



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

**Genética poblacional y variación
fenotípica del cíclido *Caquetaia kraussii*
(Steindachner, 1878) en la cuenca media
y baja del río Cauca, Colombia**

Isaí Castaño Tenorio

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Escuela de Biociencias
Medellín, Colombia

2024

Genética poblacional y variación fenotípica del cíclido *Caquetaia kraussii* (Steindachner, 1878) en la cuenca media y baja del río Cauca, Colombia

Isaí Castaño Tenorio

Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias-Biotecnología

Director (a):

Dra., M.Sc., Bióloga Edna Judith Márquez Fernández

Línea de Investigación:

Genética de poblaciones y biodiversidad

Grupo de Investigación:

Biotecnología Animal

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Escuela de Biociencias

Medellín, Colombia

2024

Agradecimientos

Agradezco el apoyo recibido por diferentes personas y entidades por permitir, asesorar y dirigir este trabajo de investigación y proceso académico.

A la Doctora Edna Judith Márquez Fernández por la aceptación en su grupo de investigación y conducir con su conocimiento y compromiso este trabajo para llevarlo a su feliz término.

A mis compañeros del grupo de Biotecnología Animal que me acompañaron y asesoraron tanto en los trabajos de laboratorio como en campo Cristian Danilo Joya Barrera, Omer Ocampo Nieto, Kevin León García Castro, José David Rangel Medrano, Rubén Alejandro Velandia Úsuga, Ana María Ochoa Aristizábal, Daniela Ramírez Álvarez, Ana María Restrepo Gómez, y Giovanni Olaya Betancur.

También agradezco al personal del laboratorio de Biología Molecular y Celular de la Universidad Nacional, sede Medellín, especialmente a Wilson de Jesús Guerrero Castro y Angela María Mora Velázquez.

Agradezco a mi familia y a Daniela Castañeda por la compañía y el apoyo emocional para desarrollar este proceso.

Por supuesto, agradecerle a Empresas Públicas de Medellín y la Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, por financiar esta investigación (Contrato CT-2019-000661 “Variabilidad genética de un banco de peces de los sectores medio y bajo del Río Cauca”).

Agradezco al Grupo de Ictiología de la Universidad de Antioquia (GUIA), a la Fundación Humedales, a la Universidad de Córdoba y al personal de la Estación Piscícola Santa Cruz por proveer las muestras. Igualmente darle las gracias a Juan Guillermo Ospina del GUIA por la foto de la especie de estudio.

Resumen

Genética poblacional y variación fenotípica del cíclido *Caquetaia kraussii* (Steindachner, 1878) en la cuenca media y baja del río Cauca, Colombia

Cichlidae constituye una de las familias de peces más diversas que han llamado la atención debido a sus respuestas adaptativas y la diversificación en los ambientes que habitan. *Caquetaia kraussii*, una especie de cíclido endémica de Colombia se utilizó como modelo en este estudio para determinar su estado genético y dilucidar las bases de su divergencia morfológica debido a su presencia en el área de influencia en el proyecto hidroeléctrico Ituango. Mediante el uso de 16 *loci* microsatélites especie-específicos, altamente polimórficos desarrollados *de novo* en este estudio, se estimó la diversidad y diferenciación genética en 403 individuos sectorizados geográficamente en poblaciones naturales en el área de influencia del proyecto hidroeléctrico Ituango, y en una población en cautiverio durante los años 2020 y 2022. Un subgrupo de 241 individuos se sometió a análisis de morfometría geométrica para determinar los efectos genéticos, ambientales y ontogénicos en la variación fenotípica de estas poblaciones. *Caquetaia kraussii* exhibe altos niveles de diversidad genética (H_o : 0.562-0.885; H_e : 0.583-0.884) comparada con el promedio de cíclidos neotropicales. Además, se observó una estructuración espacial en cuatro grupos genéticos; dos grupos naturales corriente arriba y corriente abajo de la desembocadura del río Nechí, y dos grupos posiblemente conformados por efecto fundador en la zona del embalse y en una piscícola de la región. Los cuatro grupos genéticos muestran evidencias de cuellos de botella reciente, pero solo los dos grupos naturales tienen números efectivos poblacionales que sugieren su permanencia a largo plazo. Además, los resultados morfométricos indican que la talla, la genética y el ambiente influyen la conformación corporal de la especie. La información generada en este

estudio puede contribuir a la predicción de cambios genéticos y fenotípicos poblacionales en respuesta a alteraciones antropogénicas que afecten la eco-hidrología de las cuencas que habitan, información útil en programas de manejo y conservación de la especie.

Palabras clave: Cichlidae, diversidad genética, diferenciación genética, morfometría geométrica, talla.

Abstract

Population genetic and phenotypic variation of the cichlid *Caquetaia kraussii* (Steindachner, 1878) in the middle and low basin of the Cauca River, Colombia

Cichlidae constitutes one of the most diverse fish families, which has drawn attention due to its adaptive responses and diversification in the environments they inhabit. *Caquetaia kraussii*, a species of cichlid endemic to Colombia, was used as a model in this study to determine its genetic status and elucidate the basis of its morphological divergence because of its presence in the influence area of the Ituango hydroelectric project. Using 16 highly polymorphic, species-specific microsatellite *loci* developed de novo in this study, the genetic diversity and differentiation were estimated in 403 individuals geographically segmented into natural populations within the influence area of the Ituango hydroelectric project, and in a captive population between the years 2020 and 2022. A subgroup of 241 individuals underwent geometric morphometric analysis to determine the genetic, environmental, and ontogenetic effects on the phenotypic variation in these populations. *Caquetaia kraussii* exhibits high levels of genetic diversity (H_o : 0.562-0.885; H_e : 0.583-0.884) compared to the average of neotropical cichlids and a spatial structuring into four genetic groups: two natural groups upstream and downstream of the Nechí river mouth, and two groups possibly formed by founder effects in the reservoir area and a fish farm in the region. The four genetic groups show evidence of recent bottlenecks, but only the two natural groups have effective population sizes suggesting their long-term permanence. Additionally, the results indicate that size, genetics, and the environment influence the species' body shape. The information generated in this study can contribute to predicting population-level genetic and phenotypic changes in response to anthropogenic alterations affecting the eco-hydrology of the habitats they inhabit, providing valuable insights for species management and conservation programs.

Keywords: Cichlidae, genetic diversity, genetic differentiation, geometric morphometrics, size.

Contenido

	Pág.
Resumen	Error! Bookmark not defined.
Lista de figuras	Error! Bookmark not defined.
Lista de tablas	Error! Bookmark not defined.
Introducción	Error! Bookmark not defined.
1. Marco teórico Error! Bookmark not defined.	
1.1 Cuenca Magdalena-Cauca	Error! Bookmark not defined.
1.2 Generalidades de Cichlidae y <i>Caquetaia kraussii</i>	Error! Bookmark not defined.
1.3 Microsatélites y genética poblacional	Error! Bookmark not defined.
1.4 Morfometría geométrica	Error! Bookmark not defined.
2. Materiales y métodos	Error! Bookmark not defined.
3. Resultados	Error! Bookmark not defined.
4. Discusión	Error! Bookmark not defined.
5. Conclusiones y recomendaciones	Error! Bookmark not defined.
6. Bibliografía	Error! Bookmark not defined.

Lista de figuras

Pág.

Figura 1-1: sitios muestreados de *Caquetaia kraussii* en el río Cauca.
Error! Bookmark not defined.

Figura 1-2: puntos anatómicos de referencia usados para el análisis morfométrico de *Caquetaia kraussii*.
 .Error! Bookmark not defined.

Figura 1-3: correlación de la diversidad genética con la distancia a la desembocadura del río Cauca.
Error! Bookmark not defined.

Figura 1-4: análisis discriminante de componentes principales de *Caquetaia kraussii* de los 7 sectores en el río Cauca.
Error!
 Bookmark not defined.

Figura 1-5: gráfico de barras de los coeficientes de coancestría poblacional por Structure para $K = 3$, $K = 4$ y $K = 5$.
Error!
 Bookmark not defined.

Figura 1-6: diagrama de caja y bigotes del tamaño centroide de *Caquetaia kraussii* por ambientes
Error! Bookmark not defined.

Figura 1-7: análisis de componentes principales de la conformación corporal de *Caquetaia kraussii*.
Error! Bookmark not defined.

Figura 1-8: conformación corporal promedio de *Caquetaia kraussii* de acuerdo con la talla, la genética y el ambiente.
Error!
 Bookmark not defined.

Figura 1-9: prueba de Mantel entre los estimadores de diferenciación genética, las distancias euclidianas y las distancias geográficas.
Error! Bookmark not defined.

Figura 1-10: prueba de Mantel entre los estimadores de diferenciación genética y las distancias euclidianas. Error! Bookmark not defined.

Lista de tablas

Pág.

Tabla 1-1: desarrollo de microsatélites en 11 cíclidos neotropicales.
Error! Bookmark not defined.

Tabla 1-2: diversidad y estructura genética de cíclidos neotropicales.
Error! Bookmark not defined.

Tabla 1-3: aproximación del tiempo medio de maduración y la esperanza de vida.
Error! Bookmark not defined.

Tabla 1-4: secuencias de los primers, características y diversidad genética de los 16 *loci* de microsatélites especie específicos de *Caquetaia kraussii*.
Error! Bookmark not defined.

Tabla 1-5: pruebas de desequilibrio de ligamiento de 16 *loci* desarrollados en *Caquetaia kraussii*.
Error! Bookmark not defined.

Tabla 1-6: estimadores de diversidad genética de *Caquetaia kraussii* por sitio y grupo genético en las secciones media y baja del río Cauca.
Error! Bookmark not defined.

Tabla 1-6 (cont.): estimadores de diversidad genética de *Caquetaia kraussii* por sitio y grupo genético en las secciones media y baja del río Cauca.
Error! Bookmark not defined.

Tabla 1-7: diversidad genética de 16 *loci* de microsatélites de *Caquetaia kraussii* en el río Cauca.
Error! Bookmark not defined.

Tabla 1-8: pruebas pareadas de diferenciación genética F^*_{st} y DEST de Jost.
Error! Bookmark not defined.

Tabla 1-9: resultados del método de probabilidad bayesiana para encontrar *loci* bajo selección en las comparaciones pareadas de las poblaciones a posteriori.
Error! Bookmark not defined.

Tabla 1-10: pruebas para detectar cuellos de botella recientes.
Error! Bookmark not defined.

Tabla 1-11: estadísticos de la longitud estándar y tamaño centroide de *Caquetaia kraussii*.
Error! Bookmark not defined.

Tabla 1-12: comparaciones pareadas del tamaño centroide usando la prueba de Mann-Whitney.
Error! Bookmark not defined.

Tabla 1-13: comparaciones pareadas de las distancias euclidianas.
Error! Bookmark not defined.

Introducción

Los cíclidos constituyen una de las familias de peces más diversas, con 1749 especies válidas distribuidas en 252 géneros y una presencia destacada en África, América Central y Suramérica (Fricke *et al.*, 2023). Estos peces han demostrado tener rápidas respuestas adaptativas a cambios ambientales, lo que ha llevado a una exploración de sus características biológicas (Nelson *et al.*, 2016). El éxito evolutivo de los cíclidos se atribuye a la interacción de rasgos morfológicos o de sus historias de vida con el ambiente, permitiéndoles aprovechar nichos ecológicos y variaciones ambientales frecuentes (Salzburger, 2009, 2018; Wagner *et al.*, 2012). Los cambios fenotípicos en respuesta a diferentes condiciones ambientales pueden afectar la capacidad de una gran variedad de peces para ocupar con éxito un hábitat (Loy *et al.*, 1996; Guill *et al.*, 2003; Klingenberg *et al.*, 2003; O'Reilly & Horn, 2004; Cadrin & Silva, 2005; Olsson & Eklöv, 2005; Pease *et al.*, 2018).

La conformación corporal de los peces puede variar en respuesta a una serie de factores ambientales. Por ejemplo, el flujo de agua en los ambientes acuáticos desempeña un papel importante en la modelación de la conformación corporal de los peces; aquellos que habitan en altas corrientes presentan cuerpos hidrodinámicos, mientras que los que ocupan aguas tranquilas o flujo lento muestran cuerpos profundos (Pakkasmaa & Piironen, 2000; Plaut, 2001; Brinsmead, 2002; Langerhans *et al.*, 2003; Langerhans, 2008; Haas *et al.*, 2010; Hincapié-Cruz & Márquez, 2021). Además del flujo de agua, otros factores ambientales influyen en la forma del cuerpo de los peces, como la presencia de predadores (Langerhans & DeWitt, 2004; Langerhans *et al.*, 2004; Perazzo *et al.*, 2019), la alimentación (Ruehl & DeWitt, 2005; Restrepo-Escobar *et al.*, 2016), la temperatura del agua (Angilletta Jr., 2009; Claireaux *et al.*, 2006, 2007; Corral & Aguirre, 2019; Geladakis *et al.*, 2018), la salinidad (Gomes & Monteiro, 2008) y el gradiente altitudinal (Alarcón-Durán *et al.*, 2017). La variación fenotípica en la conformación corporal de los peces también puede estar influenciada por factores intrínsecos, como la genética (Robinson & Wilson, 1996; Proulx & Magnan, 2004; Turan *et al.*, 2006; Kocovsky *et al.*, 2013), el desarrollo ontogénico (Loy, *et al.*, 2000; Alarcón-Durán *et al.*, 2017; Colangelo *et al.*, 2019) y el dimorfismo sexual (Monet *et al.*, 2006; Herler *et al.*, 2010; Hastings, 2019; Oke

et al., 2019; Radojković *et al.*, 2019). Por lo tanto, entender esas fuentes de variación es fundamental para comprender la diversidad fenotípica en los peces y su adaptación a diferentes entornos.

La mayoría de los cíclidos presentan historias de vida particulares como selección sexual, cuidado parental y baja migración (Balshine & Abate, 2021), las cuales se han demostrado que influyen los patrones de diversidad genética de una gran variedad de peces marinos y dulceacuícolas (Martínez *et al.*, 2018). Específicamente se ha comprobado que las especies de peces que alcanzan la madurez a una edad temprana presentan mayores niveles de variación genética en comparación con las especies que alcanzan la madurez a una edad tardía (Martínez *et al.*, 2018). Igualmente, se ha descrito que la esperanza de vida está inversamente correlacionada con la diversidad genética, dado que los individuos con menor esperanza de vida suelen experimentar mayor diversidad genética (Waples *et al.*, 2013; Ellegren & Galtier, 2016). También se ha observado que los individuos que migran y se reproducen con poblaciones distantes tienden a experimentar flujo génico y, en consecuencia, exhiben alta diversidad genética. Por otro lado, las especies que son sedentarias y/o tienen cuidado parental con retención de sus huevos o larvas, presentan flujo génico bajo o inexistente, lo que puede conllevar al aislamiento genético entre las poblaciones y a una baja diversidad genética si el número efectivo de la población no es suficientemente grande (Dalongeville *et al.*, 2016). Al igual que en otras especies, se ha observado en cíclidos que el aislamiento de las poblaciones relacionados con preferencias por el hábitat puede estar influenciado por la heterogeneidad ambiental o barreras geográficas (Markert *et al.*, 2010). De manera interesante, algunos cíclidos evitan reproducirse con parientes cercanos dispersándose hacia hábitats ocupados por individuos desconocidos, lo que ayuda a evitar la endogamia y a mantener la diversidad genética (Heg *et al.*, 2011).

En diferentes especies, los estudios sobre diversidad y diferenciación genética de las poblaciones naturales y en cautiverio se han basado en el uso de marcadores moleculares como los microsatélites (Abdul-Muneer, 2014). Los microsatélites son repeticiones cortas de secuencias nucleotídicas, y se consideran altamente polimórficos e informativos (Guichoux *et al.*, 2011; Fernández-Silva *et al.*, 2013). Entre los cíclidos neotropicales en

los que se han desarrollado microsatélites, se encuentran *Amphilophus cichlasoma* (Noack *et al.*, 2000), *Symphysodon discus* (Amado *et al.*, 2008), *Astronotus crassipinis* (Sousa *et al.*, 2009), *Cichla piquiti* (Carvalho *et al.*, 2009), *Cichla monoculus* (Lima *et al.*, 2010), *Cichla temensis* y *Cichla orinocensis* (Macrander *et al.*, 2012), *Geophagus brasiliensis* (Ferreira *et al.*, 2013) *Apistogramma agassizii* (Quérrouil *et al.*, 2015), *Apistogramma gephyra* (Leitão *et al.*, 2017) y *Pterophyllum scalarae* (Pandolfi *et al.*, 2021).

En cíclidos neotropicales, los estudios de genética de poblaciones naturales se han enfocado en especies sedentarias tales como *Geophagus brasiliensis* (Ferreira *et al.*, 2015), *Cichla temensis* (Willis *et al.*, 2015), *Apistogramma agassizii* (Estivals *et al.*, 2020), *Geophagus aff. brasiliensis* (Ferreira *et al.*, 2021), *Apistogramma gephyra* y *Apistogramma pertensis* (Leitão *et al.*, 2021), *Pterophyllum scalarae* (Pandolfi *et al.*, 2021) y *Cichla ocellaris* var. *kelberi* (De Souza Cruz-Nóbrega *et al.*, 2023), las cuales exhiben diversidad genética moderada y poblaciones con estructura genética espacial. En contraste con estos estudios, la especie reofílica *Gymnogeophagus setequedas*, exhibió alta diversidad genética y ausencia de estructuración genética espacial cuando fue estudiada con *loci* microsatélites heterólogos desarrollados en *Geophagus brasiliensis* (Souza-Shibatta *et al.*, 2018). Utilizando microsatélites heterólogos, los niveles de diversidad genética y endogamia también fueron medidos en *Oreochromis niloticus* mantenida en cautiverio para producción alimentaria (Briñez *et al.*, 2011; Montoya-López *et al.*, 2019).

Debido a sus diversas e intrigantes estrategias de vida, los cíclidos se han convertido en un modelo de estudio que permiten entender los mecanismos evolutivos que explican la variabilidad genética y morfológica (McConell, 2021). Esto ha estimulado el uso de aproximaciones moleculares para dilucidar su comportamiento y evolución (Abate & Noakes, 2021). Sin embargo, es escasa la información de estos aspectos en especies endémicas neotropicales, especialmente aquellas expuestas a fuertes cambios antropogénicos en su hábitat, los cuales pueden afectar su desempeño locomotor. Por lo tanto, comprender las fuentes de cambio fenotípico en estas especies puede arrojar luces sobre su papel como agentes evolutivos que influyen en la diversidad acuática o reflejan plasticidad fenotípica (Haas *et al.*, 2010). Además, esta comprensión podría mejorar nuestra capacidad para predecir cambios en la comunidad de peces en respuesta a la

heterogeneidad ambiental y a las actividades humanas, como el embalsamiento del agua (Haas *et al.*, 2010), la urbanización (Kern & Langerhans, 2018), y el uso del agua y la tierra, entre otros (Pease *et al.*, 2018).

Con el objetivo de obtener información sobre la variación genética y fenotípica de cíclidos neotropicales, este estudio seleccionó a *Caquetaia kraussii* (Steindachner, 1878), una especie de cíclido endémica de Colombia comúnmente conocida como mojarra amarilla. De las 104 especies de cíclidos descritas para Colombia, *C. kraussii* es una de las cuatro especies registradas en la cuenca Magdalena-Cauca (DoNascimento *et al.*, 2021). Esta especie tiene una distribución natural que abarca las cuencas hidrográficas Magdalena-Cauca, Sinú, Atrato y Maracaibo. *Caquetaia kraussii* es omnívora con una longitud estándar máxima registrada de 281 mm (Jiménez-Segura *et al.*, 2020) y se encuentra comúnmente en hábitats como ciénagas, pozas o aguas tranquilas en las zonas bajas de los ríos y quebradas, a altitudes de hasta los 500 m s. n. m. (Carvajal-Quintero *et al.*, 2015).

El tiempo generacional promedio, período entre el nacimiento de un individuo y su descendencia, es de aproximadamente 8 meses en *C. kraussii* (Winemiller, 1989). Esta especie realiza desoves parciales durante el año para las cuencas de los ríos Atrato (Jaramillo-Villa, 2005 en Maldonado-Ocampo *et al.*, 2012) y Sinú (Solano-Peña *et al.*, 2013). Además, presenta una estrategia reproductiva en equilibrio; con baja fecundidad relativa, ovocitos de mayor diámetro y cuidado parental (Jiménez-Segura *et al.*, 2020); desempeña servicios ecosistémicos importantes como la redistribución y mantenimiento de los procesos sedimentológicos, y también es objeto de pesca artesanal para consumo humano (Valderrama-Barco *et al.*, 2020).

Caquetaia kraussii se utilizó como modelo en este estudio para dilucidar las bases de la divergencia morfológica en cíclidos neotropicales debido a su presencia en el área de influencia del Proyecto Hidroeléctrico Ituango (PHI; desde el corregimiento de Bolombolo del municipio de Venecia, Antioquia hasta Pinillos, Bolívar). Este proyecto abarca los últimos 500 km del río Cauca, que tiene una longitud de 1350 km y cubre un área de 63 300 km² (Pérez-Valbuena *et al.*, 2016). Se ha señalado que las especies con estrategia reproductiva de equilibrio como *C. kraussii* están amenazadas por la fragmentación de su hábitat debido a la construcción de hidroeléctricas (Carvajal-Quintero *et al.*, 2017); sin

embargo, los efectos de estas intervenciones antropogénicas pueden variar considerando que aguas abajo, se produce una reducción en la conectividad lateral y longitudinal, y se estabiliza el régimen del caudal; mientras que, en la zona del llenado del embalse, las condiciones cambian de lólicas a lénticas, aumentando la estratificación térmica (Arantes *et al.*, 2019).

Específicamente, el presente estudio formuló las siguientes preguntas: ¿Cuál es el grado de diversidad y estructura genética de *C. kraussii* entre los años 2020 y 2022? ¿los factores genéticos (acervo genético), ambientales u ontogénicos (talla) influyen el fenotipo de *C. kraussii*? Dada la particular historia de vida y diversidad de ambientes que ocupa *C. kraussii*, la expectativa *a priori* es que haya estructuración genética espacial y fenotipos locales en el área de influencia de PHI. Para contrastar estas predicciones se desarrollaron *loci* de microsatélites como herramienta molecular para evaluar la estructuración y diversidad genética de la especie. Asimismo, se emplearon las técnicas de la morfometría geométrica con el fin de caracterizar los fenotipos teniendo en cuenta fuentes de variación genética y ambiental.

1. Marco teórico

1.1 Cuenca Magdalena-Cauca

Los peces neotropicales corresponden aproximadamente el 30% de las especies de peces del todo el planeta; tal riqueza se debe a la heterogeneidad de hábitats y las complejas historias geográficas de la zona (Albert & Reis, 2011). En Colombia se han descrito 1692 especies de peces dulceacuícolas, siendo el segundo país más rico del mundo después de Brasil; y para la cuenca Magdalena-Cauca se reconocen 237 especies de peces que abarcan aproximadamente el 15% de las especies descritas para Colombia, siendo la cuenca con mayor riqueza de especies de peces en el país (DoNascimento *et al.*, 2024). Estas especies se distribuyen en 7 órdenes y 33 familias; y entre las especies registradas para la cuenca, 158 especies son endémicas.

La cuenca Magdalena-Cauca está subdividida por 8 subcuencas y secciones: Cauca (bajo-medio, alto), Sogamoso, Cesar, San Jorge, Magdalena (bajo, medio y alto) (DoNascimento *et al.*, 2021). Los ríos principales de la cuenca son el Sogamoso, San Jorge, Cauca y Magdalena. La cuenca contiene sistemas acuáticos lénticos como lagos, embalses y ciénagas, y sistemas acuáticos lóuticos como ríos y quebradas (Restrepo *et al.*, 2020). Estos sistemas acuáticos se encuentran en diferentes alturas sobre el nivel del mar y tienen geomorfología e hidrología diferentes debido a su localización en la cuenca (Jaramillo-Villa *et al.*, 2015). En términos de hábitats para la ictiofauna, las zonas de altitudes altas exhiben cauces estrechos e inclinados por la orogenia, mientras que las altitudes bajas presentan amplias planicies, canales o caños, existiendo así una diversidad de hábitats a lo largo de la elevación (Jaramillo-Villa *et al.*, 2010). Estos sistemas acuáticos son importantes para la oferta hídrica de Colombia y constituyen la principal

área de desarrollo económico, industrial y social del país, donde se ubica cerca del 80% de la población humana (Jiménez-Segura *et al.*, 2016).

En la zona transandina de Colombia se han venido desarrollando proyectos hidroeléctricos que intervienen los ríos Magdalena y Cauca (Winton *et al.*, 2023). Estas intervenciones generan cambios ambientales en los sistemas acuáticos, tanto aguas abajo como aguas arriba del muro de presa. Aguas bajo se reduce la conectividad lateral y longitudinal, se estabiliza el régimen del caudal y disminuye el transporte de sedimentos y nutrientes, mientras que aguas arriba las condiciones lóxicas cambian a lénticas, incrementa la retención y deposición de sedimentos, hay pérdida de materia orgánica, se presenta estratificación térmica y decrecen los niveles de oxígeno (Arantes *et al.*, 2019). Estas modificaciones de flujo y fragmentación del ambiente también tienen impactos en las dinámicas de la comunidad de peces en el área (Agostinho *et al.*, 2008), afectando la conectividad de las poblaciones (Barbarossa *et al.*, 2020) y la diversidad funcional en el ecosistema acuático (Oliveira *et al.*, 2018). Para conocer y mitigar los impactos de las intervenciones en el ecosistema, es importante establecer las relaciones filogenéticas de las especies (Pereira *et al.*, 2020) y monitorear la variación y diferenciación genética entre poblaciones (Baggio *et al.*, 2018; Ruzich *et al.*, 2019).

1.2 Generalidades de Cichlidae y *Caquetaia kraussii*

La familia Cichlidae (Bonaparte, 1835) apareció descrita por primera vez en el año 1835 (Barlow, 2000), estuvo clasificada en el orden Perciformes, pero en la actualidad pertenece al orden Cichliformes (Nelson *et al.*, 2016; Fricke *et al.*, 2023). Los cíclidos se cree que surgieron hace 160 millones de años (Matschiner *et al.*, 2020), posteriormente se fueron diversificando de acuerdo con la separación del continente Gondwana (Friedman *et al.*, 2013; McMahan *et al.*, 2013). En la actualidad, constituye una de las familias más ricas en especies de peces, conformada por 256 géneros y 1749 especies válidas (Fricke *et al.*, 2023) con distribución en África, Centroamérica, Suramérica y parte de Asia (Nelson *et al.*, 2016).

