

ECOLOGÍA COMPARATIVA DE POBLACIONES SUPERFICIALES Y CAVERNÍCOLAS DE *Trichomycterus* spp. (SILURIFORMES) EN EL PARQUE NACIONAL DE TORO TORO

COMPARATIVE ECOLOGY OF POPULATIONS OF *Trichomycterus* spp. (SILURIFORMES) IN CAVES AND IN SUPERFICIAL RIVERS IN THE NATIONAL PARK TORO TORO

Guido Miranda¹ y Marc Pouilly²

RESUMEN

En Bolivia un pez, *Trichomycterus chaberti* (DURAND 1968) se ha adaptado a la vida cavernícola. En los ríos superficiales se encuentran peces del mismo género *Trichomycterus*. La presencia de poblaciones de peces del mismo género en valles, cañones y ríos subterráneos que son aislados por cascadas, constituye un marco favorable para estudiar las variaciones ecológicas de los organismos bajo diferentes situaciones. En el estudio se realizó la comparación de las poblaciones de *Trichomycterus* en 8 ríos del Parque Nacional de Torotoro (Potosí, Bolivia), mediante un análisis ecológico (densidad y factor de condición) y biológico reproductivo (Índice gonadosomático y fecundidad).

En cada río se han capturado los peces por medio de pesca eléctrica. Se encontraron diferentes comportamientos en el Factor de condición ($K=P/L^3$) observándose que las poblaciones cavernícolas tienen los valores menores, mientras las poblaciones de los ríos de valle tienen los valores mayores. La fecundidad varía teniendo menos huevos y más grandes en las cavernas, y huevos pequeños y más numerosos en los valles. Esto es una muestra de los cambios en las estrategias de vida dentro de un mismo género debido a la adaptación a la vida cavernícola.

Palabras clave: *Trichomycterus*, vida cavernícola, ecología de poblaciones, biología reproductiva, Bolivia.

ABSTRACT

In Bolivia, the catfish *Trichomycterus chaberti* (Durand 1968) is cave dwelling. In the superficial rivers exist other fish from the same genus *Trichomycterus*. The presence of populations of the same genus in valleys, canyons, and subterranean rivers, which are waterfall isolated, provides a favorable frame for studying the ecological variations of organisms under different conditions.

In this study we make a comparison of *Trichomycterus* populations in eight rivers in the Torotoro National Park (Potosí, Bolivia), by means of ecological analysis (density and Condition Factor) and Reproductive biology (Gonadosomatic Index and Fecundity).

The capture of fish was realized by electrofishing. We found differences in the Condition Factor ($K=P/L^3$), the populations in the cave showing the lowest value, and the populations in the valley the highest. Fecundity varied in terms of egg number and size. Populations in caves had larger but fewer eggs whereas the populations, in the valleys had smaller eggs but in a higher number.

Key words: *Trichomycterus* catfish, cave life, population ecology, reproductive biology, Bolivia.

¹Instituto de Ecología – Carrera de Biología UMSA

²Institut de Recherche pour le Développement, IRD(exORSTOM)

INTRODUCCIÓN

La vida en medios adversos es costosa para los organismos, porque para adaptarse a condiciones muy particulares deben especializarse, convirtiéndose más frágiles y menos robustos (BARR 1967). En el caso de los organismos cavernícolas se sabe que se adaptan principalmente a la ausencia de luz y a la poca disponibilidad de alimento, bajando su ritmo de vida. Así por ejemplo, los anfípodos de vida cavernícola *Cambarus setosus* viven 3,5 veces más que su pariente cercano *C. rusticus*, que vive en ríos superficiales (CULVER 1982). Un caso similar se observa en el estudio de POULSON (1963), quien encuentra que las poblaciones de peces cavernícolas, *Amblyopsis rosae*, A. *Spelaea*, y *Typhlichthys subterraneus* viven por un período de tiempo considerablemente mayor al de otros miembros de la misma familia, *Chologaster cornuta* y *C. agassizi*. Esto es debido a las bajas tasas metabólicas que incrementan el espacio de tiempo de su vida (GINET y DECOU 1977, CULVER 1982). Este conjunto de adaptaciones permite a las poblaciones de las cavernas sobrevivir y desarrollarse pero, por otra parte, el equilibrio de éstas es más frágil y por lo tanto su recuperación, en caso de contaminación o perturbación, es más lenta o nula.

