



USO DE MODELOS DE NICHOS ECOLÓGICOS PARA EL ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y AMBIENTAL A ESCALA REGIONAL DE LA ICTIOFAUNA CONTINENTAL DEL ESTADO DE TABASCO

# **T E S I S**

Que para obtener el grado académico de

**MAESTRO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**  
**(Limnología)**

presenta

**PAULA ANDREA CASTILLO TORRES**

Director de Tesis: LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ

Comité Tutoral: FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA

EVERARDO BARBA MACÍAS

ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER

GLORIA VILA CLARA FATJÓ

México D.F., abril de 2011



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco especialmente al Dr. Luis Zambrano por abrir las puertas de su laboratorio y permitirme realizar este trabajo de investigación bajo su asesoría, acompañamiento y grata amistad.

Al Instituto de Ingeniería de la UNAM y a CONACYT por otorgarme sus becas, las cuales en su momento permitieron mi estancia en México y la culminación de mi trabajo.

En el Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, a su coordinadora la Dra. Gloria Vilaclara Fatjó y a sus colaboradoras Chantal y Lupita por su buena disposición y apoyo en cada semestre.

A los doctores Enrique Martínez Meyer y Town Peterson por su guía e importantes consejos para lograr buenos resultados en este trabajo, así como a Constantino González S.

A mi comité asesor, el Dr. Everardo Barba Macías, la Dra. Gloria Vilaclara, el Dr. Enrique Martínez Meyer y el Dr. Fernando Álvarez.

A mis compañeros de laboratorio Paty, Chipilo, Fish, Homan, Huguis, Armando, Vicky, Julio y Teo por la compañía día a día y la mutua colaboración.

A mis queridos amigos conocidos durante estos años viviendo en México por llenarme el corazón y la memoria de buenos momentos y de lecciones para la vida. Gracias Leo, Luciana, Oscar, Sachi, Potter.

Por regalarme sonrisas, mantenerme a flote, brindarme la mejor amistad, compañía, cariño y confianza a Clau, Beto, Isa, John, Nacho, Jenni y a Oli por cerrar con broche de oro esta etapa y querer continuar conmigo todas las que siguen.

Finalmente, a las personas más importantes en mi vida que por sobre todas las cosas quiero, extraño, respeto y agradezco. A ellos, que tengo la fortuna de que siempre me acompañan, apoyan y acogen a mi padre, madre y hermanito.



## **ÍNDICE**

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS.....	4
Tablas .....	4
Figuras .....	4
Anexo.....	5
RESUMEN.....	6
INTRODUCCIÓN .....	7
ÁREA DE ESTUDIO.....	10
PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN.....	11
OBJETIVO GENERAL .....	11
Objetivos específicos .....	11
MÉTODO .....	12
Bases de datos de ictiofauna.....	12
Variables ambientales y topográficas .....	12
Modelos de distribución potencial .....	14
Capacidad predictiva de los modelos .....	15
Distribución potencial de las especies .....	15
Áreas de riqueza de especies .....	16
Influencia de las variables ambientales en la distribución potencial de las especies.....	17
RESULTADOS .....	18
Capacidad predictiva de los modelos .....	19
Modelos de distribución potencial de peces.....	20
Mapas de riqueza de especies .....	21
Riqueza de especies por subregión.....	22
Variables ambientales.....	23
Influencia de las variables ambientales en la distribución potencial de las especies.....	25
DISCUSIÓN .....	29
Zonas de riqueza.....	31
CONCLUSIONES.....	32
REFERENCIAS.....	34
ANEXO A. ....	38



## LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

### Tablas

Tabla 1. Escala espacial y variables ambientales que influyen en la biodiversidad (Willis and Whittaker, 2002). .....	8
Tabla 2. Sistema de Venecia para la clasificación de aguas marinas de acuerdo con la salinidad (Venice, 1959) .....	9
Tabla 3. Listado de variables ambientales usadas para los modelos con sus abreviaturas. ....	13
Tabla 4. Clasificación de las categorías numéricas de los mapas para obtener dos escenarios de riqueza potencial de especies. ....	17
Tabla 5. Categorías de clasificación de las especies por tipo de agua que habitan. ....	17
Tabla 6. Listado de las 48 especies de peces elegidas. Categoría de amenaza: Protección especial (Pr); Amenazada (A). Tipo de agua que habitan respecto a la salinidad así: dulce (D), marina (M) y salobre (S). ....	18
Tabla 7. Porcentaje de éxito y significancia de la prueba jackknife aplicada para observar la capacidad predictiva de los modelos GARP y MAXENT para especies con pocos datos de ocurrencia (* = no significativo). ....	19
Tabla 8. Grado de significancia de la capacidad predictiva de los modelos GARP y MAXENT para especies con mayor número de datos de ocurrencia (* no significativo). Mínimo de presencias de entrenamiento (MTP), Porcentaje de entrenamiento (TP). ....	20
Tabla 9. Porcentaje de contribución de las variables ambientales para el modelo de distribución potencial del cíclido <i>Cichlasoma salvini</i> . ....	23

### Figuras

Figura 1. Estado de Tabasco con sus Sub-regiones. ....	11
Figura 2. Representación gráfica de algunas de las variables ambientales de BIOCLIM. ....	13



Figura 3. Ejemplo de la suma de los mapas resultado de los modelos GARP y MAXET con la distribución potencial de la especie <i>Centropomus undecimalis</i> (Cund). Mapas de distribución de todas las especies en el Anexo A. ....	16
Figura 4. Escenarios de riqueza con las clasificaciones A y B, y el número de especies predichas por pixel.....	21
Figura 5. Coeficientes de correlación entre el número de especies predichas en cada pixel y el número de ocurrencias reales por pixel.....	22
Figura 6. Escenarios de riqueza A y B con promedio y desviación estándar del número de especies por subregión. ....	22
Figura 7. Mapa de Tabasco con división de Subregiones y Áreas Naturales Protegidas Estatales –ANPE. ....	23
Figura 8. Número de especies en las que cada una de las variables ambientales tuvo el mayor porcentaje de contribución en los modelos de distribución potencial.....	24
Figura 9. Número de especies para las que cada una de las variables ambientales contribuyó con cierto porcentaje al resultado de los modelos de distribución potencial. ....	24
Figura 10. Dendograma de clasificación por familias.....	25
Figura 11. Dendograma de clasificación con Índice de correlación de Spearman. ....	26
Figura 12. Modelo de clasificación de árbol (Tree). Grupo 1 y 2 .....	28



## **RESUMEN**

Conocer la distribución de las especies ha sido uno de los problemas de la ecología de comunidades y de la biogeografía. Gracias a los modelos de distribución potencial de nicho ecológico, ahora es posible conocer la distribución de las especies a diferentes escalas, ya que estos modelos relacionan datos de presencia (longitud-latitud) de una especie con el conjunto de variables ambientales que prevalezcan en los puntos de ocurrencia, proyectando otras áreas ecológicamente similares. Los modelos se han aplicado principalmente a organismos terrestres y, recientemente, a algunos acuáticos a escalas grandes, continentales, o pequeñas, locales, pero muy poco a escalas intermedias, regionales. Estimar la distribución potencial de la fauna íctica del estado de Tabasco, el cual presenta una homogeneidad topográfica, lleva a la pregunta de si los modelos de nicho tienen la sensibilidad suficiente para trabajar con especies acuáticas a escala regional, empleando los modelos GARP y MAXENT con variables macroclimáticas y topográficas. Pese a la aparente homogeneidad del área y a que algunas especies contaban con pocos datos de ocurrencia, los modelos de distribución de las especies resultaron diferenciados y acordes con su biología. Los análisis multivariados mostraron la formación de dos grupos. El grupo **1**, formado por especies con ciclos de vida más asociados al agua dulce, influenciados por variables como la temperatura promedio del trimestre más seco, precipitación estacional y pendiente del terreno. El grupo **2**, formado por especies principalmente diádromas, influenciadas por la precipitación promedio del mes más seco, precipitación estacional y elevación del terreno. Las áreas de mayor riqueza potencial en Tabasco estuvieron en las sub-regiones Centro y Pantanos, donde hay gran número de humedales; aun así, estas áreas no se encuentran mayormente incluidas dentro de las áreas naturales protegidas estatales. Estos resultados enriquecen el conocimiento de la ecología de los peces de Tabasco y se pueden constituir en herramienta para el desarrollo de estrategias de conservación, planeación y diseño de obras hidráulicas de protección civil que alteran las condiciones naturales de los ecosistemas y, por ende, a las especies acuáticas que los habitan.

Palabras clave: Fauna íctica de Tabasco, Modelos de nicho ecológico, GARP y MAXENT.



## INTRODUCCIÓN

Los factores geográficos como latitud, altitud, o en el caso de los cuerpos de agua la profundidad, generan diferentes condiciones ambientales (temperatura, luminosidad, precipitaciones, etc.) que influyen en las especies y en su capacidad de respuesta ante la variabilidad del entorno afectando su distribución (Begon *et al.*, 1996). En la distribución de la especie también intervienen condiciones como el aislamiento físico en que se encuentren los organismos (en el caso de las Islas), su capacidad de dispersión, la competencia con otras especies y la heterogeneidad de hábitat (Begon *et al.*, 1995; Soberón, 2007).

Por ello, cuando un organismo tiene la capacidad de sobrevivir y reproducirse en cierta área geográfica es gracias a que existen las condiciones ambientales óptimas para éste. A ese espacio físico que abarca dichas características se le denomina el nicho ecológico de la especie (nicho grinnelliano) el cual es definido fundamentalmente por condiciones ambientales a amplia escala (Peterson, 2003; Pearson and Dawson, 2003; Leibold and Geddes, 2005; Soberon, 2007).

Actualmente existen modelos matemáticos que permiten identificar el nicho ecológico de las especies y estiman su distribución potencial en un área geográfica (Lobo, 2000; Pearson and Dawson, 2003; Maestre, 2006; Pearson *et al.*, 2006). Estos modelos trabajan relacionando datos de presencia de la especie con las variables ambientales prevalentes en dichos puntos de ocurrencia e identifican y proyectan otras áreas ecológicamente similares (Guisan and Zimmermann, 2000).

Las condiciones ambientales y los recursos no se encuentran de manera homogénea en el espacio. Por lo que ciertos factores que resultan altamente heterogéneos a pequeña escala pueden aparecer como homogéneos a una escala mayor, condicionando la respuesta de los organismos (Jackson *et al.*, 2001; García, 2006). Por ello, al querer estudiar y estimar la diversidad y riqueza de especies de un área por medio de los modelos ecológicos de nicho, lo primero que debe definirse es la escala espacial de análisis ya que esta influye directamente en la elección de las variables bióticas y/o abióticas a usar en el estudio (Willis and Whittaker, 2002; Pearson and Dawson, 2003; McNyset, 2005).

Los sistemas a escala local (pequeña) están conformados por microhábitats que introducen una mayor variación de aspectos físicos como la temperatura, humedad, heterogeneidad, etc., haciéndolos más inestables y cambiantes en un lapso espacial pequeño, por lo cual se considera que los organismos a esta escala están más limitados por factores bióticos como la competencia y la depredación (Oberdorff *et al.*, 1995; Jackson *et al.*, 2001). A mayor escala tipo regional o global se incluyen mayores contrastes entre los hábitats abarcando mayor variabilidad ambiental (Jackson *et al.*, 2001), lo cual hace que la distribución de las especies responda, por ejemplo, a factores como el tamaño del río,





superficie de la cuenca de drenaje y a características topográficas y condiciones macro-climáticas presentes en el área (Oberdorff *et al.*, 1995) (Tabla 1).

Tabla 1. Escala espacial y variables ambientales que influyen en la biodiversidad (Willis and Whittaker, 2002).

<b>Marco jerárquico para los procesos que influyen en la Biodiversidad</b>			
<b>Escala espacial</b>	<b>Escala de riqueza de especies</b>	<b>Variables ambientales predominantemente responsables</b>	<b>Escala temporal en la que ocurren los procesos</b>
<b>Escala local</b>	Riqueza de especies dentro de las comunidades, dentro de los parches de hábitat	Escala fina de interacciones bióticas y abióticas, Ej. Estructura de hábitat, perturbación por fuego, tormentas	Procesos que ocurren en escalas de tiempo de 1 – 100 años
<b>Escala de paisaje</b>	Riqueza de especies entre comunidades; volumen de especies dentro de un paisaje	Suelos, altitud, efecto de península	Procesos que ocurren en escalas de tiempo de 1 – 1000 años
<b>Escala regional</b>	Riqueza de especies de grandes áreas geográficas dentro de continentes	Balance de radiación y disponibilidad de agua, área, latitud	Procesos que tuvieron lugar en los últimos 10.000 años desde finales de la última glaciación
<b>Escala continental</b>	Diferencias en los linajes de especies y riqueza a través de los continentes	Eventos de acidificación, ciclos glacial/interglacial del Cuaternario, formación de montañas, levantamiento de los Andes en el Terciario	Procesos que tuvieron lugar en los últimos 1-10 millones de años
<b>Escala global</b>	Diferencias reflejadas en las regiones biogeográficas, distribución de familias de mamíferos entre continentes	Movimientos de placas continentales, cambio del nivel del mar	Procesos que tuvieron lugar en los últimos 10-100 millones de años

Investigadores como McNyset (2005); Domínguez-Domínguez, *et al.* (2006); Zambrano *et al.* (2006); Chen *et al.* (2007) y Contreras *et al.* (2009) entre otros, han empleado los modelos ecológicos de nicho para conocer la distribución potencial de especies acuáticas tanto a escala local como a escala de país y continental obteniendo resultados satisfactorios en cuanto a la capacidad predictiva de los modelos.

En el caso de los peces, la temperatura del agua y el régimen de flujo hídrico influyen de manera importante en los patrones de distribución de las especies en ecosistemas lóticos (Matthews, 1998). Las temperaturas extremas, la disminución de oxígeno, la sequía anormal, la extrema acidez o alcalinidad y los fuertes gradientes de salinidad, constituyen los principales factores fisicoquímicos que afectan la permanencia de una especie de pez dentro de una región (Matthews, 1998).



En el caso de la salinidad, ésta afecta de manera diferente a las especies de peces ya que algunas son estrictamente dulceacuícolas, mientras que otras toleran varios grados de salinidad (Gunter, 1942). Se estima que menos del 1% de las especies de peces del mundo son diádromas (migran entre agua dulce y marina) y se dividen en dos grupos: especies anádromas (migran de agua marina a dulce) que predominan en regiones frías a muy frías aunque también ocurren en los trópicos, y especies catádromas (migran de agua dulce a marina) que están por lo general en los trópicos y en ocasiones en regiones templadas (McDowall, 1988). El estado de Tabasco al limitar con el océano Atlántico cuenta con la presencia de varias especies de peces diádromas (Miller, 2004).

Una de las escalas para estimar la salinidad en el agua más ampliamente utilizada es la de Venice (1959) que depende del grado de mezcla entre agua dulce y marina (Tabla 2).

Tabla 2. Sistema de Venecia para la clasificación de aguas marinas de acuerdo con la salinidad (modificado de Venice, 1959; los valores de salinidad son aproximados).

Zona	Salinidad ‰ (g/l)
Hiperhalino	> 40
Euhalino	40 - 30
Mixohalino	(40) - 30 - 5.0
Mixoeuhalino	> 30 pero < adyacente al mar euhalino
Mixo - polihalino	30 - 18
Mixo - mesohalino	18 - 5
Mixo - oligohalino	5 - 0.5
Limnético (agua dulce)	< 0.5

Tabasco es un estado relativamente uniforme topográficamente hablando, pero cuenta con una importante red hidrológica. En él se unen las cuencas bajas de dos importantes ríos, el Grijalva y el Usumacinta, los cuales forman un gran sistema de escurrimiento, llanuras deltáicas, sistemas lagunares, esteros y marismas (Barba-Macías *et al.*, 2006), que hacen de éste un interesante sistema objeto de estudio debido a su heterogeneidad ambiental.

La naturaleza del terreno hace que en época de lluvias se presenten inundaciones que ponen en riesgo los asentamientos humanos. En respuesta a este fenómeno se han venido construyendo desde el siglo XVII obras ingenieriles que buscan la protección de infraestructuras y de las poblaciones humanas, pero que modifican la dinámica natural del agua alterando la intensidad, duración y amplitud de los ciclos de inundación natural, provocando fragmentación de hábitats, pérdida de conectividad y, por consiguiente, alterando la distribución natural de las especies (Sánchez y Barba, 2005).

Con el presente trabajo se quiere estimar la distribución potencial de las especies de peces de aguas continentales del Estado de Tabasco a una escala regional (intermedia) por medio de modelos de nicho, usando variables macro-climáticas y topográficas que nos permitan predecir el nicho ecológico potencial



de la fauna íctica y conocer las áreas de mayor riqueza de especies y de esta manera contribuir al conocimiento de las comunidades de peces que habitan este estado.

Los resultados obtenidos sobre la distribución potencial de las especies de peces y las zonas de riqueza, pueden ser de gran utilidad en el desarrollo de estrategias de conservación en la región, aportando información relevante para que la planeación y diseño de las obras de ingeniería hidráulica se hagan no solo desde un punto de vista antropogénico, sino también incluyendo la biología de especies acuáticas que son de gran importancia para la economía y sustentabilidad de la región.

## **ÁREA DE ESTUDIO**

Tabasco está ubicado al sureste de México y es considerado una llanura costera de levantamiento que se extiende desde los ríos Tonalá y San Pedro y San Pablo, dentro de la cuenca de los ríos Papaloapan-Grijalva-Usumacinta y los sistemas lagunares de El Carmen-Pajonal-Machona y Mecocacán. Tiene un área de 24,661 km<sup>2</sup> (1.3% del área total del país), 191 km de litoral y contiene al 53% del total de humedales del país (INEGI, 1986; Sánchez y Barba, 2005).