La familia se reconoce por poseer una fosa nasal en cada lado, línea lateral interrumpida, aletas dorsal y anal con espinas (entre 7-25 y 3-15, respectivamente) y radios suaves (5-30 y 4-15, respectivamente) y no tener soporte subocular (Nelson *et al.*, 2016). La forma corporal varía desde cuerpos profundos a cuerpos alargados, poseen rasgos de historia de vida como el cuidado parental maternal, paternal o biparental (Balshine & Abate, 2021), y en su mayoría tienen apareamiento selectivo.

Dada la divergencia evolutiva y rápida adaptación a los ambientes, la familia se ha convertido en un modelo evolutivo para profundizar en sus propiedades biológicas (Burress, 2015; Salzburger, 2018; Arbour *et al.*, 2020; McGee *et al.*, 2020; Ronco *et al.*, 2021). Es posible que la combinación de los factores intrínsecos y el ambiente sustenten la radiación adaptativa de los cíclidos, siendo importante la interacción entre las innovaciones y la oportunidad ecológica (Wagner, 2021). Por consiguiente, la plasticidad de los rasgos genéticos, morfológicos y reproductivos que poseen las especies les permite sobrevivir en ambientes, aprovechar las oportunidades ecológicas que se presenten e inclusive diversificarse (López-Hernández, 2021; Stiassny & Alter, 2021; Torres-Dowdall & Meyer, 2021; Van Rijssel *et al.*, 2021). También, la hibridación proporciona a las especies variación genética que puede ser beneficiosa para enfrentar los cambios ambientales, diferenciarse o sostenerse en el ambiente (Salzburger, 2018).

En Colombia se han descrito 104 especies de cíclidos (DoNascimento *et al.*, 2021); cuatro para la cuenca Magdalena-Cauca, dentro de las cuales se encuentran *Caquetaia kraussii* (mojarra amarilla) *Andinoacara latifrons*, *Geophagus steindachneri*, *Kronoheros umbrifer*. Su distribución natural es en las cuencas Magdalena-Cauca, Sinú, Atrato y Maracaibo (DoNascimento *et al.*, 2021; Fricke *et al.*, 2023), puede encontrarse hasta los 500 m s. n. m., donde prefiere hábitats como ciénagas, pozas o aguas tranquilas en las zonas bajas de los ríos o quebradas (Carvajal-Quintero *et al.*, 2015). Esta especie es omnívora, su talla máxima registrada de 281 mm de longitud estándar (Jiménez-Segura *et al.*, 2020), el promedio del tiempo generacional, (tiempo que ocurre entre el nacimiento de un parental y su descendencia) es de 8 meses (Winemiller, 1989), registra desoves parciales durante el año en las cuencas del río Atrato (Jaramillo-Villa, 2005 en Maldonado-Ocampo *et al.*, 2012) y río Sinú (Solano-Peña *et al.*, 2013), y presenta una estrategia reproductiva en

equilibrio, es decir, tiene una baja fecundidad relativa, mayor diámetro de los ovocitos y cuidado parental (Jiménez-Segura *et al.*, 2020).

Por otro lado, *C. kraussii* tiene 2 congéneres (Alda *et al.*, 2021), *Caquetaia spectabilis* que se distribuye en el río Amazonas en Brasil y Guyana y *Caquetaia myersi* que se encuentra en los ríos Amazonas y Napo en Colombia y Ecuador (Fricke *et al.*, 2023). El género *Caquetaia* (Fowler, 1945) se caracteriza por ser un grupo monofilético dentro del grupo Caquetaines (grupo que alberga *Caquetaia* y *Kronoheros*) de la tribu Heroini (Řičan *et al.*, 2016; Alda *et al.*, 2021).

1.3 Microsatélites y genética poblacional

El desarrollo de herramientas moleculares y los estudios de genética de poblaciones han tomado relevancia para programas de manejo y conservación de especies de interés, proporcionando información útil sobre su estado genético (Allendorf *et al.*, 2010; Frankham *et al.*, 2014; Filho *et al.*, 2018). Incluso los marcadores moleculares se han utilizado en especies cultivadas en piscícolas para conocer su viabilidad genética (Biotechnological Advances in Aquaculture Health Management, 2021). Uno de los marcadores moleculares más usados son los microsatélites (Abdul-Muneer, 2014), arreglos de secuencias de ADN con repeticiones en tándem mono, di, tri, tetra, penta (Freeland, 2020); se distinguen por ser neutrales, codominantes, altamente polimórficos, alto poder informativo, requieren poco número de *loci* y exhiben herencia mendeliana (Haas & Payseur, 2011; Morin *et al.*, 2012; Zimmerman *et al.*, 2020). Además, no necesitan alta calidad de la muestra del tejido para ser amplificados. Ellos han sido usados en especies de peces que habitan zonas impactadas por actividades antropogénicas, con el objetivo de conocer la variabilidad y diferenciación genética (Landinez-García & Márquez, 2016; Landinez-García *et al.*, 2020; García-Castro *et al.*, 2021; Joya *et al.*, 2021; Rangel-Medrano & Márquez, 2021; Restrepo-Escobar *et al.*, 2021).

Otro marcador molecular usado actualmente en genética de poblaciones es el Polimorfismo de Nucleótido Único (SNP, por sus siglas en inglés), marcadores bialélicos que pueden ser evaluados en diferentes estudios de diversidad genética ya que pueden ser

neutrales o no neutrales (Freeland, 2020). Los SNP's requieren alto número de *loci*, presentan bajo nivel de polimorfismo por *locus* (Haasl & Payseur, 2011; Morin *et al.*, 2012; Zimmerman *et al.*, 2020), requieren alta calidad de la muestra del tejido analizado (Morin *et al.*, 2012; Toonen *et al.*, 2013; Graham *et al.*, 2015; Andrews *et al.*, 2016) y alta capacidad computacional para análisis y almacenamiento de la información (Laoun *et al.*, 2020). Debido a su tasa mutacional tiene poca probabilidad para detectar cambios recientes (Haasl & Payseur, 2011; Putman & Carbone, 2014). Una comparación entre las dos herramientas codominantes vigentes en el análisis genético de poblaciones (SNP vs Microsatélites) es proporcionada por Márquez *et al.*, (2020).

El avance en el desarrollo de marcadores moleculares que suelen ser usados en estudios de genética poblacional en especies de interés, ha sido gracias a la revolución de las tecnologías de secuenciación de última generación (Mardis, 2008; Ekblom & Galindo, 2011; Shokralla *et al.*, 2012). Estas tecnologías se han convertido en rentables y de alta calidad en el desarrollo de microsatélites (Gardner *et al.*, 2011; Schoebel *et al.*, 2013).

En estudios de desarrollo de herramientas moleculares y genética de poblaciones los cíclidos africanos han sido los más evaluados en comparación con los cíclidos neotropicales. Actualmente, se tiene registro que para cíclidos neotropicales se han desarrollado entre 6 y 13 *loci* microsatélites especies específicos para 11 especies (**Tabla 1-1**). En su mayoría, estos *loci* con motivos de repetición cortos (2-mer) y compuestos se desarrollaron usando clonación. En cuanto al polimorfismo, cuatro especies (se exceptúa *Astronotus crassipinis*) mostraron valores PIC por encima del rango (PIC>0.5) propuesto por Botstein *et al.* (1980) y exhibieron amplios niveles de heterocigosidad observada y esperada en las 11 especies (**Tabla 1-1**; Sousa *et al.*, 2009).

Tabla 1-1: desarrollo de microsatélites en 11 cíclidos neotropicales.

Especie	Tecnología	nl	Motivo de repetición				PIC	Ho	He	Referencia	
			2-mer	3-mer	4-mer	5-mer					C
<i>Amphilophus cichlasoma</i>	Clonación	6	5				1	NA	0.000-0.664	0.000-0.926	Noack <i>et al.</i> , 2000
<i>Symphysodon discus</i>	Clonación	13	6				2	NA	0.083-0.958	0.122-0.873	Amado <i>et al.</i> , 2008
<i>Astronotus crassipinis</i>	Clonación	13	11				2	0.310-0.500	0.000-0.720	0.250-0.580	Sousa <i>et al.</i> , 2009
<i>Cichla piquiti</i>	Clonación	10	9				1	NA	0.000-0.650	0.005-0.863	Carvalho <i>et al.</i> , 2009
<i>Cichla monoculus</i>	Clonación	14	8	1			5	0.360-0.870	0.450-0.940	0.450-0.900	Lima <i>et al.</i> , 2010
<i>Cichla temensis</i>	Clonación	12	11				1	NA	0.000-0.885	0.000-0.827	Macrander <i>et al.</i> , 2012
<i>Cichla orinocensis</i>	Clonación	12	11				1	NA	0.280-0.920	0.365-0.937	Macrander <i>et al.</i> , 2012
<i>Geophagus brasiliensis</i>	Clonación	14	9		1		4	0.222-0.784	0.167-0.700	0.269-0.825	Ferreira <i>et al.</i> , 2013
<i>Apistogramma agassizii</i>	Piro secuenciación Titanium	13	13					NA	0.200-0.800	0.200-0.800	Quérouil <i>et al.</i> , 2015
<i>Apistogramma gephyra</i>	Clonación	11	2	1			8	0.340-0.784	0.267-0.966	0.405-0.819	Leitão <i>et al.</i> , 2017
<i>Pterophyllum scalarae</i>	Clonación	8	2				6	0.031-0.827	0.000-0.958	0.000-0.839	Pandolfi <i>et al.</i> , 2021

nl: número de *loci*. C: motivo de repetición compuesto. PIC: criterio de información polimórfica. Ho: heterocigosidad observada. He: heterocigosidad esperada. NA: no aplicó.

Por otro lado, los estudios de genética de poblaciones en cíclidos neotropicales provenientes de medio natural, embalse y cautiverio (**Tabla 1-2**), han mostrado relativa alta diversidad genética según los valores de heterocigosidad observada y esperada (**Tabla 1-2**). Excepto *Gymnogeophagus setequedas*, estos cíclidos han exhibido estructura genética debido a sus comportamientos reproductivos y hábitos principalmente sedentarios (Souza-Shibatta *et al.*, 2018).

Tabla 1-2: diversidad y estructura genética de cíclidos neotropicales.

Especie	Medio	Microsatelites	nl	Ho	He	Estructura genética	Referencia
<i>Geophagus brasiliensis</i>	Natural	Especie-específicos	9	0.474-0.628	0.534-0.706	Structure: 4 stocks	Ferreira <i>et al.</i> , 2015
<i>Cichla temensis</i>	Natural	Especie-específicos	12	0.183-0.619	0.292-0.657	Structure: 3 stocks	Willis <i>et al.</i> , 2015
<i>Apistogramma agassizii</i>	Natural	Especie-específicos	10	0.364-0.762	0.350-0.754	DAPC: 3 stocks	Estivals <i>et al.</i> , 2020
<i>Geophagus aff. brasiliensis</i>	Embalse	Especie-específicos	6	0.532-0.556	0.635-0.640	Structure: 2 stocks	Ferreira <i>et al.</i> , 2021
<i>Apistogramma geophyra</i>	Natural	Especie-específicos	11	0.631-0.662	0.633-0.669	Structure: 3 stocks	Leitão <i>et al.</i> , 2021
<i>Apistogramma pertensis</i>	Natural	Heterólogos	11	0.664-0.742	0.612-0.663	Structure: 3 stocks	Leitão <i>et al.</i> , 2021
<i>Pterophyllum scalarae</i>	Natural	Especie-específicos	9	0.562	0.512	Structure: 1 stock	Pandolfi <i>et al.</i> , 2021
<i>Pterophyllum scalarae</i>	Cautiverio /Ornamental	Especie-específicos	9	0.376-0.523	0.512-0.568	Structure: 1 stock	Pandolfi <i>et al.</i> , 2021
<i>Cichla ocellaris</i> var. <i>kelberi</i>	Embalse	Heterólogos	10	0.538	0.521	DAPC: 1 stock	De Souza Cruz-Nóbrega <i>et al.</i> , 2023
Cichla híbridos	Embalse	Heterólogos	10	0.733	0.642	DAPC: 1 stock	De Souza Cruz-Nóbrega <i>et al.</i> , 2023
<i>Gymnogeophagus setequedas</i>	Natural y embalse	Heterólogos	7	0.593	0.673	Structure: 1 stock	Souza-Shibatta <i>et al.</i> , 2018
<i>Oreochromis niloticus</i>	Cautiverio /Broodstock	Especie-específicos	22	0.601-0.649	0.650-0.686	Structure: 2 stocks	Montoya-López <i>et al.</i> , 2019

nl: número de *loci*. Ho: heterocigosidad observada. He: heterocigosidad esperada. DAPC: análisis discriminante de los componentes principales.

Se ha descrito que la diversidad genética está influenciada por rasgos de historia de vida como los son la edad de maduración y la esperanza de vida (Ellegren & Galtier, 2016; Martínez *et al.*, 2018), de tal manera que especies con menor edad de maduración o esperanza de vida exhiben mayor diversidad genética, mientras que los de mayor edad de maduración o esperanza de vida presentan menor diversidad genética. También estos rasgos se han relacionado con el tamaño efectivo poblacional (Waples *et al.*, 2013) que, a su vez, influiría en la diversidad genética (Ellegren & Galtier, 2016). Específicamente, se ha observado que el tamaño efectivo poblacional ha sido mediador del efecto de los rasgos de historia de vida en la diversidad genética (Romiguier *et al.*, 2014; Ellegren & Galtier, 2016).

Debido a que el tiempo medio de maduración (t_m) y la esperanza de vida (t_{max}) no se han publicado de manera explícita para los cíclidos neotropicales, en el presente estudio se realizó una estimación de estos parámetros con base en la información biológica disponible (Tabla 1-3), en el río Magdalena para *Caquetaia kraussii* (Alonso *et al.*, 2014),

en el sistema Bennet Brook en Australia para las hembras de *Geophagus brasiliensis* (Beatty *et al.*, 2013) y en la cuenca del Amazonas en Venezuela para *Cichla temensis* (Jepsen *et al.*, 1999). Con base a estas estimaciones, se encontró que *Caquetaia kraussii* tuvo mayor tiempo medio de maduración en la localidad y menor esperanza de vida que las otras dos especies.

Tabla 1-3: aproximación del tiempo medio de maduración y la esperanza de vida.

Especie	País	Localidad	L_m	L_{inf}	K	t_0	t_m	t_{max}
<i>Caquetaia kraussii</i> (Alonso <i>et al.</i> , 2014)	Colombia	Magdalena	15.810	30.500	0.430	-0.309	1.390	6.668
<i>Cichla temensis</i> (Jepsen <i>et al.</i> , 1999)	Venezuela	Amazonas	36.490	84.370	0.162	-2.300	1.197	16.219
<i>Geophagus brasiliensis</i> (Beatty <i>et al.</i> , 2013)	Australia	Bennet Brook	9.100	35.064	0.150	-0.781	1.226	19.259

Aplicándose $t_m = t_0 - \ln(1 - L_m/L_{inf}) / K$, (Froese *et al.*, 2005); Y $t_{max} = t_0 + 3 / K$, (Taylor, 1958). Siendo, t_m : tiempo medio de madurez, t_{max} : esperanza de vida, L_m : longitud estándar media de maduración; L_{inf} : longitud asintótica; K: coeficiente de crecimiento; t_0 : edad hipotética cuando la longitud es cero.

Por otra parte, la diversidad genética también está influenciada por el flujo génico, dado que el intercambio de alelos puede aumentar y homogenizar la diversidad genética (Freeland, 2020). Se ha demostrado que la conectividad entre ambientes preferidos por la especie de interés permite el flujo génico (Paz-Vinas *et al.*, 2015), y que las barreras geográficas, así como la complejidad de la red dendrítica interfiere en los patrones de diversidad genética (Paz-Vinas & Blanchet, 2015; Thomaz *et al.*, 2016). Igualmente, el bajo flujo génico por restricciones espaciales o intrínsecas del organismo para dispersarse contribuye a una mayor diferenciación genética (Freeland, 2020) y en algunos casos podría explicarse por aislamiento por distancia. Otros rasgos de historia de vida de las especies involucradas, como el cuidado parental o limitaciones en la dispersión o migración de huevos, larvas o adultos conllevarían a la diferenciación genética.

1.4 Morfometría geométrica

La variabilidad morfológica de los organismos surge y se modela a partir de interacciones entre factores biológicos y no-biológicos. Para comprender y cuantificar esta variabilidad, la morfometría geométrica emerge como una herramienta fundamental (Adams *et al.*,

2004; Zelditch *et al.*, 2012a). Esta aproximación se fundamenta la adquisición de la información geométrica de un objeto, eliminando los efectos de posición, rotación y escala en un espacio de Kendall (Kendall, 1984). Así, la morfometría geométrica permite comparar los tamaños (tamaño centroide) y las formas corporales (conformación) entre organismos, basándose en la relación espacial y utilizando la estadística multivariada como soporte (Toro-Ibacache *et al.*, 2010).

La aplicación de la morfometría geométrica comienza con la ubicación de puntos anatómicos de referencia (o *landmarks* en inglés) que deben de ser homólogos y de fácil distinción dentro de los individuos a analizar (Bookstein, 1990). Estos puntos se localizan sobre una estructura biológica según el criterio de importancia biológica, adaptativa, taxonómica y filogenética. Existen tres tipos de puntos anatómicos de referencia, el tipo I es fácilmente reconocible y se encuentran entre la conjunción o intersección de tejidos; el tipo II corresponde al extremo cóncavo o convexo de la curvatura de una estructura anatómica; y el tipo III separa los extremos de una estructura o se ubica en uno de los extremos de una estructura que no es plana (Zelditch *et al.*, 2012b).

La morfometría geométrica es una herramienta de bajo costo que ayuda a descomponer la variación geométrica de manera efectiva y confiable. Tal herramienta consiste en la superposición de cada individuo a una configuración consenso, la cual recoge toda la variación geométrica encontrada en la muestra (Jaramillo-Ocampo, 2011). El método de superposición más usado es el análisis generalizado de Procrustes (AGP) (Zelditch *et al.*, 2012a; S. Dujardin & Dujardin, 2019), el cual superpone las configuraciones geométricas de tal forma que queden matemáticamente óptimas usando el criterio de los mínimos cuadrados (Rohlf & Slice, 1990; Goodall, 1991). El AGP comienza con el ajuste de los individuos por el tamaño, dividiendo las coordenadas de los puntos anatómicos de referencia o *landmarks* entre el tamaño centroide. Luego, las configuraciones ajustadas se trasladan una sobre otras y se superponen de acuerdo con el centroide. Posteriormente, se rotan las configuraciones ajustándolas hasta conseguir la suma mínima de las distancias al cuadrado entre cada *landmark* de cada individuo y la configuración consenso. La configuración consenso se obtiene de forma iterativa a partir de la actualización de los ajustes de tamaño, traslación y rotación de cada uno de los individuos hasta llegar a la

superposición óptima. Todo este proceso se realiza en un espacio multidimensional curvo del espacio de la conformación de Kendall (Kendall, 1984). Este espacio dificulta analizar estadísticamente los resultados por lo que es necesario interpolar una función matemática llamada deformaciones de placa delgadas o tps (thin-plate spline). Entonces con la función tps, se logra proyectar las configuraciones superpuestas sobre un hiperplano tangente a la configuración consenso, obteniéndose las descomposiciones matemáticas: componentes no uniformes (partial warps) y componentes uniformes (relative warps) (Zelditch *et al.*, 2012c). Los componentes no uniformes detallan cambios más complejos, transformaciones no lineales de la deformación, que se logran ubicar y extender en regiones pequeñas de las estructuras estudiadas, siendo extensiones, compresiones, torciones entre otros. En cambio, los componentes uniformes se caracterizan por ser estiramiento o compresiones simples, lineales y totales de los individuos. En conjunto, actuarán como las variables de la conformación, las cuales en resumidas cuentas describen las deformaciones regionales de cada objeto con respecto al de referencia (partial warps, componentes no uniformes) y las deformaciones globales (componentes uniformes) (Bookstein, 1990); que serán útiles para realizar los análisis multivariados correspondientes (Dujardin, 2008; S. Dujardin & Dujardin, 2019).

Además de las variables de conformación, la morfometría geométrica permite estimar el tamaño centroide como la variable de tamaño, el cual se calcula como la raíz cuadrada de la suma de las distancias elevadas al cuadrado entre el centroide de cada figura y los *landmarks* (Klingenberg, 2016). Esta variable puede expresar un fenómeno biológico, contrastando las diferencias entre la interacción de la expresión genética y la fisiología de los individuos (Jaramillo-Ocampo, 2011).

La combinación de la morfometría geométrica y tradicional, más el mapeo de la expresión genética han dilucidado la radiación adaptativa de cíclidos africanos (Navon *et al.*, 2017). Las morfometrías geométrica y tradicional junto con la genética de poblaciones usando microsatélites, ha demostrado que el acervo génico y la identidad fenotípica de una especie residente se ve afectada por especies invasoras filogenéticamente relacionadas (Shechonge *et al.*, 2018). Por sí sola, la morfometría geométrica ha detectado fenotipos transgresivos

en especies de cíclidos filogenéticamente relacionados (Husemann *et al.*, 2017), lo que la convierte en una herramienta importante para esclarecer los procesos evolutivos, y distinguir y analizar especies de cíclidos cercanamente relacionadas (Kerschbaumer & Sturmbauer, 2011).

La herramienta geométrica también se ha usado para determinar la especialización del nicho trófico de los cíclidos *Tropheus moorii* y *Xenotilapia boulengeri* (Widmer *et al.*, 2020); incluso permitió dilucidar que la profundidad del agua configura la evolución del aparato mandibular en el complejo de especies de *Tropheus* (Conith *et al.*, 2020). Su uso ha permitido describir cambios en la conformación corporal y de la cabeza de un ambiente lótico a uno léntico en los cíclidos *Cichla kelberi*, *Cichla pinima*, *Geophagus neambi*, *Satanoperca jurupari*, *Caquetaia spectabilis* y *Heros fasciatus* (Gilbert *et al.*, 2020); además de variaciones geográficas en la conformación corporal de *Vieja maculicauda* (Ardón *et al.*, 2022). También, la herramienta geométrica ha evaluado dimorfismo sexual en *Oreochromis mossambicus* (Nacua *et al.*, 2011) y en *Caquetaia kraussii* del canal del dique del río Magdalena, detectando en este último caso, leve dimorfismo sexual y diferencias entre la conformación de los ambientes ciénaga y canal (Hernández, *et al.*, 2022a; Hernández, *et al.*, 2022b).

Por otro lado, los cambios de la variabilidad morfológica o fenotípica de los peces se han asociado con diversos factores intrínsecos y extrínsecos. Por un lado, se han relacionado los cambios morfológicos con componentes genéticos (Raeymaekers *et al.*, 2007; Naish & Hard, 2008) y ontogénicos (Colangelo *et al.*, 2019); asimismo, con variables ambientales como el oxígeno disuelto (Crispo & Chapman, 2010, 2011), la temperatura (Geladakis *et al.*, 2018), el gradiente altitudinal (Alarcón-Durán *et al.*, 2017) y la estructura del hábitat (Freudiger *et al.*, 2021).

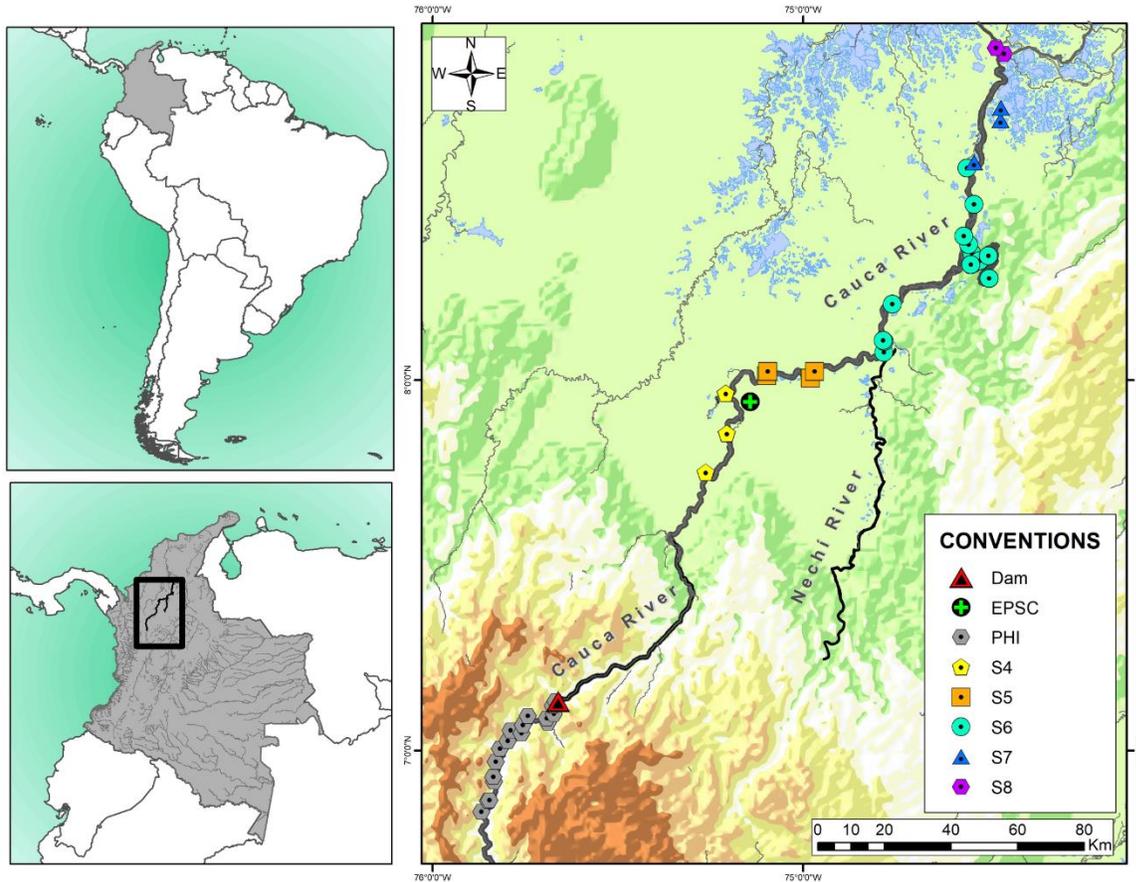
También se ha observado plasticidad fenotípica en poblaciones de peces en diferentes ambientes acuáticos. Por ejemplo, se ha hipotetizado que los peces que habitan en altas corrientes presentan cuerpos hidrodinámicos, mientras que los que ocupan aguas tranquilas o flujo lento suelen mostrar cuerpos profundos (Langerhans, 2008). Tal hipótesis se ha comprobado en los cíclidos *Mayaheros urophthalmus* (río, cenote y laguna; Barrientos-

Villalobos *et al.*, 2018) y *Astatotilapia burtoni* (río y lago; Rajkov *et al.*, 2018) y el ciprínido *Cyprinella lutrensis* (embalse y tributarios; Akin & Geheber, 2020). Igualmente, la morfometría geométrica se ha utilizado para detectar cambios de la conformación corporal cuando ha habido alteración en el flujo del agua (Haas *et al.*, 2010; Franssen *et al.*, 2013a; Gilbert *et al.*, 2020).