El género *Trichomycterus* pertenece a la familia de los Trichomycteridae incluido en el orden de los Siluriformes. Comprende 80 especies que son endémicas de Sur América con una área de distribución situada de la región ecuatorial hasta 50° de latitud Sur. El género *Trichomycterus* se encuentra ampliamente distribuido en las cuencas Amazónica y Andorreica (Altiplano Andino) de Bolivia.

Por sus características morfológicas (ojos pequeños, barbillas bien desarrolladas, ausencia de escamas) y su forma de vivir (colonizan los lugares oscuros de los ríos, vida nocturna), los Siluriformes son en general considerados como preadaptados a la vida cavernícola y de hecho la mayoría de las especies cavernícolas conocidas pertenecen a este orden (BERTIN 1958). Dentro de este orden, la familia de los Trichomycteridae comprende algunos peces ciegos (THINES 1955) pero es principalmente conocida por sus formas parásitas (MYERS 1944).

Dentro del género *Trichomycterus* se conocen 2 especies que son cavernícolas exclusivos: *Trichomycterus chaberti* (DURAND 1968) en Bolivia y *Trichomycterus itacarambiensis* (TRAJANO y DEPINNA 1996). Estas poblaciones de peces tienen un gran valor biológico porque son especies endémicas que han evolucionado independientemente de las otras poblaciones que se encuentran en los ríos superficiales.

Existen varios estudios (BREder 1940, POULSON 1963, COOPER y KUEHNE 1974, MITCHELL *et al.* 1977) que se han realizado con el fin de comparar las modificaciones que se tienen como producto de la vida cavernícola, enfocados hacia los peces Ambliópsidos que se encuentran en las formaciones cársticas del Sur de los Estados Unidos. Estos estudios comparan diferentes géneros dentro de la misma familia, pero no se han desarrollado trabajos para estudiar dichas modificaciones dentro de un mismo género.

El presente estudio pretende comparar la ecología y la biología reproductiva de diferentes poblaciones de peces del mismo género *Trichomycterus* con el fin de destacar los cambios implicados por la adaptación a diferentes tipos de medio ambiente en el Parque Nacional de Torotoro (valle, cañón y caverna).

MÉTODOS

Zona de estudio

La región del Parque Nacional de Torotoro corresponde a un pequeño macizo calcáreo (formado en el Cretácico) situado entre 2 700 y 3 500 msnm en los Andes bolivianos (Provincia Charcas, Norte del departamento de Potosí, 18°15' S, 65°45' W). La red hidrográfica está constituida por 4 cañones con perfiles en escalera (cascadas) y por una puerta que se constituye en río subterráneo en la gruta de Umajalanta y que vuelve a la superficie en la resurgencia de Chiflonkaka. Esta red está aislada de la red hidrográfica principal (río Caine) mediante cascadas.

El estudio se llevó a cabo en ocho ríos que están ubicados en diferentes ambientes (figura 1): valles (Caine y Sucusuma), cañones (Torotoro, Rodeo, Laguna y Umajalanta en su porción exterior) y en cavernas (Umajalanta y Singani).