El clima de Tabasco se considera como cálido-húmedo con una temperatura promedio anual de 27°C, que alcanza como máximo los 36°C en el mes de mayo y un mínimo de 18°C en enero. Las temperaturas más altas se distribuyen a lo largo de la costa y las más bajas en las estribaciones de las sierras Madrigal y Tapijulapa. La precipitación media estatal es de 2,550 mm anuales, siendo el municipio de Teapa uno de los más lluviosos del país con registros de hasta 4,000 mm. Se presentan lluvias durante todo el año, siendo más abundantes en los meses de mayo a octubre. Se identifica una estación de nortes de noviembre a enero y una estación de secas de febrero a abril (INEGI, 1986; GET, 2010).

A partir de características morfológicas, hidrográficas y socioeconómicas Tabasco se divide en las subregiones Centro, Chontalpa, Sierra, Pantanos y Ríos.

La subregión Centro cubre una superficie del 7% del estado y tiene una precipitación media de 1,882 mm anuales. La subregión Sierra abarca el 16% y cuenta con elevaciones menores a los 1,000 msnm y una precipitación media anual de 3,711 mm. La subregión Ríos que ocupa el 42% del estado es casi totalmente plana, con una elevación menor a los 40 msnm, abarca la red hídrica que forma parte del sistema Grijalva-Usumacinta y la precipitación media anual es de 2,343 mm, allí predominan sabanas y pastizales. La subregión Pantanos (38%) y una precipitación pluvial anual de 1,225 mm, contiene la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla que tiene una extensión de 302,706 ha. Por último, la subregión Chontalpa ubicada en la parte occidental del estado y que ocupa el 34% del territorio, tiene



...Uso de modelos de nicho ecológico en la distribución potencial de la ictiofauna de Tabasco.

una precipitación media anual de 1,225 mm (Velásquez-Villegas, 1994 En: Sánchez y Barba, 2005) (Fig. 1).



Figura 1. Estado de Tabasco con sus Sub-regiones.

## **PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN**

¿Cuáles son las variables ambientales que definen la distribución potencial de las especies de peces en Tabasco?

## **OBJETIVO GENERAL**

Analizar la distribución potencial de la fauna íctica de aguas continentales del Estado de Tabasco , a partir del aporte de las variables climáticas y topográficas, en los modelos de distribución de las especies - GARP y MAXENT-.

## **Objetivos específicos**

Recopilar y analizar bases de datos de información geo-referenciada de colectas de peces realizadas en el estado de Tabasco.

Utilizar modelos de distribución potencial, para hacer el análisis espacial de las comunidades de peces en toda la región de Tabasco.

Analizar la relación entre la biología de las especies y las variables ambientales que influyeron en cada uno de los modelos de distribución potencial.

Identificar áreas de riqueza de especies de peces en Tabasco a partir de los resultados de los mapas de distribución potencial.

Identificar la capacidad (alcances y limitaciones) de los modelos empleados respecto a escala de trabajo y las variables ambientales elegidas.



## **MÉTODO**

Para realizar los modelos de distribución potencial de especies, el área de estudio definida es dividida en unidades espaciales de análisis que cuenten con un inventario faunístico confiable y con datos ambientales.

Los modelos relacionan variables dependientes como el número de especies (presencias), con variables independientes como son las variables ambientales. Los modelos generan una salida tipo mapa en un espacio geográfico a manera de áreas relacionadas con la presencia – ausencia de las especies, es decir con la distribución geográfica potencial (Chen and Peterson, 2000). Para obtener mejores resultados en este tipo de análisis se sugiere emplear variables relacionadas con la energía del sistema como: evapotranspiración, pluviosidad, temperatura y variables de heterogeneidad ambiental (Lobo, 2000).

### **Bases de datos de ictiofauna**

La recopilación de datos geo-referenciados (latitud-longitud) de ocurrencias de peces se hizo a través de colecciones y las bases de datos de la Unidad de Informática para la Biodiversidad –UNIBIO, la Colección Nacional de Peces –CNPE y la Colección Nacional de Peces Dulceacuícolas de México de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, todas éstas disponibles desde el sitio web Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2009). También se obtuvo información de colecciones regionales proporcionadas por El Colegio de la Frontera Sur - Colección de Peces de Chiapas (ECOSC) y la base de datos de ECOSUR Unidad Villahermosa –DAMRA (Barba y Michon, en prep.).

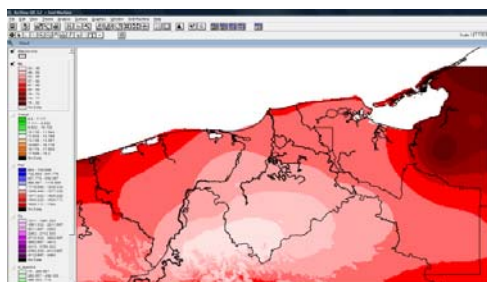
Se depuraron las bases de datos escogiendo solo especies de aguas continentales que tuvieran al menos cuatro puntos de ocurrencia en el área de estudio, esto para garantizar que los modelos pudieran hacer interpolaciones. Solo se tuvieron en cuenta datos de presencia y no de abundancia y no se incluyeron especies exóticas o invasoras.

### **VARIABLES AMBIENTALES Y TOPOGRÁFICAS**

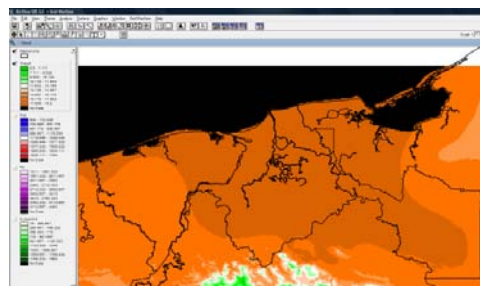
Las variables ambientales se obtuvieron con el método BIOLCLIM (Télez *et al.*, 2011) (datos proporcionados por el Dr. Oswaldo Tellez, FES Iztacala -UNAM) que presenta variables bioclimáticas derivadas de valores de temperatura y precipitación mensual, y que representan tendencias anuales, estacionales y de variabilidad de temperatura y precipitación, elevación y pendiente provenientes de un conjunto de datos registrados durante varias décadas. La resolución de estas capas ambientales (rasters) es de 1 Km<sup>2</sup> (Figura 2 y tabla 3).



a) **Ep**: Estacionalidad de la precipitación



b) **Tmppf**: Temperatura media del trimestre más frío



c) **H\_topoind**: Índice topográfico



d) **PcII**: Precipitación del trimestre más lluvioso

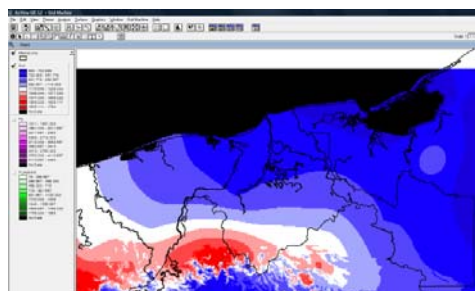


Figura 2. Representación gráfica de algunas de las variables ambientales de BIOCLIM.

Tabla 3. Listado de variables ambientales usadas para los modelos con sus abreviaturas.

VARIABLES BIOCLIM	DESCRIPCIÓN
Oscilación diaria de la temperatura (odt)	La media semanal de todos los rangos de temperatura diaria. Cada rango es la diferencia entre la temperatura máxima y mínima de semana
Oscilación anual de la temperatura (oat)	Rango anual de la temperatura
Isoterma (iso)	El rango diurno medio, dividido por el rango anual de la temperatura
Estacional de la temperatura (et)	Desviación estándar de la temperatura media semanal, expresado como porcentaje de la media de las temperaturas (la media anual).
Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (tmppc)	La temperatura más alta de cualquier temperatura máxima semanal
Temperatura mínima promedio del periodo más frío (tmppf)	La temperatura más baja de cualquier temperatura mínima semanal
Temperatura promedio anual (tpa)	Media de todas las temperaturas promedio semanal.
Temperatura promedio del trimestre más lluvioso (tpcII)	El trimestre más lluvioso del año, se determina (aproximación semanal), y se calcula la temperatura media de este período.
Temperatura promedio del trimestre más seco (tpcs)	El trimestre más seco del año, se determina (aproximación de la semana), y se calcula la temperatura media de este período.
Temperatura promedio del trimestre más cálido (tpcc)	Se determina el trimestre más cálido (aproximación semanal), y se calcula la temperatura media de este período.
Temperatura promedio del trimestre más frío (tpcf)	Se determina el trimestre más frío del año (aproximación semanal), y se calcula la temperatura media de este período.



VARIABLES BIOCLIM	DESCRIPCIÓN
Precipitación Anual (pa)	La suma de todas las estimaciones de precipitación anual
Precipitación promedio del mes más lluvioso (ppll)	La precipitación de los meses o semana más húmedos, dependiendo del paso del tiempo
Precipitación promedio del mes más seco (pps)	La precipitación de la semana o el mes más seco, dependiendo del momento del tiempo
Estacionalidad de la precipitación (ep)	Desviación estándar de la precipitación semanal estimada, expresado como porcentaje de la media de las estimaciones (media anual).
Precipitación del trimestre más lluvioso (pcli)	Se determina el trimestre más húmedo (aproximación semanal), y se calcula la precipitación total de este período.
Precipitación del trimestre más seco (pcs)	Se determina el trimestre más seco del año, (aproximación semana), se calcula la precipitación total durante este período.
Precipitación del trimestre más cálido (pcc)	Se determina el trimestre más cálido del año (aproximación semana), y se calcula la precipitación total durante este período.
Precipitación del trimestre más frío (pcf)	Se determina el trimestre más frío del año (aproximación semanal), y se calcula la precipitación total durante este período.
Modelo de Elevación Digital (h_dem)	Elevación del terreno
Pendiente (h_slope)	Pendiente del terreno
Índice topográfico (h_topoind)	Muestra lo cóncavo o convexo del terreno

### Modelos de distribución potencial

Para modelar la distribución potencial de las especies de peces de aguas con tinentales del estado de Tabasco se usó el programa Desktop GARP (Algoritmo Genético para la producción de Conjuntos de Reglas, Stockwell and Peters, 1999), el cual ya ha sido empleado por otros autores con especies acuáticas (McNyset, 2005; Zambrano *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2007).

En el presente trabajo se tenían especies con un mínimo de cuatro datos de ocurrencia y otras hasta con 85 datos. Dado que solo se contaba con 48 especies de peces para llevar a cabo el análisis, se decidió generar los modelos con el total de puntos que se tenía para cada especie y no se usaron datos de entrenamiento garantizando de esta manera la misma metodología para todas las especies. Los datos de entrenamiento son un porcentaje de los datos de cada especie elegidos de manera aleatoria y que el modelo usa para comparar contra el resto de los datos y así evaluar su capacidad de predicción (Stockwell and Peters, 1999; Liras, 2010).

Con el programa Desktop GARP, se generó para cada especie un total de 100 modelos independientes con 1,000 iteraciones y se usó el 100% de los datos de ocurrencia. También se generaron los modelos usando el programa MAXENT (Maximum Entropy Modeling; Phillips *et al.*, 2006) que estima distribuciones que deben estar de acuerdo con lo que se conoce de la información de las condiciones ambientales de las localidades de ocurrencia y trata de encontrar la distribución de probabilidad de máxima entropía (cercana a la uniforme) (Martínez, 2010). Este programa ofrece una completa serie



de resultados donde puede verse el porcentaje de contribución de las variables ambientales en cada uno de los modelos y muestra algunos análisis estadísticos como curvas ROCK y jackknife.

### **Capacidad predictiva de los modelos**

Ya que no se usaron datos de validación, se sometieron los modelos GARP y MAXENT a pruebas para conocer su capacidad predictiva antes de correr los modelos. En el caso de las especies con pocos datos, se eligieron cinco que tuvieran entre 4 y 13 localidades de ocurrencia y se siguió la metodología planteada por Pearson *et al.* (2007), desarrollada para la predicción de la distribución potencial de especies con escaso número de ocurrencias que utilizando un método de *jackknife*.

Con el procedimiento de *jackknife* (dejar-uno-afuera), cada una de las localidades se remueve una vez del grupo de datos y se construye el modelo usando las localidades restantes  $n - 1$ . Por lo tanto, para una especie con  $n$  número de observaciones, se construyeron  $n$  número de modelos por separado para la prueba. Si la capacidad del modelo es buena, éste debe incluir dentro del área de predicción la localidad que fue eliminada. Una vez que se conoce el número de éxitos que obtuvo el modelo respecto a las localidades que logró predecir, se calculó el valor  $P$ , para conocer el grado de significancia de la prueba con un método binomial (programa ejecutable desarrollado por Development Department at CIMAT: [www.cimat.mx/Software](http://www.cimat.mx/Software)) (Pearson *et al.*, 2007).

Para evaluar la capacidad predictiva de los modelos de las especies con mayor número de datos de ocurrencia entre 11 y 85, se generaron de nuevo los modelos GARP usando el 50% de las localidades como datos de entrenamiento y el otro 50% para validar el modelo y en MAXENT se aplicó la opción de usar el 50% de los entrenamientos. Para conocer la significancia de esta prueba se tomaron los  $P$ -valor que traen por defecto los dos programas. Con GARP se evaluó el  $P$ -valor de la Mediana de los modelos y con MAXENT se tomó el valor  $P$  considerando el 10% de error de omisión de los datos que se usan para entrenamiento (10%TP) y el  $P$ -valor del Mínimo de presencias de entrenamiento (MTP).

### **Distribución potencial de las especies**

Se sumó para cada especie el mapa resultado de GARP con el mapa resultado de MAXENT, utilizando el programa ArcView 3.2. Al área producto de esta suma de mapas se le consideró como la representación total de la distribución potencial de cada especie en Tabasco. Cada mapa cuenta con tres categorías numéricas: 0 = área sin presencia de la especie; 1 = área predicha por GARP; 2 = área predicha por MAXENT (Fig. 3).





Uso de modelos de nicho ecológico en la distribución potencial de la ictiofauna de Tabasco.

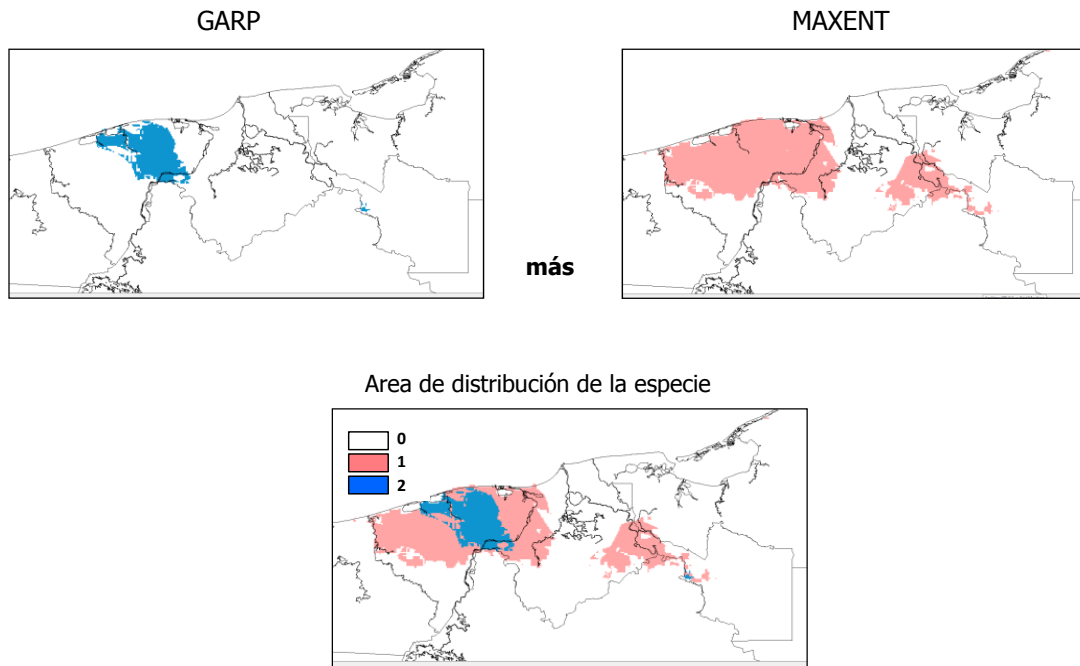


Figura 3. Ejemplo de la suma de los mapas resultado de los modelos GARP y MAXENT con la distribución potencial de la especie *Centropomus undecimalis* (Cund).

### Áreas de riqueza de especies

Ya que los modelos dividen el área de estudio en unidades de análisis o píxeles, la salida gráfica del modelo muestra el conjunto de píxeles con la distribución potencial predicha de cada especie. GARP y MAXENT presentaron diferencias en el tamaño del área de predicción para una misma especie. Por ello se hizo una clasificación de las categorías numéricas de cada mapa y se obtuvieron dos diferentes escenarios de riqueza de especies de peces en Tabasco.

El escenario A representa como áreas de presencia de la especie, solo los sitios donde tanto el mapa de MAXENT como el de GARP coinciden en su predicción. El escenario B representa el área donde uno u otro mapa (MAXENT o GARP) predicen la presencia de la especie (Tabla 4). Una vez clasificados los mapas de distribución se sumaron entre sí los 48 pertenecientes al Escenario A y luego los 48 del Escenario B, obteniendo dos mapas A y B con la riqueza potencial de especies predicha por píxel.



Tabla 4. Clasificación de las categorías numéricas de los mapas para obtener dos escenarios de riqueza potencial de especies.