2. Materiales y métodos

Área de estudio: se analizaron muestras de aleta y músculo preservadas en etanol al 95% obtenidas de 403 individuos de *Caquetaia kraussii* capturados en diferentes sectores del río Cauca. Estos sectores, identificados previamente por Landinez-García & Márquez (2016), incluyen las secciones: media (S1, PHI, S2, S3) y baja (S4, S5, S6 y S7/S8) del río Cauca. La sección PHI con una longitud de 46 km, corresponde a la zona del embalse, un sistema léntico que antes de la construcción de la hidroeléctrica, presentaba rápidos y fuertes corrientes. Los demás sectores (S4: 38 km, S5: 61 km, S6: 78 km, S7: 29 km, S8: 17 km) se encuentran aguas abajo del embalse y albergan sistemas lénticos (ciénagas) y lóticos (quebradas y ríos) en una planicie inundable. Además, se obtuvieron individuos de la estación piscícola Santa Cruz (EPSC), ubicada cerca del sector S4 y a una distancia de 6 km del cauce principal del río Cauca. La **Figura 1-1** es el mapa del área de estudio.

Figura 1-1: sitios muestreados de *Caquetaia kraussii* en el río Cauca.



PHI: proyecto hidroeléctrico Ituango, 17 sitios (color morado); EPSC1: Estación piscícola Santa Cruz, 1 sitio (color gris). S4: 3 sitios (color azul claro). S5: 5 sitios (color azul). S6: 13 sitios (color rojo). S7: 3 sitios (color naranja). S8: 2 sitios (color amarillo). Los archivos shape fueron obtenidos del IGAC (<https://geoportal.igac.gov.co/>).

Diseño de los loci de microsatélites: se siguieron las descripciones de Landinez-García & Márquez (2018) para el diseño de los *loci* microsatélites. Para el efecto, se extrajo el ADN genómico (ADNg) de un individuo de *Caquetaia kraussii* de EPSC utilizando el kit QIAamp DNA Mini Kit (Qiagen). A partir de este ADN se creó de una librería genómica utilizando el Truseq Nano DNA Library Prep Kit; y el secuenciamiento se realizó en la plataforma Illumina MiSeq, generando lecturas/reads pareados de 300 bases. Luego, se llevó a cabo la limpieza de las secuencias crudas usando el programa CUTADAPT v2.10 (Martin, 2011), se seleccionaron las secuencias que contenían los microsatélites mediante

PAL_FINDER v0.02.03 (Castoe *et al.*, 2010), y se diseñaron cebadores para las regiones que flanquean los microsátélites empleando PRIMER3 v2.0 (Rozen & Skaletsky, 2000). Posteriormente, los *loci* potencialmente amplificables fueron sometidos a PCR electrónica con el fin de confirmar *in silico* el correcto alineamiento de los cebadores (Rotmistrovsky *et al.*, 2004).

Con el objetivo de evaluar el nivel de polimorfismo de 30 *loci* seleccionados, se extrajo ADN de 24 individuos de todos los sectores geográficos utilizando el kit GF-1 (Vivantis). Las reacciones de PCR se llevaron a cabo en volúmenes finales de 10 μ l, empleando 0,22 X de buffer Máster Mix (Invitrogen), 2.5 % v/v de enhancer, 0.25 pmol/ μ l de primer forward, 0.5 pmol/ μ l de primer reverse (Macrogen), 0.25 pmol/ μ l de adaptadores (Blackett *et al.*, 2012) marcados con fluorescencia (FAM, VIC, NED o PET de Applied Biosystems) en el extremo 5' y ~30 ng/ μ l de ADN. El perfil térmico en un equipo Bio-Rad PCR Thermal Cyclers, comprendió una etapa de calentamiento a 95 °C por 3 minutos, seguido de 40 ciclos de desnaturalización a 90 °C durante 30 segundos y el anillamiento a 56 °C por 40 segundos, sin una etapa final de extensión. Los fragmentos de los productos amplificados fueron analizados por electroforesis capilar del analizador genético SeqStudio (Applied Biosystems), usando GS600 liz como marcador de peso molecular. Finalmente, se llevó a cabo la lectura y registro de los genotipos con GeneMarker v3.0.0 (SoftGenetics, 2011), seleccionando 16 *loci* de microsátélites especie específicos según su nivel de polimorfismo.

Análisis genético poblacional: antes de estimar la diversidad genética de *C. kraussii*, se evaluaron las pruebas del equilibrio de Hardy-Weinberg (EHW) y desequilibrio de ligamiento entre los *loci* utilizando el programa ARLEQUIN v3.5.2.2 (Excoffier & Lischer, 2010). Para este último método se ajustaron las significancias estadísticas de las comparaciones pareadas por el método de Bonferroni (Holm, 1979). También se calcularon el número de alelos por *locus* (N_a) y el rango alélico (R_a) en el programa GenAlex v6.51 (Peakall & Smouse, 2012). Además, se determinó el criterio de información polimórfica (PIC) (Botstein *et al.*, 1980) en Cervus v3.0.7 (Marshall *et al.*, 1998). La heterocigosidad esperada (H_e) y observada (H_o) y el índice de endogamia (FIS) se calcularon con el programa ARLEQUIN v3.5.2.2 (Excoffier & Lischer, 2010). El

programa en línea GENEPOP 4.7 (Raymond & Rousset, 1995; Rousset, 2008) se utilizó para hallar los valores multilocus (*across loci*) y la riqueza alélica (A_r) se determinó con el programa FSTAT v 2.9.4 (Goudet, 2003). El análisis de la correlación entre la heterocigosidad esperada y la riqueza alélica con las distancias físicas (Km) de los sectores a la desembocadura del río Cauca, se realizó por el método de Pearson con el paquete GGLOT2 de R (Wickham *et al.* 2023).

La estructura genética de la población de la especie se determinó mediante el análisis de varianza molecular (AMOVA) y el cálculo de los estimadores F_{st} (Meirmans, 2006) y D_{EST} de Jost (Jost, 2008) en el programa de GenAlex v6.503 (Peakall & Smouse, 2012). Las significancias estadísticas de los estimadores se corrigieron por el método de Bonferroni (Holm, 1979). Además, se ejecutó un análisis discriminante de los componentes principales (DAPC) usando el paquete adegenet (Jombart, 2008) de R, con seis componentes principales retenidos. Otra aproximación incluyó un análisis bayesiano en STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000), usando 1.000.000 de cadenas Markov Monte Carlo, más 100.000 cadenas de prueba (“burning”). Este análisis se configuró con 20 iteraciones para cada K, asumiendo 1 a 10 K. Luego, con StructureSelector (Li & Liu, 2018) se determinó el posible valor de K basado en los estimadores de Puechmaille (2016), MEDMEANK, MEDMEDK, MAXMEANK y MAXMEDK, ΔK (Evanno *et al.*, 2005) y $\ln Pr(X|K)$ (Pritchard *et al.*, 2000). Posteriormente, el gráfico de coancestría se generó con el programa integrado Clumpak (Kopelman *et al.*, 2015). Basado en los estimadores de coancestría, los individuos se asignaron a sus respectivos stocks genéticos y se sometieron al análisis genético poblacional siguiendo la metodología antes descrita. Finalmente, se exploró la presencia de *loci* bajo selección realizando comparaciones pareadas entre los stocks genéticos hallados usando el programa BayeScan v2.1 (Foll & Gaggiotti, 2008).

La detección de cuello de botella reciente se llevó a cabo con dos aproximaciones: se utilizó el programa Bottleneck v.1.2.02 (Piry *et al.*, 1999) para calcular el exceso de heterocigosidad ($H_E > H_O$ en el equilibrio mutación deriva) bajo los modelos de alelos infinitos (IAM), mutación de dos fases (TPM) y mutación por pasos (SMM) y su

significancia estadística se determinó mediante la prueba de rango con signo de una cola de Wilcoxon (Luikart & Cornuet, 1998), y el M ratio (Garza & Williamson, 2001), calculado en ARLEQUIN v3.5.2.2 (Excoffier & Lischer, 2010). Además, se estimó el tamaño efectivo poblacional usando el método de apareamiento aleatorio basado en desequilibrio de ligamiento (Waples & Do, 2010), implementado en el programa NeEstimator v2.1 (Do *et al.*, 2014) considerando la frecuencia alélica de 0.05. Por último, se usó el programa GENECLASS2 (Piry *et al.*, 2004) para evaluar las probabilidades de si un individuo es residente en el sector muestreado o es un inmigrante de otro sector. Para esto se utilizó la tasa $L_{\text{home}}/L_{\text{max}}$ para detectar la primera generación de inmigrantes. El análisis fue realizado con el método bayesiano (Baudouin & Lebrun, 2001), y simulaciones con el método de remuestreo de Monte-Carlo (Paetkau *et al.*, 2004) con 16 *loci*, 10000 individuos y 0.01 como umbral del error tipo I.

Análisis de morfometría geométrica: se fotografiaron 211 individuos adultos de *C. kraussii* en vista lateral izquierda, usando una cámara CANON PowerShot SX 130 IS. En las fotografías se identificaron 11 puntos anatómicos de referencia (**Figura 1-2**) que fueron digitalizados con el módulo COO de CLIC: Collection of Landmarks for Identification and Characterization (descargado de <https://xyom-clic.eu/the-clic-package/>) (Dujardin, 2008). La digitalización se llevó a cabo en una escala de 1 cm; además, se estimó la precisión y la repetibilidad de los *landmarks*, con dos digitalizaciones, ejecutando una ANOVA de una vía, modelo II sobre las medidas repetidas (Arnqvist & Martensson, 1998; Klingenberg & McIntyre, 1998) en el programa en línea XYOM (<https://xyom.io/>) (S. Dujardin & Dujardin, 2019).

El tamaño centroide, se utilizó como el estimador del tamaño y se calculó como la raíz cuadrada de la suma de las distancias elevadas al cuadrado entre el centro de gravedad de su centroide y los *landmarks* (Klingenberg *et al.*, 2002). El análisis generalizado de Procrustes de las coordenadas crudas se realizó para calcular las variables de conformación, eliminando así los sesgos por escala, orientación y posición. Las variables de conformación fueron los componentes no-uniformes que se han descrito como las deformaciones regionales de cada objeto con respecto al de referencia (*partials warps*) y los componentes uniformes que se han detallado como las deformaciones globales

(Bookstein, 1990).

Figura 1-2: puntos anatómicos de referencia usados para el análisis morfométrico de *Caquetaia kraussii*.



1, inicio de la parte anterior del cráneo. 2, inicio de la inserción de la aleta dorsal. 3, inicio de la parte superior del pedúnculo caudal. 4, terminación de la parte superior del pedúnculo caudal. 5, terminación de la parte inferior del pedúnculo caudal. 6, inicio de la parte inferior del pedúnculo caudal. 7, inicio de la inserción de la aleta anal. 8, inicio de la inserción de la aleta pélvicas. 9, inicio de la inserción en la parte inferior de la aleta pectoral. 10, terminación del opérculo en la parte ventral. 11, centro del diámetro de la órbita del ojo. Foto: Juan Guillermo Ospina del Grupo de Ictiología de la Universidad de Antioquia.

Para los análisis estadísticos los individuos se clasificaron en ocho grupos de acuerdo con el grupo genético, la talla y el ambiente: 54 individuos de PHI; 48 de EPSC1 (>15-20 cm); 42 de EPSC2 (10 -15 cm); 10 de lótico de S4; 15 de ciénaga de S5; 33 de ciénaga de S6; 26 de ciénaga de S7 y 13 de lótico S8.

La comparación de los tamaños centroides entre grupos genéticos, tallas y ambientes se realizó con las pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis y pruebas pareadas de Mann-Whitney, debido a que no se cumplieron con los supuestos de normalidad (Shapiro Wilks)

y homocedasticidad (Levene). Estas pruebas se hicieron con el programa PAST 4.09 (Hammer *et al.*, 2022) y se corrigieron las significancias estadísticas por el método de Bonferroni (Holm, 1979). Finalmente, se realizó un gráfico de cajas y bigotes para visualizar la distribución de la variable tamaño centroide en XYOM (S. Dujardin & Dujardin, 2019).

Cabe aclarar que las comparaciones de la conformación corporal de los grupos genéticos, tallas y ambientes fueron sometidas a una exploración inicial con todos los grupos *a priori*, contrastando todos contra todos. No obstante, también las comparaciones estuvieron sujetas a los resultados de los grupos encontrados en el tamaño centroide, para así controlar el efecto de tamaño, y contrastar solo los que compartieran el mismo resultado del tamaño. Estas comparaciones se realizaron mediante la confrontación de sus distancias euclidianas debido a que no se cumplieron los supuestos de normalidad (asimetría y curtosis: Mardia, 1970; prueba de Doornik & Hansen, 1994) y homocedasticidad multivariadas (prueba M de Box; Rencher, 2002) examinados con el programa PAST 4.09 (Hammer *et al.*, 2022). Las significancias estadísticas de las diferencias entre las comparaciones se calcularon con 1000 permutaciones y se corrigieron por el método de Bonferroni (Holm, 1979).

Por otro lado, para la detección de alometría se realizó un análisis de regresión multivariado, calculándose su significancia estadística con 1000 permutaciones. Cuando el efecto alométrico fue significativo se llevó a cabo un análisis multivariado de la covarianza (MANCOVA) para comprobar si las pendientes alométricas de los grupos fenotípicos compartían el mismo modelo. Si tenían el mismo modelo se procedió con la corrección por tamaño y nuevamente se calcularon las significancias estadísticas de las distancias euclidianas entre los grupos fenotípicos. Estos análisis multivariados se ejecutaron en el módulo de COV de CLIC. Por otro lado, el análisis de componentes principales (PCA) sirvió para ordenar los grupos fenotípicos en XYOM (S. Dujardin & Dujardin, 2019); y posteriormente se realizó la visualización de los objetos medios en XYOM (S. Dujardin & Dujardin, 2019) y las gradillas de deformación en tpsregr64 (Rohlf, 2015).

Por último, se realizaron siete pruebas de mantel con ayuda del paquete Ecodist del programa R (Goslee & Urban, 2007) para conocer si había correlación entre las matrices de distancias euclidianas, genéticas (estimadores F_{st} y D_{EST} de Jost) y geográficas (distancias físicas determinadas a partir de coordenadas geográficas más cercanas entre los sectores, excluyéndose a EPSC por no corresponder a un grupo natural). La correlación entre las distancias euclidianas y genéticas se realizó por separado considerando alternativamente el EPSC1 o EPSC2.

3. Resultados

Desarrollo de los microsatélites:

Un total de 16 *loci* (4mer: 15; 5mer: 1) de 30 preseleccionados satisficieron los criterios para ser considerados polimórficos (**Tabla 1-4**). El rango en el tamaño alélico varió entre 110-369 pb, el número de alelos por *locus* entre 9-29 (Ckra13/Ckra 27; Ckra24) y el criterio de información polimórfica (PIC) entre 0.69 - 0.915 (Ckra 13; Ckra01). Además, todos los *loci* presentaron equilibrio de ligamiento, indicativo de segregación independiente (**Tabla 1-5**); y equilibrio de Hardy-Weinberg en la mayoría de los sitios evaluados (**Tabla 1-6**), indicando que los casos de desviación no son atribuibles a causas técnicas.

Tabla 1-4: secuencias de los primers, características y diversidad genética de los 16 *loci* de microsatélites especie específicos de *Caquetaia kraussii*.

<i>Locus</i>	Motivo	Primers F (forward) y R (reverse)	Ra	Na	PIC	Adaptador
Ckra01	(ATCT) _n	F: CATGCAGTTATCACATTATTGTCC R: CATCACGTAGTATGGCACTCC	205-337	28	0.915	Tail B
Ckra02	(ATGG) _n	F: AGGCCAAAAGATGGATGGG R: TTGAACAAAATACCTTAGCCTCAGC	219-291	17	0.778	Tail B
Ckra03	(ATCT) _n	F: CCAGAACAAAATGCTCACTGC R: GTGGCCAATAAAACATAAAGACC	110-170	15	0.843	Tail B
Ckra04	(ATCT) _n	F: CAATAGCCTACACTCTGGACAGG R: GCCTGTCGGTCAAATGTAGC	128-228	24	0.910	Tail B
Ckra05	(ATCT) _n	F: GGATGCTCATATTGAGCGTAACC R: GTTCGAAGTATCCTTGGGCG	274-354	20	0.882	Tail B
Ckra06	(ATGG) _n	F: TCGCTTCATAGAAATGTTGTTGG R: TCTGTTGAGTCTGTTGGGGC	163-215	14	0.785	Tail B
Ckra07	(ATCT) _n	F: ACACATGTCAGGTGGATGGG R: GTCACTGACTCTGCATACCAGC	207-319	25	0.910	Tail B
Ckra08	(ATGG) _n	F: AACATCCTGCAGCATTCACG R: TGACCCTGAAAAGGATACATGG	166-206	11	0.798	Tail B
Ckra12	(ATGG) _n	F: ATGATGTGCTGATGGATGGG R: CGCCAATGAATTGGATAAGTGG	255-299	12	0.768	Tail A
Ckra13	(ATGG) _n	F: AGACCCTGAACAGGATAAGTGG R: GAGGCTGACCAGAGGAAAGG	222-254	9	0.690	Tail A
Ckra18	(ATGG) _n	F: TGAAACAAACTGGTTGGAAGG R: ATAACCCAAAACAGGGCACC	160-220	16	0.790	Tail D
Ckra21	(ATCT) _n	F: GTGGAGACGACACCAAGTGC R: TGGCTTATGGATGAAGCACC	232-352	23	0.864	Tail D
Ckra22	(ATGG) _n	F: ACATGGAGCTGATTCCAGCC R: AGGTGACTTCGCCTCTCACC	210-282	19	0.881	Tail D
Ckra24	(ATCT) _n	F: CACCCTGTTGTGGTTAACGG R: GAATAATGCAGCAGCAAGGC	241-369	29	0.927	Tail D
Ckra27	(ATGG) _n	F: CTGTGGCAGCTGGGATAAGC R: AGGGTTCCTGCAAACACAGG	156-188	9	0.731	Tail C
Ckra29	(ATATC) _n	F: TCCAAACACGGTCAGTCTGC R: AGTGGGCCTATTGTTGGGG	185-240	12	0.838	Tail C

Ra: Rango alélico, Na: número de alelos por *locus* y PIC: criterio de información polimórfica. Tail A: GCCTCCCTCGGCCA. Tail B: GCCTTGCCAGCCCGC. Tail C: CAGGACCAGGCTACCGTG. Tail D: CGGAGAGCCGAGAGGTG.

Tabla 1-5: pruebas de desequilibrio de ligamiento de 16 *loci* desarrollados en *Caquetaia kraussii*.

<i>locus1</i>	<i>locus2</i>	Valor p									
Ckra07	Ckra22	0.003	Ckra08	Ckra27	0.172	Ckra01	Ckra04	0.454	Ckra03	Ckra24	0.727
Ckra06	Ckra24	0.004	Ckra02	Ckra21	0.178	Ckra04	Ckra27	0.454	Ckra01	Ckra27	0.732
Ckra21	Ckra22	0.012	Ckra04	Ckra24	0.184	Ckra01	Ckra03	0.464	Ckra03	Ckra21	0.735
Ckra01	Ckra06	0.014	Ckra18	Ckra22	0.189	Ckra12	Ckra27	0.470	Ckra02	Ckra24	0.745
Ckra04	Ckra13	0.017	Ckra05	Ckra07	0.195	Ckra21	Ckra24	0.474	Ckra04	Ckra06	0.748
Ckra02	Ckra22	0.017	Ckra04	Ckra12	0.202	Ckra06	Ckra27	0.490	Ckra05	Ckra06	0.748
Ckra18	Ckra29	0.018	Ckra13	Ckra24	0.211	Ckra03	Ckra13	0.492	Ckra06	Ckra22	0.754
Ckra01	Ckra07	0.030	Ckra22	Ckra27	0.242	Ckra02	Ckra04	0.508	Ckra02	Ckra05	0.784
Ckra01	Ckra02	0.036	Ckra21	Ckra27	0.248	Ckra07	Ckra13	0.528	Ckra04	Ckra07	0.801
Ckra05	Ckra12	0.040	Ckra27	Ckra29	0.253	Ckra07	Ckra12	0.531	Ckra02	Ckra06	0.809
Ckra04	Ckra05	0.055	Ckra03	Ckra29	0.254	Ckra03	Ckra04	0.544	Ckra02	Ckra27	0.836
Ckra04	Ckra22	0.060	Ckra02	Ckra13	0.271	Ckra07	Ckra29	0.556	Ckra07	Ckra08	0.849
Ckra01	Ckra21	0.062	Ckra07	Ckra18	0.272	Ckra08	Ckra22	0.556	Ckra02	Ckra12	0.854
Ckra05	Ckra24	0.074	Ckra02	Ckra18	0.290	Ckra18	Ckra21	0.559	Ckra07	Ckra24	0.856
Ckra13	Ckra18	0.079	Ckra06	Ckra07	0.294	Ckra18	Ckra24	0.562	Ckra06	Ckra08	0.859
Ckra01	Ckra29	0.090	Ckra08	Ckra18	0.296	Ckra02	Ckra08	0.567	Ckra05	Ckra22	0.859
Ckra05	Ckra18	0.093	Ckra21	Ckra29	0.298	Ckra12	Ckra21	0.587	Ckra07	Ckra27	0.869
Ckra01	Ckra12	0.095	Ckra08	Ckra24	0.301	Ckra06	Ckra12	0.588	Ckra13	Ckra29	0.876
Ckra05	Ckra27	0.095	Ckra03	Ckra18	0.308	Ckra01	Ckra13	0.591	Ckra02	Ckra03	0.888
Ckra08	Ckra13	0.100	Ckra04	Ckra18	0.313	Ckra06	Ckra18	0.593	Ckra22	Ckra29	0.892
Ckra02	Ckra29	0.102	Ckra04	Ckra29	0.316	Ckra01	Ckra05	0.601	Ckra24	Ckra29	0.897
Ckra13	Ckra22	0.109	Ckra02	Ckra07	0.317	Ckra06	Ckra21	0.612	Ckra07	Ckra21	0.909
Ckra03	Ckra06	0.112	Ckra08	Ckra29	0.318	Ckra05	Ckra13	0.625	Ckra03	Ckra22	0.932
Ckra04	Ckra21	0.120	Ckra12	Ckra22	0.325	Ckra08	Ckra12	0.647	Ckra13	Ckra21	0.939
Ckra05	Ckra08	0.126	Ckra03	Ckra27	0.354	Ckra24	Ckra27	0.647	Ckra01	Ckra18	0.945
Ckra05	Ckra21	0.142	Ckra22	Ckra24	0.355	Ckra04	Ckra08	0.660	Ckra12	Ckra13	0.946
Ckra03	Ckra05	0.150	Ckra18	Ckra27	0.381	Ckra03	Ckra12	0.666	Ckra06	Ckra13	0.968
Ckra03	Ckra08	0.160	Ckra01	Ckra22	0.396	Ckra01	Ckra24	0.681	Ckra12	Ckra29	0.971
Ckra08	Ckra21	0.166	Ckra13	Ckra27	0.417	Ckra01	Ckra08	0.682	Ckra03	Ckra07	0.974
Ckra12	Ckra24	0.169	Ckra05	Ckra29	0.441	Ckra12	Ckra18	0.686	Ckra06	Ckra29	0.974

Tabla 1-6: estimadores de diversidad genética de *Caquetaia kraussii* por sitio y grupo genético en las secciones media y baja del río Cauca.