Método de colecta

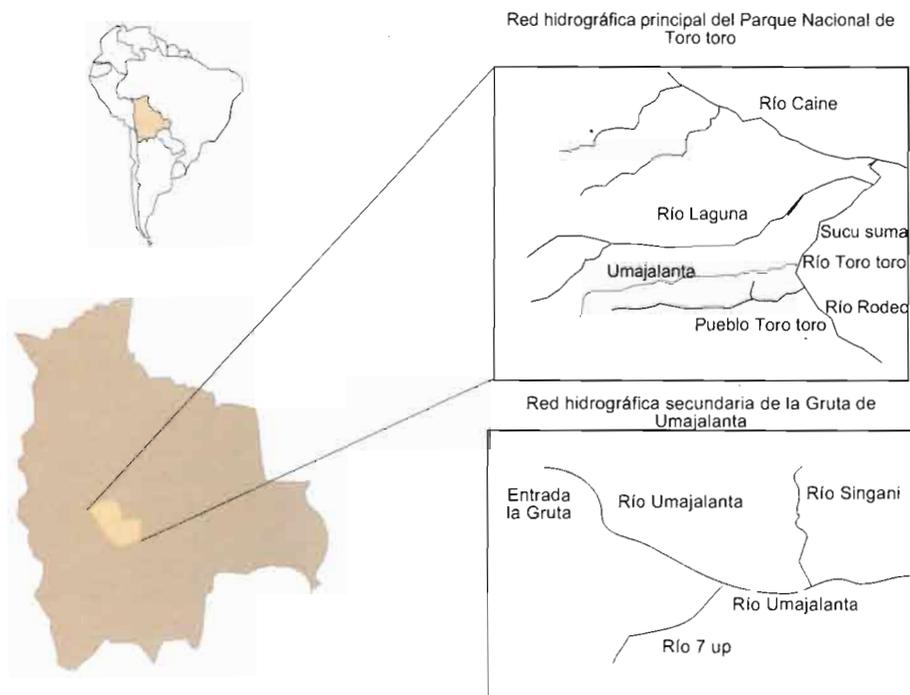
En cada río de muestreo se determinó una estación que corresponde a dos o tres sucesiones de un rápido y un pozo. La colecta se ha realizado por el método de Pesca eléctrica, con un equipo portátil de marca Smith-Root. Este método, a un voltaje en el cual no se maten los peces (200 a 400 v), es ideal para el estudio de poblaciones frágiles o pequeñas, en las que la pérdida de un buen número de individuos puede llevar a una rápida desaparición, además de que permite tomar datos en vivo como la longitud y peso. Se realizaron tres pasajes sucesivos de pesca. En cada pasaje, los peces fueron medidos, pesados y conservados hasta el fin del muestreo para luego ser devueltos al río. Fueron separados y conservados como máximo 30 individuos de cada río para el estudio de los parámetros de biología de la reproducción en el laboratorio.

Parámetros ecológicos

El tamaño poblacional es estimado en densidad (número de individuos por 100 m²) mediante el método de interpolación desarrollado por JUNGE y LIBOSVARSKY (1965) y SEBER y LECREN (1967) a partir del número de individuos capturados en los tres pasajes de pesca.

El factor de condición (K) es un parámetro que indica la relación que existe entre el peso y la longitud de los individuos de una población y es frecuentemente usado para cuantificar el estado de una población. K está expresado de la siguiente forma $K = P/L^3$, donde P es el peso del individuo y L³ es la longitud estándar del individuo elevada al cubo.

En las poblaciones de peces se observa una relación entre el



peso y tamaño, de la forma $P = A \cdot LB$ o en su forma lineal: $\log P = \log A + B \cdot \log L$. Los coeficientes A y B son características del comportamiento del crecimiento de los individuos en cada población tanto en peso como en tamaño.

Parámetros biológicos reproductivos

El Índice Gonadosomático (IGS) es una relación entre el peso de las gónadas (Pg) y el peso del individuo (P) y viene dado por la razón $IGS = Pg / P$. Este índice proporciona una medida del nivel de maduración de la población en el tiempo del muestreo.

La fecundidad de cada población fue estimada mediante el número de huevos por hembra en estado reproductivo IV y el diámetro de 30 huevos de esas mismas hembras.

Se realizó un análisis estadístico de varianza (ANOVA), para determinar la significancia de las variaciones de los parámetros entre todas las poblaciones. Además se utilizó la prueba LSD de Fisher para determinar la variación de una población respecto de otra.

RESULTADOS

Ecología

Las densidades fueron estimadas para todos los ríos excepto para los ríos Laguna y Umajalanta arriba de la gruta, en los cuales el número de individuos era muy bajo. Para los otros ríos, la densidad de las diferentes poblaciones de *Trichomycterus*, estimada mediante el método de pescas sucesivas, es variable (Fig. 2). La densidad más alta se

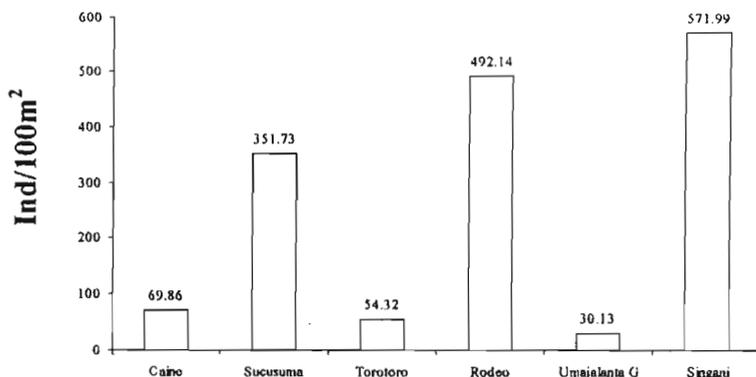


Figura 2. Densidad estimada de las poblaciones de *Trichomycterus* en seis ríos de la zona del Parque Nacional Toro Toro.