Clasificación <b>A</b>	Clasificación <b>B</b>
0, ausencia de la especie	0, ausencia de la especie
1, sí solo un mapa predice se toma como cero	1 y 2, donde uno u otro mapa predice la especie
2, sí los dos mapas predicen se toma como presencia	
0 y 1 = 0 ausencia	0 = 0 ausencia
2 = 1 presencia	1 y 2 = 1 presencia

Con la finalidad de saber si la distribución de pixeles con mayor riqueza de especies predicha estuvo sesgada por la distribución de los puntos de ocurrencia empleados para correr los modelos, se hizo una prueba de coeficiente de correlación entre el número de ocurrencias reales que hay por pixel y el número de especies predichas en el mismo.

### Influencia de las variables ambientales en la distribución potencial de las especies

Usando los resultados que ofrece MAXENT, en los cuales puede verse el porcentaje de contribución de las variables ambientales dentro del modelo de distribución potencial de cada especie, se hicieron pruebas de clasificación multivariadas tipo dendograma (*CLUSTER*) y tipo árbol (*Tree*) con la finalidad de entender si existe algún patrón de respuesta por familias o especies de peces y el tipo de agua que habitan (respecto a la salinidad) y las variables ambientales que influyeron los modelos (Tabla 5). Debido a que algunas variables tuvieron una contribución muy baja en los 48 modelos, se decidió hacer las pruebas de clasificación con las variables ambientales más representativas por su porcentaje de contribución; éstas fueron 16: estacionalidad de la precipitación –ep, temperatura estacional –et, modelo de elevación digital -h\_dem, pendiente -h\_slope, oscilación anual térmica –oat, oscilación diaria térmica –odt, temperatura mínima promedio del periodo más frío –tmppf, temperatura promedio anual –tpa, temperatura promedio del trimestre más cálido –tpcc, temperatura promedio del trimestre más frío –tpcf y temperatura promedio del trimestre más seco –tpcs, precipitación del trimestre más cálido –pcc, precipitación del trimestre más frío –pcf, precipitación del trimestre más seco –pcs, precipitación promedio del mes más lluvioso –ppll, precipitación promedio del mes más seco –pps.

Tabla 5. Categorías de clasificación de las especies por tipo de agua que habitan.

Categoría de la especie	Tipo de Agua
<b>D</b>	Estrictamente dulceacuícola
<b>D/S</b>	Agua dulce y salobre
<b>D/S/M</b>	Desde agua dulce, salobre hasta marina
<b>S/M</b>	Agua salobre y marina



## RESULTADOS

Las bases de datos de peces consultadas para Tabasco mostraron un total de 267 especies de peces de aguas continentales y marinas. Se depuró la información cumpliendo los criterios mencionados en la metodología, seleccionando para este trabajo un total de 48 especies pertenecientes a 17 familias. De ellas, 24 habitan solo en ambientes dulceacuícolas; 12 viven entre agua dulce y salobre; 7 habitan desde agua dulce, pasando por salobre, hasta marina, y 5 especies que habitan agua salobre y marina. Los tipos de migración de algunas de las especies van desde potamódromos, diádromos, catádromos y anádromos. De las 48 especies, *Rhamdia guatemalensis* se encuentra bajo la categoría de protección especial y *Priapella compressa* bajo la categoría de amenaza (Tabla 6).

Tabla 6. Listado de las 48 especies de peces elegidas. Categoría de amenaza: Protección especial (Pr); Amenazada (A). Tipo de agua que habitan respecto a la salinidad así: dulce (D), marina (M) y salobre (S).

FAMILIA	ESPECIES	SIGLAS	Categoría Amenaza	Tipo de agua que habita			Tipo de Migración
Aplocheilidae	<i>Rivulus tenuis</i>	Rten		D			
Ariidae	<i>Ariopsis felis</i>	Afel			M	S	
Ariidae	<i>Cathorops aguadulce</i>	Cagu		D		S	
Atherinopsidae	<i>Atherinella alvarezi</i>	Aalv		D		S	
Atherinopsidae	<i>Atherinella schultzi</i>	Asch		D			
Batrachoididae	<i>Batrachoides goldmani</i>	Bgol		D			
Belonidae	<i>Strongylura hubbsi</i>	Shub		D		S	
Centropomidae	<i>Centropomus parallelus</i>	Cpar		D	M	S	Diádromo
Centropomidae	<i>Centropomus undecimalis</i>	Cund		D	M	S	
Characidae	<i>Astyanax aeneus</i>	Aaen		D		S	
Characidae	<i>Astyanax fasciatus</i>	Afas		D			Potamódromo
Characidae	<i>Astyanax mexicanus</i>	Amex		D			Potamódromo
Characidae	<i>Brycon guatemalensis</i>	Bgua		D			
Characidae	<i>Caranx hippos</i>	Chip			M	S	
Cichlidae	<i>Amphilophus robertsoni</i>	Arob		D			
Cichlidae	<i>Thorichthys ellioti</i>	Tell		D			
Cichlidae	<i>Vieja fenestrata</i>	Vfen		D			Potamódromo
Cichlidae	<i>Parachromis friedrichstahlii</i>	Pfri		D		S	
Cichlidae	<i>Cichlasoma salvini</i>	Csal		D			
Cichlidae	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	Curo		D		S	
Cichlidae	<i>Petenia splendida</i>	Pspl		D			
Cichlidae	<i>Rocio octofasciata</i>	Roct		D			
Cichlidae	<i>Thorichthys callolepis</i>	Tcal		D			
Cichlidae	<i>Thorichthys helleri</i>	Thel		D			
Cichlidae	<i>Thorichthys meeki</i>	Tmee		D			
Cichlidae	<i>Vieja synspila</i>	Vsyn		D		S	
Clupeidae	<i>Dorosoma petenense</i>	Dpet		D	M	S	Anádromo
Eleotridae	<i>Dormitator maculatus</i>	Dmac		D	M	S	Diádromo
Eleotridae	<i>Eleotris pisonis</i>	Epis		D	M	S	Diádromo
Eleotridae	<i>Gobiomorus dormitor</i>	Gdor		D	M	S	Diádromo
Engraulidae	<i>Anchoa mitchilli</i>	Amit			M	S	Diádromo
Gerreidae	<i>Diapterus auratus</i>	Daur			M	S	
Lepisosteidae	<i>Atractosteus tropicus</i>	Atro		D			
Mugilidae	<i>Mugil curema</i>	Mcur		D	M	S	Catádromo



FAMILIA	ESPECIES	SIGLAS	Categoría Amenaza	Tipo de agua que habita	Tipo de Migración
Pimelodidae	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	Rgua	Pr	D	
Poeciliidae	<i>Belonesox belizanus</i>	Bbel		D	S
Poeciliidae	<i>Carlihubbsia kidderi</i>	Ckid		D	
Poeciliidae	<i>Gambusia echeagarayi</i>	Gech		D	
Poeciliidae	<i>Gambusia sexradiata</i>	Gsex		D	S
Poeciliidae	<i>Gambusia yucatanana</i>	Gyuc		D	
Poeciliidae	<i>Heterandria bimaculata</i>	Hbim		D	
Poeciliidae	<i>Poecilia mexicana</i>	Pmex		D	S
Poeciliidae	<i>Poecilia petenensis</i>	Ppet		D	
Poeciliidae	<i>Priapella compressa</i>	Pcom	A	D	
Poeciliidae	<i>Xiphophorus helleri</i>	Xhel		D	S
Poeciliidae	<i>Xiphophorus maculatus</i>	Xmac		D	
Sciaenidae	<i>Bairdiella ronchus</i>	Bron		M	S
Synbranchidae	<i>Ophisternon aenigmaticum</i>	Oaen		D	S

### Capacidad predictiva de los modelos

El método de *jackknife* (Pearson *et al.*, 2007), realizado para comprobar la capacidad de predicción de los modelos para especies con pocos datos, mostró que tanto MAXENT como GARP cumplieron en la mayoría de los casos con un nivel de predicción significativamente confiable.

MAXENT predijo entre el 50 y el 92% de las localidades de cada especie, mientras que GARP predijo entre el 42 y el 75% de las localidades. Las pruebas estadísticas sugieren que esta predicción es significativamente diferente del azar, lo que indica que la probabilidad de que el modelo o no pueda predecir las localidades que fueron eliminadas en el ejercicio es muy baja. En general, la capacidad predictiva de los modelos fue buena, con excepción de la especie *A. tropicus*, que obtuvo valores de *P* no significativos con MAXENT, aun cuando con GARP sí fueron significativos (Tabla 7).

Tabla 7. Porcentaje de éxito y significancia de la prueba *jackknife* aplicada para observar la capacidad predictiva de los modelos GARP y MAXENT para especies con pocos datos de ocurrencia (\* = no significativo).

Especie	No. Datos	MAXENT		GARP	
		% Éxito	Valor <i>P</i>	% Éxito	Valor <i>P</i>
<i>A. schultzi</i>	12	92	0.021	42	0.067
<i>A. tropicus</i>	10	60	*0.206	50	0.008
<i>E. pisonis</i>	8	50	0.001	50	0.000
<i>D. maculatus</i>	13	77	0.000	69	0.000
<i>P. compressa</i>	4	76	0.009	75	0.000

Los resultados de la prueba hecha para evaluar el poder de predicción de los modelos de especies con mayor número de datos, mostró que con GARP solo dos especies (*A. fasciatus* y *A. schultzi*) tuvieron un poder de predicción no significativo. En el caso de MAXENT, 7 de las 23 especies usadas para este



ejercicio tuvieron valores de predicción no significativos. Con esto se puede decir que para esta prueba GARP tuvo una mayor capacidad de predicción de la distribución potencial de las especies (Tabla 8).

Tabla 8. Grado de significancia de la capacidad predictiva de los modelos GARP y MAXENT para especies con mayor número de datos de ocurrencia (\* no significativo). Mínimo de presencias de entrenamiento (MTP), Porcentaje de entrenamiento (TP).

Especie	No. Datos	MAXENT		GARP
		P-valor MTP	P-valor 10%TP	P-valor Mediana
<i>A. aeneus</i>	85	0.000	0.000	0.000
<i>A. fasciatus</i>	11	*0.137	*0.137	*0.057
<i>A. alvarezi</i>	35	0.000	0.000	0.000
<i>A. schultzi</i>	13	*0.053	*0.053	*0.112
<i>B. goldmani</i>	12	0.022	0.022	0.028
<i>B. belizanus</i>	35	0.000	0.000	0.000
<i>C. salvini</i>	28	0.000	0.000	0.000
<i>C. urophthalmus</i>	29	0.005	0.000	0.000
<i>D. petenense</i>	15	0.018	0.018	0.000
<i>G. sexradiata</i>	22	*0.127	*0.108	0.000
<i>G. yucatanana</i>	27	0.032	0.020	0.000
<i>G. dormitor</i>	13	*0.169	*0.169	0.000
<i>P. friedrichsthalii</i>	23	0.047	0.032	0.000
<i>P. splendida</i>	23	0.000	0.000	0.000
<i>P. mexicana</i>	37	0.005	0.004	0.003
<i>P. petenensis</i>	19	*0.062	*0.062	0.000
<i>R. octofasciata</i>	12	*0.193	*0.193	0.001
<i>T. callolepis</i>	16	0.000	0.000	0.000
<i>T. helleri</i>	35	0.000	0.001	0.000
<i>T. meeki</i>	27	0.000	0.000	0.000
<i>V. fenestrata</i>	14	0.034	0.034	0.000
<i>V. synpila</i>	13	*0.467	*0.467	0.048
<i>X. maculatus</i>	11	0.008	0.008	0.000

### Modelos de distribución potencial de peces

Los modelos se desarrollaron sobre toda la superficie del área de estudio y no sólo sobre los cuerpos de agua, por lo cual los mapas muestran la distribución potencial de las especies a grandes rasgos.

Las salidas gráficas de GARP y MAXENT fueron un tanto diferentes en cuanto al tamaño de área que representan, ya que la mayoría de los mapas de GARP muestran un área de distribución más pequeña o restringida que los de MAXENT, excepto para tres especies (*P. splendida*, *R. octofasciata* y *T. callolepis*) cuyos resultados se comportaron de forma opuesta.

Aun así, los mapas son similares respecto a la ubicación del área donde se predice la distribución de la especie, por lo que no se presentó el caso de que los dos mapas para una misma especie mostraran distribuciones en áreas completamente opuestas, por lo cual se podría suponer que tanto GARP como MAXENT emplearon para cada especie el mismo grupo de variables ambientales.



Finalmente se consideró como distribución potencial definitiva de cada especie, el área resultado de la suma de los dos mapas (GARP + MAXENT). De esta suma se obtiene un tercer mapa con tres categorías numéricas: 0 = área sin presencia de la especie; 1 y 2= área predicha por GARP y MAXENT, respectivamente (mapas resultado con la distribución de todas las especies en el Anexo A).

Los modelos potenciales de nicho obtenidos resultan satisfactorios, ya que pese a la homogeneidad del área de estudio -la cual no presenta importantes cambios de altitud y está ubicada dentro de una misma latitud- sí fueron lo suficientemente sensibles para relacionar la variabilidad ambiental con los puntos de ocurrencia de las especies y generar mapas de distribución potencial acordes con la biología y ecología de las especies y su predicción en las localidades de distribución conocidas.

### Mapas de riqueza de especies

El mapa resultado de la clasificación **A** muestra una distribución de los pixeles con mayor número de especies hacia el centro del estado. El máximo de especies predichas por pixel fue de 34. Pese a esto, el escenario **A** generó muchos pixeles con poca riqueza (Fig. 4).

El mapa producto de la clasificación **B** contiene más pixeles con mayor riqueza, ocupando un área más amplia del Estado. El máximo de especies por pixel fue de 41 y solo un pixel tuvo cero presencias de especies (Fig. 4).

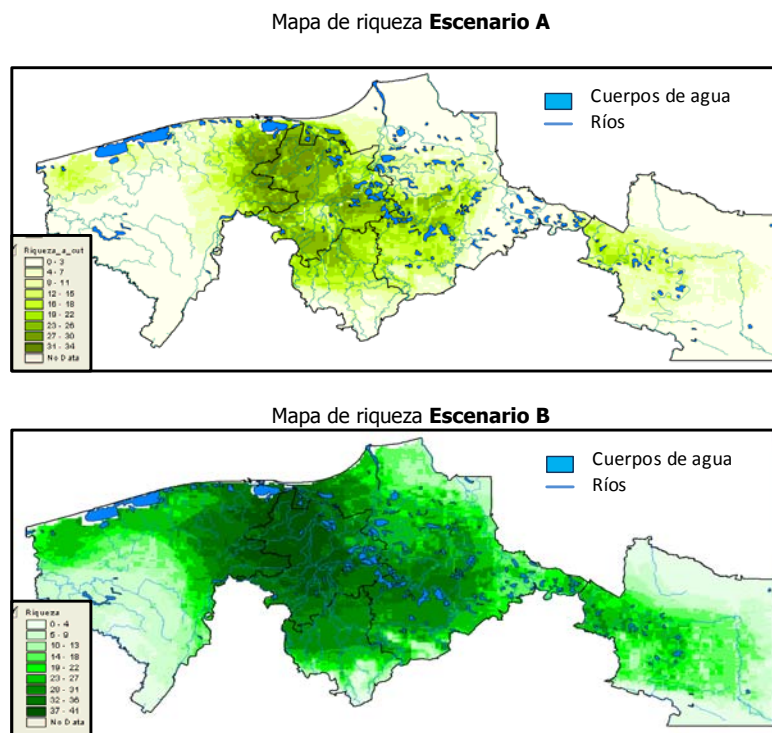


Figura 4. Escenarios de riqueza con las clasificaciones A y B, y el número de especies predichas por pixel.



No hubo una correlación significativa en los mapas entre la distribución de los píxeles con mayor riqueza y la distribución de los puntos de ocurrencia de las especies. Para aclarar este punto, se realizó la prueba de correlación (Fig. 5), que mostró que las zonas de mayor riqueza responden a la distribución potencial de las especies y no a la ubicación de los datos de presencia.

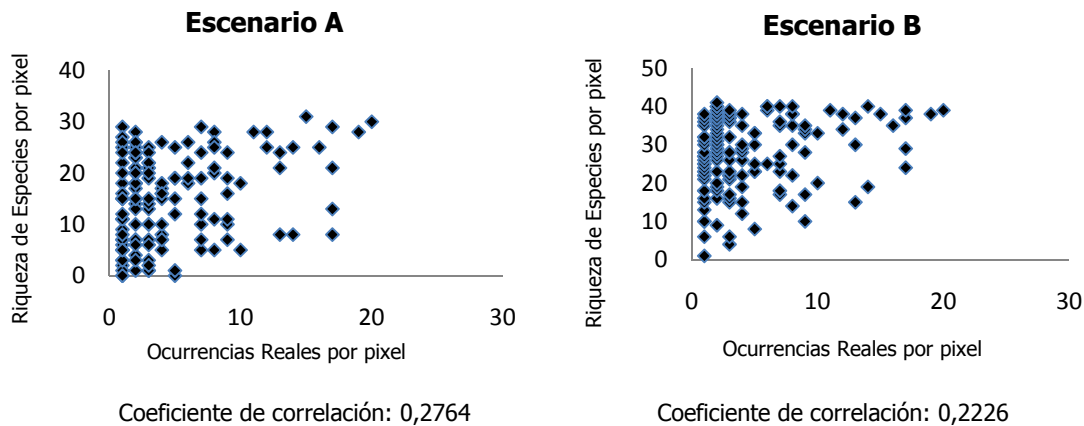


Figura 5. Coeficientes de correlación entre el número de especies predichas en cada píxel y el número de ocurrencias reales por píxel.

### Riqueza de especies por subregión

En el escenario de riqueza **A**, las subregiones Centro y Sierra presentaron el mayor número de especies, con promedios de 23 y 13 respectivamente, seguidos de la subregión Pantanos con 9, Chontalpa con 7 y la subregión Ríos, con sólo 4 especies.