Locus	S8						S7						S6					
	N	Na	Ho	He	P _{HWE}	FIS	N	Na	Ho	He	P _{HWE}	FIS	N	Na	Ho	He	P _{HWE}	FIS
Ckra01	26	21	0.962	0.959	0.160	-0.003	49	23	1.000	0.952	0.629	-0.051	80	24	0.975	0.944	0.895	-0.033
Ckra02	26	14	0.846	0.873	0.634	0.031	49	14	0.816	0.851	0.746	0.041	80	15	0.750	0.801	0.003	0.064
Ckra03	26	13	0.923	0.855	0.909	-0.081	49	13	0.837	0.878	0.334	0.047	80	12	0.950	0.878	0.063	-0.083
Ckra04	26	21	0.885	0.956	0.061	0.076	49	22	0.939	0.950	0.125	0.011	80	21	0.913	0.933	0.537	0.022
Ckra05	26	17	0.923	0.941	0.507	0.020	49	17	0.918	0.921	0.139	0.003	80	18	0.975	0.922	0.475	-0.058
Ckra06	25	10	0.840	0.829	0.972	-0.013	49	12	0.857	0.856	0.299	-0.002	80	12	0.875	0.891	0.870	0.018
Ckra07	25	19	0.880	0.949	0.281	0.074	49	22	0.939	0.946	0.530	0.008	80	20	0.938	0.937	0.315	0.000
Ckra08	26	10	0.885	0.865	0.386	-0.023	49	10	0.837	0.829	0.338	-0.009	79	10	0.797	0.826	0.226	0.034
Ckra12	26	10	0.923	0.877	0.969	-0.054	49	10	0.898	0.853	0.890	-0.053	80	10	0.800	0.844	0.112	0.052
Ckra13	26	7	0.654	0.696	0.517	0.062	49	7	0.776	0.768	0.528	-0.010	80	8	0.738	0.757	0.199	0.025
Ckra18	26	11	0.962	0.876	0.475	-0.099	49	13	0.857	0.873	0.220	0.018	79	13	0.861	0.846	0.358	-0.018
Ckra21	26	19	0.885	0.940	0.109	0.060	49	17	0.959	0.924	0.274	-0.039	80	20	0.825	0.907	0.177	0.091
Ckra22	26	16	0.885	0.918	0.754	0.037	49	15	0.878	0.908	0.298	0.034	80	16	0.850	0.893	0.671	0.049
Ckra24	26	18	0.885	0.937	0.153	0.057	48	22	0.979	0.940	0.475	-0.042	80	22	0.950	0.936	0.510	-0.015
Ckra27	26	8	0.731	0.811	0.703	0.101	48	9	0.792	0.777	0.714	-0.020	80	9	0.738	0.764	0.533	0.035
Ckra29	26	11	0.923	0.867	0.836	-0.067	49	11	0.878	0.857	0.090	-0.024	79	9	0.861	0.853	0.868	-0.010
Locus	S5						S4						PHI					
	N	Na	Ho	He	P _{HWE}	FIS	N	Na	Ho	He	P _{HWE}	FIS	N	Na	Ho	He	P _{HWE}	FIS
Ckra01	42	14	1.000	0.914	0.858	-0.096	21	13	0.810	0.855	0.249	0.054	98	8	0.806	0.798	0.788	-0.011
Ckra02	43	9	0.744	0.780	0.327	0.046	21	8	0.714	0.751	0.436	0.051	100	6	0.700	0.671	0.073	-0.044
Ckra03	43	10	0.884	0.851	0.090	-0.039	21	9	0.905	0.822	0.757	-0.103	100	6	0.600	0.663	0.383	0.095
Ckra04	42	17	0.810	0.885	0.622	0.087	21	13	0.762	0.900	0.008	0.157	99	10	0.717	0.656	0.248	-0.094
Ckra05	43	13	0.791	0.796	0.384	0.007	21	8	0.619	0.747	0.126	0.175	99	9	0.798	0.720	0.789	-0.110
Ckra06	43	8	0.744	0.788	0.203	0.057	21	8	0.810	0.724	0.476	-0.122	100	7	0.470	0.436	0.825	-0.079
Ckra07	43	15	0.884	0.903	0.797	0.022	21	13	0.905	0.886	0.975	-0.022	100	9	0.770	0.758	0.276	-0.016
Ckra08	43	8	0.884	0.801	0.132	-0.105	21	7	0.524	0.732	0.001	0.289	100	6	0.690	0.721	0.482	0.044
Ckra12	43	8	0.860	0.809	0.492	-0.065	21	6	0.762	0.779	0.370	0.023	100	5	0.690	0.654	0.983	-0.055
Ckra13	43	7	0.791	0.697	0.958	-0.136	21	6	0.619	0.567	0.663	-0.095	100	4	0.540	0.560	0.070	0.036
Ckra18	43	11	0.791	0.774	0.376	-0.022	21	7	0.667	0.650	0.873	-0.026	100	7	0.800	0.784	0.521	-0.020
Ckra21	42	15	0.929	0.889	0.337	-0.045	19	16	0.789	0.925	0.152	0.150	100	7	0.670	0.706	0.603	0.051
Ckra22	43	12	0.837	0.865	0.009	0.032	21	9	0.714	0.787	0.117	0.095	99	8	0.747	0.795	0.408	0.060
Ckra24	43	19	0.907	0.917	0.364	0.011	21	17	0.810	0.940	0.003	0.141	100	12	0.740	0.789	0.004	0.062
Ckra27	43	6	0.651	0.632	0.069	-0.031	21	6	0.429	0.568	0.094	0.250	99	6	0.434	0.415	0.977	-0.047
Ckra29	43	10	0.860	0.870	0.585	0.011	20	9	0.800	0.832	0.426	0.039	99	6	0.444	0.554	0.134	0.198

Tabla 1-6 (cont.): estimadores de diversidad genética de *Caquetaia kraussii* por sitio y grupo genético en las secciones media y baja del río Cauca.

Locus	EPSC						Stock S6-S7-S8						Stock S4-S5					
	N	Na	Ho	He	P _{HWE}	FIS	N	Na	Ho	He	P _{HWE}	FIS	N	Na	Ho	He	P _{HWE}	FIS
Ckra01	83	10	0.735	0.718	0.044	-0.023	155	28	0.981	0.949	0.916	-0.034	63	16	0.937	0.901	0.605	-0.039
Ckra02	83	6	0.361	0.394	0.088	0.082	155	17	0.787	0.830	0.116	0.052	64	10	0.734	0.767	0.241	0.042
Ckra03	83	6	0.723	0.719	0.660	-0.005	155	15	0.910	0.881	0.326	-0.033	64	11	0.891	0.844	0.265	-0.055
Ckra04	84	12	0.821	0.735	0.082	-0.119	155	24	0.916	0.945	0.048	0.030	63	18	0.794	0.902	0.013	0.121
Ckra05	84	8	0.643	0.739	0.009	0.131	155	19	0.948	0.926	0.760	-0.025	64	13	0.734	0.778	0.155	0.056
Ckra06	84	6	0.238	0.334	0.001	0.289	154	13	0.864	0.880	0.800	0.019	64	8	0.766	0.766	0.56	0.000
Ckra07	84	11	0.798	0.839	0.001	0.050	154	24	0.929	0.941	0.080	0.014	64	17	0.891	0.897	0.983	0.007
Ckra08	84	4	0.655	0.658	0.009	0.006	154	11	0.825	0.834	0.304	0.011	64	9	0.766	0.795	0.033	0.037
Ckra12	84	5	0.143	0.169	0.012	0.154	155	12	0.852	0.852	0.224	0.000	64	8	0.828	0.798	0.339	-0.039
Ckra13	84	4	0.381	0.401	0.375	0.049	155	9	0.735	0.753	0.014	0.023	64	7	0.734	0.656	0.921	-0.120
Ckra18	84	4	0.321	0.448	0.004	0.284	154	15	0.877	0.864	0.106	-0.015	64	11	0.750	0.738	0.197	-0.017
Ckra21	84	11	0.690	0.665	0.170	-0.038	155	22	0.877	0.921	0.374	0.048	61	19	0.885	0.905	0.695	0.022
Ckra22	82	7	0.561	0.604	0.038	0.072	155	19	0.865	0.905	0.611	0.045	64	12	0.797	0.846	0.017	0.059
Ckra24	84	14	0.774	0.786	0.065	0.015	154	25	0.948	0.941	0.194	-0.008	64	21	0.875	0.924	0.123	0.053
Ckra27	84	5	0.357	0.379	0.099	0.058	154	9	0.753	0.784	0.571	0.039	64	8	0.578	0.610	0.063	0.053
Ckra29	84	8	0.786	0.735	0.272	-0.070	154	12	0.877	0.856	0.608	-0.024	63	11	0.841	0.862	0.363	0.024

N: número de individuos, Na: número de alelos por *locus*, Ho: heterocigosidad observada, He: heterocigosidad esperada, P_{HWE}: significancia estadística de la prueba de equilibrio Hardy-Weinberg y Fis: índice de endogamia. En negrilla los valores con significancia estadística.

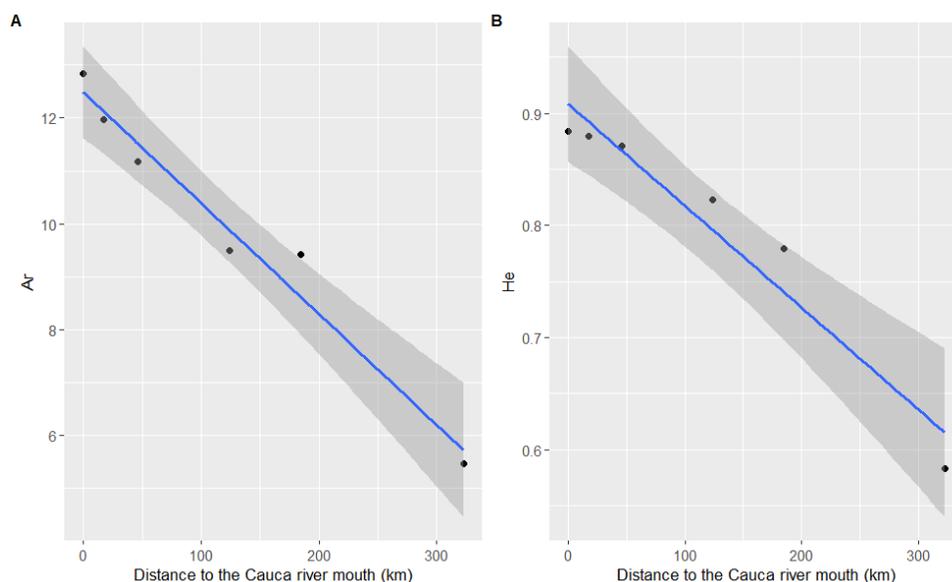
Diversidad genética poblacional: la diversidad genética por sitio mostró un ligero déficit de heterocigosidad en EPSC, S4 y en dos grupos genéticos (S6-S7-S8, S4-S5) revelados más adelante por el análisis de estructura genética (**Tabla 1-7**). Este déficit estuvo relacionado con un índice de endogamia significativo únicamente en S4 (Fis: 0.058; P_{fis}: 0.036). La diversidad genética mostró un gradiente decreciente desde la sección baja hacia la sección media del río Cauca (S8>S7>S6>S5>S4); y alcanzó sus menores valores en los ambientes confinados PHI y EPSC. Este gradiente permaneció cuando se comparó la diversidad entre grupos genéticos (S6-S7-S8>S4-S5>PHI>EPSC). Esta distribución de la diversidad genética fue relacionada negativamente con la distancia a la desembocadura del río Cauca (**Figura 1-3**), tanto para He (R: -0.970, p: 0.001) como para Ar (R: -1.000, p: 0.001).

Tabla 1-7: diversidad genética de 16 *loci* de microsatélites de *Caquetaia kraussii* en el río Cauca.

Sector	N	Na	Ar	Ho	He	P _{HWE}	FIS	P _{FIS}
S8	26	14.063	12.845	0.874	0.884	0.598	0.007	0.360
S7	49	14.813	11.977	0.885	0.880	0.295	-0.008	0.732
S6	80	14.938	11.178	0.862	0.871	0.164	0.008	0.249
S5	43	11.375	9.501	0.835	0.823	0.143	-0.020	0.905
S4	21	9.688	9.424	0.727	0.779	<0.001	0.058	0.036
Stock S6-S7-S8	155	17.125	15.255	0.871	0.879	0.046	0.006	0.232
Stock S4-S5	64	12.438	12.362	0.800	0.812	0.006	0.008	0.289
PHI	100	7.250	5.475	0.664	0.667	0.128	0.001	0.493
EPSC	84	7.563	5.264	0.562	0.583	<0.001	0.033	0.055

N: número de individuos, Na: número de alelos por *locus*, Ar: riqueza alélica, Ho: heterocigosidad observada, He: heterocigosidad esperada, P_{HWE}: significancia estadística de la prueba de equilibrio Hardy-Weinberg, Fis: índice de endogamia y P_{FIS}: significancia estadística de la endogamia. En negrilla los valores con significancia estadística.

Figura 1-3: correlación de la diversidad genética con la distancia a la desembocadura del río Cauca.



Ar: riqueza alélica; He: heterocigosidad esperada; R: coeficiente de correlación de Pearson; p: significancia estadística.

Diferenciación genética poblacional: El análisis de la varianza molecular ($F'st = 0.935$, Valor $p = 0.001$) y las pruebas pareadas de diferenciación genética poblacional de los estimadores $F'st$ y D_{EST} de Jost mostraron significancia en el grado de diferenciación entre sitios (**Tabla 1-8**), evidenciando que todos los sectores difieren genéticamente entre sí, excepto S7 y S8 en ambas pruebas.

Tabla 1-8: pruebas pareadas de diferenciación genética $F'st$ y D_{EST} de Jost.

Comparaciones pareadas $F'st$							
	PHI	EPSC	S4	S5	S6	S7	S8
PHI	-	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
EPSC	0.174	-	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
S4	0.108	0.061	-	0.005	0.001	0.001	0.001
S5	0.080	0.065	0.013	-	0.001	0.001	0.001
S6	0.085	0.092	0.035	0.022	-	0.001	0.002
S7	0.079	0.097	0.038	0.024	0.007	-	0.254
S8	0.079	0.104	0.040	0.028	0.011	0.008	-
Comparaciones pareadas D_{EST} de Jost							
	PHI	EPSC	S4	S5	S6	S7	S8
PHI	-	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
EPSC	0.688	-	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
S4	0.584	0.240	-	0.007	0.001	0.001	0.001
S5	0.478	0.306	0.033	-	0.001	0.001	0.001
S6	0.597	0.521	0.265	0.197	-	0.001	0.002
S7	0.553	0.557	0.289	0.218	0.036	-	0.267
S8	0.545	0.589	0.292	0.238	0.062	0.008	-

Debajo de la diagonal, el valor del estimador hallado. Arriba de la diagonal, la significancia estadística. En negrilla los valores con significancia estadística.

Tanto el análisis DAPC (**Figura 1-4**) como el análisis bayesiano de asignación poblacional de Structure (**Figura 1-5**) sugirieron que *C. kraussii* está conformada por tres o cuatro grupos genéticos ($\Delta K = 3$; MedMed, MedMean = 4; MaxMed, MaxMean = 5; Mean LnP(K) = 4). Al final, se determinaron cuatro stocks, los cuales fueron PHI, EPSC, stock S4-S5 y stock S6-S7-S8.

Figura 1-4: análisis discriminante de componentes principales de *Caquetaia kraussii* de los 7 sectores en el río Cauca.

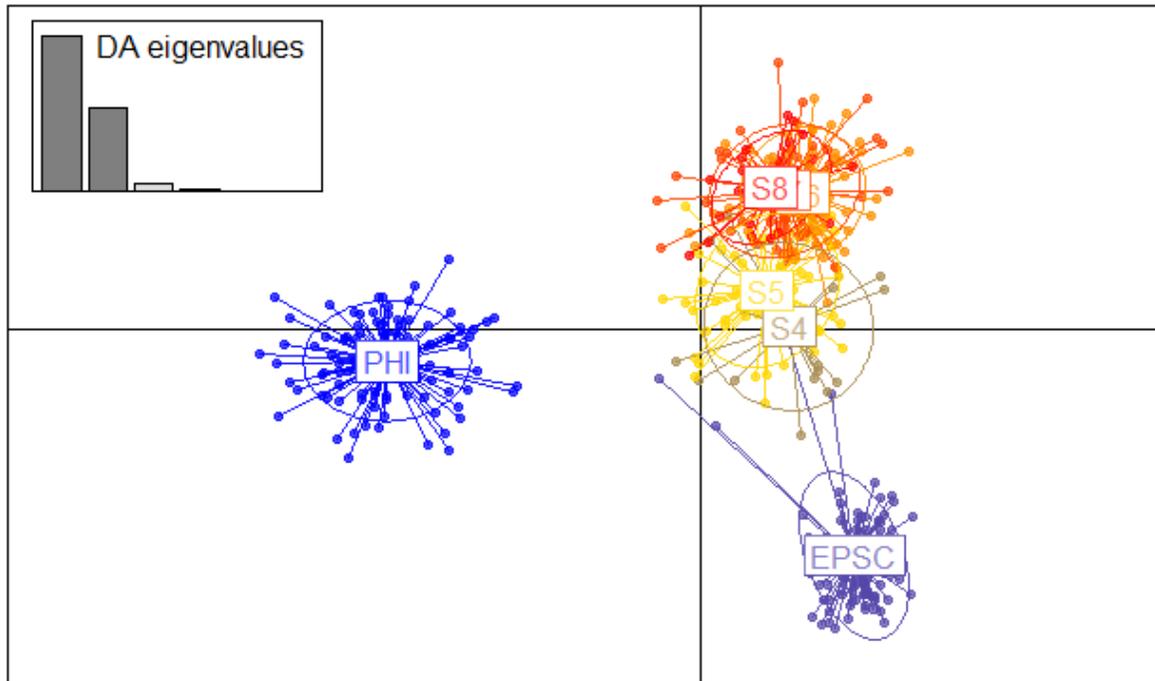
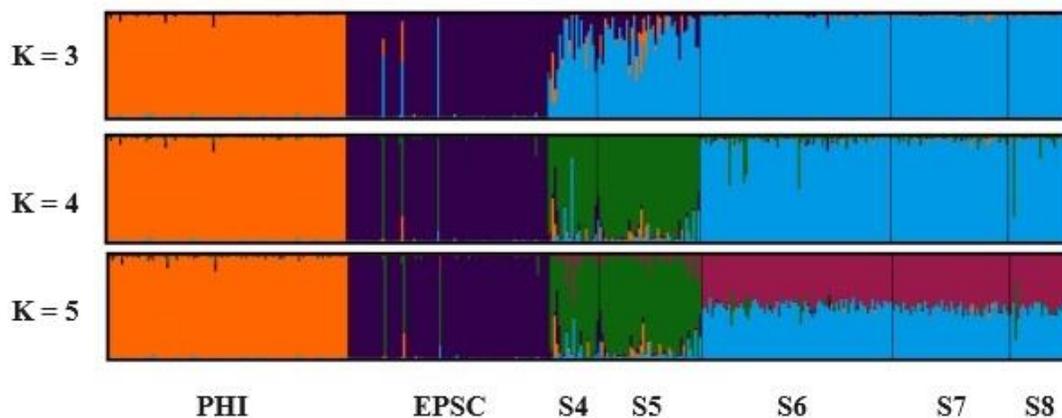


Figura 1-5: gráfico de barras de los coeficientes de coancestría poblacional por Structure para K = 3, K = 4 y K = 5.



Por otra parte, los valores de la probabilidad posterior del modelo (PO) de Bayescan para la detección de *loci* bajo selección se presentaron en la **Tabla 1-9**, donde los valores que superaron el valor de referencia 0.76, indicarían los *loci* que estuvieron bajo selección.

Así, la única comparación pareada que mostró un *locus* bajo selección (Ckra 21) fue S4-S5 vs S6-S7-S8. Además, otro parámetro hallado, Alpha, el cual es el componente de *locus* específico compartido por las poblaciones usando una regresión logística, indica que la fuerza y dirección de la selección en el *locus* tuvo un valor de 1.234, lo cual sugiere la existencia de selección balanceadora o purificadora.

Tabla 1-9: resultados del método de probabilidad bayesiana para encontrar *loci* bajo selección en las comparaciones pareadas de las poblaciones a posteriori.

	PHI/EPSC	PHI/S4-S5	PHI/S6-S7-S8	EPSC/S4-S5	EPSC/S6-S7-S8	S4-S5/S6-S7-S8
Ckra01	0.035	0.036	0.033	0.048	0.049	0.047
Ckra02	0.056	0.051	0.051	0.108	0.052	0.043
Ckra03	0.041	0.045	0.049	0.044	0.049	0.041
Ckra04	0.039	0.040	0.047	0.063	0.260	0.304
Ckra05	0.058	0.054	0.048	0.042	0.036	0.053
Ckra06	0.108	0.069	0.046	0.049	0.072	0.101
Ckra07	0.091	0.121	0.052	0.085	0.127	0.237
Ckra08	0.052	0.050	0.042	0.075	0.074	0.047
Ckra12	0.111	0.069	0.045	0.123	0.106	0.047
Ckra13	0.070	0.054	0.064	0.061	0.084	0.059
Ckra18	0.049	0.107	0.055	0.059	0.092	0.049
Ckra21	0.176	0.053	0.038	0.065	0.100	0.972
Ckra22	0.037	0.043	0.048	0.047	0.043	0.042
Ckra24	0.294	0.225	0.214	0.142	0.150	0.228
Ckra27	0.057	0.096	0.045	0.060	0.047	0.113
Ckra29	0.040	0.085	0.063	0.078	0.060	0.182

PO: la probabilidad posterior del modelo. En negrilla los valores con significancia estadística.

Demografía genética poblacional: las pruebas de cuello de botella resumidos en la **Tabla 1-10** fueron significativas para todos los sitios (excepto EPSC y S4) en el método de alelos infinitos; S6, S7, S8 y grupo genético S6-S7-S8 en el modelo de dos fases; mientras que ninguno de los grupos evaluados fue significativo bajo el modelo de mutación por pasos. Además, el M ratio dio valores por debajo de 0.680, indicando cuellos de botella recientes en todos los sitios y grupos genéticos. A diferencia de los stocks S4-S5 y S6-S7-S8 y S7 que exhibieron valores superiores a 1000 (2220, 5349 y 1665, respectivamente), los tamaños efectivos poblacionales fueron bajos en PHI, EPSC, S4 y S6 (161, 17, 49 y 723, respectivamente) y no pudieron estimarse de manera confiable para S5 y S8 (**Tabla 1-10**).

En cuanto a eventos migratorios, se detectaron ocho individuos como potencialmente inmigrantes en los sectores muestreados y fueron asignados a los sectores de origen más probables; tres individuos de EPSC fueron asignados en S5 (valor p en todos: <0.001); un individuo de S4 fue establecido en S5 (valor p: 0.005); dos individuos de S5 en S4 (valor p: 0.007); un individuo de S6 en S7 (valor p: <0.001); y un individuo de S7 en S6 (valor p: 0.002).

Tabla 1-10: pruebas para detectar cuellos de botella recientes.

	IAM	SMM	TPM	M Ratio	Ne
S8	<0.001	0.647	0.012	0.234 ± 0.030	Infinite (460, Infinite)
S7	<0.001	0.470	<0.001	0.229 ± 0.030	1665 (350, Infinite)
S6	<0.001	0.647	0.003	0.240 ± 0.029	723 (360, 15881)
S5	<0.001	0.991	0.096	0.210 ± 0.037	Infinite (454, Infinite)
S4	0.106	1.000	0.975	0.219 ± 0.033	49 (31, 101)
S6-S7-S8	<0.001	0.884	<0.001	0.240 ± 0.029	5349 (1157, Infinite)
S4-S5	<0.001	1.000	0.188	0.225 ± 0.036	2220 (364, Infinite)
PHI	0.003	0.997	0.430	0.180 ± 0.042	161 (114, 254)
EPSC	0.372	1.000	0.992	0.189 ± 0.043	17 (15, 20)

Donde IAM: modelo de alelos infinitos. SMM: modelo mutacional escalonado, TPM: modelo de dos fases. Las probabilidades según la prueba de una cola de Wilcoxon (exceso de heterocigosidad), calculadas por Bottleneck v1. Valores de M ratio calculados por Arlequin v3.5.2.2. Ne: número de individuos del tamaño efectivo de la población, calculado con NeEstimator v2.1. En negrilla los valores con significancia estadística.

Morfometría: la repetibilidad de los *landmarks* fue del 84%, mostrando confiabilidad en los resultados. Por otro lado, los estadísticos de la longitud estándar y tamaño centroide compartieron la misma distribución, no obstante, el tamaño centroide presentó mayores valores debido a su naturaleza geométrica (**Tabla 1-11**). En cuanto al tamaño centroide, la prueba de Kruskal-Wallis detectó diferencias significativas entre los grupos fenotípicos (p: <0.001). Específicamente, las pruebas pareadas de Mann-Whitney (**Tabla 1-12**) y la visualización de las tallas en un diagrama de caja y bigotes (**Figura 1-6**) muestran individuos de tamaños grandes (PHI y EPSC1), intermedios (lótico de S4 y EPSC2) y pequeños (ciénaga de S5, ciénaga de S6, ciénaga de S7 y lótico de S8).

Tabla 1-11: estadísticos de la longitud estándar y tamaño centroide de *Caquetaia kraussii*.

Sectores	N	Longitud estándar			Tamaño centroide		
		Media	SD	Rango	Media	SD	Rango
PHI	54	17.826	1.378	15.114-19.914	21.744	1.709	18.600-24.972
EPSC1	48	17.964	1.218	15.091-19.490	23.000	1.603	19.218-25.059
EPSC2	42	12.956	1.063	10.683-14.672	16.272	1.413	13.517-18.646
S4_Lótico	10	13.931	0.907	11.596-14.762	17.119	1.106	14.288-18.243
S5_Ciénaga	15	11.170	0.447	10.471-12.068	13.590	0.515	12.907-14.554
S6_Ciénaga	33	11.908	1.472	10.244-14.939	14.440	1.846	12.235-18.676
S7_Ciénaga	26	11.831	0.972	10.154-14.019	14.358	1.164	12.520-17.186
S8_Lótico	13	10.641	0.432	10.091-11.431	12.965	0.531	12.175-13.757

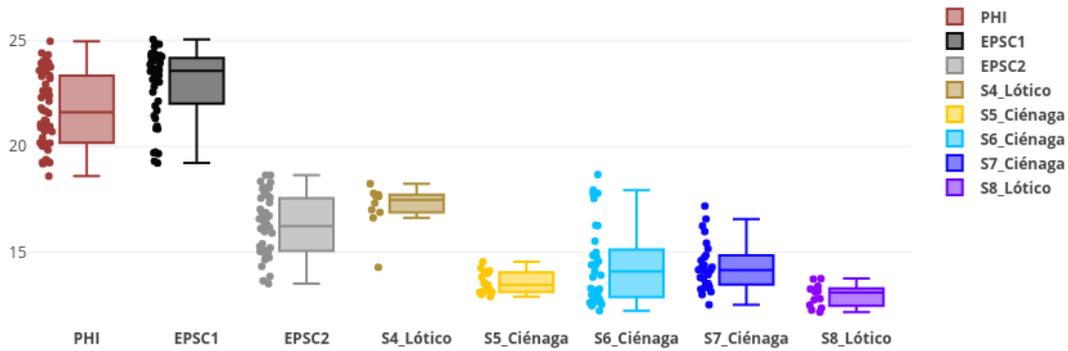
N: número de individuos. SD: desviación estándar. PHI: proyecto hidroeléctrico Ituango. EPSC: Estación piscícola San Carlos.

Tabla 1-12: comparaciones pareadas del tamaño centroide usando la prueba de Mann-Whitney.

Grupo pareado	Valor P	Grupo pareado	Valor P
PHI/EPSC2	<0.001	EPSC2/S8_Lótico	<0.001
PHI/S4_Lótico	<0.001	EPSC2/S6_Ciénaga	<0.001
PHI/S5_Ciénaga	<0.001	S4_Lótico/S7_Ciénaga	0.001
PHI/S6_Ciénaga	<0.001	S4_Lótico/S5_Ciénaga	0.001
PHI/S7_Ciénaga	<0.001	S4_Lótico/S8_Lótico	0.002
PHI/S8_Lótico	<0.001	S7_Ciénaga/S8_Lótico	0.003
EPSC1/EPSC2	<0.001	PHI/EPSC1	0.008
EPSC1/S4_Lótico	<0.001	S4_Lótico/S6_Ciénaga	0.034
EPSC1/S5_Ciénaga	<0.001	S6_Ciénaga/S8_Lótico	0.204
EPSC1/S6_Ciénaga	<0.001	S5_Ciénaga/S8_Lótico	0.316
EPSC1/S7_Ciénaga	<0.001	S5_Ciénaga/S7_Ciénaga	0.538
EPSC1/S8_Lótico	<0.001	EPSC2/S4_Lótico	1.000
EPSC2/S5_Ciénaga	<0.001	S5_Ciénaga/S6_Ciénaga	1.000
EPSC2/S7_Ciénaga	<0.001	S6_Ciénaga/S7_Ciénaga	1.000

En negrilla los valores con significancia estadística.