encuentra en el río Singani, integrante de la red subterránea de Umajalanta, con 572 ind/100m², seguida de la población del río Rodeo con 492 ind/100m². La población estimada con menor densidad corresponde a la del río Umajalanta en su porción hipógea (30 ind/100m²).

Se observa que la densidad poblacional varía sin ningún patrón, encontrándose densidades altas o bajas tanto en ríos de valles, cañones o de cavernas, incluso encontrándose el valor máximo y el mínimo en poblaciones cavernícolas.

El cálculo del factor de condición (K) para cada población (Cuadro 1), muestra que hay diferencias significativas (ANOVA, F=38.5, P<0.05) entre las poblaciones, y que existe la tendencia a disminuir, de menor en las poblaciones de las cavernas, intermedio en los cañones y mayor en las poblaciones de los valles (Fig. 3). Teniendo a la población del río Sucusuma con el mayor factor de condición (K=1.531), significativamente mayor a las demás poblaciones y las que tienen el menor factor de condición son las poblaciones de los ríos subterráneos Singani (0.953) y Umajalanta (1.043).

Cuadro 1. Factor de condición (K) y la desviación estándar (s) de las poblaciones de ocho ríos en la zona del PNT

Río	Tipo de Ambiente	K	s
Sucusuma	Epígeo	1.531	0.292
Caine	Epígeo	1.351	0.217
Torotoro	Epígeo, cañón	1.308	0.192
Rodeo	Epígeo, quebrada	1.341	0.202
Laguna	Epígeo, cañón	1.336	0.226
Umajalanta afuera	Epígeo, cañón	1.196	0.094
Singani	Hipógeo	0.953	0.161
Umajalanta gruta	Hipógeo	1.043	0.118

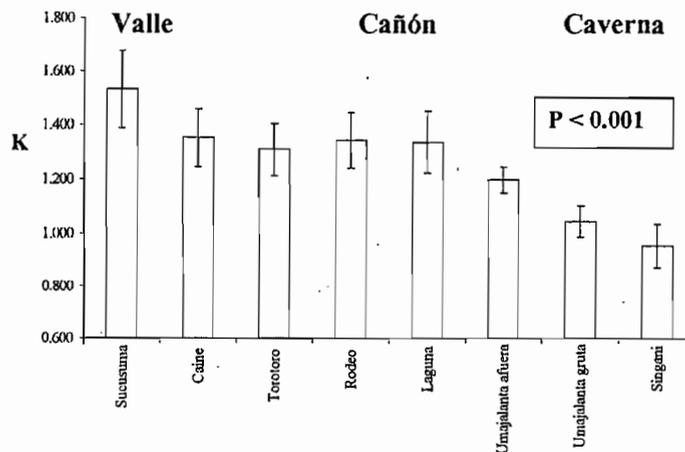


Figura 3. Factor de condición (K) de las poblaciones de ocho ríos en la zona del Parque Nacional Toro Toro.

En la matriz de comparación de una población con respecto a otra (Prueba de LSD de Fisher, Cuadro 2) se pueden observar tres grupos bien definidos, el primero conformado por las poblaciones del sistema de Umajalanta: Umajalanta (Epígeo), Umajalanta (Hipógeo) y Singani; el segundo por las poblaciones de los cañones Torotoro, Laguna, Rodeo más la población del río Caine; y finalmente el tercero con la del Sucusuma que se encuentra en un valle. Entonces tenemos que las poblaciones según el factor de condición se pueden

agrupar en poblaciones de las cavernas, de los cañones y de los valles.

Según la anterior matriz, la población del río Caine no es diferente estadísticamente a la del Laguna y Rodeo (0.748 y 0.782, respectivamente) que al resto de los ríos y significativamente diferente al Sucusuma (0.0000) y al Singani (0.0000). Además existe una notable diferencia tanto con la población del río Umajalanta en su porción epígea como con la población del mismo en su parte hipógea.