En el escenario de Riqueza **B**, la subregión Centro posee la mayor riqueza de especies, 35, seguida por las subregiones Pantanos y Sierra, con 24 y 23 respectivamente; la subregión Chontalpa cuenta con una riqueza de 19 especies, y finalmente, Ríos con 12 (Fig. 6).

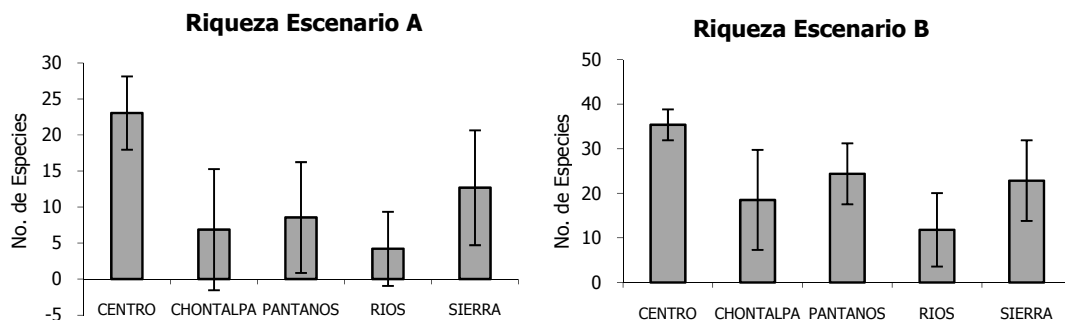


Figura 6. Escenarios de riqueza A y B con promedio y desviación estándar del número de especies por subregión.



Cabe resaltar que en los resultados de los dos escenarios de riqueza A y B, la ubicación de los píxeles con mayor riqueza potencial de especies no se distribuyen principalmente dentro de los polígonos establecidos como Áreas Naturales Protegidas ANP de Tabasco, como lo muestra la figura 7.

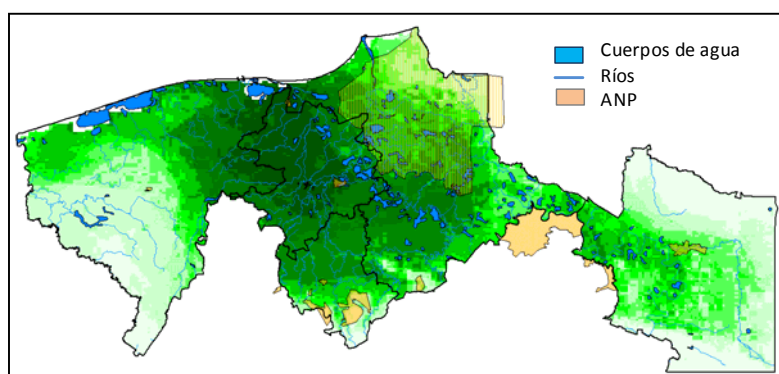


Figura 7. Mapa de Tabasco con división de Subregiones y Áreas Naturales Protegidas –ANP.

### Variables ambientales

Los resultados que proporciona MAXENT permiten conocer el porcentaje de contribución de cada una de las variables ambientales en el modelo de distribución potencial de cada especie (Tabla 9).

A continuación se muestra como ejemplo los resultados del modelo de *Cichlasoma salvini* (Csal), donde la variable que más peso tuvo en el modelo fue la temperatura promedio del trimestre más seco -tpcs (57%), seguida de la precipitación promedio del mes más lluvioso -ppll (9.5%).

Tabla 9. Porcentaje de contribución de las variables ambientales para el modelo de distribución potencial del cíclido *Cichlasoma salvini*.

Variable	Porcentaje contribución	Variable	Porcentaje contribución
Temp. prom. trimestre más seco -Tpcs	58	Precipitación trimestre más cálido -pcc	0.7
Precip. prom. mes más lluvioso -ppll	10	Precipitación trimestre más seco -pcs	0.5
Índice topográfico -h_topoind	6	Temp. prom. trimestre más cálido -tpcc	0.5
Precipitación estacional -ep	5	Temp. máx. prom. periodo más cálido -tmppc	0.4
Modelo de elevación digital -h_dem	4	Isoterma -iso	0.2
Temperatura prom. trimestre más frío -tpcf	4	Temp. prom. trimestre más lluvioso -tpcll	0.2
Precipitación prom. mes más seco -pps	4	Temp. mínima prom. periodo más frío -tmppf	0.1
Precipitación prom. trimestre más frío -pcf	3	Precipitación trimestre más lluvioso -pcll	0
Temperatura estacional -et	2	Oscilación diaria térmica -odt	0
Temperatura promedio estacional -tpa	2	Precipitación anual -ap	0
Pendiente -h_slope	1	Oscilación anual de la temperatura oat	0





En general, la variable ambiental que mayor porcentaje de contribución tuvo en la mayoría de los modelos de distribución fue la temperatura promedio del cuarto más seco (tpcs). Ésta fue la variable de mayor peso para 22 de las 48 especies (46%), seguida del modelo de elevación digital de terreno (h\_dem) que fue la más importante para cinco especies (10%) y la oscilación térmica anual (oat) para cuatro (8%) (Fig. 8).

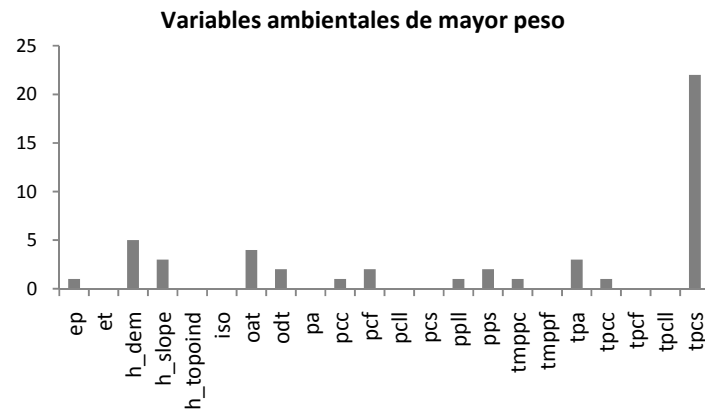


Figura 8. Número de especies para las que cada una de las variables ambientales tuvo el mayor porcentaje de contribución en los modelos de distribución potencial (explicación de las abreviaturas en la tabla 9).

Aun así, hubo otras variables ambientales que, pese a no ser las de mayor peso, también contribuyeron dentro de los modelos de la distribución potencial de las especies (Fig. 9).

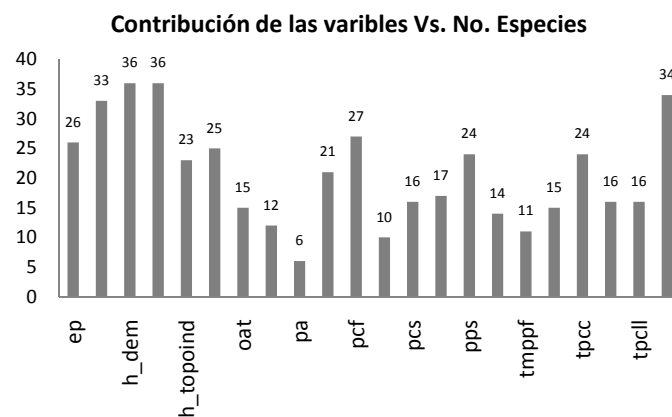


Figura 9. Número de especies para las que cada una de las variables ambientales contribuyó con cierto porcentaje al resultado de los modelos de distribución potencial (explicación de las abreviaturas en la tabla 9).



## Influencia de las variables ambientales en la distribución potencial de las especies

### Distribución por familias

La prueba de clasificación multivariada tipo *Cluster* no mostró ningún patrón de agrupamiento especial por familias que permitie

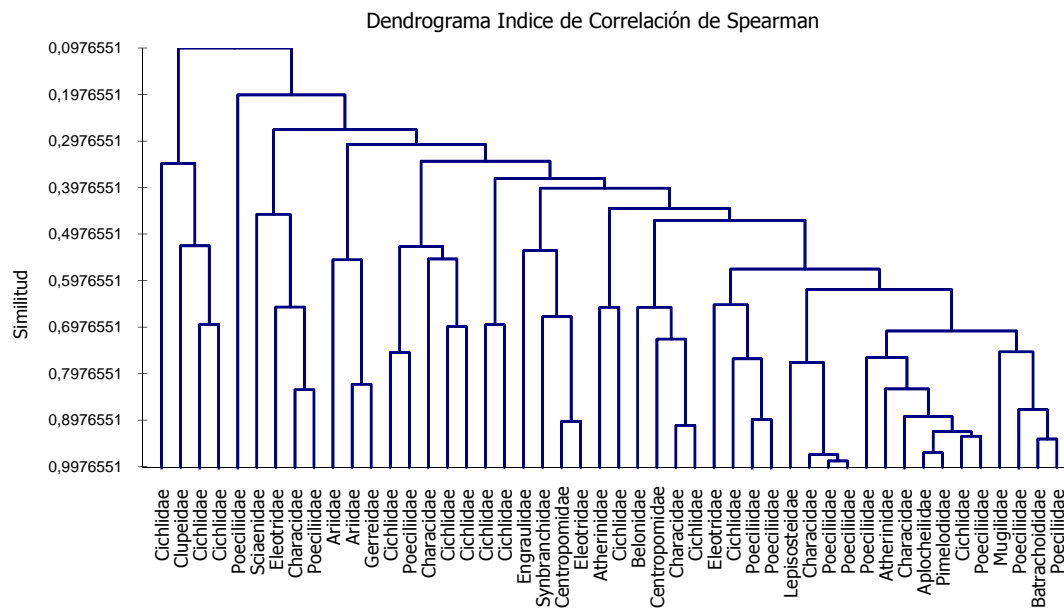


Figura 10. Dendrograma de clasificación por familias.

### Distribución por especies

Por otro lado y a diferencia del agrupamiento por familias, en la clasificación a nivel de especie sí se diferenciaron los organismos por el tipo de agua que habitan.

El dendrograma mostró una formación clara de dos grupos. El Grupo **1** estuvo conformado por 30 especies (62%), de las cuales 13 son de hábitat dulceacuícola, 13 especies que habitan aguas dulces y salobres, 2 especies que habitan desde agua dulce hasta marina (diádromas) y, finalmente, 2 especies de hábitat salobre-marino. En el grupo predominan las especies de peces con ciclos de vida ligados a aguas dulces.

El Grupo **2** está conformado por 18 especies (38%), de las cuales 3 son de ambientes salobre-marinos, 6 especies que habitan desde aguas dulces, salobres hasta marinas, 2 especies de aguas dulce-salobres y finalmente 7 especies dulceacuícolas. En el grupo predominan las especies diádromas que pueden migrar del agua dulce hasta la marina durante su vida (Fig. 11).

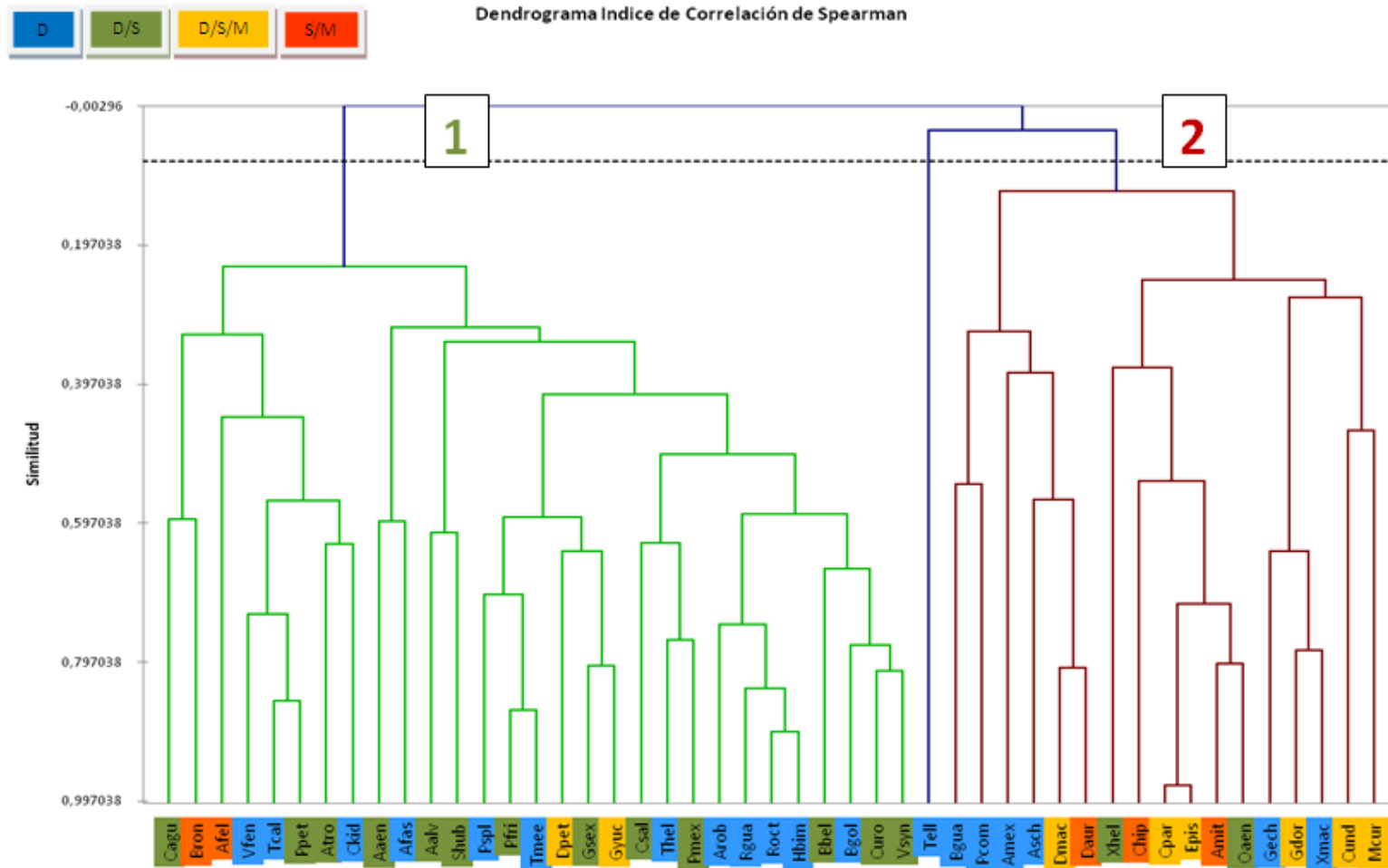


Figura 11. Dendrograma de clasificación con Índice de correlación de Spearman.



Una vez que se obtuvieron los grupos de clasificación, se hizo un modelo de clasificación de árbol (*Tree*) con la finalidad de identificar las variables ambientales que influyeron en la formación de los dos grupos en el dendograma.

El modelo de árbol mostró que la principal variable ambiental que diferencia los dos grupos es la temperatura promedio del trimestre más seco (Tpcs). Esta variable influencia al 49% de las especies del grupo **1**. De este porcentaje, el 26% de las especies está fuertemente influenciado por la estacionalidad de la precipitación (Ep) y el restante 23% por la pendiente del terreno (h\_slope).

La Tpcs sólo influyó al 4% de las especies de peces del grupo **2**. El 34% de las especies fueron influenciadas por la precipitación promedio del mes más seco (Pps). De este porcentaje, un 19% de las especies respondió a la estacionalidad de la precipitación (Ep) y el 15% restante al modelo de elevación del terreno (h\_dem) (Fig. 12).