Figura 1-6: diagrama de caja y bigotes del tamaño centroide de *Caquetaia kraussii* por ambientes.

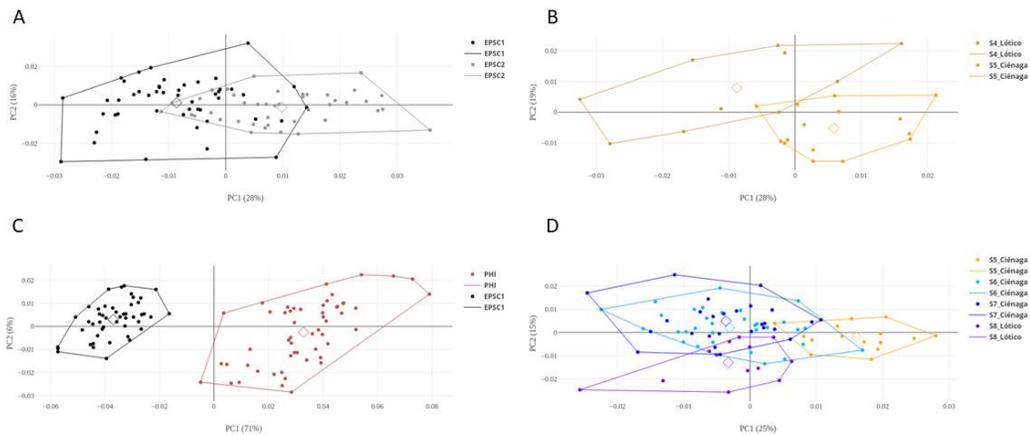


Conformación: la conformación corporal fue significativamente diferente entre tallas (Tabla 1-13, Figura 1-7A), grupos genéticos (Tabla 1-13, Figura 1-7C, D), ambientes (Tabla 1-13, Figura 1-7D) y las interacciones talla+ambiente (Tabla 1-13, Figura 1-7B) y genética+ambiente (Tabla 1-13, Figura 1-7D). Específicamente en la Figura 1-7D, el Componente Principal 1 (25% de la variación total) separó los grupos por genética, mientras que el Componente Principal 2 (15% de la variación total), separó los grupos por ambientes. Todas las comparaciones evidenciaron efecto alométrico según los análisis de regresión multivariada computado con 1000 permutaciones, excepto la comparación de lótico de S4 con EPSC2 ($p: 0.063$). No obstante, en las comparaciones que presentaron efecto alométrico, el análisis multivariado de covarianzas (MANCOVA) mostró que el modelo alométrico presentaba pendientes iguales; por lo que, se pudieron corregir las coordenadas por tamaño y recalcular las significancias estadísticas (Tabla 1-13).

Tabla 1-13: comparaciones pareadas de las distancias euclidianas.

Efecto	P _{RM}	LW	F	P	Grupo pareado	DE	P _{DE}	DEC	P _{DEC}
T	0.001	0.76	F _(18,69) : 1.212	0.276	EPSC1/EPCC2	0.021	<0.001	0.021	<0.001
T+A	0.002	0.157	F _(18,4) : 1.191	0.482	S4_Lótico/S5_Ciénaga	0.021	<0.001	0.040	<0.001
G	0.001	0.744	F _(18,81) : 1.545	0.096	PHI/EPSC1	0.070	<0.001	0.070	<0.001
G	0.036	0.501	F _(126,1376) : 1.212	0.062	S5_Ciénaga/S6_Ciénaga	0.020	<0.001	0.022	<0.001
G	0.036	0.501	F _(126,1376) : 1.212	0.062	S5_Ciénaga/S7_Ciénaga	0.021	<0.001	0.022	<0.001
G+A	0.063	0.592	F _(18,31) : 1.186	0.328	S4_Lótico/EPSC2	0.037	<0.001	NA	NA
G+A	0.036	0.501	F _(126,1376) : 1.212	0.062	S5_Ciénaga/S8_Lótico	0.022	<0.001	0.022	<0.001
A	0.036	0.501	F _(126,1376) : 1.212	0.062	S6_Ciénaga/S8_Lótico	0.016	0.001	0.018	<0.001
A	0.036	0.501	F _(126,1376) : 1.212	0.062	S7_Ciénaga/S8_Lótico	0.018	<0.001	0.020	<0.001
D	0.036	0.501	F _(126,1376) : 1.212	0.062	S6_Ciénaga/S7_Ciénaga	0.010	0.062	0.010	<0.001

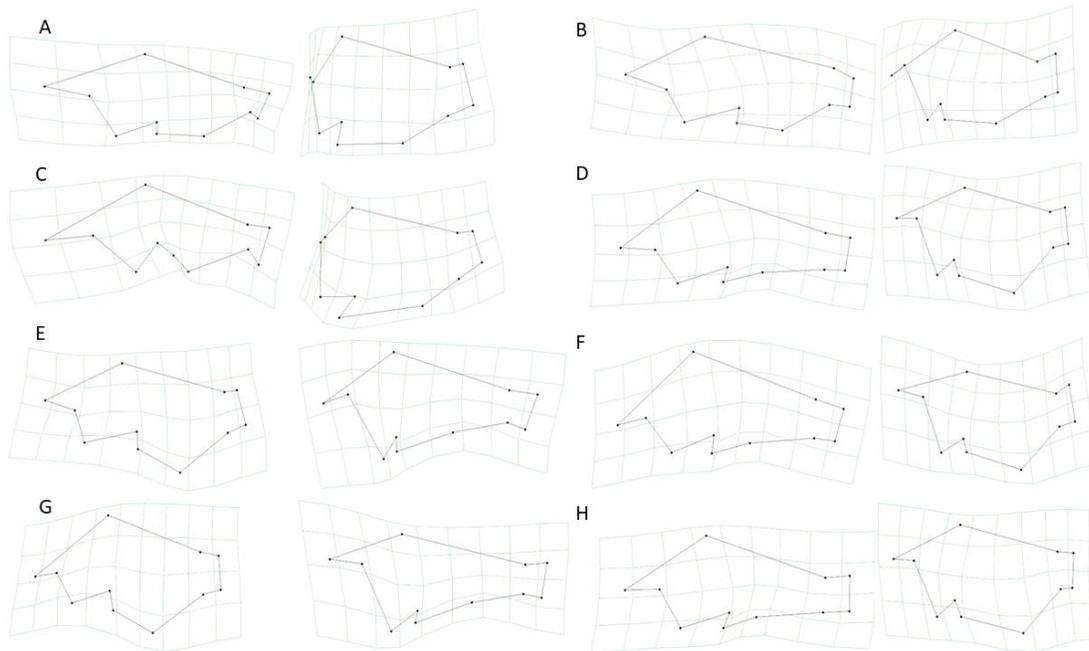
P_{RM}: significancia estadística de la regresión multivariada; LW: Lambda de Wilks; F, P: estadístico F y significancia estadística del MANCOVA, respectivamente; DE: distancia euclidiana sin corrección por alometría; DEC: distancia euclidiana corregida; P_{DE}: significancia estadística de la distancia euclidiana sin corrección por alometría; y P_{DEC}: significancia estadística de la distancia euclidiana corregida; T: talla, A: ambiente, G: genética. En negrilla los valores con significancia estadística.

Figura 1-7: análisis de componentes principales de la conformación corporal de *Caquetaia kraussii*.

A: diferencias entre tallas; **B:** diferencias entre tallas y ambientes; **C:** diferencias entre grupos genéticos; **D:** diferencias entre ambientes y entre grupos genéticos.

Los individuos más grandes presentaron conformaciones corporales más hidrodinámicas que la de los individuos de talla intermedia (**Figura 1-8A**). De manera similar, los individuos de talla intermedia presentaron cuerpos más hidrodinámicos que los de los individuos pequeños, aun cuando en este caso no se pudo aislar el efecto del ambiente (**Figura 1-8B**). Entre grupos genéticos, las conformaciones corporales más hidrodinámicas se observaron en los individuos del embalse PHI respecto a los de la piscícola; comparación que mostró la mayor diferencia en la conformación corporal. Aun cuando en menor magnitud, también se encontraron conformaciones corporales más hidrodinámicas en S7 respecto a S5 y S5 respecto a S6. Las diferencias más pequeñas se encontraron entre S6 y S7, aun cuando estas muestras pertenecen a grupos que comparten similitudes en tallas, genética y ambiente. Entre ambientes, los cuerpos de los individuos del ambiente lótico de S8 fueron más hidrodinámicos que los de las ciénagas de S7, pero menos hidrodinámicos que los de las ciénagas de S6.

Figura 1-8: conformación corporal promedio de *Caquetaia kraussii* de acuerdo con la talla, la genética y el ambiente.



A: EPSC1/EPSC2. **B:** S4_Lótico/S5_Ciénaga. **C:** PHI/EPSC1. **D:** S5_Ciénaga/S6_Ciénaga. **E:** S5_Ciénaga/S7_Ciénaga. **F:** S6_Ciénaga/S7_Lótico. **G:** S7_Ciénaga/S8_Lótico. **H:** S6_Ciénaga/S7_Ciénaga.

Las pruebas de mantel mostraron correlación entre todas las matrices de distancias, excepto la distancia euclidiana vs distancia geográfica, con 0.1 de umbral del error tipo I; indicando que la conformación corporal de los peces no estuvo correlacionada con las distancias geográficas ($R = 0.286$, $p = 0.390$). En contraste, las distancias genéticas estuvieron correlacionadas significativamente con las distancias geográficas ($F'st$: $R = 0.633$, $p = 0.045$; D_{EST} de Jost: $R = 0.717$, $p = 0.009$) (**Figura 1-9**) y con la conformación corporal de los peces ($F'st$ EPSC1: $R = 0.787$, $p = 0.004$; $F'st$ EPSC2: $R = 0.833$, $p = 0.002$; D_{EST} de Jost EPSC2: $R = 0.661$, $p = 0.044$), excepto en una comparación (D_{EST} de Jost EPSC1: $R = 0.609$, $p = 0.090$) (**Figura 1-10**).

Figura 1-9: prueba de Mantel entre los estimadores de diferenciación genética, las distancias euclidianas y las distancias geográficas.

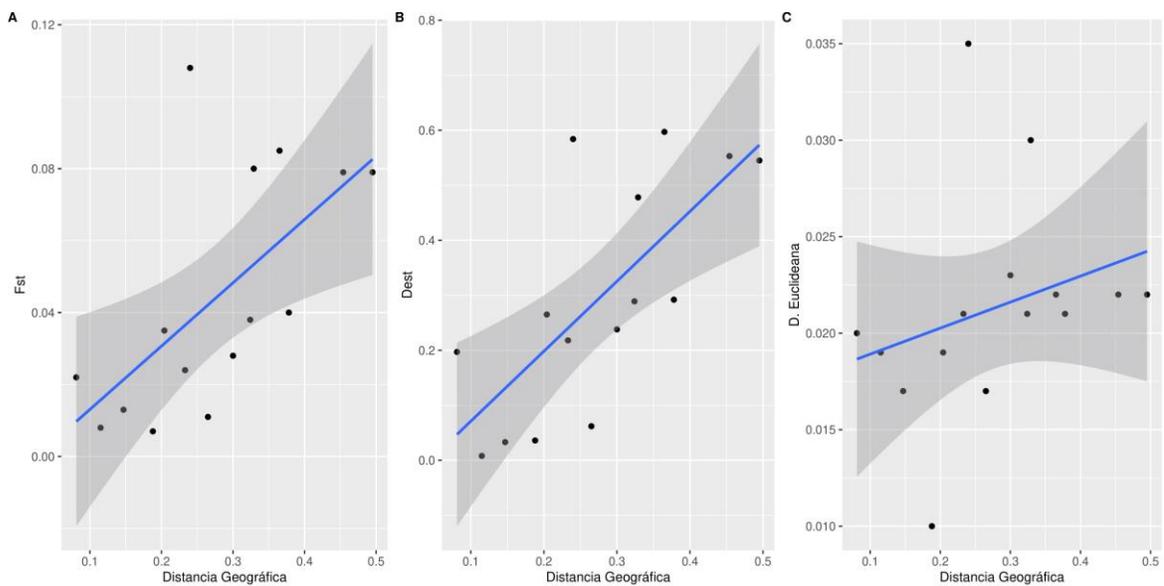
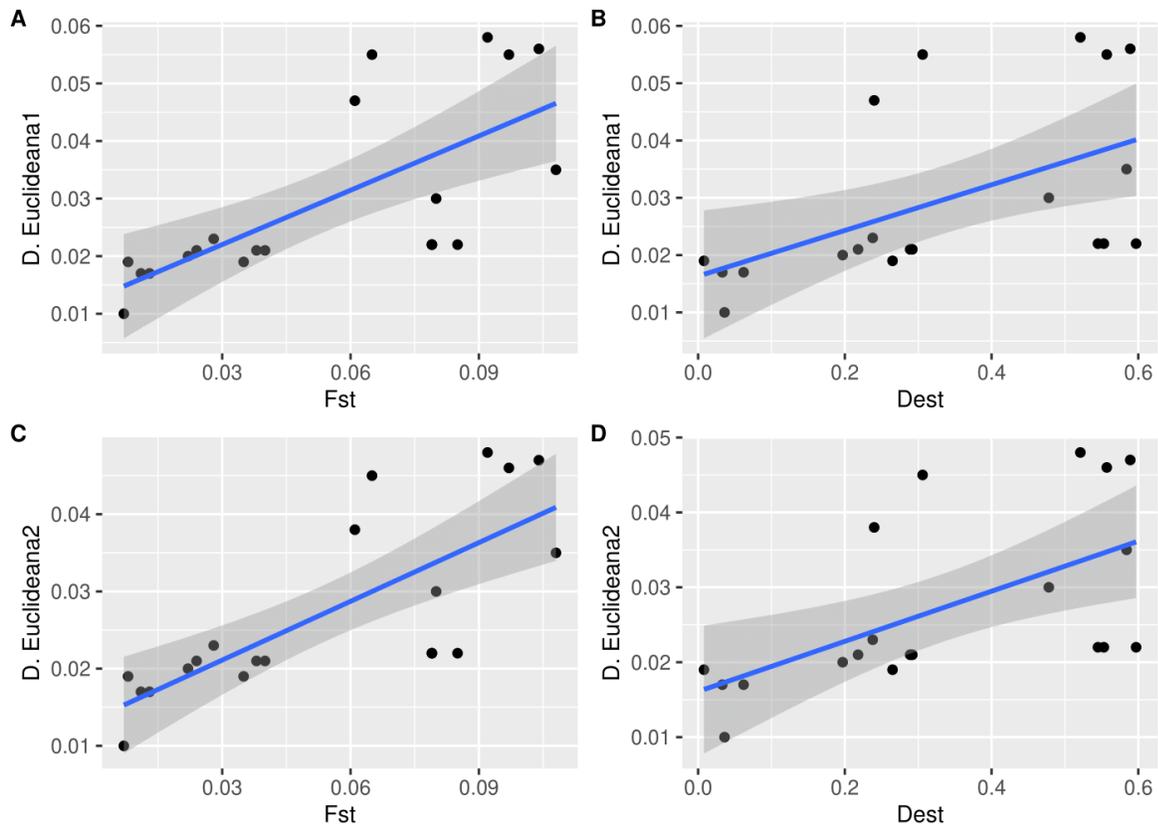


Figura 1-10: prueba de Mantel entre los estimadores de diferenciación genética y las distancias euclidianas.



4. Discusión

El presente estudio buscó resolver preguntas relacionadas con la genética poblacional y variación fenotípica de *C. kraussii* en los sectores medio y bajo del río Cauca entre los años 2020 y 2022. Con base a su particular historia de vida y a la diversidad de ambientes que ocupa, la expectativa *a priori* es que *C. kraussii* exhibiera estructuración genética espacial y fenotipos locales en el área de influencia de PHI. Para resolver estas interrogantes se desarrollaron *loci* microsatélites como herramienta molecular para evaluar la estructuración y diversidad genética de la especie. Asimismo, se emplearon aproximaciones de la morfometría geométrica con el fin de caracterizar los fenotipos teniendo en cuenta fuentes de variación genética y ambiental.

Desarrollo de *loci* microsatélites: este trabajo provee un grupo de 16 *loci* microsatélites especie-específicos para *Caquetaia kraussii* con motivos de repetición largos (4-mer, 5-mer) que facilitan la asignación de los alelos y por consiguiente su genotipificación (Dewoody *et al.*, 2006). Los nuevos *loci* desarrollados en este estudio se consideran altamente polimórficos dado que sus valores de PIC > 0.5 estuvieron por encima del rango propuesto por Botstein *et al.* (1980). Igualmente, los valores PIC de los *loci* aquí desarrollados se encontraron dentro del rango de los *loci* diseñados para cíclidos neotropicales (**Tabla 1-1**). Además, los *loci* empleados en este estudio exhibieron consistencia en la amplificación, alta definición de los electroferogramas. Asimismo, los *loci* de *C. kraussii* mostraron niveles de heterocidosis observada y esperada en los stocks PHI (Ho: 0.434-0.806; He: 0.415-0.798), EPSC (Ho: 0.143-0.821; He: 0.169-0.839), S4-S5 (Ho: 0.578-0.937; He: 0.610-0.924) y S6-S7-S8 (Ho: 0.735-0.981; He: 0.753-0.949), que estuvieron dentro del rango exhibido por los *loci* desarrollados en 11 cíclidos neotropicales (**Tabla 1-1**). Con todo esto los *loci* aquí desarrollados se

consideraron informativos y apropiados para el estudio de genética poblacional de *Caquetaia kraussii*.

Diversidad genética: Los niveles de heterocigosidad observada (Ho: 0.562-0.885) y esperada (He: 0.583-0.884) en *C. kraussii* superan los niveles de la heterocigosidad observados en otros cíclidos neotropicales como *Geophagus brasiliensis* (Ho: 0.474-0.628; He:0.534-0.706; Ferreira *et al.*, 2015), *Cichla temensis* (Ho: 0.183-0.619; He:0.292-0.657; Willis *et al.*, 2015), *Gymnogeophagus setequedas* (Ho:0.593; He: 0.673; Souza-Shibatta *et al.*, 2018), *Apistogramma agassizii* (Estivals *et al.*, 2020), *Geophagus aff. brasiliensis* (Ferreira *et al.*, 2021), *Apistogramma gephyra* (Ho: 0.631-0.662, He: 0.633-0.669) y *Apistogramma pertensis* (Ho: 0.664-0.742, He: 0.612-0.663; con *loci* heterólogos de *Apistogramma gephyra*) (Leitão *et al.*, 2021), *Pterophyllum scalarae* (Pandolfi *et al.*, 2021) y *Cichla ocellaris* var. *kelberi* (De Souza Cruz-Nóbrega *et al.*, 2023). Además, en cautiverio, la diversidad genética de *C. kraussii* (Ho: 0.562; He: 0.583) es mayor que la de cultivos de *Pterophyllum scalarae* (Ho: 0.376-0.523; He: 0.514-0.568; Pandolfi *et al.*, 2021) pero menor que la de los reproductores de *Oreochromis niloticus* (Ho: 0.601-0.649; He: 0.650-0.686; (Montoya-López *et al.*, 2019) e híbridos de *Cichla* (Ho: 0.733; He: 0.642; De Souza Cruz-Nóbrega *et al.*, 2023).

Es importante resaltar que la alta diversidad de *C. kraussii* se identificó con base en motivos de repetición más largos (4-mer, 5-mer), los cuales se espera presenten menor variabilidad que las repeticiones cortas hipervariables (2-mer; (Castoe *et al.*, 2012) utilizadas en su mayoría para los otros cíclidos neotropicales como en *Cichla temensis* (Macrander *et al.*, 2012), *Geophagus brasiliensis* (Ferreira *et al.*, 2013), *Apistogramma gephyra* (Leitão *et al.*, 2017) y *Pterophyllum scalarae* (Pandolfi *et al.*, 2021). Lo anterior evidencia una diversidad genética superior al promedio descrito para cíclidos neotropicales.

Las diferencias entre los niveles de diversidad genética entre *C. kraussii* y los otros cíclidos neotropicales podrían deberse a rasgos característicos de su historia de vida (Leffler *et al.*, 2012), debido a que se ha observado que las especies que tienen menor edad media de maduración o esperanza de vida exhiben niveles más altos de diversidad genética

(Leffler *et al.*, 2012; Dalongeville *et al.*, 2016; Martínez *et al.*, 2018). Una estimación basada en datos publicados que se realizó en el presente estudio (**Tabla 1-3**), sugiere que *C. kraussii* tiene mayor tiempo medio de maduración y menor esperanza de vida en la cuenca Magdalena-Cauca (t_m :1.390; t_{max} : 6.668) (Alonso *et al.*, 2014), en comparación de *Geophagus brasiliensis* en el sistema Bennet Brook en Australia (t_m :1.197 ; t_{max} : 16.219) (Beatty *et al.*, 2013) y de *Cichla temensis* en la cuenca del Amazonas en Venezuela (t_m :1.226 ; t_{max} : 19.259) (Jepsen *et al.*, 1999). Por lo tanto, la diversidad genética de *C. kraussii* aquí encontrada no puede relacionarse con su edad media de madurez, pero si con su menor esperanza de vida. No obstante, estos datos de historia de vida fueron aproximados y para *Geophagus brasiliensis* no fueron estimados en la zona nativa. Debido a la ausencia de información disponible para otros cíclidos neotropicales, queda por explorar si las diferencias en los niveles de diversidad genética están relacionadas con el número efectivo poblacional, estimador que se ha visto asociado con la diversidad genética (Waples *et al.*, 2013). En consecuencia, sería oportuno avanzar en estudios completos sobre reproducción, tamaño poblacional y diversidad genética en las especies de cíclidos neotropicales, con el fin de profundizar en los factores que influyen su genética poblacional.

Por otro lado, las medidas de diversidad genética, heterocigosidad esperada y riqueza alélica, estuvieron negativamente relacionadas con la distancia a la desembocadura del río Cauca al río Magdalena; es decir, la diversidad genética disminuye a medida que aumenta la distancia a la desembocadura. Este patrón de distribución de la diversidad genética de las poblaciones posiblemente se deba a la diversidad de hábitats aguas abajo, los cuales son los preferidos por *C. kraussii*, y el flujo génico existente en esta zona, permitiendo el intercambio de alelos y el mantenimiento de la alta diversidad genética. Esta idea está en línea con simulaciones de datos genéticos en diferentes paisajes en los que se muestra que la red dendrítica y la conectividad del cauce interfieren en la distribución de la variación genética, ya que restringen el flujo génico (Paz-Vinas & Blanchet, 2015; Thomaz *et al.*, 2016). La pendiente del cauce del río también puede influir en la distribución de la diversidad genética de una especie (Manel *et al.*, 2020), puesto que en altitudes bajas se

encuentran mayor diversidad de hábitats óptimos para *C. kraussii*, aspecto que contrasta con lo que sucede en altitudes medias y altas.

Aun cuando los promedios de heterocigosidad en *C. kraussii* fueron altos, se evidenciaron pequeños pero significativos déficits de heterocigosidad observada en los stocks EPSC, S4-S5 y S6-S7-S8. Debido a que en este estudio se utilizaron *loci* microsátélites especies-específicos, los individuos fueron organizados por stocks y los valores Fis fueron no significativos, los resultados no parecen explicarse respectivamente por la presencia de alelos nulos, efecto Wahlund, o endogamia. Otra explicación probable sería el apareamiento selectivo, un comportamiento observado en otros cíclidos neotropicales como *Geophagus brasiliensis* (Ferreira *et al.*, 2015) y *Cichla temensis* (Willis *et al.*, 2015), los cuales también exhiben déficits de heterocigosidad. Por lo anterior y como se indicó anteriormente, sería importante seguir evaluando los comportamientos reproductivos de esta especie.

Demografía poblacional: la detección de cuellos de botellas recientes en *C. kraussii* en el área de influencia del proyecto de Ituango concuerda con lo encontrado en la misma área con *Prochilodus magdalenae* (Landinez-García *et al.*, 2020), *Pseudoplatystoma magdalenatium* (García-Castro *et al.*, 2021), *Ageneiosus pardalis*, *Pimelodus grosskopfii* y *Sorubim cuspicaudus* (Restrepo-Escobar *et al.*, 2021). Las especies en el área han sufrido presiones antrópogénicas como la pesca, la minería, contaminación de aguas y el cambio en el régimen del caudal producto de la construcción de la represa. Estas presiones posiblemente sean las causantes de los cuellos de botellas recientes de las especies en el área. También, en otras especies de cíclidos se ha detectado cuellos de botellas recientes, como fue el caso de *Geophagus brasiliensis* (Ferreira *et al.*, 2015) y *Geophagus aff. brasiliensis* (Ferreira *et al.*, 2021), donde los impactos antropogénicos fueron discutidos como las causantes. No obstante, en *Gymnogeophagus setequedas* no se evidenció cuellos de botellas recientes (Souza-Shibatta *et al.*, 2018).

En contraste con el tamaño efectivo poblacional en EPSC (< 100) y PHI (< 1000), las poblaciones de medio natural y los stocks S4-S5 y S6-S7-S8 exhibieron tamaños efectivos poblacionales por encima de 1000, mostrando un alto potencial evolutivo a largo plazo

(Frankham *et al.*, 2014). Además, el tamaño efectivo en los stocks siguió un patrón asociado con la diversidad genética (Ho, He, Ar) concordante con la relación indirecta entre el tamaño efectivo y la variación genética observada en otros estudios (Romiguier *et al.*, 2014; Ellegren & Galtier, 2016), los cuales son influenciadas por la edad de madurez y la esperanza de vida (Waples *et al.*, 2013).

Diferenciación genética: *Caquetaia kraussii* presentó una estructura genética espacial que puede resultar de características de su historia de vida como residente y cuidado parental (Winemiller, 1989; Solano-Peña *et al.*, 2013), lo cual restringe el flujo génico y aumenta la diferenciación de su pool genético. Un resultado similar se encontró en otras especies de cíclidos con cuidado parental y sedentarias como *Cichla temensis* (Willis *et al.*, 2015), *Geophagus brasiliensis* (Ferreira *et al.*, 2015), *Apistogramma agassizii* (Estivals *et al.*, 2020), *Geophagus aff. brasiliensis* (Ferreira *et al.*, 2021), *Apistogramma gephyra* y *Apistogramma pertensis* (Leitão *et al.*, 2021), *Pterophyllum scalarae* (Pandolfi *et al.*, 2021) y *Cichla ocellaris* var. *kelberi* (De Souza Cruz-Nóbrega *et al.*, 2023).