Cuadro 2. Matriz de comparación (Prueba LSD de Fisher) del Factor de condición (K) de las poblaciones de ocho ríos de la zona del PNT (1 = Idéntico, 0 = Diferente)

	Caine	Laguna	Rodeo	Singani	Sucusuma	Torotoro	Umajalanta A	Umajalanta G
Caine	1.0000							
Laguna	0.7477	1.0000						
Rodeo	0.7824	0.9206	1.0000					
Singani	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000				
Sucusuma	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000			
Torotoro	0.2760	0.6052	0.4601	0.0000	0.0000	1.0000		
Umaja. A	0.0112	0.0487	0.0244	0.0003	0.0000	0.0894	1.0000	
Umaja. G	0.0001	0.0005	0.0002	0.2614	0.0000	0.0009	0.0995	1.0000

El factor de condición de la población del Laguna es muy parecido al de la del río Rodeo (0.9205), más o menos parecida al Torotoro (0.2759) y significativamente diferente al Singani (0.0000), al Sucusuma (0.0000) y al Umajalanta, más aún en su porción exterior. Por su parte el Rodeo, al igual que en la mayoría de los casos, es significativamente diferente a la del Singani (0.000) y a la del Sucusuma, y es más parecida a la del Torotoro y muy diferente a la del Umajalanta especialmente en su porción hipógea. El Singani es completamente diferente a los demás siendo menos diferente a las poblaciones del Umajalanta, más aún la porción hipógea. El Sucusuma es completamente diferente a todos, sin excepción. El Torotoro por otro lado, es diferente a la población del Umajalanta más en su porción interior que a su porción exte-

rior. Se encontró también que la población de la porción epígea del Umajalanta es diferente a la de la parte hipógea.

La relación entre el Largo estándar (LS) y el peso (P) permite determinar las características del crecimiento de los individuos de una población. Según los análisis de regresión (Cuadro 3) y ANOVA (F= 29.5, p<0.05) podemos decir que las poblaciones son significativamente diferentes en cuanto a la relación peso-tamaño. Como se observa en la figura 4, existen diferencias en esta relación según el ambiente en el que la población se desarrolle. Las poblaciones epígeas e hipógeas del Umajalanta presentan un comportamiento de crecimiento diferente a las demás.

Cuadro 3. Análisis de regresión lineal entre el Largo estándar y el Peso (P = a Lb) para las poblaciones de *Trichomycterus* de ocho ríos del PNT)

Río	N	R ²	p	Pendiente	Constante
Caine	120	0.915	0.000	0.098	0.957
Sucusuma	141	0.846	0.000	0.111	0.92
Rodeo	61	0.922	0.000	0.109	0.96
Laguna	30	0.901	0.000	0.112	0.949
Torotoro	48	0.916	0.000	0.096	0.957
Umajalanta Afuera	16	0.971	0.000	0.204	0.985
Umajalanta Gruta	10	0.956	0.000	0.146	0.978
Singani	52	0.883	0.000	0.095	0.94

Biología

La figura 5 indica el porcentaje de hembras en las poblaciones y el porcentaje de éstas que se encuentran en estado maduro. Podemos observar que las poblaciones de Umajalanta en su porción epígea y del Singani presentan la totalidad de las hembras capturadas en estado reproductivo maduro. Al contrario la población hipógea de Umajalanta no tiene hembras maduras. En las otras poblaciones el porcentaje de hembras maduras varía entre el 10 y el 30 por ciento.

El Cuadro 4 indica las proporciones de cada estado sexual en

las poblaciones. Se observa diferencias significativas entre las poblaciones (ANOVA, F = 4.5, p<0.05) que se pueden reunir en 3 grupos: el primero constituido por las poblaciones del Sucusuma y del Caine que tienen principalmente hembras en estado 1 y 2, el segundo es un grupo que parece en preparación para la reproducción con la mayoría de las hembras en estado 3 y 4, conformado por las poblaciones de los ríos Torotoro, Rodeo y Laguna, mientras que el tercer grupo constituido por las poblaciones epígeas del Umajalanta y del Singani, presenta la mayoría de las hembras listas para reproducirse (estado 4 y 5). Correlativamente el Índice gonadosomático no varía significativamente entre las poblaciones (ANOVA, F=1.4, P=0.2). Así que las variaciones de estado se-