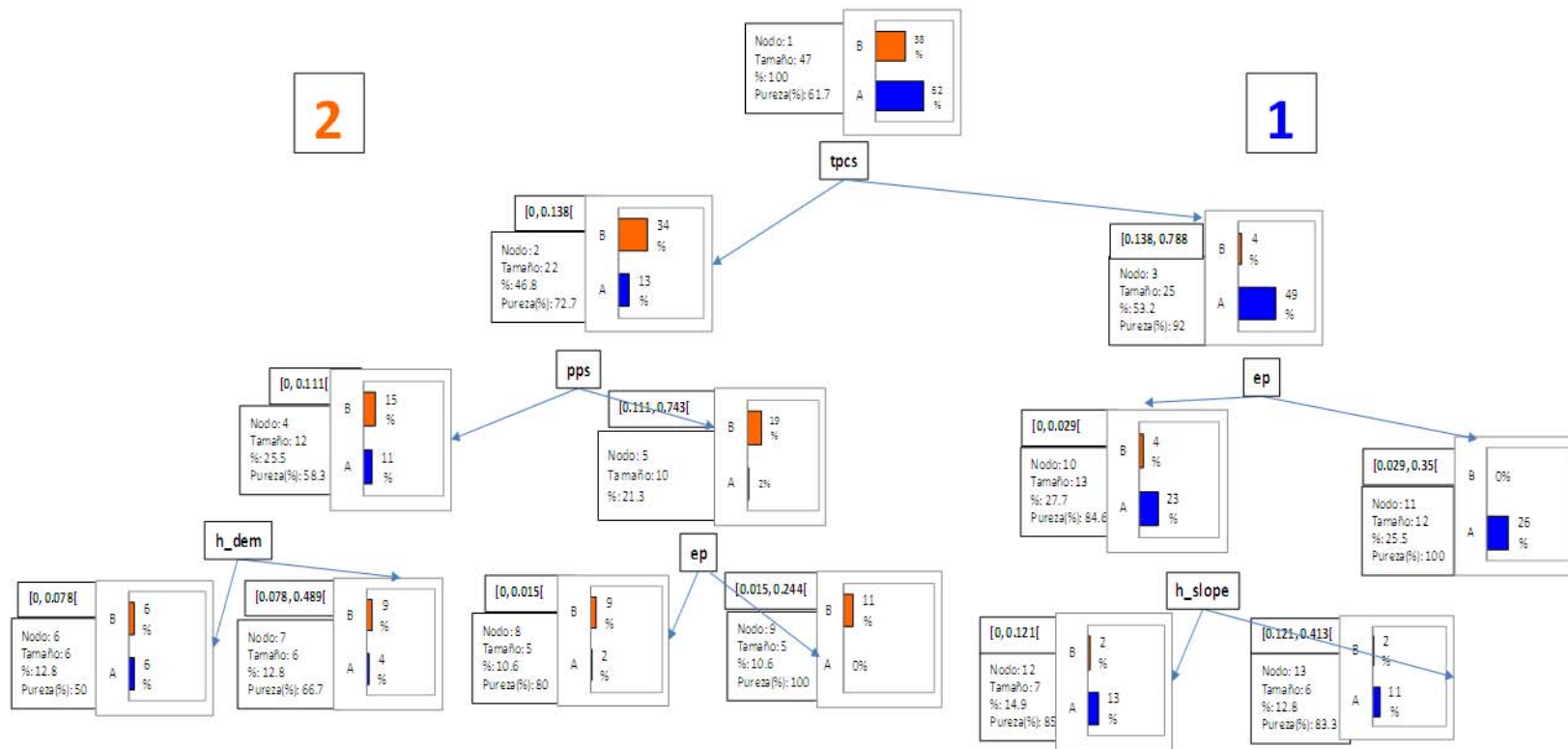


Figura 12. Modelo de clasificación de árbol (Tree). Grupo 1 y 2



## DISCUSIÓN

Modelar la distribución potencial de especies acuáticas, empleando variables macro-climáticas y topográficas a escala regional en un área de estudio aparentemente homogénea, conduce a la pregunta de si -en estos casos- los modelos ecológicos de nicho tienen la sensibilidad suficiente. Para el presente estudio se eligió trabajar con la fauna íctica del Estado de Tabasco conocido coloquialmente como un gran humedal. Esto se debe a que Tabasco presenta una topografía relativamente uniforme, así como la peculiaridad de que corren dos de los ríos más importantes de México, el Grijalva y el Usumacinta. Esta condición permitió la formación de un importante sistema de escurrimiento con sistemas lagunares, esteros, marismas y llanuras deltáicas (Barba-Macías *et al.*, 2006) que hacen de éste un interesante caso de estudio en el tema de la modelación ecológica.

La elección de los modelos GARP y MAXENT se hizo siguiendo la experiencia de otros autores que habían probado la efectividad de estos a diferentes escalas de análisis con especies acuáticas (Iguchi *et al.*, 2004; McNyset, 2005; Domínguez-Domínguez, *et al.*, 2006; Zambrano *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2007 y Contreras *et al.*, 2009). En este trabajo se modelaron 48 especies de peces de aguas continentales algunas de ellas con pocas datos de ocurrencia; se sabe que esto puede disminuir la potencia predictiva de los modelos (Wisz *et al.*, 2008), por lo cual los resultados deben interpretarse de forma conservadora.

Los modelos de nicho son una herramienta útil para la biogeografía, la ecología, la conservación y para el manejo de especies invasoras (Anderson *et al.*, 2003). A pesar de que no permiten determinar qué procesos originan la distribución espacial de las especies, sí proporcionan información sobre los procesos que han sido importantes en su origen (Jackson *et al.*, 2001; Maestre, 2006).

Los modelos se desarrollaron con capas ambientales producto de la recopilación de 50 años de la variación estacional anual. Usando los resultados de MAXENT es posible ver las variables ambientales que influyeron en la distribución potencial de cada especie, pero no es posible saber si lo hacen de manera positiva o negativa. Es decir, si la variable favorece la distribución de la especie o -por el contrario- la limita, así que tomando en cuenta la biología de éstas se hicieron algunos supuestos sobre la manera cómo dichas variables afectan la distribución.

Matthews (1998) dice que los gradientes altitudinales generan variación en la temperatura, afectando la distribución de los peces en ríos y lagos, ocasionando patrones zoogeográficos alrededor del mundo, y se señala como principales estresores fisicoquímicos para los peces las



temperaturas extremas, la disminución de oxígeno, los gradientes fuertes de salinidad y la sequía anormal.

En Tabasco, el trimestre más seco ocurre de febrero a abril, donde hay pocas precipitaciones (INEGI, 1986). Esto puede provocar que los cuerpos de agua bajen de nivel y aumente la temperatura en ellos, lo que también puede producir un descenso en los niveles de oxígeno disuelto (Matthews, 1998; Jackson *et al.*, 2001).

La temperatura promedio del cuarto más seco (Tpcs) fue la variable que más influyó a las especies pertenecientes al grupo **1**. Es probable que la época de estiaje afecte la distribución de los peces de diferentes maneras. Puede disminuir las posibilidades de desplazamiento o haciendo que las especies poco tolerantes a los cambios fuertes de temperatura o disminución de oxígeno tiendan a buscar refugio en cuerpos de agua más profundos, donde estas condiciones son más estables (Matthews, 1998; Jackson *et al.*, 2001).

Las otras dos variables ambientales importantes para las especies del grupo **2** fueron la estacionalidad de la precipitación (Ep) y la pendiente del terreno (h\_slope). La Ep representa los periodos de lluvias durante el año que van a influir directamente en el nivel de los cuerpos de agua, y la segunda (h\_slope) en la capacidad del terreno de anegarse. Para las especies del grupo con ciclos de vida ligados al agua dulce, estas dos variables pueden reflejar los cambios en el nivel y flujo del agua, favoreciendo o no la conectividad entre cuerpos de agua y la distribución de los peces en el área.

Para el grupo **2**, con especies en su mayoría diádromas o con ciclos de vida ligados a agua de diferente salinidad y que habitan cerca del litoral, su distribución dependerá en gran medida de su habilidad para penetrar aguas arriba en los cauces, de la distancia del mar o del estuario, además de la velocidad del agua y la profundidad (Gunter, 1942; McDowall, 1988; Matthews, 1998). La precipitación promedio del mes más seco (Pps) fue la principal variable que las agrupó. El mes más seco representa la época de mayor sequía, cuando los cuerpos de agua se encuentran reducidos, lo que puede inducir a que haya una progresiva mayor salinidad y, por lo mismo, los límites físicos se hacen más conspicuos, afectando a las especies según sea su capacidad de soportar estas condiciones.

La Ep también es una variable importante en este grupo y, de nuevo, tiene que ver con el nivel de los cuerpos de agua en las diferentes épocas del año, lo cual repercute en la mezcla de tipos de agua y en la conectividad y migración de los peces. La variable modelo de elevación (h\_dem) habla de características de elevación del terreno, de manera que la pendiente afecta el flujo de agua, la conectividad y la temperatura en relación con los cambios de altitud. Algunas de las



especies dulceacuícolas (*P. compressa*, *B. guatemalensis*, *X. helleri*) del grupo **2**, son nadadoras resistentes y habitan arroyos con corriente o estanques profundos (Miller, 2004), aspectos que son influenciados por la elevación del terreno.

Dentro de los mayores disturbios que sufren los peces se encuentran las inundaciones y las sequías, porque generan estrés hidráulico, limitándolas en su espacio físico, lavando y matando las larvas, destruyendo nidos, huevos, o micro-hábitats por movimiento de sustratos, por la eliminación de estructuras físicas que proveen protección, como madera y vegetación (Matthews, 1998). Por esto es importante prestar atención a las obras hidráulicas que se han construido desde el siglo XVII en el estado y que buscan proteger la infraestructura y las poblaciones humanas, pero que alteran la dinámica del agua y los ciclos naturales de inundación pudiendo afectar la distribución natural de las especies, sus ciclos de vida y la conectividad entre hábitats y (Sánchez y Barba, 2005).

### **Zonas de riqueza**

Tanto en el escenario A como en el B, la zona de mayor riqueza potencial de especies en Tabasco se localizó hacia la parte más cercana a la costa de las subregiones Centro y Pantanos, por donde pasan los ríos Grijalva y Usumacinta y donde se encuentran las mayores extensiones de humedales de tipo costero y palustre (Barba-Macías *et al.*, 2006), lo cual podría facilitar la conectividad entre los cuerpos de agua y la migración de especies.

En la subregión Centro están las Reservas ecológicas Parque Yumká (1,973.6 ha.), la Laguna de las Ilusiones y la Laguna de la Lima en Nacajuca (36.2 ha.) que suman un total de 2,009.8 ha., pero también está ubicada la ciudad de Villahermosa, capital del estado, donde se concentran gran parte de los esfuerzos de protección civil contra inundaciones y que modifican la dinámica natural del agua en la zona. En la subregión Pantanos se encuentra el área de conservación más grande, La Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla (302,706 ha.) que abarca los municipios de Jonuta, Macuspana y Centla (GET, 2010).

Existen otras categorías de protección, como Parques estatales, que suman 17,138.2 ha., de las cuales 2,025 ha. corresponden a las cascadas de Agua Blanca y 15,113.2 ha. al parque estatal La Sierra, que abarca los municipios de Teapa y Tacotalpa, y una reserva ecológica privada llamada Yu-Balcah en la subregión Sierra. En la subregión Ríos se encuentran protegidas las cascadas de Reforma en Balancán con 5,748.35 ha. (GET, 2010). En el presente trabajo, la ubicación de los píxeles con mayor riqueza potencial no estuvieron especialmente incluidos dentro de los polígonos establecidos como áreas naturales protegidas -ANP del estado. Esto llama la atención y podría utilizarse a futuro en investigaciones puntuales que permitan corroborar si efectivamente la





ubicación y tamaño de estas ANPs cumplen con sus funciones de conservación y otorgan protección suficiente para las especies o si es necesario ampliar o crear nuevas.

Los modelos de predicción tienen aplicabilidad para la conservación y ordenación de las poblaciones de peces y cumplen un papel importante en la priorización de investigaciones y programas de monitoreo de poblaciones de peces, ya que a menudo se cuenta con recursos limitados para hacerlo de manera exhaustiva en áreas grandes (Olden and Jackson, 2002). Tabasco con un área de 24,661 km<sup>2</sup> y contiene el 53% de los humedales del país (Sánchez y Barba, 2005); alberga ecosistemas clave y diversidad que deben protegerse, ya que las perturbaciones en la conectividad debido a las construcciones de ingeniería hidráulica o alteraciones en los patrones de flujo, junto con la modificación del hábitat, pueden amenazar la viabilidad a largo plazo de las poblaciones existentes y de las comunidades de peces (Olden and Jackson, 2002).

Los modelos de nicho potencial empleados no incluyen otras condiciones que influyen en la distribución de las especies, como son las interacciones bióticas depredador presa, presencia de barreras físicas que impiden la movilidad de los organismos, como la construcción de canales o desvío de cauces. Además, muchos de los datos de presencia utilizados provienen de colectas antiguas, cuando no se contaba con tecnología de geo-posicionamiento (GPS), lo que adicionaba un grado de incertidumbre sobre la ubicación exacta de los organismos. A pesar de esto, los mapas de distribución y las zonas de riqueza de especies que se muestran en este trabajo, constituyen un aporte al conocimiento de la ecología de las comunidades de peces en la zona y puede contribuir en conjunto con otros trabajos y la experiencia de expertos ya la evaluación del estado de conservación de las especies y ecosistemas acuáticos de Tabasco.

## **CONCLUSIONES**

Se muestra en este trabajo que a escala regional sí es posible modelar distribuciones potenciales de peces usando variables ambientales macro-climáticas y topográficas, obteniendo resultados que corresponden con la biología de las especies.

El poder predictivo de los modelos de nicho, especialmente MAXENT, disminuye cuando se cuenta con pocos datos de ocurrencia de las especies.

Las variables ambientales contribuyen de manera diferente en los modelos de distribución potencial dependiendo del tipo de agua que habitan las especies dulceacuícolas o diádromas.



Las áreas de riqueza potencial de especies están relacionadas a las áreas con mayor presencia de cuerpos de agua (Sub-regiones Centro y Pantanos).

### **Principales aportes**

Este trabajo presenta un panorama de la distribución potencial de las especies de peces que habitan las aguas continentales de Tabasco, y a que predice las áreas que abarcan el nicho ecológico de éstas. Por otro lado, las zonas de riqueza muestran áreas importantes donde podrían estar o haber estado concentradas un mayor número de especies de peces.

### **Perspectivas**

Es importante realizar muestreos en campo que permitan validar los modelos, confirmando la presencia o ausencia de las especies en las áreas predichas, ya que éstos fueron construidos con información proveniente de bases de datos de colecciones de peces que, en ocasiones, cuentan con datos antiguos y posiblemente de poca utilidad.

La validación de los modelos puede mostrar si existen o no cambios importantes en la distribución de las especies y si pueden relacionarse con el desarrollo socio-económico de la región, lo cual sería de gran utilidad en el desarrollo de planes de manejo y conservación, áreas de protección, construcción de obras hidráulicas, etc.



## REFERENCIAS

- Anderson, R.P., D. Lew and A.T. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*, 162: 211–232
- Barba-Macías, E., J. Rangel-Mendoza, y R. Ramos-Reyes. 2006. Clasificación de los humedales de Tabasco mediante sistemas de Información Geográfica. *Universidad y Ciencia. Int. J. Climatol.*, 22(2): 101-110.
- Begon, M., J.L. Harper and C.R. Townsend. 1996. *Ecology: Individuals, populations and communities*. Third edition. 1068 pp.
- Chen, G.J. and A.T. Peterson. 2000. A new technique for predicting distribution of terrestrial vertebrates using inferential modeling. *Zool. Res.*, 21, 231–237.
- Chen, P., E.O. Wiley and K.M. Mcnyset. 2007. Ecological niche modeling as a predictive tool: silver and bighead carps in North America. *Biol. Invasions*, 9:43–51
- Contreras, V., E. Martínez-Meyer, E. Valiente and L. Zambrano. 2009. Recent decline and potential distribution in the last remnant area of the microendemic Mexican axolotl (*Ambystoma mexicanum*). *Biol. Conservation*, 142(12): 2881-2885
- Domínguez-Domínguez, O., E. Martínez-Meyer, L. Zambrano and G. Pérez-Ponce. 2006. Using Ecological-Niche Modeling as a Conservation Tool for Freshwater Species: Live-Bearing Fishes in Central Mexico. *Conservation Biology*, 20(6):1730-1739
- Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2010. *FishBase*. World Wide Web electronic publication. En: <http://www.fishbase.org>, version (11/2010). (Consultada en julio de 2010).
- García, D. 2006. La escala y su importancia en el análisis espacial. *Ecosistemas*, 15(3): 7-18
- GBIF. 2009. Global Biodiversity Information Facility. En: <http://www.gbif.org> (Consultada en julio de 2009)
- GET. 2010. Gobierno del Estado de Tabasco. En: <http://www.tabasco.gob.mx/estado/geoclima.php> (Consultada en febrero de 2010)
- Guisan, A. and N.E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135:147-186.
- Gunter, G. 1942. A list of the fishes of the mainland of North and Middle America recorded from both freshwater and seawater. *Am. Midl. Nat.*, 28: 305-326.



- Iguchi, K., K. Matsuura, K.M. McNyset, A.T. Peterson, R. Scachetti-Pereira, K.A. Powers, D.A. Vieglais, E.O. Wiley and T. Yodo. 2004. Predicting Invasions of North American Basses in Japan Using Native Range Data and Genetic Algorithm. *Transactions of the American Fisheries Society*, 133:845-854
- INEGI. 1986. Síntesis geográfica y nomenclátor y anexo cartográfico del Estado de Tabasco. 116 pp.
- Jackson, D.A., P.R. Peres-Neto and J.D. Olden. 2001. What controls who is where in freshwater fish communities — the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 157–170
- Leibold, M.A. and P. Geddes. 2005. El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecología Austral*, 15:117-129
- Liras, E. 2010. A brief tutorial on MaxEnt by Steven Phillips, AT&T Research, Traducido al español por: Elisa Liras, Universidad de Almería ([eliras@ual.es](mailto:eliras@ual.es)). En: [www.gbif.es/ficheros/Taller\\_nichos\\_10/tutorial\\_maxent\\_esp.doc](http://www.gbif.es/ficheros/Taller_nichos_10/tutorial_maxent_esp.doc) (Consultada en noviembre de 2010)
- Lobo, J.M. 2000. ¿Es posible predecir la distribución geográfica de las especies basándonos en variables ambientales?. En: Martín-Piera, F., J.J. Morrone and A. Melic (Eds.). 2000. Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PRIBES-2000. Monografías Tercer Milenio. SEA, Zaragoza, 1:55-68
- Maestre, F.T. 2006. Análisis y modelización de datos espacialmente explícitos. *Ecosistemas*, 15(3): 1-6
- Matthews, W.J. 1998. *Patterns in freshwater fish ecology*. 672 pp.
- McDowall, R.M. 1998. *Diadromy in Fishes: Migrations Between Freshwater and Marine environments*. Timber Press, Portland, OR.
- McNyset, K.M. 2005. Use of ecological niche modeling to predict distributions of freshwater fish species in Kansas. *Ecology of Freshwater*, 14: 243-255
- Martínez, N. 2010. Apuntes sobre modelación de nichos ecológicos. Laboratorio de evolución molecular y experimental, del Instituto de Ecología de la UNAM. 66 pp.
- Miller, R.R. 2004. *Freshwater fishes of México*. Robert Rush Miller with the collaboration of W.L. Minckley and Steven Mark Norris; with maps by Martha Hall Gach. 490 p.