Debido a que esta especie se considera residente, se espera una disminución en la similitud genética entre las poblaciones a medida que la distancia geográfica aumenta entre ellas. En este estudio, las frecuencias alélicas encontradas estuvieron espacialmente autocorrelacionadas en distancias 2-6 veces más largas que el rango de estimación estimada para la especie, proporcionando un fuerte apoyo a la explicación de aislamiento por distancia.

Además, el análisis de detección de los individuos inmigrantes indicó que PHI no presentó ningún inmigrante de aguas abajo, corroborando la restricción de flujo génico entre esos sectores. Debido a la serie de rápidos y altas velocidades del flujo de agua que componían la zona antes de la construcción de la hidroeléctrica, los resultados encontrados en este estudio sobre estructura genética e inmigración, en conjunto con los bajos niveles de diversidad genética y $N_e < 1000$, sugieren que los individuos de *C. kraussii* recolectados en PHI pueden representar un efecto fundador a partir de poblaciones que no provienen corriente abajo del embalse. Queda por explorar en estudios futuros el origen de la población fundadora. La explicación anterior parece más probable que la alternativa de

que las condiciones ambientales del tramo y las preferencias por hábitat de *C. kraussii* hayan generado una rápida diferenciación genética en el corto plazo entre PHI y el resto de las poblaciones aguas abajo, aun cuando los cíclidos parecen responder de manera rápida a condiciones cambiantes.

Debido a la evidencia de flujo de inmigrantes entre EPSC y S4-S5 y al hecho de que EPSC no cultiva ni tiene interés comercial en *C. kraussii*, la explicación de efecto fundador es también válida para los individuos de los estanques de la piscícola proveniente de S4 y S5, puesto que existen conexiones temporales durante las temporadas de lluvias entre los estanques y afluentes del río Cauca a través de caños y canales. Esta alternativa es congruente con la posibilidad de que pocos individuos llegaran a colonizar, lo cual explicaría su bajo número efectivo poblacional en la piscícola y su diferenciación genética actual con las poblaciones naturales circunvecinas.

En este escenario, *C. kraussii* está conformada por dos stocks naturales, S4-S5 y S6-S7-S8, distanciados por 15 km y separados entre sí por la desembocadura del Río Nechí. La presencia de inmigrantes entre sectores se evidenció al interior de cada stock, mientras que no se encontraron evidencias de inmigración entre los grupos. El bajo potencial de dispersión de la especie y de sus larvas debido al cuidado parental, sumado a la magnitud de la confluencia del río Nechí y el río Cauca pueden explicar la presencia de dos stocks de *C. kraussii*, uno aguas arriba y el otro, aguas debajo de la desembocadura del río Nechí. Se ha señalado que la posición de la confluencia, además del grado de ramificación del río, y los niveles de migración asimétrica río abajo influyen en los patrones de variación genética en las poblaciones ribereñas mostrando en los ríos muy ramificados, un aumento de 20 veces en la diversidad genética global y de siete veces la diferenciación genética entre poblaciones locales (Thomaz *et al.*, 2016).

Morfometría geométrica: el rango de la longitud estándar de *C. kraussii* (10-20 cm, **Tabla 1-7**) es similar al descrito para sus conespecíficos en los ríos Atrato (11-35 cm; (Rivas-Lara & Gómez-Vanega, 2017) y Sinú (11-28 cm de longitud total; (Olaya-Nieto, 2019) y en los embalses de Betania (17 a 25 cm; (Mancera-Rodríguez & Cala, 1997) y

Urrá (6-27 cm; (Solano-Peña *et al.*, 2013); pero menor al reportado para la especie en el embalse de Peñol-Guatapé (17-45 cm; (Zapata-Londoño *et al.*, 2020).

Por otro lado, el tamaño centroide permitió visualizar diferencias en el tamaño entre los grupos fenotípicos. En la muestra analizada se encontraron individuos de tamaños grandes (PHI y EPSC1), intermedios (lótico de S4 y EPSC2) y pequeños (ciénaga de S5, ciénaga de S6, ciénaga de S7 y lótico de S8), los cuales podrían representar diferentes estados de desarrollo o edades de los individuos analizados. El efecto de esta variable en el análisis de la conformación se contrastó con certidumbre únicamente en el grupo EPSC, donde se pudo eliminar el efecto de la genética y el ambiente.

Las diferencias en la conformación corporal observada entre las dos tallas en la piscícola podrían estar relacionadas con el estado de desarrollo de dos cohortes de edades diferentes en *C. kraussii*, aspecto que ha sido observado en cíclidos africanos (Meuthen *et al.*, 2018; Freudiger *et al.*, 2021). Una alternativa no excluyente, es que la diferencia de la conformación corporal entre tallas refleje la presencia de individuos con tiempos de colonización diferentes, lo que conllevaría a que los individuos con mayor exposición al ambiente lótico presenten cuerpos más altos y menos hidrodinámicos respecto a los que lleven menor tiempo de exposición a ese mismo ambiente (Langerhans, 2008). En tal escenario, los individuos de tallas intermedias que exhiben cuerpos más altos y menos hidrodinámicos presentarían mayor tiempo de colonización, mientras que los de tallas grandes presentarían menos tiempo de colonización considerando que aún conservan una conformación corporal más hidrodinámica. Para probar estas hipótesis en futuros estudios se recomienda tener F1 y F2 y ambas someterlas en dos ambientes con diferente flujo del agua.

Comparando individuos de tallas y ambientes similares, también se observaron diferencias en la conformación corporal entre grupos genéticos distintos, las cuales fueron más notorias entre los individuos de tallas grandes de PHI y la piscícola. No queda claro si estas diferencias puedan deberse a los tiempos de colonización de ambientes lóticos por parte de los grupos comparados, alternativa que fue discutida previamente para explicar las diferencias de conformación entre individuos de tallas grandes e intermedias en la

piscícola. También se encontraron diferencias en la conformación corporal de los stocks genéticos naturales ubicados corriente arriba y abajo de la desembocadura del río Nechí (S5 vs S6 y S7), e incluso entre ciénagas del mismo grupo genético (S6 vs S7) sugiriendo que puede haber adaptaciones locales en los sectores estudiados. Esta idea está apoyada por la correlación de las matrices de las distancias genéticas calculadas por sector y las distancias euclidianas de la conformación corporal, lo cual indicaría que cada *deme* geográfico tiene un componente genético y fenotípico propio o local.

En individuos de tallas similares del mismo stock genético, los cuerpos de los individuos del ambiente lótico (S8) fueron más hidrodinámicos que los de las ciénagas (S7), un resultado esperado en *C. kraussii* de acuerdo con las predicciones de Langerhans (2008) y otros estudios que han evidenciado que los peces que habitan cuerpos acuáticos de bajo flujo de agua exhiben cuerpos profundos en comparación con los que habitan en alto flujo (Haas *et al.*, 2010; Langerhans & Reznick, 2010; Akin & Geheber, 2020). Esta relación se ha documentado en *C. kraussii* en los ambientes del canal del dique del río Magdalena, Bolívar, Colombia (Hernández, *et al.*, 2022a, Hernández, *et al.*, 2022b); como también en *Oreochromis niloticus* donde la piscícola con mayor flujo de agua presentó cuerpos hidrodinámicos, mientras las piscícolas con poco flujo de agua exhibieron cuerpos profundos (Montoya-López *et al.*, 2019). Adaptaciones morfológicas similares también se han visto en otros cíclidos neotropicales, como en *Geophagus neambi*, *Satanoperca jurupari*, *Caquetaia spectabilis*, *Heros fasciatus*, *Cichla kelberi* y *C. pinima* (Gilbert *et al.*, 2020).

Sin embargo, las predicciones de Langerhans (2008) no se cumplen en la comparación entre el ambiente lótico (S8) y las ciénagas ubicadas inmediatamente corriente debajo de la desembocadura del río Nechí (S6), debido a que los cuerpos de los individuos de las ciénagas fueron más hidrodinámicos. Estas excepciones a las predicciones de Langerhans (2008) también se han descrito en otras especies migradoras que se exponen a diferentes velocidades del agua como *Salmo salar* (Pakkasmaa & Piironen, 2000) y *Brycon henni* (Restrepo-Escobar *et al.*, 2016) las cuales mostraron cuerpos más ensanchados en las velocidades altas.

Los resultados morfométricos en su conjunto indican que *C. kraussii* exhibe respuestas plásticas las cuales, al igual que otros peces, pueden estar relacionadas con diferencias en las presiones selectivas, comportamiento, estrategias de alimentación y preferencias por el hábitat (Hendry *et al.*, 2002; McGuigan *et al.*, 2003; Franssen, *et al.*, 2013b; Meyers & Belk, 2014) o el nicho ecológico (Meuthen *et al.*, 2018; Freudiger *et al.*, 2021). Específicamente, las diferencias ambientales en conjunto con la especialización trófica pueden promover la adaptación local, que sumadas a la restricción del flujo génico por barreras ecológicas pueden aumentar la diferenciación poblacional tanto genéticamente como morfológicamente (Spreitzer *et al.*, 2012). Queda por explorar en otros estudios el papel de los componentes ambiental y trófico como nichos en la variación intraespecífica de *C. kraussii*.

En resumen, este estudio muestra que factores como la talla, la genética y el ambiente influyen en la conformación corporal de *C. kraussii*. Sin embargo, las diferencias significativas entre cada sector evaluado sugieren que otros factores que no fueron considerados en este estudio pueden estar modelando la conformación corporal de la especie. Esto es factible porque en tales ambientes confluyen varios factores ambientales como la profundidad y *velocidad* del agua, la estructura del hábitat (Freudiger *et al.*, 2021) y variables fisicoquímicas entre otros factores que, sumado a la historia de vida de la especie, hace que exista dicha asociación de la diferenciación genética y fenotípica.

5. Conclusiones y recomendaciones

El presente estudio evidenció que *Caquetaia kraussii* presenta alta diversidad genética comparada con los cíclidos neotropicales y una estructura espacial de cuatro grupos genéticos. Los grupos del embalse y la piscícola parecen haberse originado por un efecto fundador y los otros dos stocks naturales están ubicados corriente arriba y abajo de la cabecera del río Nechí. Las fuentes de variación de la conformación corporal de *C. kraussii* están explicadas por la talla (edad o el estado del desarrollo), la genética y el ambiente; aun cuando permanece por explorar la influencia de otros factores. Adicionalmente, este estudio desarrolló un grupo de 16 *loci* especies-específicos altamente polimórficos de *C. kraussii* que se proponen como herramienta para el futuro monitoreo genético-poblacional de la especie.

La diferenciación genética de *Caquetaia kraussii* revela la importancia de darle un manejo diferenciado para su pesca y consumo. En el caso de las poblaciones fundadoras o en cautiverio se sugiere proporcionar nuevos reproductores para que su variabilidad genética sea prolongada en el tiempo.

Con el fin de profundizar en los factores que influyen su genética poblacional, se recomienda estudiar si *C. kraussii* exhibe selección sexual (assortative mating) y en general, avanzar en estudios completos sobre reproducción, tamaño poblacional y diversidad genética en las especies de cíclidos neotropicales. También se recomienda profundizar en las fuentes de variación de la conformación corporal en *C. kraussii*, tales como tiempos de confinamiento, factores ambientales y tróficos como nichos.

6. Bibliografía

- Abate, M. E., & Noakes, D. L. G. (2021). Chance, Choice, and Cichlids. In: Abate, M. E. & Noakes D. L. G. (Eds). *The Behavior, Ecology and Evolution of Cichlid Fishes*; Volume 40. (pp. 1-11). Springer. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-94-024-2080-7>
- Abdul-Muneer, P. M. (2014). Application of Microsatellite Markers in Conservation Genetics and Fisheries Management: Recent Advances in Population Structure Analysis and Conservation Strategies. *Genetics Research International*, 2014, 1–11. <https://doi.org/10.1155/2014/691759>
- Adams, D. C., Rohlf, F. J., & Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: Ten years of progress following the ‘revolution.’ *Italian Journal of Zoology*, 71(1), 5–16. <https://doi.org/10.1080/11250000409356545>
- Agostinho, A. A., Pelicice, F. M., & Gomes, L. C. (2008). Dams and the fish fauna of the Neotropical region: Impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology*, 68(4), 1119–1132. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842008000500019>
- Agostinho, A. A., Ortega, J. C.G., Bailly, D., da Graca, W. J., Pelicice, F. M., & Júlio H.F. (2021). Introduced Cichlids in the Americas: Distribution Patterns, Invasion Ecology, and Impacts. In: Abate, M. E. & Noakes D. L. G. (Eds). *The Behavior, Ecology and Evolution of Cichlid Fishes*; Volume 40. (pp. 313-361). Springer. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-94-024-2080-7>
- Akin, D. R., & Geheber, A. D. (2020). Conforming to the status flow: The influence of altered habitat on fish body-shape characteristics. *Freshwater Biology*, 65(11), 1883–

1893. <https://doi.org/10.1111/fwb.13585>

Alarcón-Durán, I., Castillo-Rivera, M. A., Figueroa-Lucero, G., Arroyo-Cabrales, J., & Barriga-Sosa, I. de los Á. (2017). Diversidad morfológica en 6 poblaciones del pescado blanco *Chirostoma humboldtianum*. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(1), 207–214. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.018>

Albert, J. S., & Reis, R. E. (2011). *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes* (1st ed.). University of California Press. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01766.x>

Alda, F., Ludt, W. B., Elías, D. J., McMahan, C. D., & Chakrabarty, P. (2021). Comparing Ultraconserved Elements and Exons for Phylogenomic Analyses of Middle American Cichlids: When Data Agree to Disagree. *Genome Biology and Evolution*, 13(8), 1-19 <https://doi.org/10.1093/gbe/evab161>

Allendorf, F. W., Hohenlohe, P. A., & Luikart, G. (2010). Genomics and the future of conservation genetics. *Nature Reviews Genetics*, 11(10), 697–709. <https://doi.org/10.1038/nrg2844>

Alonso, J.C., Escobar, F.D., Polo, C.J., & Puentes, V. (2014). Aguas continentales. En: Puentes, V., Escobar, F. D., Polo, C. J., & Alonso, J. C (Eds.). Estado de los Principales Recursos Pesqueros de Colombia, 2014. *Serie Recursos Pesqueros de Colombia-AUNAP* (pp 169-170). Oficina de Generación del Conocimiento y la información, Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca -AUNAP ©.

Amado, M. V., Hrbek, T., Gravena, W., Fantin, C., De Assunção, E. N., Astolfi-Filho, S., & Farias, I. P. (2008). Isolation and characterization of microsatellite markers for the ornamental discus fish *Symphysodon discus* and cross-species amplification in other Heroini cichlid species. *Molecular Ecology Resources*, 8(6), 1451–1453. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2008.02200.x>

Andrews, K. R., Good, J. M., Miller, M. R., Luikart, G., & Hohenlohe, P. A. (2016). Harnessing the power of RADseq for ecological and evolutionary genomics. *Nature Reviews Genetics*, 17(2), 81–92. <https://doi.org/10.1038/nrg.2015.28>

- Angilletta Jr., M. J. (2009). *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198570875.001.1>
- Arantes, C. C., Fitzgerald, D. B., Hoeinghaus, D. J., & Winemiller, K. O. (2019). Impacts of hydroelectric dams on fishes and fisheries in tropical rivers through the lens of functional traits. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 37, 28–40. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2019.04.009>
- Arbour, J. H., Montaña, C. G., Winemiller, K. O., Pease, A. A., Soria-Barreto, M., Cochran-Biederman, J. L., & López-Fernández, H. (2020). Macroevolutionary analyses indicate that repeated adaptive shifts towards predatory diets affect functional diversity in Neotropical cichlids. *Biological Journal of the Linnean Society*, 129(4), 844–861. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa001>
- Ardón, D. A., McMahan, C. D., Velázquez-Velázquez, E., & Matamoros, W. A. (2022). Testing spatial and environmental factors to explain body shape variation in the widespread Central American Blackbelt cichlid *Vieja maculicauda* (Teleostei: Cichlidae). *Neotropical Ichthyology*, 20(2), 1-14. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0139>
- Arnqvist, G., & Martensson, T. (1998). Measurement Error in Geometric Morphometrics: Empirical Strategies to Assess and Reduce its Impact on Measures of shape*. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 44(2), 73-96.
- Baggio, R. A., Araujo, S. B. L., Ayllón, D., & Boeger, W. A. (2018). Dams cause genetic homogenization in populations of fish that present homing behavior: Evidence from a demogenetic individual-based model. *Ecological Modelling*, 384, 209–220. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.06.019>
- Balshine, S., & Abate, M. E. (2021). Parental Care in Cichlids Fishes. In: Abate, M. E. & Noakes D. L. G. (Eds). *The Behavior, Ecology and Evolution of Cichlid Fishes*; Volume 40. (pp. 541-586). Springer. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-94-024-2080-7>

- Barbarossa, V., Schmitt, R. J. P., Huijbregts, M. A. J., Zarfl, C., King, H., & Schipper, A. M. (2020). Impacts of current and future large dams on the geographic range connectivity of freshwater fish worldwide. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *117*(7), 3648–3655. <https://doi.org/10.1073/pnas.1912776117>
- Barlow, G. W. (2000). *The cichlid fishes: nature's grand experiment in evolution*. Perseus, Cambridge, MA
- Barrientos-Villalobos, J., Schmitter-Soto, J. J., & De Los Monteros, A. J. E. (2018). Several Subspecies or Phenotypic Plasticity? A Geometric Morphometric and Molecular Analysis of Variability of the Mayan Cichlid *Mayaheros urophthalmus* in the Yucatan. *Copeia*, *106*(2), 268–278. <https://doi.org/10.1643/CI-17-657>
- Baudouin, L., & Lebrun, P. (2001). An Operational Bayesian Approach for the Identification of Sexually Reproduced Cross Fertilized Populations Using Molecular Markers. *Acta Horticulturae*, *546*, 81–93. <https://doi.org/10.17660/actahortic.2001.546.5>
- Beatty, S. J., Morgan, D. L., Keleher, J., Allen, M. G., & Sarre, G. A. (2013). The tropical south American cichlid, *Geophagus brasiliensis* in Mediterranean climatic southwestern Australia. *Aquatic Invasions*, *8*(1), 21–36. <https://doi.org/10.3391/ai.2013.8.1.03>
- Benítez, H. A., & Püschel, T. A. (2014). Modelando la Varianza de la Forma: Morfometría Geométrica Aplicaciones en Biología Evolutiva Modelling Shape Variance: Geometric Morphometric Applications in Evolutionary Biology. *International Journal of Morphology*, *32*(3), 998-1008. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022014000300041>
- Biotechnological Advances in Aquaculture Health Management. (2021). In *Biotechnological Advances in Aquaculture Health Management*. Springer Singapore. <https://doi.org/10.1007/978-981-16-5195-3>
- Blacket, M. J., Robin, C., Good, R. T., Lee, S. F., & Miller, A. D. (2012). Universal

- primers for fluorescent labelling of PCR fragments-an efficient and cost-effective approach to genotyping by fluorescence. *Molecular Ecology Resources*, 12(3), 456–463. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03104.x>
- Bookstein, F. L. (1990). Introduction to the Methods for Landmark data. In: Rohlf, F. J., Bookstein, F. L. (eds.), *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. (pp. 216-225). The University of Michigan, Museum of Zoology, Special Publication No. 2. Ann Arbor, Michigan.
- Botstein, D., White, R. L., Skolnick, M., & Davis, R. W. (1980). Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *American Journal of Human Genetics*, 32(3), 314–331. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/6247908>
- Briñez R, B., Caraballo O, X., & Salazar V, M. (2011). Diversidad genética en seis poblaciones de tilapia roja, usando microsatelites como marcadores genéticos. *Revista MVZ Córdoba*, 16(2), 2491–2498. <https://doi.org/10.21897/rmvz.1010>
- Brinsmead, J. (2002). Morphological variation between lake- and stream-dwelling rock bass and pumpkinseed populations. *Journal of Fish Biology*, 61(6), 1619–1638. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2002.2179>
- Burrell, E. D. (2015). Cichlid fishes as models of ecological diversification: patterns, mechanisms, and consequences. *Hydrobiologia*, 748(1), 7–27. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1960-z>
- Cadrin, S. X., & Silva, V. M. (2005). Morphometric variation of yellowtail flounder. *ICES Journal of Marine Science*, 62(4), 683–694. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.02.006>
- Carvajal-Quintero, J. D., Escobar, F., Alvarado, F., Villa-Navarro, F. A., Jaramillo-Villa, Ú., & Maldonado-Ocampo, J. A. (2015). Variation in freshwater fish assemblages along a regional elevation gradient in the northern Andes, Colombia. *Ecology and Evolution*, 5(13), 2608–2620. <https://doi.org/10.1002/ece3.1539>

- Carvajal-Quintero, J. D., Januchowski-Hartley, S. R., Maldonado-Ocampo, J. A., Jézéquel, C., Delgado, J., & Tedesco, P. A. (2017). Damming Fragments Species' Ranges and Heightens Extinction Risk. *Conservation Letters*, *10*(6), 708–716. <https://doi.org/10.1111/conl.12336>
- Carvalho, D. C., Oliveira, D. A. A., Sampaio, I., & Beheregaray, L. B. (2009). Microsatellite markers for the Amazon peacock bass (*Cichla piquiti*). *Molecular Ecology Resources*, *9*(1), 239–241. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2008.02425.x>
- Castoe, T. A., Poole, A. W., Gu, W., Jason de Koning, A. P., Daza, J. M., Smith, E. N., & Pollock, D. D. (2010). Rapid identification of thousands of copperhead snake (*Agkistrodon contortrix*) microsatellite *loci* from modest amounts of 454 shotgun genome sequence. *Molecular Ecology Resources*, *10*(2), 341–347. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02750.x>
- Castoe, T. A., Poole, A. W., de Koning, A. P. J., Jones, K. L., Tomback, D. F., Oyler-McCance, S. J., Fike, J. A., Lance, S. L., Streicher, J. W., Smith, E. N., & Pollock, D. D. (2012). Rapid microsatellite identification from illumina paired-end genomic sequencing in two birds and a snake. *PLoS ONE*, *7*(2), 1-10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030953>
- Claireaux, G., Couturier, C., & Groison, A. L. (2006). Effect of temperature on maximum swimming speed and cost of transport in juvenile European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Journal of Experimental Biology*, *209*(17), 3420–3428. <https://doi.org/10.1242/jeb.02346>
- Claireaux, G., Handelsman, C., Standen, E., & Nelson, J. A. (2007). Thermal and temporal stability of swimming performance in the European sea bass. *Physiological and Biochemical Zoology*, *80*(2), 186–196. <https://doi.org/10.1086/511143>
- Colangelo, P., Ventura, D., Piras, P., Pagani Guazzugli Bonaiuti, J., & Ardizzone, G. (2019). Are developmental shifts the main driver of phenotypic evolution in *Diplodus* spp. (Perciformes: Sparidae)? *BMC Evolutionary Biology*, *19*(1), 1–12. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1424-1>

- Conith, A. J., Kidd, M. R., Kocher, T. D., & Albertson, R. C. (2020). Ecomorphological divergence and habitat lability in the context of robust patterns of modularity in the cichlid feeding apparatus. *BMC Evolutionary Biology*, *20*(1), 1–20. <https://doi.org/10.1186/s12862-020-01648-x>
- Corral, W. D. R., & Aguirre, W. E. (2019). Effects of temperature and water turbulence on vertebral number and body shape in *Astyanax mexicanus* (Teleostei: Characidae). *PLoS ONE*, *14*(7), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219677>
- Crispo, E., & Chapman, L. J. (2010). Geographic variation in phenotypic plasticity in response to dissolved oxygen in an African cichlid fish. *Journal of Evolutionary Biology*, *23*(10), 2091–2103. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02069.x>
- Crispo, E., & Chapman, L. J. (2011). Hypoxia drives plastic divergence in cichlid body shape. *Evolutionary Ecology*, *25*(4), 949–964. <https://doi.org/10.1007/s10682-010-9445-7>
- Dalongeville, A., Andrello, M., Mouillot, D., Albouy, C., & Manel, S. (2016). Ecological traits shape genetic diversity patterns across the Mediterranean Sea: A quantitative review on fishes. *Journal of Biogeography*, *43*(4), 845–857. <https://doi.org/10.1111/jbi.12669>
- De Jong, G. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: Patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytologist*, *166*(1), 101–118. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01322.x>
- De Souza Cruz-Nóbrega, F. de S., dos Santos, L. N., Franco, A. C. S., & Salgueiro, F. (2023). Molecular analyses unveil colouration patterns to detect hybridization between two of the most invasive peacock bass species (Cichliformes: Cichlidae). *Biological Invasions*, *25*(9), 2873–2890. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03078-4>
- DeWitt, T. J., & Scheiner, S. M. (2004). *Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches*. Oxford University Press.
- Dewoody, J., Nason, J. D., & Hipkins, V. D. (2006). Mitigating scoring errors in

- microsatellite data from wild populations. *Molecular Ecology Notes*, 6(4), 951–957. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01449.x>
- Do, C., Waples, R. S., Peel, D., Macbeth, G. M., Tillett, B. J., & Ovenden, J. R. (2014). NeEstimator v2: Re-implementation of programa for the estimation of contemporary effective population size (Ne) from genetic data. *Molecular Ecology Resources*, 14(1), 209–214. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12157>
- DoNascimento, C., Bogotá-Gregory, J. D., Albornoz-Garzón, J. G., Méndez-López, A., Villa-Navarro, F. A., Herrera-Collazos, E. E., Agudelo-Zamora, H., & Arce, M. (2021). *Lista de especies de peces de agua dulce de Colombia / Checklist of the freshwater fishes of Colombia*. v. 2.13. Asociación Colombiana de Ictiólogos. Dataset/Checklist. <https://doi.org/10.15472/numrso>
- DoNascimento, C., Agudelo-Zamora, H. D., Bogotá-Gregory, J. D., Méndez-López, A., Ortega-Lara, A., Lasso, C., Cortés-Hernández, M. A., Albornoz-Garzón, J. G., Villa-Navarro, F. A., Netto-Ferreira, A. L., Lima, F. T. C., Thomaz, A., & Arce, M. (2024). *Lista de especies de peces de agua dulce de Colombia / Checklist of the freshwater fishes of Colombia*. v. 2.16. Asociación Colombiana de Ictiólogos. Dataset/Checklist. <https://doi.org/10.15472/numrso>
- Doornik, J., & Hansen, H. (1994). A practical test for univariate and multivariate normality. *Economics Discussion Papers*, W4&91, 1–16.
- Dujardin, J. P. (2008). Morphometrics applied to medical entomology. *Infection, Genetics and Evolution*, 8(6), 875–890. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2008.07.011>
- Dujardin, S., & Dujardin, J. P. (2019). Geometric morphometrics in the cloud. *Infection, Genetics and Evolution*, 70, 189–196. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2019.02.018>
- Eklblom, R., & Galindo, J. (2011). Applications of next generation sequencing in molecular ecology of non-model organisms. *Heredity*, 107(1), 1–15. <https://doi.org/10.1038/hdy.2010.152>
- Ellegren, H., & Galtier, N. (2016). Determinants of genetic diversity. *Nature Reviews*