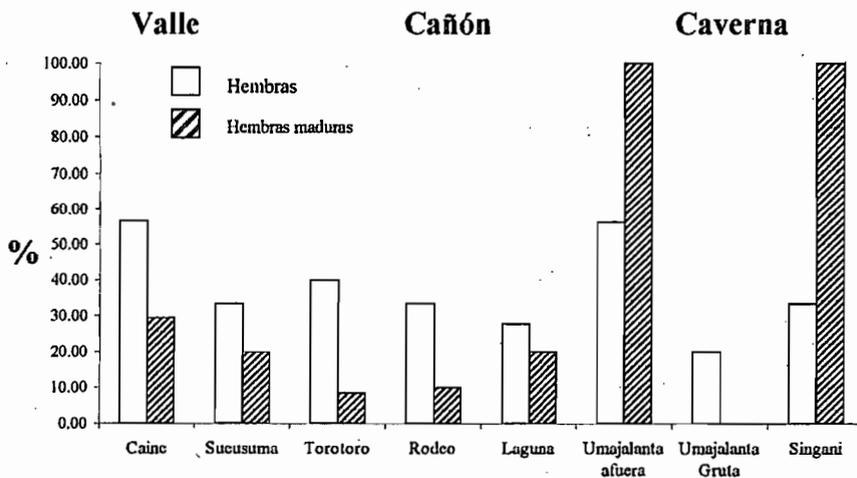
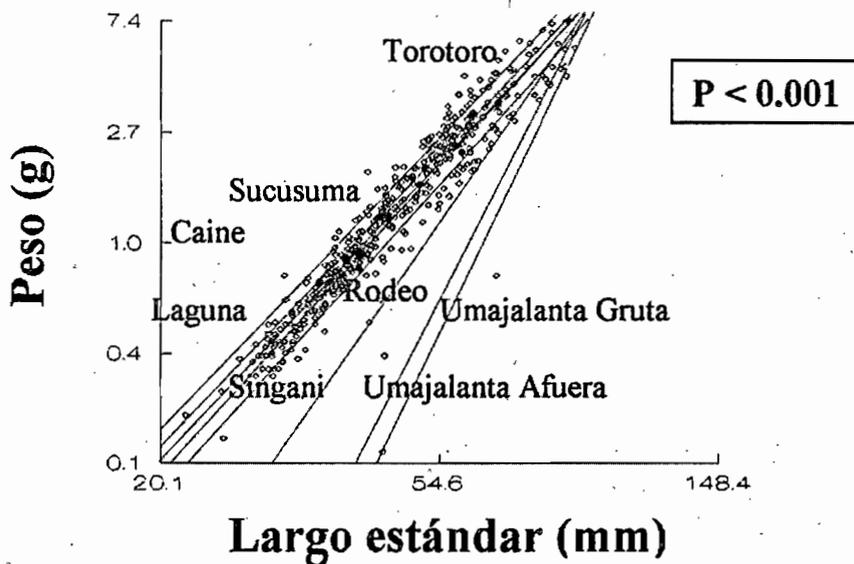


Figura 5. Proporción de hembras en cada población y la proporción de la mismas en estado reproductivo.

Cuadro 4. Estadio sexual y proporción de sexos para ocho poblaciones de los ríos de la zona del PNT

Río	%H	%M	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7
Caine	56.67	43	47	24	0	18	12	0	0	8	38.5	7.7	31	15	0	0
Sucusuma	33.33	67	10	60	10	0	0	10	10	0	16.7	22	44	11	0	6
Torotoro	40.00	60	8	8.3	67	17	0	0	0	19	18.8	31	25	6	0	0
Rodeo	33.33	67	10	20	50	10	10	0	0	11	44.4	39	5.6	0	0	0
Laguna	27.78	72	0	40	0	60	0	0	0	8	0	67	17	8	0	0
Umajalanta Afuera	56.25	44	0	0	0	33	67	0	0	0	0	50	33	17	0	0
Umajalanta Gruta	20.00	80	0	100	0	0	0	0	0	0	0	67	33	0	0	0
Singani	33.33	67	0	0	0	60	20	20	0	0	33.3	22	44	0	0	0

xual observadas son tendencias no significativas.

