 (2): 184-193.
- Lowe-McConnell R. H. (1975). Fish communities in tropical freshwaters. Their Distribution, Ecology and Evolution. London (NY): Longman Press. 337 pp.
- Lyons T. J. & Matamoros W. A. (2020). *Tlaloc portillorum*. The IUCN Red List of Threatened Species: e.T125347429A164692340. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T125347429A164692340.en> (accessed 11 July 2023).
- Miller R. R, Minckley W. L & Norris S. M. (2005). Freshwater Fishes of Mexico. Chicago (I): University of Chicago Press. 652 pp.
- Miller R. R. (1955). A systematic review of the Middle American fishes of the genus *Profundulus*. Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology of the University of Michigan. 92:1-64.
- Morcillo F., Ornelas-García C. P., Alcaraz L., Matamoros W. A. & Doadrio I. (2016). Phylogenetic relationships and evolutionary history of the Mesoamerican endemic freshwater fish family Profundulidae (Cyprinodontiformes: Actinopterygii). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 94:242-251. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.09.002>.

- Nelson J. S., Grande T. C. & Wilson M. V. (2016). *Fishes of the World*. Hoboken (NJ): John Wiley and Sons Press. 711 pp.
- Olden J. D. & Kenaard M. J. (2010). Intercontinental comparison of fish life history strategies along a gradient of hydrologic variability. *American Fisheries Society Symposium*. 73: 83-107.
- Olinger C. T., Peoples, B. K. & Frimpong E. A. (2016). Reproductive life history of *Heterandria bimaculata* (Heckel, 1848) (Poeciliinae: Poeciliidae) in the Honduran interior highlands: trait variation along an elevational gradient. *Neotrop. Ichthyol.*, 14 (1), 10. e150050
- Parenti L. R. (1981). A phylogenetic and biogeographic analysis of Cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 168:335-557.
- Quist M. C., Pegg M. A. & DeVries D. R. (2012). Age and growth. In A. Zale, D. Parrish, & T. Sutton (Eds.), *Fisheries techniques*. (3rd Ed, pp. 677-731). Bethesda, Maryland: American Fisheries Society.
- Reznick R. N & Miles D. B. (1989). A review of life history patterns in Poeciliid fishes. In: Meffe GK and Snelson FF, editors. *Evolution and ecology of Poeciliid fishes*. Englewood Cliffs (NJ): Prentice Hall Press. p.125-147.
- Ricker W. E. (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*. 191: 382 p.
- Ricker W. E. (1992). Back-calculation of fish lengths based on proportionality between scale and length increments. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences*. 49:1018-1026.
- Ruiz-Campos G., Arista-Palacios V. B. & Andreu-Soler A. (2019). Edad y crecimiento del pez *Fundulus lima* (Cyprinodontiformes: Fundulidae) en el río La Purísima, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical*. 67(6): 1461-1472.
- Sadava D. & Purves W. H. (2009). *Vida/Life: La ciencia de la biología/The Science of Biology*. Ed. Médica Panamericana.
- Schalk C. M., Montaña C. G. & Libson M. E. (2014). Reproductive strategies of two Neotropical killifish, *Austrolebias vanderbergi* and *Neofundulus ornatipinnis*

(Cyprinodontiformes: Rivulidae) in the Bolivian Gran Chaco. *Revista de Biología Tropical*. 62(1):109-117. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i1.6567>

- Shoup D. E. & Michaletz P. H. (2017). Growth estimation: Summarization. In Quist M. C. and Isermann D. A. (Eds.), *Age and growth of fishes: Principles and techniques*. (pp. 233-264). Bethesda, Maryland: American Fisheries Society.
- Soria-Barreto M., González-Díaz A. A., Rodiles-Hernández R. & Ornelas-García C. P. (2023). Estimating the population size and habitat quality of the Endangered fish Tlaloc hildebrandi in Mexico. *Endangered Species Research*. 50: 17-30.
- Székely T., Weissing F. J. & Komdeur J. (2014). Adult sex ratio variation: implications for breeding system evolution. *Journal of evolutionary biology*. 27(8): 1500-1512. <https://doi.org/10.1111/jeb.12415>.
- Velázquez-Velázquez E. & Schmitter-Soto J. J. (2004). Conservation status of the San Cristobal pupfish *Profundulus hildebrandi* Miller (Teleostei: Profundulidae) in the face of urban growth in Chiapas, Mexico. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 14(2): 201-209. <https://doi.org/10.1002/aqc.605>.
- Velázquez-Velázquez E., Domínguez-Ruiz E., Domínguez-Cisneros S. E., Hernández-Sánchez J. C. & Rodríguez Martínez R. K. (2007). Monografía de *Profundulus hildebrandi* Miller, 1950, pez endémico de Chiapas. UNICACH. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Velázquez-Velázquez E., Maza-Cruz M., Gómez-González A. E. & Navarro-Alberto J. A. (2015). Length-weight relationships for 32 fish species in the Grijalva River Basin, México. *Journal of Applied Ichthyology*, 31(2), 413-414.
- Vila A., Alcaraz C. & García E. (2005). Life-history traits of invasive fish in small Mediterranean streams. *Biological Invasions*. 7, 107–116.
- Winemiller K. O. & Rose K. A. (1992). Patterns of life-history in North America fishes: implications for population regulations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 49:2196-2218. <https://doi.org/10.1139/f92-242>.
- Winemiller K. O. (1989). Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*. 81(2):225-241. <https://doi.org/10.1007/BF00379810>.

- Winemiller K. O. (2005). Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 885:872-885. <https://doi.org/10.1139/f05-040>.
- Wootton J. R. (1990). Ecology of Teleost Fishes. Fish and Fisheries Series 1. London: Chapman and Hall Press. 404 pp.