- Genetics*, 17(7), 422–433. <https://doi.org/10.1038/nrg.2016.58>
- Estivals, G., Duponchelle, F., Römer, U., García-Dávila, C., Airola, E., Deléglise, M., & Renno, J. (2020). The Amazonian dwarf cichlid *Apistogramma agassizii* (Steindachner, 1875) is a geographic mosaic of potentially tens of species: Conservation implications. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 30(8), 1521–1539. <https://doi.org/10.1002/aqc.3373>
- Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the programa STRUCTURE: A simulation study. *Molecular Ecology*, 14(8), 2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Excoffier, L., & Lischer, H. E. L. (2010). Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 10(3), 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Fan, S., Elmer, K. R., & Meyer, A. (2012). Genomics of adaptation and speciation in cichlid fishes: Recent advances and analyses in African and neotropical lineages. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1587), 385–394. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0247>
- Fernández-Silva, I., Whitney, J., Wainwright, B., Andrews, K. R., Ylitalo-Ward, H., Bowen, B. W., Toonen, R. J., Goetze, E., & Karl, S. A. (2013). Microsatellites for Next-Generation Ecologists: A Post-Sequencing Bioinformatics Pipeline. *PLoS ONE*, 8(2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055990>
- Ferreira, D. G., Galindo, B. A., Alves, A. N., Almeida, F. S., Ruas, C. F., & Sofia, S. H. (2013). Development and characterization of 14 microsatellite *loci* in the Neotropical fish *Geophagus brasiliensis* (Perciformes, Cichlidae). *Journal of Fish Biology*, 83(5), 1430–1438. <https://doi.org/10.1111/jfb.12227>
- Ferreira, D. G., Galindo, B. A., Frantine-Silva, W., Almeida, F. S., & Sofia, S. H. (2015). Genetic structure of a Neotropical sedentary fish revealed by AFLP, microsatellite

- and mtDNA markers: a case study. *Conservation Genetics*, 16(1), 151–166.
<https://doi.org/10.1007/s10592-014-0648-2>
- Ferreira, D. G., Galindo, B. A., Apolinário-Silva, C., Nascimento, R. H. C., Frantine-Silva, W., Cavenagh, A. F., Silva, M. M., Feliciano, D. C., Aggio, C. E. G., Zanatta, A. S., Carvalho, S., & Sofia, S. H. (2021). Influences of Small Hydroelectric Plants on the genetic differentiation of Neotropical freshwater fish populations: a case study. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 58(3), 527–539.
<https://doi.org/10.1080/01650521.2021.1994349>
- Filho, V. A. M., Freitas, M. V., Ariede, R. B., Lira, L. V. G., Mendes, N. J., & Hashimoto, D. T. (2018). Genetic Applications in the Conservation of Neotropical Freshwater Fish. In Ray, S. (Ed.), *Biological Resources of Water* (pp. 249–284).
<https://doi.org/10.5772/intechopen.73207>
- Foll, M., & Gaggiotti, O. (2008). A genome-scan method to identify selected *loci* appropriate for both dominant and codominant markers: A Bayesian perspective. *Genetics*, 180(2), 977–993. <https://doi.org/10.1534/genetics.108.092221>
- Frankham, R., Ballou, J. D., Briscoe, D. A., & McInnes, K. H. (2002). *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/cbo9780511808999>
- Frankham, R., Bradshaw, C. J. A., & Brook, B. W. (2014). Genetics in conservation management: Revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses. *Biological Conservation*, 170, 56–63.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.036>
- Franssen, N. R., Stewart, L. K., & Schaefer, J. F. (2013a). Morphological divergence and flow-induced phenotypic plasticity in a native fish from anthropogenically altered stream habitats. *Ecology and Evolution*, 3(14), 4648–4657.
<https://doi.org/10.1002/ece3.842>
- Franssen, N. R., Harris, J., Clark, S. R., Schaefer, A. F., & Stewart, L. K. (2013b). Shared and unique morphological responses of stream fishes to anthropogenic habitat

- alteration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1752), 1–8.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2715>
- Freeland, J. R. (2020). *Molecular Ecology* (3rd ed.). Wiley Blackwell.
- Freudiger, A., Josi, D., Thünken, T., Herder, F., Flury, J. M., Marques, D. A., Taborsky, M., & Frommen, J. G. (2021). Ecological variation drives morphological differentiation in a highly social vertebrate. *Functional Ecology*, 35(10), 2266–2281.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.13857>
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N., & Fong, F. D. (2023). Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera/Species by Family/Subfamily. Fecha de acceso: 10 de julio del 2023. Disponible en:
<https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>.
- Friedman, M., Keck, B. P., Dornburg, A., Eytan, R. I., Martin, C. H., Hulsey, C. D., Wainwright, P. C., & Near, T. J. (2013). Molecular and fossil evidence place the origin of cichlid fishes long after Gondwanan rifting. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1770), 1–8.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1733>
- Froese, R., Lourdes, M., Palomares, D., & Pauly, D. (2005). Estimation of Life-History Key Facts. Fishbase. Fecha de acceso: 10 de julio del 2023. Disponible en:
<https://www.fishbase.se/manual/key%20facts.htm>
- García-Castro, K. L., Rangel-Medrano, J. D., Landinez-García, R. M., & Márquez, E. J. (2021). Population genetics of the endangered catfish *Pseudoplatystoma magdaleniatum* (Siluriformes: Pimelodidae) based on species-specific microsatellite loci. *Neotropical Ichthyology*, 19(1), 1–15. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2020-0120>
- Gardner, M. G., Fitch, A. J., Bertozzi, T., & Lowe, A. J. (2011). Rise of the machines - recommendations for ecologists when using next generation sequencing for

- microsatellite development. *Molecular Ecology Resources*, 11(6), 1093–1101.
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03037.x>
- Garza, J. C., & Williamson, E. G. (2001). Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci. *Molecular Ecology*, 10(2), 305–318.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01190.x>
- Geladakis, G., Nikolioudakis, N., Koumoundouros, G., & Somarakis, S. (2018). Morphometric discrimination of pelagic fish stocks challenged by variation in body condition. *ICES Journal of Marine Science*, 75(2), 711–718.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx186>
- Gilbert, M. C., Akama, A., Fernandes, C. C., & Albertson, R. C. (2020). Rapid morphological change in multiple cichlid ecotypes following the damming of a major clearwater river in Brazil. *Evolutionary Applications*, 13(10), 2754–2771.
<https://doi.org/10.1111/eva.13080>
- Gomes, J. L., & Monteiro, L. R. (2008). Morphological divergence patterns among populations of *Poecilia vivipara* (Teleostei Poeciliidae): Test of an ecomorphological paradigm. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93(4), 799–812.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00945.x>
- Goodall, C. (1991). Procrustes Methods in the Statistical Analysis of Shape. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 53(2), 285–321.
<https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1991.tb01825.x>
- Goslee, S. C., & Urban, D. L. (2007). The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software*, 22(7), 1–19.
<https://doi.org/10.18637/jss.v022.i07>
- Goudet, J. (2003). FSTAT (version 2.9.4), a program (for Windows 95 and above) to estimate and test population genetics parameters. Department ecology & evolution, BB, Laussane University, CH-1015 Dorogny, Switzerland.
- Graham, C. F., Glenn, T. C., McArthur, A. G., Boreham, D. R., Kieran, T., Lance, S.,

- Manzon, R. G., Martino, J. A., Pierson, T., Rogers, S. M., Wilson, J. Y., & Somers, C. M. (2015). Impacts of degraded DNA on restriction enzyme associated DNA sequencing (RADSeq). *Molecular Ecology Resources*, *15*(6), 1304–1315. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12404>
- Guichoux, E., Lagache, L., Wagner, S., Chaumeil, P., Léger, P., Lepais, O., Lepoittevin, C., Malausa, T., Revardel, E., Salin, F., & Petit, R. J. (2011). Current trends in microsatellite genotyping. *Molecular Ecology Resources*, *11*(4), 591–611. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03014.x>
- Guill, J. M., Heins, D. C., & Hood, C. S. (2003). The Effect of Phylogeny on Interspecific Body Shape Variation in Darters (Pisces: Percidae). *Systematic Biology*, *52*(4), 488–500. <https://doi.org/10.1080/10635150390197019>
- Haas, T. C., Blum, M. J., & Heins, D. C. (2010). Morphological responses of a stream fish to water impoundment. *Biology Letters*, *6*(6), 803–806. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0401>
- Haas, R. J., & Payseur, B. A. (2011). Multi-locus inference of population structure: A comparison between single nucleotide polymorphisms and microsatellites. *Heredity*, *106*(1), 158–171. <https://doi.org/10.1038/hdy.2010.21>
- Hammer, Ø., Harper, D. & Ryan, P. [internet]. (2022). Past: Paleontological Statistics Programa Package for Education and Data Analysis, version 4.09. University of Oslo. Fecha de acceso: 10 de marzo del 2022. Disponible en: <https://www.nhm.uio.no/english/research/infrastructure/past/>
- Hastings, P. A. (2019). Evolution of sexual dimorphism in tube blennies (Teleostei: Chaenopsidae). *Integrative Organismal Biology*, *1*(1), 1–22. <https://doi.org/10.1093/iob/obz003>
- Heg, D., Rothenberger, S., & Schürch, R. (2011). Habitat saturation, benefits of philopatry, relatedness, and the extent of co-operative breeding in a cichlid. *Behavioral Ecology*, *22*(1), 82–92. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq170>

- Herler, J., Kerschbaumer, M., Mitteroecker, P., Postl, L., & Sturmbauer, C. (2010). Sexual dimorphism and population divergence in the Lake Tanganyika cichlid fish genus *Tropheus*. *Frontiers in Zoology*, 7, 1–10. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-4>
- Hernández, J., Villalobos-Leiva, A., Bermúdez, A., Ahumada-C, D., Suazo, M. J., Correa, M., Díaz, A., & Benítez, H. A. (2022a). Ecomorphology and Morphological Disparity of *Caquetaia Kraussii* (Perciformes: Cichlidae) in Colombia. *Animals*, 12(23), 1–11. <https://doi.org/10.3390/ani12233438>
- Hernández, J., Villalobos-Leiva, A., Bermúdez, A., Ahumada-Cabarcas, D., Suazo, M. J., & Benítez, H. A. (2022b). An Overview of Interlocation Sexual Shape Dimorphism in *Caquetaia kraussii* (Perciformes: Cichlidae): A Geometric Morphometric Approach. *Fishes*, 7(4), 1–12. <https://doi.org/10.3390/fishes7040146>
- Hendry, A. P., Taylor, E. B., & McPhail, J. D. (2002). Adaptive Divergence and the Balance Between Selection and Gene Flow: Lake and Stream Stickleback in the Misty Aystem. *Evolution*, 56(6), 1199–1216. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01432.x>
- Hincapié-Cruz, J. P., & Márquez, E. J. (2021). Phenotypic variation of the fishes *Curimata mivartii* (Characiformes: Curimatidae) and *Pimelodus grosskopfii* (Ssiluriformes: Pimelodidae) in lotic and lentic habitats. *Revista de Biología Tropical*, 69(2), 434–444. <https://doi.org/10.15517/rbt.v69i2.41708>
- Holm, S. (1979). A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6(2), 65–70. <http://www.jstor.org/stable/4615733>
- Husemann, M., Tobler, M., McCauley, C., Ding, B., & Danley, P. D. (2017). Body shape differences in a pair of closely related Malawi cichlids and their hybrids: Effects of genetic variation, phenotypic plasticity, and transgressive segregation. *Ecology and Evolution*, 7(12), 4336–4346. <https://doi.org/10.1002/ece3.2823>
- Jaramillo-Ocampo, N. (2011). Morfometría geométrica: principios teóricos y métodos de empleo. Capítulo 4. En: Triana, O., Mejía, A. M. y Gómez, A. M. (eds.). *Fronteras*

- de investigación en enfermedades infecciosas, Modelo enfermedad de Chagas* (1^{ra} ed., pp. 1-23). Medellín: Universidad de Antioquia.
- Jaramillo-Villa, U., Maldonado-Ocampo, J. A., & Escobar, F. (2010). Altitudinal variation in fish assemblage diversity in streams of the central Andes of Colombia. *Journal of Fish Biology*, 76(10), 2401–2417. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02629.x>
- Jaramillo-Villa, U., Cortés-Duque, J., & Flórez, C. (Eds.) (2015). *Colombia Anfibia, un País de Humedales*. Volumen 1. (pp. 1-140). Bogotá D.C. (Colombia): Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/9290>
- Jiménez-Segura, L. F., Galvis-Vergara, G., Cala-Cala, P., García-Álzate, C. A., López-Casas, S., Ríos-Pulgarín, M. I., Arango, G. A., Mancera-Rodríguez, N. J., Gutiérrez-Bonilla, F., & Álvarez-León, R. (2016). Freshwater fish faunas, habitats and conservation challenges in the Caribbean River basins of north-western South America. *Journal of Fish Biology*, 89(1), 65–101. <https://doi.org/10.1111/jfb.13018>
- Jiménez-Segura, L. F., Herrera-Pérez, J., Valencia-Rodríguez, D., Castaño-Tenorio, I., López-Casas, S., Ríos, M. I., Rondón-Martínez, Y. F., Rivera, K., Morales, J., Arboleda, M., Muñoz-Duque, S. E., Atencio, V., Galeano-Moreno, A. F., Valbuena, R., Escobar, J., Ospina-Pabón, J., García-Melo, L., Arango, A., Gualtero, D., Alonso, J.C., & Restrepo-Santamaría, D. (2020). 4. Ecología e historias de vida de los peces en la cuenca del río Magdalena, Colombia. En: Jiménez-Segura, L. F., & Lasso, C. A. (Eds.). *Peces de la cuenca del río magdalena, Colombia: diversidad, uso, estado de conservación y manejo* (pp. 159-203). Bogotá, D. C. (Colombia): Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/35752>
- Jepsen, D. B., Winemiller, K. O., Taphorn, D. C., & Olarte, D. R. (1999). Age structure and growth of peacock cichlids from rivers and reservoirs of Venezuela. *Journal of Fish Biology*, 55(2), 433–450. <https://doi.org/10.1006/jfbi.1999.1009>

- Jombart, T. (2008). Adegnet: A R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*, 24(11), 1403–1405. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn129>
- Jost, L. (2008). GST and its relatives do not measure differentiation. *Molecular Ecology*, 17(18), 4015–4026. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03887.x>
- Joya, C. D., Landínez-García, R. M., & Márquez, E. J. (2021). Development of microsatellite *loci* and population genetics of the catfish *Pimelodus yuma* (Siluriformes: Pimelodidae). *Neotropical Ichthyology*, 19(1), 1–15. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2020-0114>
- Kendall, D. G. (1984). Shape Manifolds, Procrustean Metrics, and Complex Projective Spaces. *Bulletin of the London Mathematical Society*, 16(2), 81–121. <https://doi.org/10.1112/blms/16.2.81>
- Kern, E. M. A., & Langerhans, R. B. (2018). Urbanization drives contemporary evolution in stream fish. *Global Change Biology*, 24(8), 3791–3803. <https://doi.org/10.1111/gcb.14115>
- Kerschbaumer, M., & Sturmbauer, C. (2011). The Utility of Geometric Morphometrics to Elucidate Pathways of Cichlid Fish Evolution. *International Journal of Evolutionary Biology*, 2011, 1–8. <https://doi.org/10.4061/2011/290245>
- Klingenberg, C. P., & McIntyre, G. S. (1998). Geometric morphometrics of developmental instability: Analyzing patterns of fluctuating asymmetry with procrustes methods. *Evolution*, 52(5), 1363–1375. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb02018.x>
- Klingenberg, C. P., Barluenga, M., & Meyer, A. (2002). Shape analysis of symmetric structures: Quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*, 56(10), 1909–1920. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00117.x>
- Klingenberg, C. P., Barluenga, M., & Meyer, A. (2003). Body shape variation in cichlid fishes of the *Amphilophus citrinellus* species complex. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80(3), 397–408. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00246.x>

- Klingenberg, C. P. (2016). Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution*, 226(3), 113–137. <https://doi.org/10.1007/s00427-016-0539-2>
- Kocovsky, P. M., Sullivan, T. J., Knight, C. T., & Stepien, C. A. (2013). Genetic and morphometric differences demonstrate fine-scale population substructure of the yellow perch *Perca flavescens*: Need for redefined management units. *Journal of Fish Biology*, 82(6), 2015–2030. <https://doi.org/10.1111/jfb.12129>
- Kopelman, N. M., Mayzel, J., Jakobsson, M., Rosenberg, N. A., & Mayrose, I. (2015). Clumpak: A program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K. *Molecular Ecology Resources*, 15(5), 1179–1191. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12387>
- Landinez-García, R. M., & Márquez, E. J. (2016). Development and characterization of 24 polymorphic microsatellite *loci* for the freshwater fish *Ichthyoelephas longirostris* (Characiformes: Prochilodontidae). *PeerJ*, 2016(9), 1–15. <https://doi.org/10.7717/peerj.2419>
- Landinez-García, R. M., & Marquez, E. J. (2018). Microsatellite *loci* development and population genetics in neotropical fish *Curimata mivartii* (Characiformes: Curimatidae). *PeerJ*, 2018(11), 1–17. <https://doi.org/10.7717/peerj.5959>
- Landinez-García, R. M., Narváez, J. C., & Márquez, E. J. (2020). Population genetics of the freshwater fish *Prochilodus magdalenae* (Characiformes: Prochilodontidae), using species-specific microsatellite *loci*. *PeerJ*, 8, 1-26. <https://doi.org/10.7717/peerj.10327>
- Langerhans, R. B., Layman, C. A., Langerhans, A. K., & Dewitt, T. J. (2003). Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80(4), 689–698. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2003.00266.x>
- Langerhans, & DeWitt. (2004). Shared and Unique Features of Evolutionary

- Diversification. *The American Naturalist*, 164(3), 335.
<https://doi.org/10.2307/3473120>
- Langerhans, R. B., Layman, C. A., Shokrollahi, A. M., & Dewitt, T. J. (2004). Predator-driven phenotypic diversification in *Gambusia affinis*. *Evolution*, 58(10), 2305–2318.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01605.x>
- Langerhans, R. B. (2008). Predictability of phenotypic differentiation across flow regimes in fishes. *Integrative and Comparative Biology*, 48(6), 750–768.
<https://doi.org/10.1093/icb/icn092>
- Langerhans, R. B., & Reznick, D. N. (2010). Ecology and Evolution of Swimming Performance in Fishes: Predicting Evolution with Biomechanics. In P. Domenici & B. G. Kapoor (Eds.), *Fish Locomotion* (1st ed., pp. 200–248). CRC Press.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1201/b10190>
- Laoun, A., Harkat, S., Lafri, M., Gaouar, S. B. S., Belabdi, I., Ciani, E., De Groot, M., Blanquet, V., Leroy, G., Rognon, X., & Da Silva, A. (2020). Inference of Breed Structure in Farm Animals: Empirical Comparison between SNP and Microsatellite Performance. *Genes*, 11(1), 57. <https://doi.org/10.3390/genes11010057>
- Leffler, E. M., Bullaughey, K., Matute, D. R., Meyer, W. K., Ségurel, L., Venkat, A., Andolfatto, P., & Przeworski, M. (2012). Revisiting an Old Riddle: What Determines Genetic Diversity Levels within Species? *PLoS Biology*, 10(9), 1–9.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001388>
- Leitão, C. S. de S., Souza, É. M. S., Santos, C. H. A., Val, P., Val, A. L., & Almeida-Val, V. M. F. (2021). River Reorganization Affects Populations of Dwarf Cichlid Species (*Apistogramma Genus*) in the Lower Negro River, Brazil. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 1–11. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.760287>
- Leitão, C. S. S., Santos, C. H. A., Souza, M. S., Vilarinho, G. C. C., Paula-Silva, M. N., Val, P., Val, A. L., & de Almeida-Val, V. M. F. (2017). Development and characterization of microsatellite *loci* in Amazonian dwarf cichlids *Apistogramma* spp. (Perciformes: Cichlidae): Uncovering geological influence on Amazonian fish

- population. *Journal of Applied Ichthyology*, 33(6), 1196–1199. <https://doi.org/10.1111/jai.13490>
- Li, Y. L., & Liu, J. X. (2018). StructureSelector: A web-based programa to select and visualize the optimal number of clusters using multiple methods. *Molecular Ecology Resources*, 18(1), 176–177. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12719>
- Lima, M. P., Campos, T., Sousa, A. C. B., Souza, A. P., & Almeida-Val, V. M. F. (2010). Isolation and characterization of microsatellite markers for *Cichla monoculus* (Agassiz, 1831), an important freshwater fish in the Amazon. *Conservation Genetics Resources*, 2(1), 215–218. <https://doi.org/10.1007/s12686-010-9240-3>
- López-Hernández, H. (2021) Neotropical Riverine Cichlids: Adaptive Radiation and Macroevolution at Continental Scales. In: Abate, M. E. & Noakes D. L. G. (Eds). *The Behavior, Ecology and Evolution of Cichlid Fishes*; Volume 40. (pp. 135-173). Springer. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-94-024-2080-7>
- Loy, A., Ciccotti, E., Ferrucci, L., & Cataudella, S. (1996). An application of automated feature extraction and geometric morphometrics: Temperature-related changes in body form of *Cyprinus carpio* juveniles. *Aquacultural Engineering*, 15(4), 301–311. [https://doi.org/10.1016/0144-8609\(95\)00016-X](https://doi.org/10.1016/0144-8609(95)00016-X)
- Loy, A., Boglione, C., Gagliardi, F., Ferrucci, L., & Cataudella, S. (2000). Geometric morphometries and internal anatomy in sea bass shape analysis (*Dicentrarchus labrax* L., Moronidae). *Aquaculture*, 186(1–2), 33–44. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00366-X](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00366-X)
- Loy, A., Busilacchi, S., Costa, C., Ferlin, L., & Cataudella, S. (2000). Comparing geometric morphometrics and outline fitting methods to monitor shape variability of of *Diplodus puntazzo*. *Aquacultural Engineering*, 21, 271–283. [https://doi.org/10.1016/S0144-8609\(99\)00035-7](https://doi.org/10.1016/S0144-8609(99)00035-7)
- Luikart, G., & Cornuet, J.-M. (1998). Empirical Evaluation of a Test for Identifying Recently Bottlenecked Populations from Allele Frequency Data. *Conservation*

Biology, 12(1), 228–237. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1998.96388.x>

- Macrander, J., Willis, S., Gibson, S., Orti, G., & Hrbek, T. (2012). Polymorphic microsatellite *loci* for the Amazonian peacock basses, *Cichla orinocensis* y *C. temensis*, and cross-species amplification in other *Cichla* especies. *Molecular Ecology Resources (Permanent Genetic Resources Note)*, 12, 972-974.
- Maderbacher, M., Bauer, C., Herler, J., Postl, L., Makasa, L., & Sturmbauer, C. (2008). Assessment of traditional versus geometric morphometrics for discriminating populations of the *Tropheus moorii* species complex (Teleostei: Cichlidae), a Lake Tanganyika model for allopatric speciation. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 46(2), 153–161. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2007.00447.x>
- Maldonado-Ocampo, J. A., Usma, J., Villa-Navarro, F., Ortega- Lara, A., Prada-Pedrerros, L., Jiménez, L., Jaramillo-Villa, U., Arango, A., Rivas, T., & Sánchez, G. (2012). *Peces dulceacuícolas del Chocó biogeográfico de Colombia*. WWF, Instituto Alexander von Humboldt, Universidad del Tolima, Agencia Nacional de Acuicultura y Pesca, y Universidad Pontificia Javeriana. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/32918>
- Mancera-Rodríguez, N. J., & Cala, P. (1997). Aspectos bioecológicos de la comunidad ictica asociada a un cultivo de Tilapia roja en jaulas flotantes en el embalse de Betania, Colombia. *Dalhia - Revista de La Asociación Colombiana de Ictiólogos*, 2, 31–53.
- Manel, S., Guerin, P. E., Mouillot, D., Blanchet, S., Velez, L., Albouy, C., & Pellissier, L. (2020). Global determinants of freshwater and marine fish genetic diversity. *Nature communications*, 11(692), 1-9
- Mardia, K. V. (1970). Measures of multivariate skewness and kurtosis with applications. *Biometrika*, 57(3), 519–530. <https://doi.org/10.1093/biomet/57.3.519>
- Mardis, E. R. (2008). The impact of next-generation sequencing technology on genetics. *Trends in Genetics*, 24(3), 133–141. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2007.12.007>

- Markert, J. A., Schelly, R. C., & Stiassny, M. L. (2010). Genetic isolation and morphological divergence mediated by high-energy rapids in two cichlid genera from the lower Congo rapids. *BMC Evolutionary Biology*, *10*(1), 1–9. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-149>
- Márquez, E. J., Restrepo-Escobar, N., Yepes-Acevedo, A. J. & Narváez-Barandica, J. C. (2020). 3. Diversidad y estructura genética de los peces de la cuenca del río Magdalena, Colombia. En: Jiménez-Segura, L. F., & Lasso, C. A. (Eds.). *Peces de la cuenca del río magdalena, Colombia: diversidad, uso, estado de conservación y manejo* (pp. 159-203). Bogotá, D. C. (Colombia): Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/35752>
- Marshall, T. C., Slate, J., Kruuk, L.E., & Pemberton, J. M. (1998). Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology*, *7*(5), 639–655. DOI 10.1046/j.1365-294x.1998.00374.x
- Martin, M. (2011). Cutadapt Removes Adapter Sequences from High-Throughput Sequencing Reads. *EMBnet.Journal*, *17*(1), 10. <https://doi.org/10.14806/ej.17.1.200>
- Martínez, A. S., Willoughby, J. R., & Christie, M. R. (2018). Genetic diversity in fishes is influenced by habitat type and life-history variation. *Ecology and Evolution*, *8*(23), 12022–12031. <https://doi.org/10.1002/ece3.4661>
- Matschiner, M., Böhne, A., Ronco, F., & Salzburger, W. (2020). The genomic timeline of cichlid fish diversification across continents. *Nature Communications*, *11*(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17827-9>
- McConnell M. (2021). Frontiers in Cichlid Research: A History of Scientific Advancement. In: Abate, M. E. & Noakes D. L. G. (Eds). *The Behavior, Ecology and Evolution of Cichlid Fishes*; Volume 40. (pp. 13-78). Springer. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-94-024-2080-7>
- McGee, M. D., Borstein, S. R., Meier, J. I., Marques, D. A., Mwaiko, S., Taabu, A., Kische,