El número de huevos por hembra varía en las poblaciones (Cuadro 5), teniendo el máximo en la población epígea del Sucusuma y el menor en la población hipógea del Singani. La

población del río Umajalanta en su porción exterior presenta características interesantes ya que el número promedio de huevos es relativamente alto y a su vez el diámetro promedio de los mismos es el más alto de todas las poblaciones. El valor menor del diámetro de los huevos se encuentra en la

Cuadro 5. Número promedio de huevos por hembra y los diámetros promedio de los huevos para ocho poblaciones de *Trichomycterus* en la zona del PNT

Río	N huevos/hembra	Diámetro huevos
Caine	109	0.67
Sucusuma	268	0.55
Torotoro	30	0.73
Rodeo	30	0.84
Laguna	82	0.52
Umajalanta afuera	87	1.15
Singani	26	1.13

población del río Laguna que se encuentra enclavado en medio de un gran cañón.

En la Figura 6 se puede apreciar una clara tendencia de disminución del tamaño de los huevos con relación al número promedio de los mismos por hembra. La tendencia va de más grandes y poco numerosos en las poblaciones cavernícolas a pequeños y muy numerosos en las poblaciones epígeas.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Generalmente el tamaño poblacional de las especies cavernícolas es menor con relación a las poblaciones epígeas (CULVER 1982). En el caso de las poblaciones de los *Trichomycterus* cavernícolas, que pueblan el río subterráneo Singani en el Parque Nacional de Torotoro, se observa que la densidad estimada para esta es mayor que en el resto de las poblaciones. Este fenómeno quizás es debido a que este tipo de ambiente sería muy favorable para un gran desarrollo puesto que no existiría competencia con otras especies, y especialmente depredación, ya sea de individuos adultos o de huevos, pero esto no está muy claro ya que las densidades varían, sin un patrón claramente observable, de un tipo de ambiente a otro.

Si bien la población del Singani es grande, la población hipógea del río Umajalanta es considerablemente menor debido posiblemente a factores comportamentales reproductivos, que hagan que el río Singani sea el lugar de reproducción; aunque no existen más pruebas que aseguren esta hipótesis, solo el hecho de que el 100% de las hembras encontradas en dicho río se encontraban en estado reproductivo, puede ser una explicación de la variación del tamaño poblacional entre los dos ríos subterráneos. Otros factores que pueden afectar tal distribución son los físico-químicos.

El factor de condición de las poblaciones es significativamente diferente entre los ríos ($P < 0,05$), se observa una clara tendencia de disminución del factor de condición teniendo los valores más altos en las poblaciones de los valles, los intermedios en los cañones y los más bajos en las cavernas. Además, la relación que existe entre el peso y el largo estándar para cada población muestra que las poblaciones de los ríos subterráneos en general tienden a tener el tamaño más grande.

El hecho de que el género *Trichomycterus* se desarrolle en una caverna no implica que su población sea reducida, ya que se observa lo contrario, es la que tiene mayor densidad.

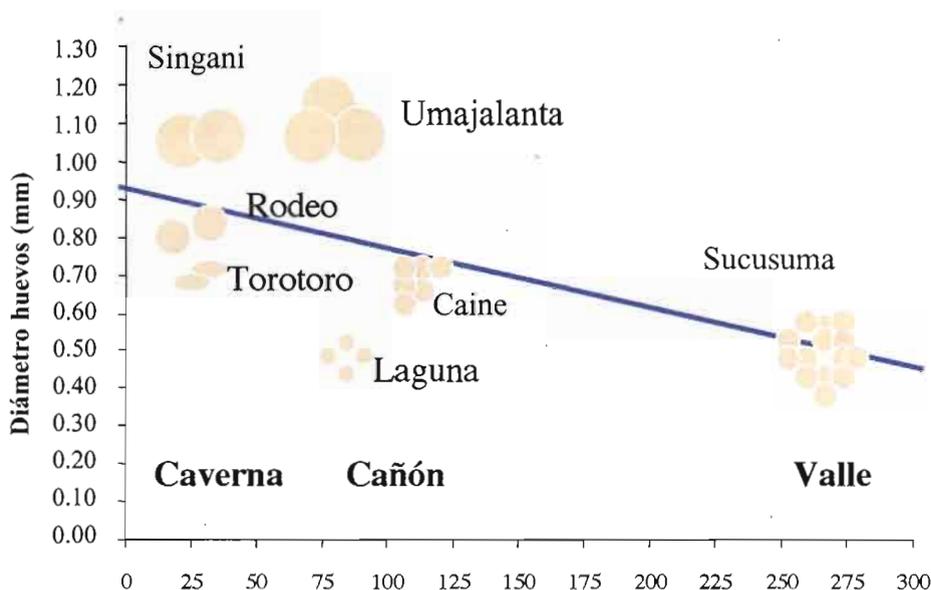


Figura 6. Relación entre el número de huevos por hembra y el diámetro de los mismos para ocho poblaciones de *Trichomycterus* en el PNT.