- Oberdorff, T., J.F. Guégan and B. Hugueny. 1995. Global scale patterns of fish species richness in rivers. *Ecography*, 18:345-352
- Olden, J.D. and D.A. Jackson. 2002. A comparison of statistical approaches for modeling fish species distributions. *Freshwater Biology*, 47: 1976–1995
- Pearson, R.G. and T.P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?. *Global Ecology and Biogeography*, 12:361-371.
- Pearson, R.G., W. Thuiller, M.B. Araujo, E. Martinez-Meyer, L. Brotons, M. Colin, M. Lera, P. Segurado, T.P. Dawson and D.C. Lees. 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*, 33: 1704–1711
- Pearson, R.G., C.J. Raxworthy, M. Nakamura and T. Peterson. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34: 102-117.
- Peterson, A.T. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology*, 78(4): 419-433.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259.
- Sánchez, A.J. y E. Barba E. 2005. Biodiversidad de Tabasco. Pp. 1-16. En: Bueno, J.; F. Álvarez y S. Santiago (eds). Biodiversidad del Estado de Tabasco. Instituto de Biología, UNAM-CONABIO. México. 386 pp.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10: 1115-1123
- Stockwell, D.R.B. and Peters, D.P. (1999) The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Systems*, 13: 143–158.
- Téllez, O., M.A. Hutchinson, H.A. Nix y P. Jones. 2011. Desarrollo de coberturas digitales climáticas para México. Universidad de Hidalgo, México (en impresión).
- Venice System, 1959. The Venice system for the classification of marine Waters according to salinity. *Archivio Oceanogr. Limnol.*, 9(Suppl.): 243-245



Willis, K.J. and R.J. Whittaker. 2002. Species Diversity – Scale Matters. *Science*, 295: 1245-1248

Wisz, M.S., R.J. Hijmans, J. Li, A.T. Peterson, C.H. Graham and A. Guisan. NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14: 763–773

Zambrano, L., E. Martínez-Meyer, N. Menezes and A.T. Peterson. 2006. Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American freshwater systems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 63: 1903–1910

### **Colecciones:**

Barba y Michon, (en preparación), Base de datos Ecosur Unidad Villahermosa (DAMRA).

Colección de Peces de Chiapas (ECOSC). EL Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) - Unidad San Cristobal de las Casas, Chiapas.



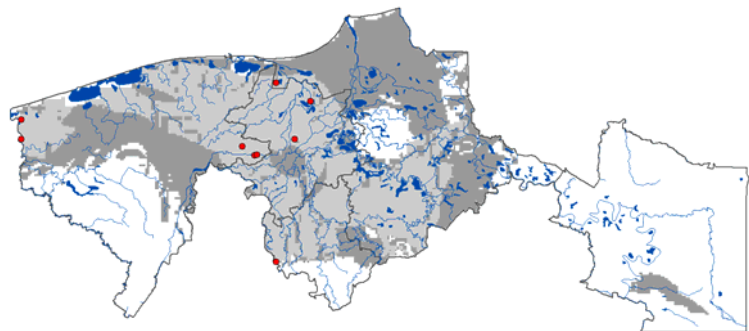
## ANEXO A.

Información biológica y de hábitat de las especies de peces de Tabasco con sus respectivos mapas de distribución potencial. La información biológica y de hábitat fue tomada de Miller (2 004) y FishBase.org (Froese and Pauly, 2010). Fotografías tomadas de FishBase.org

### 1. Especie: ***Rivulus tenuis* (Rten), Maya rivulus**

Familia: Aplocheilidae

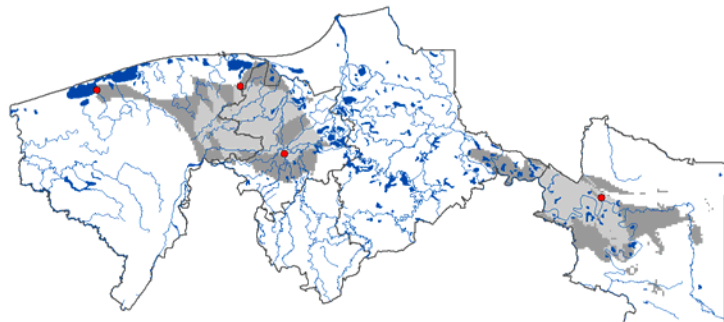
Biología y hábitat: bentopelágico, no migratorio de agua dulce.



### 2. Especie: ***Ariopsis felis* (Afel), Bagre boca chica**

Familia: Ariidae

Biología y hábitat: asociado a arrecifes de coral, se encuentra en aguas salobres y marinas. En aguas continentales en estuarios y lagunas costeras. Los juveniles viven en aguas someras cerca a la orilla.



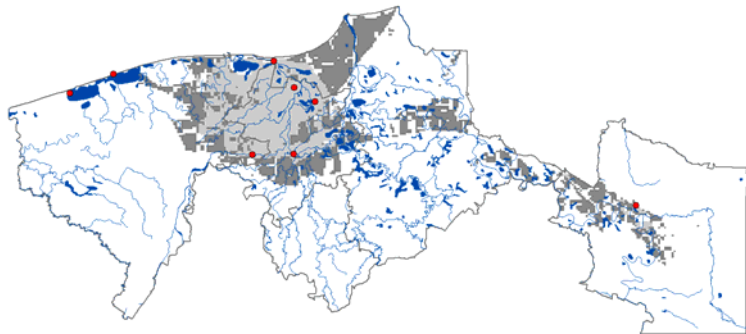
### 3. Especie: ***Cathorops aguadulce* (Cagu), Bagre agua dulce**

Familia: Ariidae

Biología y hábitat: pez demersal, habita el río Usumacinta. Es principalmente de agua dulce pero también se le encuentra en agua salada. Habita ríos de gran tamaño y también medianos, en lagunas y pequeños drenajes. Se reproduce en la laguna de Términos.



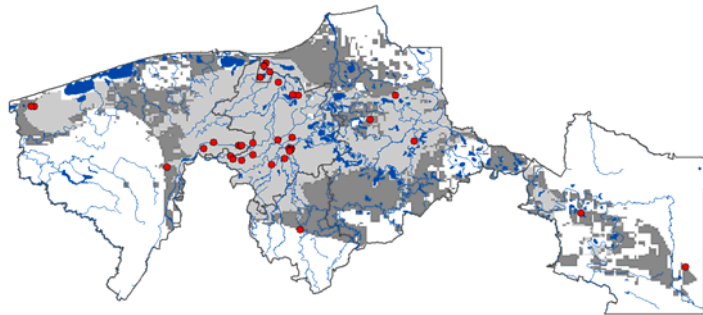
Uso de modelos de nicho ecológico en la distribución potencial de la ictiofauna de Tabasco.



4. Especie: ***Atherinella alvarezii* (Aalv), Plateadito de Tacotalpa**

Familia: Atherinidae

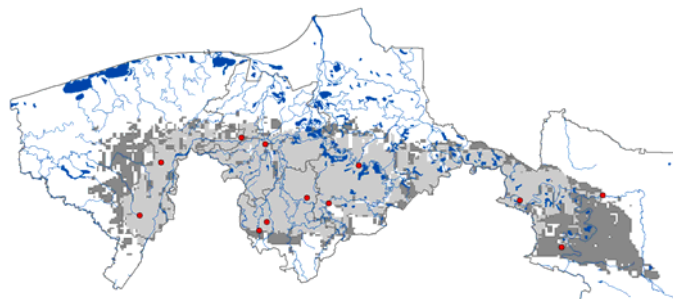
Biología y hábitat: bentopelágico, se encuentra desde agua dulce hasta salobre. Habita las cuencas del río Coatzacoalcos, Grijalva, Usumacinta y la Laguna de Términos, así como arroyos, lagos, estanques inundados con poca corriente, lagunas de agua dulce a salobre, poca corriente. Ríos Grijalva - Usumacinta y Laguna de Términos.



5. Especie: ***Atherinella schultzi* (Asch), Plateadito de Chimalapa**

Familia: Atherinidae

Biología y hábitat: bentopelágico de agua dulce que habita las cuencas de los ríos Coatzacoalcos, Este de la cuenca Grijalva-Usumacinta en arroyos de tierras bajas y altas.





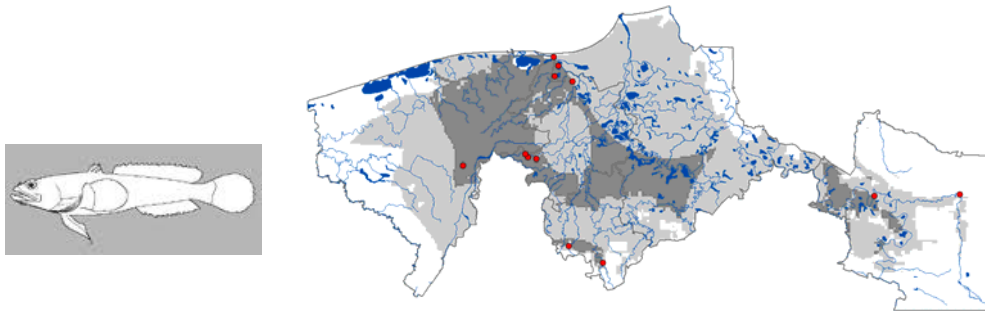


...Uso de modelos de nicho ecológico en la distribución potencial de la ictiofauna de Tabasco.

6. Especie: ***Batrachoides goldmani* (Bgol), Sapo mexicano**

Familia: Batrachoididae.

Biología y hábitat: demersal de agua dulce en las cuencas de los ríos Usumacinta, Grijalva y Petén.



7. Especie: ***Strongylura hubbsi* (Shub), Agujón -Maya**

Familia: Belontiidae

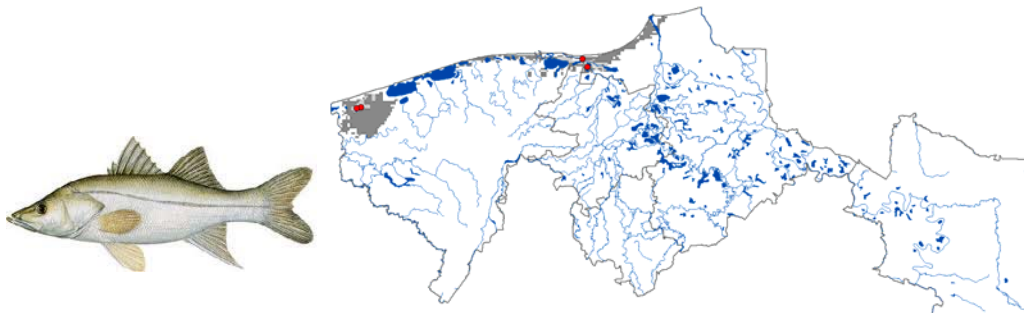
Biología y hábitat: pelágico, habita agua dulce y salobre. Se encuentra desde río Papaloapan hasta la cuenca río Usumacinta.



8. Especies: ***Centropomus parallelus* (Cpar), Róbalo chucumite**

Familia: Centropomidae

Biología y hábitat: especie anfídroma demersal, se le encuentra desde agua dulce hasta marina. Habita aguas costeras, estuarios y lagunas, penetra en agua dulce; usualmente prefiere agua dulce o salobre aunque ocasionalmente entra en lagunas hipersalinas. Se encuentra en aguas poco profundas con fondos blandos.



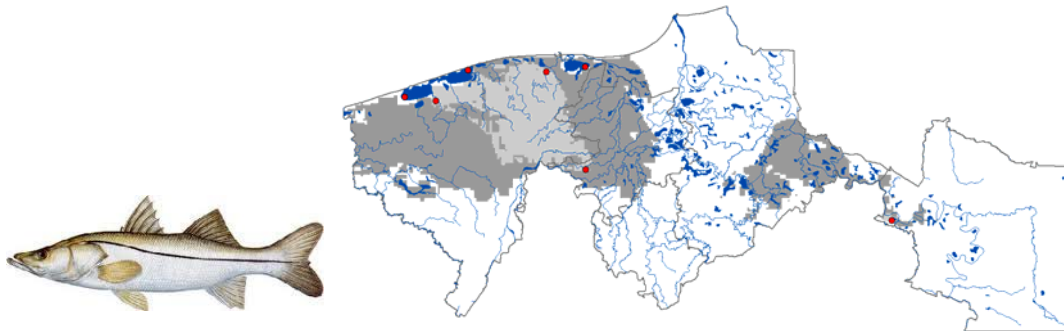


...Uso de modelos de nicho ecológico en la distribución potencial de la ictiofauna de Tabasco.

9. Especie: ***Centropomus undecimalis* (Cund), Róbalo blanco**

Familia: Centropomidae

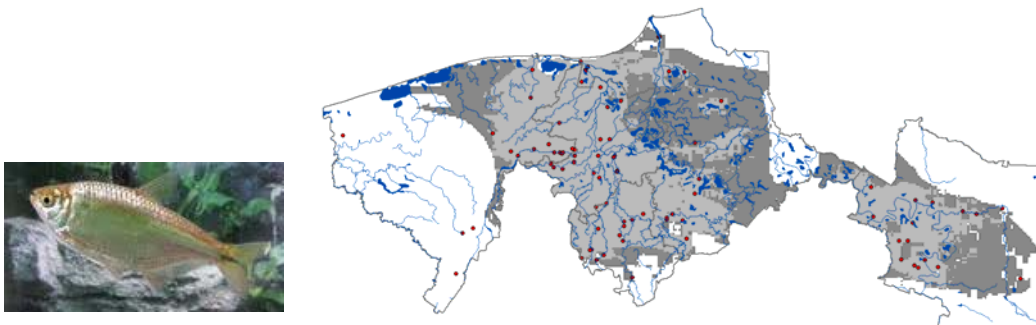
Biología y hábitat: habita aguas costeras, estuarios y l aguas, penetrando en agua dulce. Usualmente prefiere agua poco salobre o dulce pero se puede encontrar ocasionalmente en lagunas hipersalinas. Se encuentra en fondos suaves poco profundos.



10. Especie: ***Astyanax aeneus* (Aaen), Pepesca**

Familia: Characidae

Biología y hábitat: bentopelágico, habita agua dulce y salobre, en todo tipo de ríos desde aguas con corriente hasta aguas estancadas. Se encuentran en el río Papaloapan, cenotes, distribuido desde cuerpos de agua al nivel del mar hasta arroyos 1000 msnm.



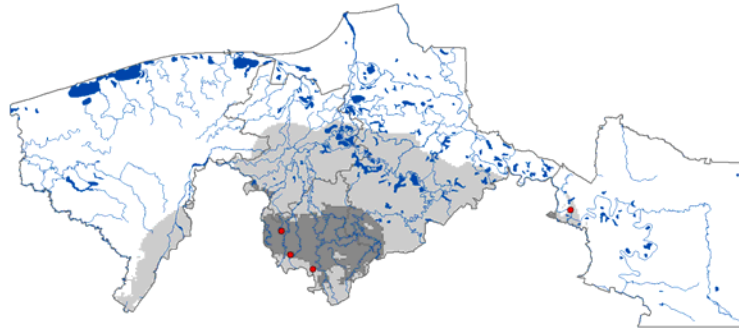
11. Especie: ***Astyanax fasciatus* (Afas)**

Familia: Characidae

Biología y habitat: bentopelágico de agua dulce (potamódromo). Habita desde ríos con corriente hasta aguas lénticas.



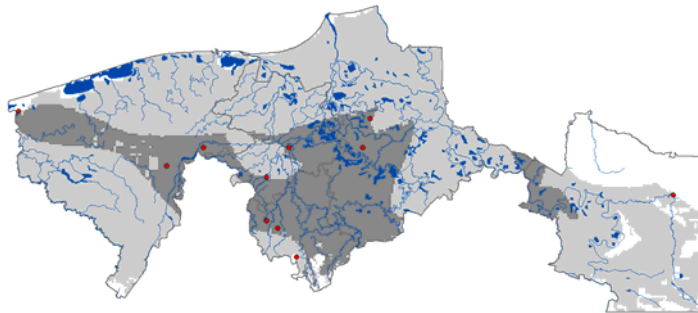
...Uso de modelos de nicho ecológico en la distribución potencial de la ictiofauna de Tabasco.



12. Especie: ***Astyanax mexicanus* (Amex), Sardinita mexicana**

Familia: Characidae

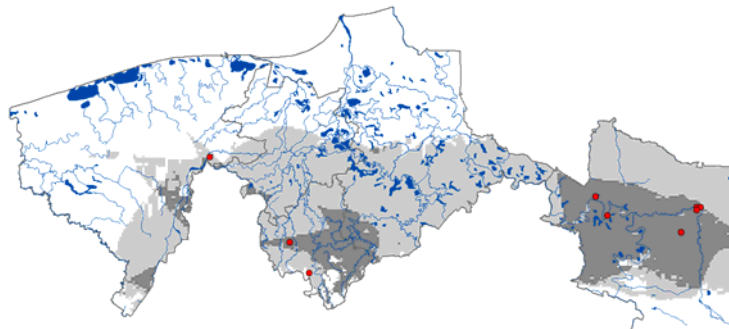
Biología y hábitat: Especie bentopelágicas, potamódroma. Se encuentra en los ríos Papaloapan, Grijalva, Usumacinta y en el Valle de México a 1500msnm. Habita fon dos rocosos y arenosos de estanques y remansos de arroyos, desde pequeños a grandes ríos y manantiales.



13. Especie: ***Brycon guatemalensis* (Bgua), Macabi tetra**

Familia: Characidae

Biología y hábitat: bentopelágico de agua dulce. Habita las cuencas de los ríos Grijalva y Usumacinta. Fuerte nadador que habita estanques profundos en lagos, ríos y corrientes desde los 0 a 600 msnm.