- M. A., O'Meara, B., Bruggmann, R., Excoffier, L., & Seehausen, O. (2020). The ecological and genomic basis of explosive adaptive radiation. *Nature*, *586*(7827), 75–79. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2652-7>
- McGuigan, K., Franklin, C. E., Moritz, C., & Blows, M. W. (2003). Adaptation of Rainbow Fish to Lake and Stream Habitats. *Evolution*, *57*(1), 104–118. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00219.x>
- McMahan, C. D., Chakrabarty, P., Sparks, J. S., Smith, W. M. L., & Davis, M. P. (2013). Temporal patterns of diversification across global cichlid biodiversity (Acanthomorpha: Cichlidae). *PloS One*, *8*(8), 1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0071162>
- Meirmans, P. G. (2006). Using the Amova Framework to Estimate a Standardized Genetic Differentiation Measure. *Evolution*, *60*(11), 2399–2402. <https://doi.org/10.1554/05-631.1>
- Meuthen, D., Baldauf, S. A., Bakker, T. C. M., & Thünken, T. (2018). Neglected patterns of variation in phenotypic plasticity: Age- and sex-specific antipredator plasticity in a cichlid fish. *American Naturalist*, *191*(4), 475–490. <https://doi.org/10.1086/696264>
- Meyers, P. J., & Belk, M. C. (2014). Shape variation in a benthic stream fish across flow regimes. *Hydrobiologia*, *738*(1), 147–154. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1926-1>
- Monet, G., Uyanik, A., & Champigneulle, A. (2006). Geometric morphometrics reveals sexual and genotypic dimorphisms in the brown trout. *Aquatic Living Resources*, *19*(1), 47–57. <https://doi.org/10.1051/alr:2006004>
- Montoya-López, A. F., Tarazona-Morales, A. M., Olivera-Angel, M., & Betancur-López, J. J. (2019). Genetic diversity of four broodstocks of tilapia (*Oreochromis sp.*) from antioquia, Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, *32*(3), 201–213. <https://doi.org/10.17533/udea.rccp.v32n3a05>
- Morin, P. A., Archer, F. I., Pease, V. L., Hancock-Hanser, B. L., Robertson, K. M.,

- Huebinger, R. M., Martien, K. K., Bickham, J. W., George, J. C., Postma, L. D., & Taylor, B. L. (2012). Empirical comparison of single nucleotide polymorphisms and microsatellites for population and demographic analyses of bowhead whales. *Endangered Species Research*, 19(2), 129–147. <https://doi.org/10.3354/esr00459>
- Nacua, S. S., Torres, M. A. J., & Demayo, C. G. (2011). Sexual Dimorphism in Tilapia, *Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852) from Lake Lanao, Philippines. *Research Journal of Fisheries and Hydrobiology*, 6(2), 92–99. <http://www.aensiweb.com/old/jasa/rjfh/2011/92-99.pdf>
- Naish, K. A., & Hard, J. J. (2008). Bridging the gap between the genotype and the phenotype: linking genetic variation, selection and adaptation in fishes. *Fish and Fisheries*, 9(4), 396–422. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00302.x>
- Navon, D., Olearczyk, N., & Albertson, R. C. (2017). Genetic and developmental basis for fin shape variation in African cichlid fishes. *Molecular Ecology*, 26(1), 291–303. <https://doi.org/10.1111/mec.13905>
- Nelson, J., Grande, T., & Wilson, M. (2016). *Fishes of the World* (pp. 342-345). John Wiley & Sons. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/book/10.1002/9781119174844>
- Noack, K., Wilson, A. B., & Meyer, A. (2000). Broad taxonomic applicability of microsatellites developed for the highly polymorphic neotropical cichlid, *Amphilophus citrinellum*. *Animal Genetics*, 31(2), 151–151. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2052.2000.00592.x>
- Nosil, P., Vines, T. H., & Funk, D. J. (2005). Immigrants From Divergent Habitats. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 59, 705–719.
- O'Reilly, K. M., & Horn, M. H. (2004). Phenotypic variation among populations of *Atherinops affinis* (Atherinopsidae) with insights from a geometric morphometric analysis. *Journal of Fish Biology*, 64(4), 1117–1135. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2004.00379.x>
- Oke, K. B., Motivans, E., Quinn, T. P., & Hendry, A. P. (2019). Sexual dimorphism

- modifies habitat-associated divergence: Evidence from beach and creek breeding sockeye salmon. *Journal of Evolutionary Biology*, 32(3), 227–242. <https://doi.org/10.1111/jeb.13407>
- Olaya-Nieto, C. W. (2014). Crecimiento y mortalidad de Mojarra Amarilla *Caquetaia kraussii* En la Ciénaga Grande de Lorica, Colombia. *Revista Logos, Ciencia & Tecnología*, 5(2). <https://doi.org/10.22335/rlct.v5i2.122>
- Oliveira, A. G., Baumgartner, M. T., Gomes, L. C., Dias, R. M., & Agostinho, A. A. (2018). Long-term effects of flow regulation by dams simplify fish functional diversity. *Freshwater Biology*, 63(3), 293–305. <https://doi.org/10.1111/fwb.13064>
- Olsson, J., & Eklöv, P. (2005). Habitat structure, feeding mode and morphological reversibility: Factors influencing phenotypic plasticity in perch. *Evolutionary Ecology Research*, 7(8), 1109–1123. <http://www.evolutionary-ecology.com/abstracts/v07/1790.html>
- Paetkau, D., Slade, R., Burden, M., & Estoup, A. (2004). Genetic assignment methods for the direct, real-time estimation of migration rate: a simulation-based exploration of accuracy and power. *Molecular Ecology*, 13(55), 55–65. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.02008.x>
- Pakkasmaa, S., & Piironen, J. (2000). Water velocity shapes juvenile salmonids. *Evolutionary Ecology*, 14(8), 721–730. <https://doi.org/10.1023/A:1011691810801>
- Pandolfi, V. C. F., Yamachita, A. L., de Souza, F. P., de Godoy, S. M., de Lima, E. C. S., Feliciano, D. C., de Pádua Pereira, U., Povh, J. A., Ayres, D. R., Bignardi, A. B., Penafort, J. M., de Fátima Ruas, C., & Lopera-Barrero, N. M. (2021). Development of microsatellite markers and evaluation of genetic diversity of the Amazonian ornamental fish *Pterophyllum scalare*. *Aquaculture International*, 29(6), 2435–2449. <https://doi.org/10.1007/s10499-021-00757-8>
- Paz-Vinas, I., & Blanchet, S. (2015). Dendritic connectivity shapes spatial patterns of genetic diversity: A simulation-based study. *Journal of Evolutionary Biology*, 28(4), 986–994. <https://doi.org/10.1111/jeb.12626>

- Paz-Vinas, I., Loot, G., Stevens, V. M., & Blanchet, S. (2015). Evolutionary processes driving spatial patterns of intraspecific genetic diversity in river ecosystems. *Molecular Ecology*, 24(18), 4586–4604. <https://doi.org/10.1111/mec.13345>
- Peakall, R., & Smouse, P. E. (2012). GenALEX 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic programa for teaching and research-an update. *Bioinformatics*, 28(19), 2537–2539. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
- Pease, A. A., Mendoza-Carranza, M., & Winemiller, K. O. (2018). Feeding ecology and ecomorphology of cichlid assemblages in a large Mesoamerican River delta. *Environmental Biology of Fishes*, 101(6), 867–879. <https://doi.org/10.1007/s10641-018-0743-1>
- Perazzo, G. X., Corrêa, F., Calviño, P., Alonso, F., Salzburger, W., & Gava, A. (2019). Shape and size variation of *Jenynsia lineata* (Jenyns, 1842) (Cyprinodontiformes: Anablepidae) from different coastal environments. *Hydrobiologia*, 828(1), 21–39. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3794-6>
- Pereira, H. R., Gomes, L. F., Barbosa, H. de O., Pelicice, F. M., Nabout, J. C., Teresa, F. B., & Vieira, L. C. G. (2020). Research on dams and fishes: determinants, directions, and gaps in the world scientific production. *Hydrobiologia*, 847(2), 579–592. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-04122-y>
- Pérez-Valbuena, G. J., Arrieta, A. M., & Contreras, J. G. (2016). Río Cauca: la geografía económica de su área de influencia. *Revista del Banco de la República*, 89(1063), 17–51. <https://publicaciones.banrepcultural.org/index.php/banrep/article/view/8417>
- Piry, S., Luikart, G., & Cornuet, J.-M. (1999). Computer note. BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective size using allele frequency data. *Journal of Heredity*, 90(4), 502–503. <https://doi.org/10.1093/jhered/90.4.502>
- Piry, S., Alapetite, A., Cornuet, J. M., Paetkau, D., Baudouin, L., & Estoup, A. (2004). GENECLASS2: A programa for genetic assignment and first-generation migrant

- detection. *Journal of Heredity*, 95(6), 536–539. <https://doi.org/10.1093/jhered/esh074>
- Plaut, I. (2001). Critical swimming speed: Its ecological relevance. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 131(1), 41–50. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(01\)00462-7](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(01)00462-7)
- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
- Proulx, R., & Magnan, P. (2004). Contribution of phenotypic plasticity and heredity to the trophic polymorphism of lacustrine brook charr (*Salvelinus fontinalis* M.). *Evolutionary Ecology Research*, 6(4), 503–522.
- Puechmaile, S. J. (2016). The program structure does not reliably recover the correct population structure when sampling is uneven: Subsampling and new estimators alleviate the problem. *Molecular Ecology Resources*, 16(3), 608–627. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12512>
- Putman, A. I., & Carbone, I. (2014). Challenges in analysis and interpretation of microsatellite data for population genetic studies. *Ecology and Evolution*, 4(22), 4399–4428. <https://doi.org/10.1002/ece3.1305>
- Quérouil, S., Vela Diaz, A., García-Dávila, C., Römer, U., & Renno, J. F. (2015). Development and characterization of polymorphic microsatellite markers in neotropical fish of the genus *Apistogramma* (Perciformes: Labroidei: Cichlidae). *Journal of Applied Ichthyology*, 31, 52–56. <https://doi.org/10.1111/jai.12975>
- Radojković, N., Marinović, Z., Milošković, A., Radenković, M., Đuretanović, S., Lujić, J., & Simić, V. (2019). Effects of stream damming on morphological variability of fish: Case study on large spot barbell *Barbus balcanicus*. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 19(3), 231–239. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v19_03_06
- Raeymaekers, J. A. M., Van Houdt, J. K. J., Larmuseau, M. H. D., Geldof, S., & Volckaert, F. A. M. (2007). Divergent selection as revealed by PST and QTL-based F

- ST in three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) populations along a coastal-inland gradient. *Molecular Ecology*, 16(4), 891–905. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03190.x>
- Rajkov, J., Weber, A. A. T., Salzburger, W., & Egger, B. (2018). Adaptive phenotypic plasticity contributes to divergence between lake and river populations of an East African cichlid fish. *Ecology and Evolution*, 8(15), 7323–7333. <https://doi.org/10.1002/ece3.4241>
- Rangel-Medrano, J. D., & Márquez, E. J. (2021). Development of microsatellite *loci* and population genetics in the bumblebee catfish species *Pseudopimelodus atricaudus* and *Pseudopimelodus magnus* (Siluriformes: Pseudopimelodidae). *Neotropical Ichthyology*, 19(1), 1–15. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2020-0053>
- Raymond, M., & Rousset, F. (1995). GENEPOP (Version 1.2): Population Genetics Programa for Exact Tests and Ecumenicism. *Journal of Heredity*, 86(3), 248–249. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a111573>
- Rencher, A.C. 2002. Methods of multivariate analysis (2nd ed.). Wiley.
- Restrepo, J. D., Cárdenas-Rozo, A., Paniagua-Arroyave, J. F., & Jiménez-Segura, L. F. (2020). 1. Aspectos físicos de la cuenca del río Magdalena: geología, hidrología, sedimentos, conectividad, ecosistemas acuáticos e implicaciones para la biota. En: Jiménez-Segura, L. F. y Lasso, C. A. (Eds.). *Peces de la cuenca del río magdalena, Colombia: diversidad, uso, estado de conservación y manejo* (pp. 205-235). Bogotá, D. C. (Colombia): Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/35752>
- Restrepo-Escobar, N., Hurtado-Alarcón, J. C., Mancera-Rodríguez, N. J., & Márquez, E. J. (2016). Variations of body geometry in *Brycon henni* (Teleostei: Characiformes, Bryconidae) in different rivers and streams. *Journal of Fish Biology*, 89(1), 522–528. <https://doi.org/10.1111/jfb.12971>
- Restrepo-Escobar, N., Rangel-Medrano, J. D., Mancera-Rodríguez, N. J., & Márquez, E. J.

- (2016). Molecular and morphometric characterization of two dental morphs of *Saccodon dariensis* (Parodontidae). *Journal of Fish Biology*, 89(1), 529–536. <https://doi.org/10.1111/jfb.12961>
- Restrepo-Escobar, N., Yepes-Acevedo, A. J., & Márquez, E. J. (2021). Population genetics of three threatened catfish species in heterogeneous environments of the Cauca river, Colombia. *Neotropical Ichthyology*, 19(1), 1–18. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2020-0040>
- Řičan, O., Piálek, L., Dragová, K., & Novák, J. (2016). Diversity and evolution of the Middle American cichlid fishes (Teleostei: Cichlidae) with revised classification. *Vertebrate Zoology*, 66(1), 1–102. <https://doi.org/10.3897/vz.66.e31534>
- Rivas-Lara, T. L., & Gómez-Vanega, H. D. (2017). Algunos aspectos biológicos y pesqueros de *Caquetaia kraussii* (Steindachner, 1878) en la cuenca media y baja del río Atrato, Chocó. *Revista Biodiversidad Neotropical*, 7(1), 14–21. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.18636/bioneotropical.v7i1.551>
- Robinson, B. W., & Wilson, D. S. (1996). Genetic variation and phenotypic plasticity in a trophically polymorphic population of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Evolutionary Ecology*, 10(6), 631–652. <https://doi.org/10.1007/BF01237711>
- Rohlf, F. J., & Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Systematic Zoology*, 39(1), 40–59. <https://doi.org/10.2307/2992207>
- Rohlf, F. J., & Marcus, L. F. (1993). A revolution morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(4), 129–132. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90024-J](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90024-J)
- Rohlf, F. J. (2015). The tps series of programa. *Hystrix*, 26(1), 9–12. <https://doi.org/10.4404/hystrix-26.1-11264>
- Romiguier, J., Gayral, P., Ballenghien, M., Bernard, A., Cahais, V., Chenuil, A., Chiari, Y., Dernat, R., Duret, L., Faivre, N., Loire, E., Lourenco, J. M., Nabholz, B., Roux, C., Tsagkogeorga, G., Weber, A. A. T., Weinert, L. A., Belkhir, K., Bierne, N., ...

- Galtier, N. (2014). Comparative population genomics in animals uncovers the determinants of genetic diversity. *Nature*, *515*(7526), 261–263. <https://doi.org/10.1038/nature13685>
- Ronco, F., Matschiner, M., Böhne, A., Boila, A., Büscher, H. H., El Taher, A., Indermaur, A., Malinsky, M., Ricci, V., Kahmen, A., Jentoft, S., & Salzburger, W. (2021). Drivers and dynamics of a massive adaptive radiation in cichlid fishes. *Nature*, *589*(7840), 76–81. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2930-4>
- Rotmistrovsky, K., Jang, W., & Schuler, G. D. (2004). A web server for performing electronic PCR. *Nucleic Acids Research*, *32*, 108–112. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh450>
- Rousset, F. (2008). GENEPOP'007: A complete re-implementation of the GENEPOP program for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources*, *8*(1), 103–106. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x>
- Rozen, S., & Skaletsky, H. (2000). Primer3 on the World Wide Web for general users and for biologist programmers. In: Krawetz, S., & Misener, S. (eds). *Bioinformatics methods and protocols: methods in molecular biology*. (pp. 365–386). New Jersey: Humana Press
- Ruehl, C. B., & DeWitt, T. J. (2005). Trophic plasticity and fine-grained resource variation in populations of western mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Evolutionary Ecology Research*, *7*(6), 801–819. <http://www.evolutionary-ecology.com/abstracts/v07/1785.html>
- Ruzich, J., Turnquist, K., Nye, N., Rowe, D., & Larson, W. A. (2019). Isolation by a hydroelectric dam induces minimal impacts on genetic diversity and population structure in six fish species. *Conservation Genetics*, *20*(6), 1421–1436. <https://doi.org/10.1007/s10592-019-01220-1>
- Salzburger, W. (2009). The interaction of sexually and naturally selected traits in the adaptive radiations of cichlid fishes. *Molecular Ecology*, *18*(2), 169–185.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03981.x>

- Salzburger, W. (2018). Understanding explosive diversification through cichlid fish genomics. *Nature Reviews Genetics*, *19*(11), 705–717. <https://doi.org/10.1038/s41576-018-0043-9>
- Schoebel, C. N., Brodbeck, S., Buehler, D., Cornejo, C., Gajurel, J., Hartikainen, H., Keller, D., Leys, M., Řičanová, Š., Segelbacher, G., Werth, S., & Csencsics, D. (2013). Lessons learned from microsatellite development for nonmodel organisms using 454 pyrosequencing. *Journal of Evolutionary Biology*, *26*(3), 600–611. <https://doi.org/10.1111/jeb.12077>
- Sexton, J. P., Hangartner, S. B., & Hoffmann, A. A. (2014). Genetic isolation by environment or distance: Which pattern of gene flow is most common? *Evolution*, *68*(1), 1–15. <https://doi.org/10.1111/evo.12258>
- Shechonge, A., Ngatunga, B. P., Tamatamah, R., Bradbeer, S. J., Harrington, J., Ford, A. G. P., Turner, G. F., & Genner, M. J. (2018). Losing cichlid fish biodiversity: genetic and morphological homogenization of tilapia following colonization by introduced species. *Conservation Genetics*, *19*(5), 1199–1209. <https://doi.org/10.1007/s10592-018-1088-1>
- Shokralla, S., Spall, J., Gibson, J., & Hajibabaei, M. (2012). Next-generation sequencing technologies for environmental DNA research. *Molecular Ecology*, *21*, 1794–1805.
- Softgenetics. (2011). Genemarker the biologist friendly programa. User Guide, Softgenetics. Fecha de acceso: 10 de marzo del 2022. Disponible en: <https://softgenetics.com/products/genemarker/>
- Solano-Peña, D., Segura-Guevara, F., & Olaya-Nieto, C. (2013). Crecimiento y reproducción de la mojarra amarilla (*Caquetaia kraussii*, Steindachner, 1878) en el embalse de Urrá, Colombia. *Revista MVZ Córdoba*, *18*(2), 3525–3533. <https://doi.org/10.21897/rmvz.177>
- Sousa, C. F. S., Santos, C. H. A., Sousa, A. C. B., Paula-Silva, M. N., Souza, A. P., Farias,

- I. P., Ferreira-Nozawa, M. S., & Almeida-Val, V. M. F. (2009). Development and characterization of microsatellite markers in *Astronotus crassipinis* (Heckel, 1840). *Conservation Genetics Resources*, 1(1), 277–280. <https://doi.org/10.1007/s12686-009-9068-x>
- Souza-Shibatta, L., Kotelok-Diniz, T., Ferreira, D. G., Shibatta, O. A., Sofia, S. H., de Assumpção, L., Pini, S. F. R., Makrakis, S., & Makrakis, M. C. (2018). Genetic diversity of the endangered neotropical cichlid fish (*Gymnogeophagus setequedas*) in Brazil. *Frontiers in Genetics*, 9(1), 1–10. <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00013>
- Spreitzer, M. L., Mautner, S., Makasa, L., & Sturmbauer, C. (2012). Genetic and morphological population differentiation in the rock-dwelling and specialized shrimp-feeding cichlid fish species *Altolamprologus compressiceps* from Lake Tanganyika, East Africa. *Hydrobiologia*, 682(1), 143–154. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0698-0>
- Stiassny, M & Alter, E. (2021). Evolution in the Fast Lane: Diversity, Ecology, and Speciation of Cichlids in the lower Congo River. In: Abate, M. E. & Noakes D. L. G. (Eds). *The Behavior, Ecology and Evolution of Cichlid Fishes*; Volume 40. (pp. 107-133). Springer. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-94-024-2080-7>
- Taylor, C. C. (1958). Cod Growth and Temperature. *ICES Journal of Marine Science*, 23(3), 366–370. <https://doi.org/10.1093/icesjms/23.3.366>
- Thomaz, A. T., Christie, M. R., & Knowles, L. L. (2016). The architecture of river networks can drive the evolutionary dynamics of aquatic populations. *Evolution*, 70(3), 731–739. <https://doi.org/10.1111/evo.12883>
- Toonen, R. J., Puritz, J. B., Forsman, Z. H., Whitney, J. L., Fernandez-Silva, I., Andrews, K. R., & Bird, C. E. (2013). ezRAD: a simplified method for genomic genotyping in non-model organisms. *PeerJ*, 1, 1-15. <https://doi.org/10.7717/peerj.203>
- Torres-Dowdall, J. & Meyer, A. (2021). Sympatric and Allopatric Diversification in the adaptive Radiations of Midas Cichlids in Nicaraguan Lakes. In: Abate, M. E. &

- Noakes D. L. G. (Eds). *The Behavior, Ecology and Evolution of Cichlid Fishes*; Volume 40. (pp. 175-216). Springer. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-94-024-2080-7>
- Toro-Ibacache, M. V., Manriquez-Soto, G., & Suazo-Galdames, I. (2010). Geometric morphometrics and the study of biologic shapes: From descriptive to quantitative morphology. *International Journal of Morphology*, 28(4), 977–990. <https://doi.org/10.4067/s0717-95022010000400001>
- Turan, C., Oral, M., Öztürk, B., & Düzgüneş, E. (2006). Morphometric and meristic variation between stocks of Bluefish (*Pomatomus saltatrix*) in the Black, Marmara, Aegean and northeastern Mediterranean Seas. *Fisheries Research*, 79(1–2), 139–147. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.01.015>
- Valderrama-Barco, M., Escobar-Cardona, J. L., Pardo, R., Toro, M., Gutiérrez, J. C., & López-Casas, S. (2020). 5. Servicios ecosistémicos generados por los peces de la cuenca del río Magdalena, Colombia. En: Jiménez-Segura, L. F. y Lasso, C. A. (Eds.). *Peces de la cuenca del río Magdalena, Colombia: diversidad, uso, estado de conservación y manejo* (pp. 205-235). Bogotá, D. C. (Colombia): Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/35752>
- Van Rijssel, J. C., de Jong, R. C. M., Kische, M. A. & Witte, F. (2021) Rapid Evolutionary Responses in Cichlids: Genetics of Adaptation, Morphology and Taxonomic Implications. In: Abate, M. E. & Noakes D. L. G. (Eds). *The Behavior, Ecology and Evolution of Cichlid Fishes*; Volume 40. (pp. 247-283). Springer. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-94-024-2080-7>
- Wagner, C. E., Harmon, L. J., & Seehausen, O. (2012). Ecological opportunity and sexual selection together predict adaptive radiation. *Nature*, 487(7407), 366–369. <https://doi.org/10.1038/nature11144>
- Wagner, C. (2021). Ecological Opportunity, Genetic Variation, and the Origins of African Cichlid Radiations. In: Abate, M. E. & Noakes D. L. G. (Eds). *The Behavior, Ecology*

- and Evolution of Cichlid Fishes*; Volume 40. (pp. 79-105). Springer.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-94-024-2080-7>
- Waples, R. S., & Do, C. (2010). Linkage disequilibrium estimates of contemporary N_e using highly variable genetic markers: A largely untapped resource for applied conservation and evolution. *Evolutionary Applications*, 3(3), 244–262.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2009.00104.x>
- Waples, R. S., Luikart, G., Faulkner, J. R., & Tallmon, D. A. (2013). Simple life-history traits explain key effective population size ratios across diverse taxa. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1768), 1–9.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1339>
- Wickham, H., Chang, W., Henry, L., Pedersen, T. L., Takahashi, K., Wilke, C., Woo, K., & Yutani, H. (2023). ggplot2: Create Elegant Data Visualizations Using the Grammar of Graphics. Fecha de acceso: 10 de marzo del 2023. Disponible en: <https://CRAN.R-project.org/package=ggplot2>.
- Widmer, L., Indermaur, A., Egger, B., & Salzburger, W. (2020). Where Am I? Niche constraints due to morphological specialization in two Tanganyikan cichlid fish species. *Ecology and Evolution*, 10(17), 9410–9418.
<https://doi.org/10.1002/ece3.6629>
- Willis, S. C., Winemiller, K. O., Montaña, C. G., Macrander, J., Reiss, P., Farias, I. P., & Ortí, G. (2015). Population genetics of the speckled peacock bass (*Cichla temensis*), South America's most important inland sport fishery. *Conservation Genetics*, 16(6), 1345–1357. <https://doi.org/10.1007/s10592-015-0744-y>
- 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>
- Winton, R. S., López-Casas, S., Valencia-Rodríguez, D., Bernal-Forero, C., Delgado, J., Wehrli, B., & Jiménez-Segura, L. (2023). Patterns and drivers of water quality

changes associated with dams in the Tropical Andes. *Hydrology and Earth System Sciences*, 27(7), 1493–1505. <https://doi.org/10.5194/hess-27-1493-2023>

Zapata-Londoño, M. N., Márquez, E. J., Restrepo-Escobar, N., & Ríos-Pulgarín, M. I. (2020). Estructura poblacional y reproducción de cinco especies ícticas en un embalse neotropical. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 44(171), 622–638. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1049>

Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., & Sheets, H. D. (2012a). Introduction. In *Geometric Morphometrics for Biologists* (pp. 1–20). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-386903-6.00001-0>

Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., & Sheets, H. D. (2012b). Landmarks and Semilandmarks. In *Geometric Morphometrics for Biologists* (pp. 23–50). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-386903-6.00002-2>

Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., & Sheets, H. D. (2012c). The Thin-plate Spline. In *Geometric Morphometrics for Biologists* (pp. 103–132). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-386903-6.00005-8>

Zimmerman, S. J., Aldridge, C. L., & Oyler-Mccance, S. J. (2020). An empirical comparison of population genetic analyses using microsatellite and SNP data for a species of conservation concern. *BMC Genomics*, 21(382), 1-16. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-06783-9>