Pero los individuos de las cavernas tienen un factor de condición bajo (por lo que son menos pesados para un mismo tamaño). Al parecer, las poblaciones hipógeas pueden alcanzar el tamaño máximo al que pueden llegar los integrantes del género *Trichomycterus* de la zona.

La fecundidad varía de acuerdo al ambiente en el que se desarrolle la población, mostrándose una clara tendencia con grandes huevos y en poca cantidad en los ríos subterráneos, y pequeños y numerosos en las poblaciones de los valles. Esa tendencia puede corresponder a un cambio de estrategia entre las poblaciones que colonizan diferentes ambientes y especialmente los ríos subterráneos.

Por lo anterior se pueden ver cambios en las estrategias reproductivas en especies que pertenecen al mismo género como producto de su adaptación a la vida cavernícola o a la vida en cañones. Este fenómeno de disminución del número de huevos y aumento de su tamaño, se observa también en otros organismos cavernícolas como los anfípodos (GINET y DECOU 1977) y en los peces de la familia Ambliopsidae aunque en individuos de diferentes géneros (POULSON 1963).

En conclusión, los parámetros de ecología, población y biología de la reproducción estudiados y comparados en los ocho ríos de la zona del Parque Nacional de Torotoro, indican diferencias entre las poblaciones. Así que cuando los organismos colonizan ambientes diferentes cambian sus características y sus estrategias de vida incluso dentro de un mismo género. Este estudio lo demuestra mediante la comparación de poblaciones epígeas e hipógeas, aunque tam-

bién se observa, de manera menos clara, que existe variación entre las poblaciones epígeas que colonizan ríos de valles y de cañones.

AGRADECIMIENTOS

El proyecto se realizó dentro del convenio BIOCAB el cual facilitó el material y el traslado a la zona de estudio. Agradecemos al responsable del Parque Nacional de Torotoro, Dr. Adolfo Becerra de la Roca y a Mario Jaldin guía experimentado en espeleología por facilitar el presente estudio. A Gustavo Álvarez por su valiosa ayuda en el trabajo de laboratorio, a Luis Arteaga y Carla Ibañez por su colaboración en el trabajo de campo.

BIBLIOGRAFÍA

- BARR, T.C. 1967. Observations on the ecology of caves. *American naturalist*. 101:475-492.
- BREDER, C.M. Jr. 1953. Cave fish evolution. *Evolution* 7:179-181.
- CULVER, D. C.1982. *Cave life: Ecology and Evolution*. Harvard Press.
- DURAND, J. P. 1968. Etude des poisson récoltés dans la grotte de Umajalanta (Bolivie), *Trichomycterus chaberti* sp.n. *Annales de Spéologie* 23(2): 243 - 353.

GINET R. y DECOU V. 1977. Initiation a la Biologie et a l'Écologie Souterraines. Editions Universitaires, Jean-Pierre Delarge, France.

MITCHELL, R. W., W. H. RUSSELL, y W.R. ELLIOT. 1977. Mexican eyeless characin fishes, genus *Astyanax*: Environment, distribution, and evolution. Special Publications. The Museum, Texas Tech University no 12.

POULSON, T. L. 1963. Cave adaptation in amblyopsid fishes. American Midland Naturalist 70:257-290.

POULSON, T. L. 1964. Population size, density, and regulation in cave fishes. Proceedings of the Fourth International Congress of Speleology, Ljubljana, Yugoslavia 4-5:189-192.

WOODS, L. P., and R. F. INGER. 1957. The cave, spring and swamp fishes of the family Amblyopsidae of central and eastern United State. American Midland Naturalist 58:232-256.

WOOTTON, R. J. 1990. Ecology of Teleost Fish. Chapman & Hall. Gran Bretaña.