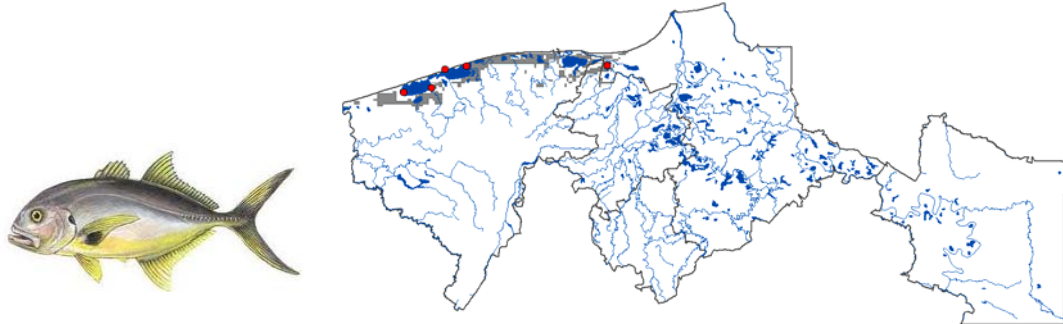


...Uso de modelos de nicho ecológico en la distribución potencial de la ictiofauna de Tabasco.

14. Especie: ***Caranx hippos* (Chip), Jurel común**

Familia: Characidae

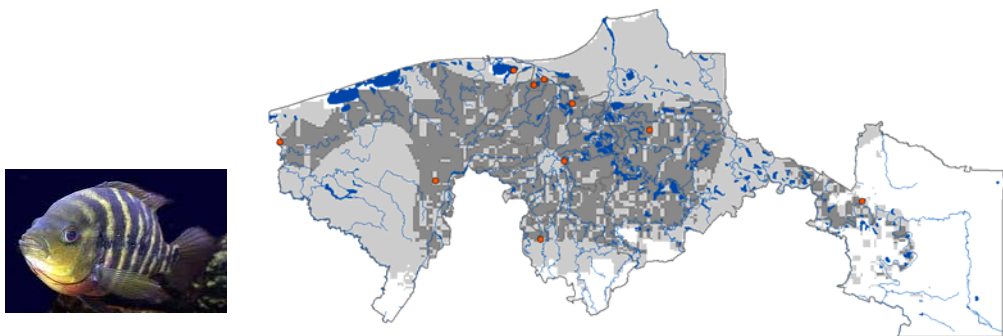
Biología y hábitat: oceanódromo, en agua salobre y marina, asociados a arrecifes, habita aguas neríticas sobre la plataforma continental en un rango de profundidad de 1 - 350 m. Los individuos adultos pueden entrar por los ríos, mientras que los juveniles abundan en aguas salobres de estuarios con fondos fangosos, cerca de playas de arena y praderas de pastos marinos.



15. Especie: ***Amphilophus robertsoni* (Arob), Mojarra Hondureña**

Familia: Cichlidae

Biología y hábitat: especie bentopelágica de agua dulce. Se encuentra en lagos y secciones medias a bajas de ríos con movimiento lento de agua. Ríos Papaloapan y Coatzacoalcos, prefiere sustrato suave de arena, pequeñas piedras y barro.



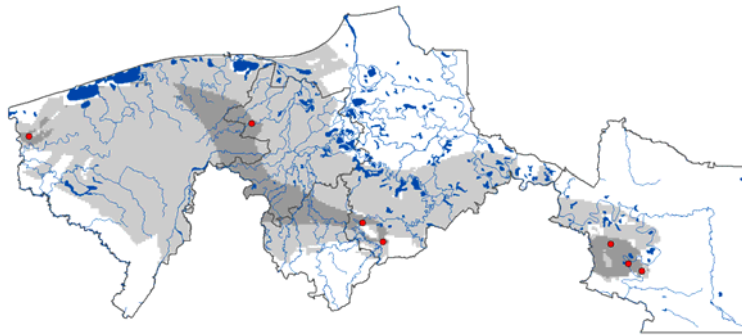
16. Especie: ***Thorichthys ellioti* (Tell), Chescla**

Familia: Cichlidae

Biología y hábitat: bentopelágico de agua dulce, habita el río Papaloapan. Se encuentra en valles bajos y medios de los ríos, sobre arenas y sustrato rocoso. También está se distribuye en Xalapa, Coatzacoalcos, Oaxaca y Veracruz.



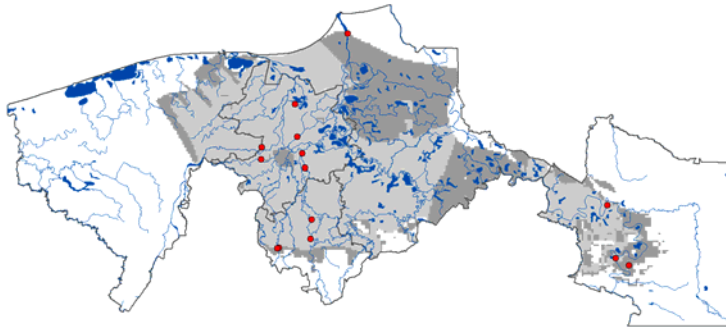
Uso de modelos de nicho ecológico en la distribución potencial de la ictiofauna de Tabasco.



17. Especie: ***Vieja fenestrata* (Vfen), Mojarra de la lana**

Familia: Cichlidae

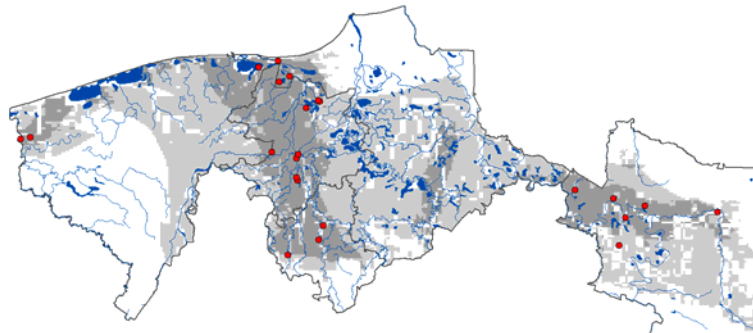
Biología y hábitat: especie bentopelágica potamódroma, se encuentra desde el río Papaloapan hasta el río Chachalacas. Habita lagos y prefiere aguas mesotróficas con fondo de barro y arena. Algunas poblaciones migran dentro de valles bajos de ríos con corriente media a baja.



18. Especie: ***Parachromis friedrichsthalii* (Pfri), Mojarra de San Juan**

Familia: Cichlidae

Biología y hábitat: bentopelágico en agua dulce y salobre. Se encuentra en las cuencas de los ríos Usumacinta, Tonalá y Coatzacoalcos. Habita ríos, arroyos, estanques y lagos, preferiblemente aguas con poco movimiento.

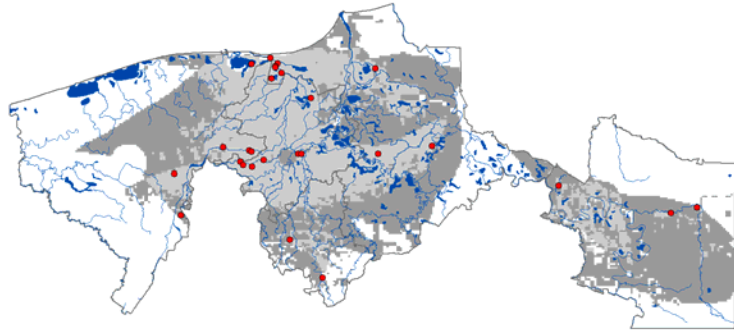




19. Especie: ***Cichlasoma salvini* (Csal), Guapote tricolor**

Familia: Cichlidae

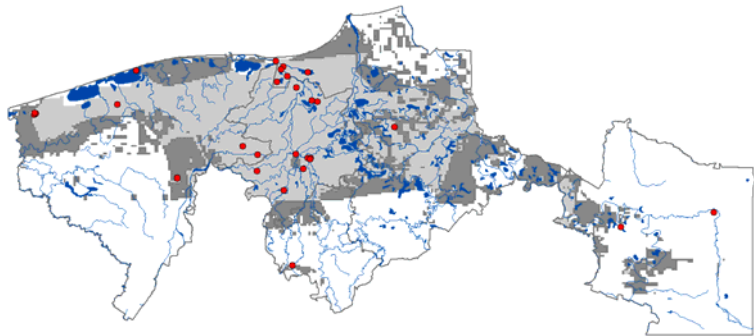
Biología y hábitat: especie bento pelágica de agua dulce y salobre, prefiere agua con corriente rápida a moderada en valles bajos y medios de los ríos.



20. Especie: ***Cichlasoma urophthalmus* (Cuuro), Mojarra del sureste**

Familia: Cichlidae

Biología y hábitat: habita agua dulce y salobre, en pantanos y manglares. Los adultos prefieren lagunas costeras y ríos pero también toleran condiciones marinas. Se encuentran en el río Coatzacoalcos, isla Mujeres, Campeche, Chiapas, Tabasco y Quintana Roo.



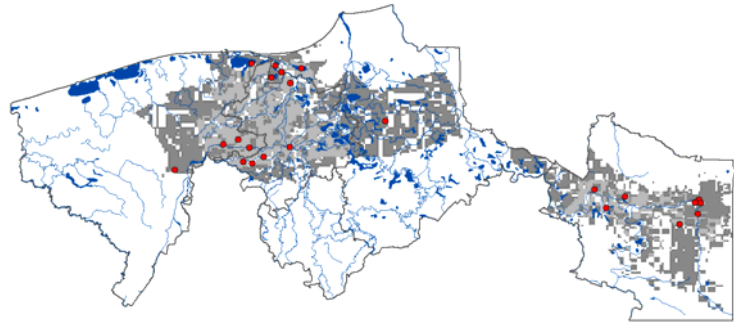
21. Especie: ***Petenia splendida* (Pspl), Tenguayaca**

Familia: Cichlidae

Biología y hábitat: especie de agua dulce, habita en lagos y valles bajos de ríos, prefiere ríos de baja corriente con sustrato de arena y barro. Ríos Grijalva, Usumacinta y Petén.



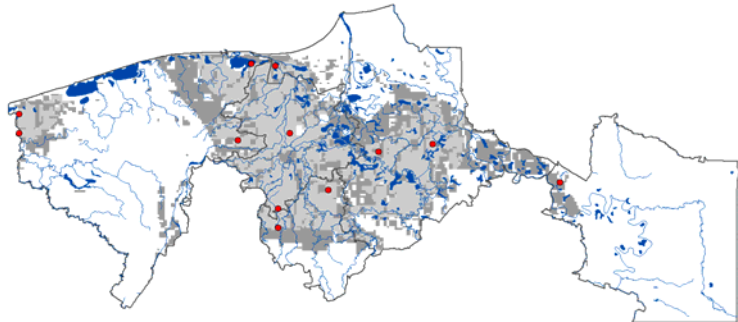
...Uso de modelos de nicho ecológico en la distribución potencial de la ictiofauna de Tabasco.



22. Especie: ***Rocio octofasciata* (Roct), Riquiraqui**

Familia: Cichlidae

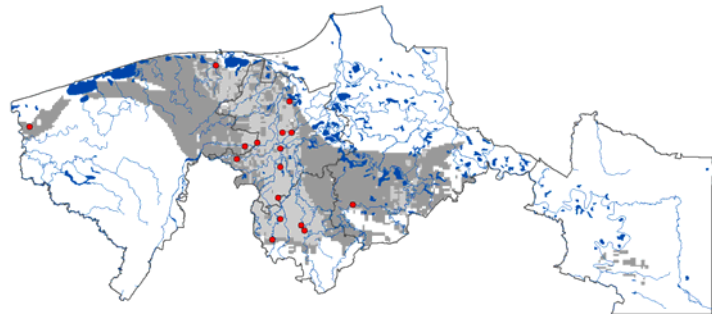
Biología y hábitat: se encuentra en zonas pantanosas de agua tibia y turbia y en canales y zanjas de drenaje con maleza, fondo de lodo y arena. Prefiere planicies costeras y valles bajos de ríos con movimiento lento.



23. Especie: ***Thorichthys callolepis* (Tcal), Mojarra de santo**

Familia: Cichlidae

Biología y hábitat: de agua dulce bentopelágico, habita secciones altas de ríos con aguas rápidas con sustratos rocosos en los ríos Coatzacoalcos, Usumacinta, Grijalva y Papaloapan.

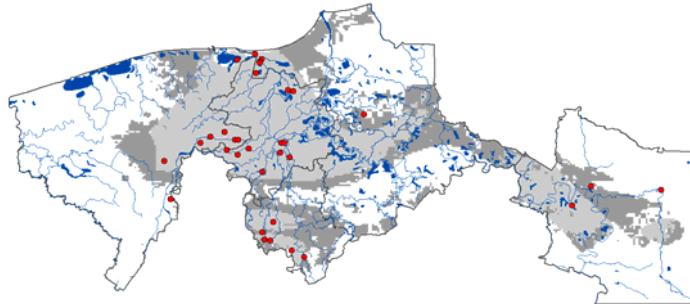




24. Especie: ***Thorichthys helleri* (Thel), Mojarra amarilla**

Familia: Cichlidae

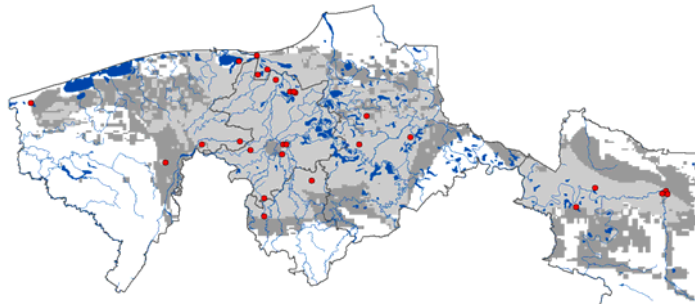
Biología y hábitat: especie de agua dulce, habita valles bajos y medios de los ríos Coatzacoalcos, Usumacinta y Tonalá.



25. Especie: ***Thorichthys meeki* (Tmee), Mojarra boca de fuego**

Familia: Cichlidae

Biología y hábitat: especie de agua dulce no migratoria, prefiere secciones bajas y medias de ríos en aguas de poco movimiento. Vive en estanques rocosos y canales con fondo de barro y arena. Se distribuye en los ríos Usumacinta, Tonalá, Chiapas, Tabasco y Península de Yucatán.



26. Especie: ***Vieja synspila* (Vsyn), Mojarra paleta**

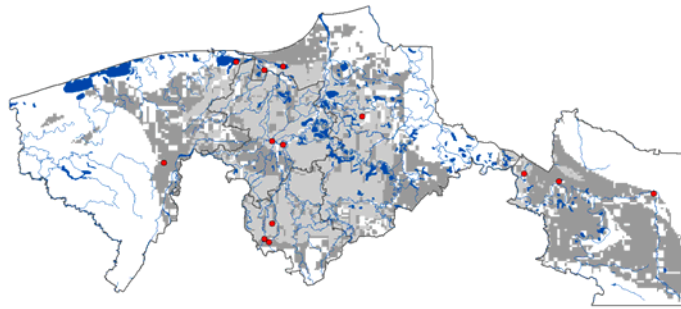
Familia: Cichlidae

Biología y hábitat: se encuentra en aguas dulces y salobres, en lagos y valles bajos de ríos con baja tolerancia al ambiente salobre. Se encuentra en los ríos Usumacinta, Grijalva y Petén.





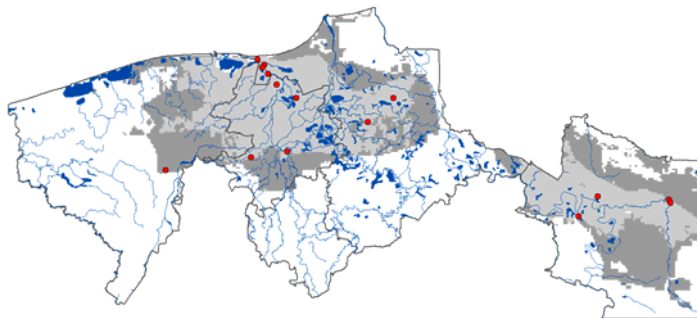
...Uso de modelos de nicho ecológico en la distribución potencial de la ictiofauna de Tabasco.



27. Especie: ***Dorosoma petenense* (Dpet), Sardina Maya**

Familia: Clupeidae

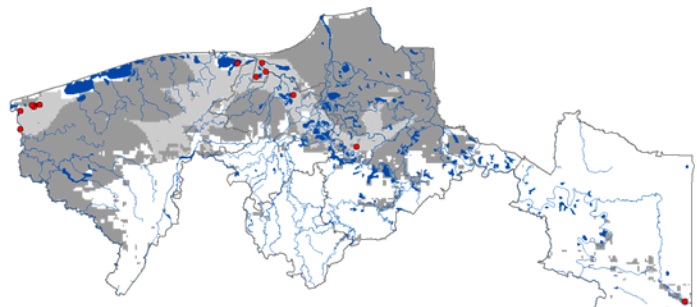
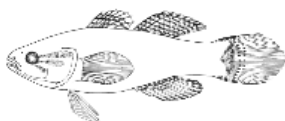
Biología y hábitat: especie anádroma, habita desde agua dulce hasta marina. Las larvas solo se encuentran en agua dulce en grandes ríos, embalses, lagos y pantanos. Prefieren la presencia de superficies lisas y escarpadas como las presas revestidas de cemento. Los adultos se pueden encontrar en aguas salobres o salinas de los estuarios y bahías entre 15 y 32 ppm de salinidad.



28. Especie: ***Dormitator maculatus* (Dmac), Naca**

Familia: Eleotridae

Biología y hábitat: anfidromo, generalmente se encuentra en agua dulce pero también en agua salobre en áreas de manglar. Ascende aguas arriba pero permanece en las partes bajas. Habita pantanos, estanques de barro y canales con rangos de salinidad entre 0 a 21 ppm.



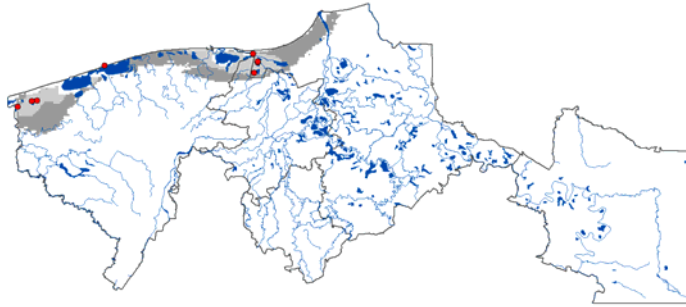
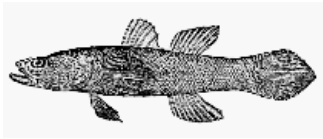


...Uso de modelos de nicho ecológico en la distribución potencial de la ictiofauna de Tabasco.

29. Especies: ***Eleotris pisonis* (Epis), Guavinas o dormilones**

Familia: Eleotridae

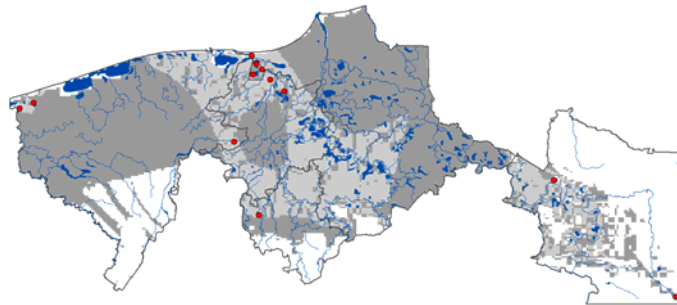
Biología y hábitat: demersal, anfídromo, los adultos se encuentran en aguas someras con fondos de arena y barro. Prefieren habitar estuarios de ríos tributarios con rangos de salinidad de 0 a 19 ppm.



30. Especie: ***Gobiomorus dormitor* (Gdor), Guavina bocon**

Familia: Eleotridae

Biología y hábitat: especie anfídroma, habita desde agua dulce hasta marina. Los adultos de esta especie se encuentran en aguas continentales en arroyos claros, generalmente en el fondo de arroyos lentos o asociados a troncos o grandes rocas, restos de hojas o grava.



31. Especie: ***Anchoa mitchilli* (Amit), Anchoa de caleta**

Familia: Engraulidae

Biología y hábitat: anfídromo, tolerante a un amplio rango de salinidad desde agua dulce hasta hipersalina, generalmente se encuentra en aguas costeras, asociado a arrecifes y también en la Laguna de Términos, ríos Papaloapan y Coatzacoalcos.



Uso de modelos de nicho ecológico en la distribución potencial de la ictiofauna de Tabasco.



32. Especie: ***Diapterus auratus* (Daur), Mojarra guacha**

Familia: Gerreidae

Biología y hábitat: habita aguas costeras especialmente en lagunas y manglares, aunque también en fondos marinos de arena vegetados.



33. Especie: ***Atractosteus tropicus* (Atro), Pejelagarto**

Familia: Lepisosteidae

Biología y hábitat: habita los ríos Coatzacoalcos y Usumacinta, en estanques, lagos y secciones del río de movimiento lento. Se encuentra a menudo en aguas cálidas estancadas de tierras bajas. Pueden verse en la superficie del agua con apariencia de troncos flotantes. Entran en los lagos poco profundos al comienzo de la temporada seca para desovar y se sabe que se reproducen también en junio y julio, cuando las lluvias son más fuertes y los ríos inundan la vegetación ofreciendo un hábitat ideal para el desove. Los padres dejan una gran masa gelatinosa de huevos en la vegetación inundada de aguas poco profundas y regresan al río.

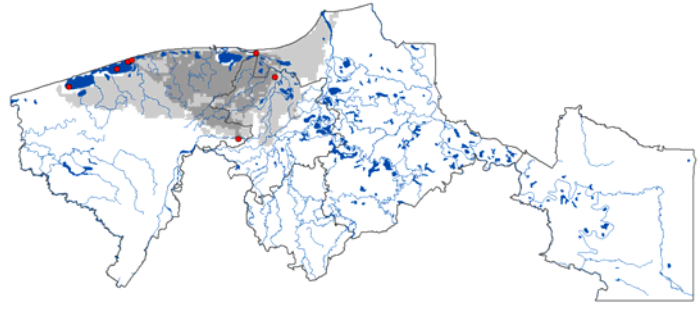
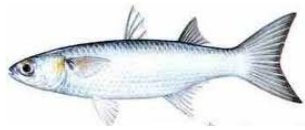




34. Especie: ***Mugil curema* (Mcur), Lisa blanca**

Familia: Mugilidae

Biología y hábitat: especie catádruma, que se encuentra en aguas desde dulce hasta marina. Habita costas arenosas y estanques litorales, en estuarios y lagunas salobres con fondo de barro. Los juveniles habitan zonas costeras en estuarios y lagunas. Esta especie puede ser encontrada en arrecifes de coral.

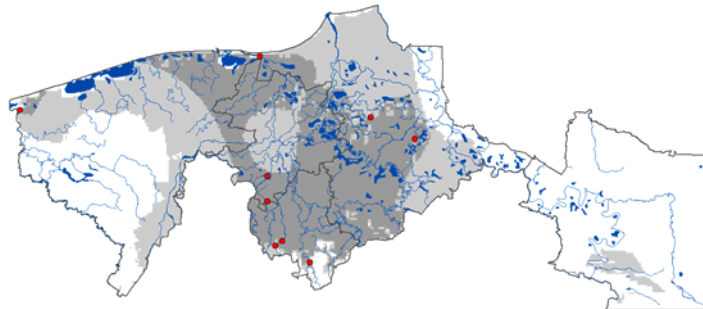
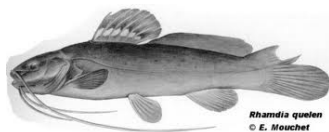


35. Especie: ***Rhamdia quelen* (Rque), Juil descolorido**

Familia: Pimelodidae

Biología y hábitat: especie dulceacuícola, que se encuentra en arroyos litorales, sobre fondos arenosos cubiertos de hojas muertas. Habita también lagos y ríos, pero prefiere ríos de corriente muy leve.

Categoría de amenaza: protección especial.



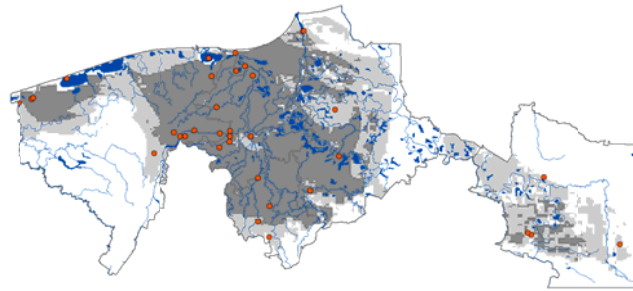
36. Especie: ***Belonesox belizanus* (Bbel), Picudito**

Familia: Poeciliidae

Biología y hábitat: especie no migratoria de aguas dulces y salobres. Se presenta en canales con maleza y toleran estar en aguas con poco oxígeno y salinidad hasta 40 ppm.



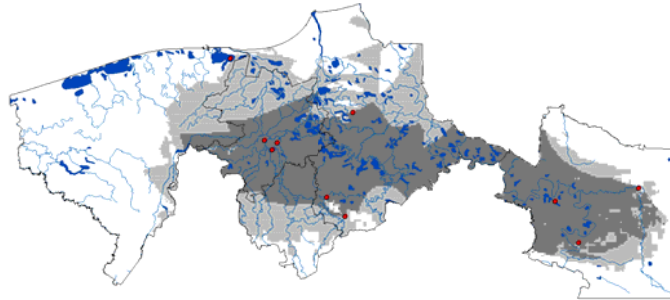
...Uso de modelos de nicho ecológico en la distribución potencial de la ictiofauna de Tabasco.



37. Especie: ***Carlhubbsia kidderi* (Ckid), Guayacón de Champotón**

Familia: Poeciliidae

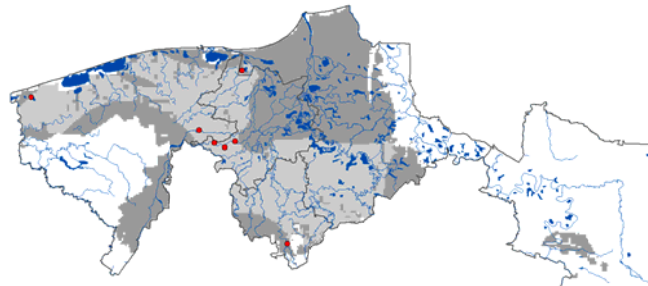
Biología y hábitat: pelágico de agua dulce, no migratorio, habita aguas quietas o con movimiento, en la orilla lagunas, estanques y ríos. Se encuentra en la cuenca de los ríos Grijalva, Usumacinta y Champotón.



38. Especie: ***Gambusia echeagarayi* (Gech), Guayacón Maya**

Familia: Poeciliidae

Biología y hábitat: especie de agua dulce, bentopelágico que se encuentra en la cuenca de los ríos Tonalá y Michol en Chiapas.



39. Especie: ***Gambusia sexradiata* (Gsex), Guayacón del Sureste**

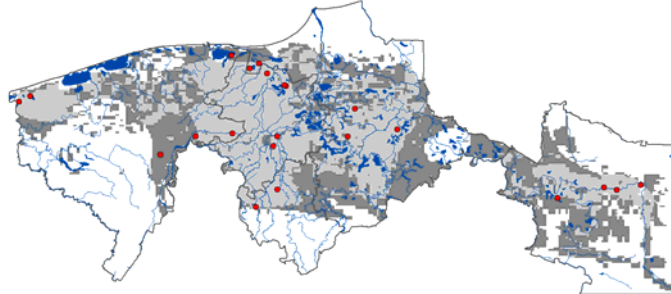
Familia: Poeciliidae

Biología y hábitat: habita aguas dulces y salobres. Por lo general se encuentran cerca de la costa donde la vegetación está presente en hábitats de estanque y río. Su distribución va desde el río



...Uso de modelos de nicho ecológico en la distribución potencial de la ictiofauna de Tabasco.

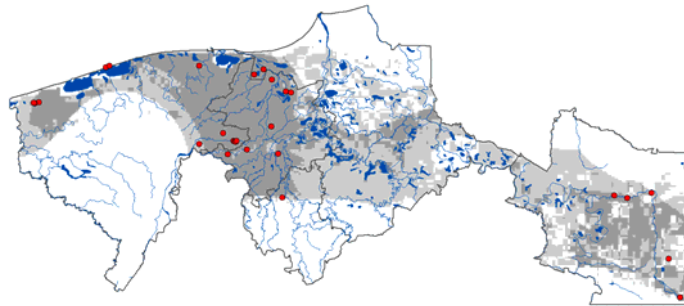
Nautla, al norte de Veracruz, a lo largo de la vertiente atlántica de Campeche, en la vertiente Atlántica en los estados de Oaxaca y Chiapas, Península de Yucatán a Quintana Roo, También se encuentra en la cuenca del río Usumacinta en Guatemala y en islas aisladas en la región de Petén.



40. Especie: ***Gambusia yucatana* (Gyuc), Guayacón yucateca**

Familia: Poeciliidae

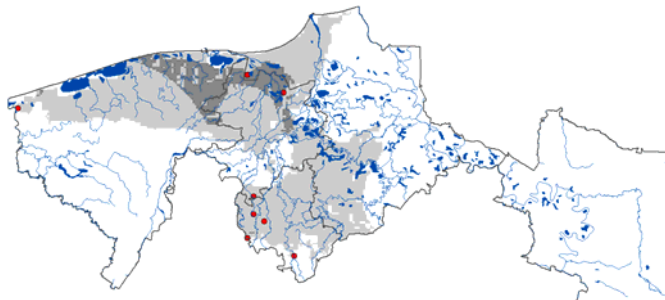
Biología y hábitat: especie no migratoria, que se distribuye en la parte más baja del río Coatzacoalcos hacia el este de Yucatán y en cenotes. Se le puede encontrar en agua dulce hasta marina.



41. Especie: ***Heterandria bimaculata* (Hbim), Guatopote manchado**

Familia: Poeciliidae

Biología y hábitat: duceacuícola, habita manantiales, arroyos, lagunas, ríos y charcas pantanosas. Aguas de poco movimiento.

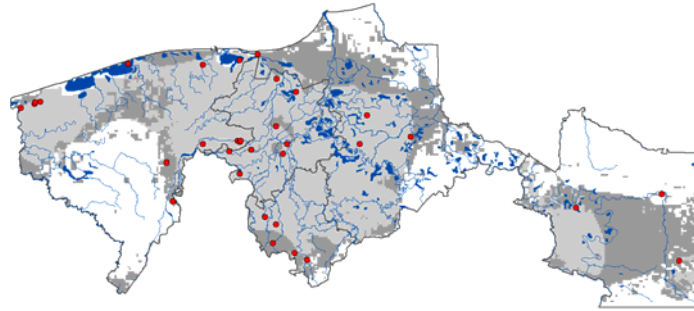




42. Especie: ***Poecilia mexicana* (Pmex), Topote del Atlántico**

Familia: Poeciliidae

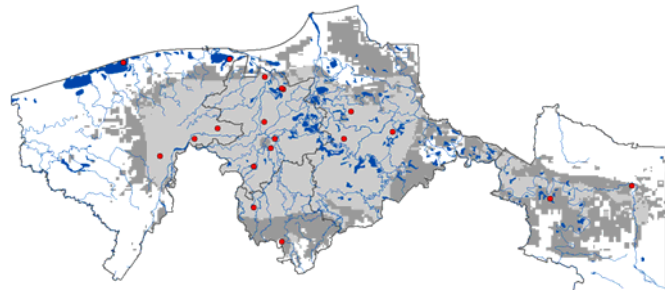
Biología y hábitat: no migratorio, habita agua dulce y salobre en lagunas costeras, estuarios, ríos y corrientes de tierras altas hasta los 600msnm. Se presenta en aguas cálidas y sus afluentes, canales, zanjas con maleza y estanques con corriente. Es considerado una plaga.



43. Especie: ***Poecilia petenensis* (Ppet), Topote lacandón**

Familia: Poeciliidae

Biología y hábitat: se distribuye desde el este de Tabasco hasta el norte de Chiapas, Campeche y Quintana Roo. No migratorio habita agua dulce y salobre de lagunas costeras, lagos, charcos, aguas lentas y manglares.



44. Especie: ***Priapella compressa* (Pcom), Guayacón de Palenque**

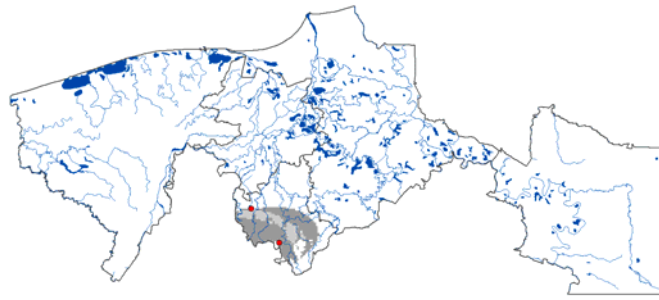
Familia: Poeciliidae

Biología y hábitat: habita flujos rápidos e n aguas torrenciales de agua dulce. Por lo general en aguas poco profundas cerca de 20 a 50 cm. Se alimenta de insectos. Se encuentra en el río Palenque.

Categoría de amenaza: especie amenazada.



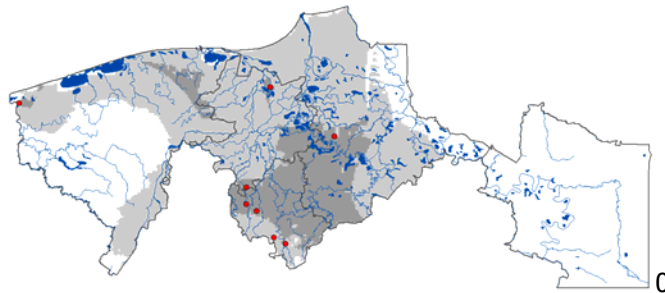
...Uso de modelos de nicho ecológico en la distribución potencial de la ictiofauna de Tabasco.



45. Especie: ***Xiphophorus helleri* (Xhel), Cola de espada**

Familia: Poeciliidae

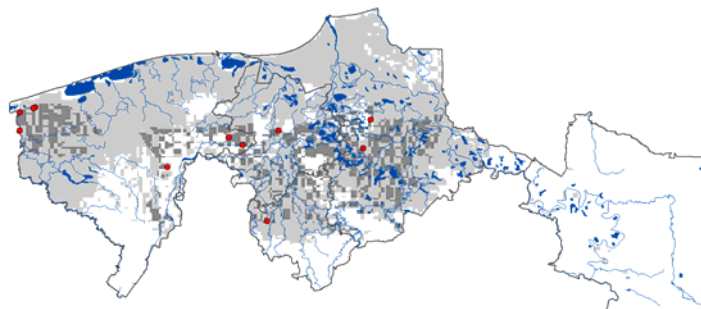
Biología y hábitat: bentopelágico, no migratorio, de agua dulce y salobre. Se encuentra principalmente en corrientes de flujo rápido, preferiblemente con mucha vegetación, también en corrientes cálidas y sus efluentes, en canales vegetados y estanques. Se distribuye en los ríos Grijalva y cuenca baja del Usumacinta.



46. Especie: ***Xiphophorus maculatus* (Xmac), Espada sureña**

Familia: Poeciliidae

Biología y hábitat: de agua dulce, no migratorio, se encuentra en arroyos cálidos, canales y zanjas con poco movimiento, fondo de limo y bancos de vegetación. También se le puede encontrar en arroyos y pantanos.





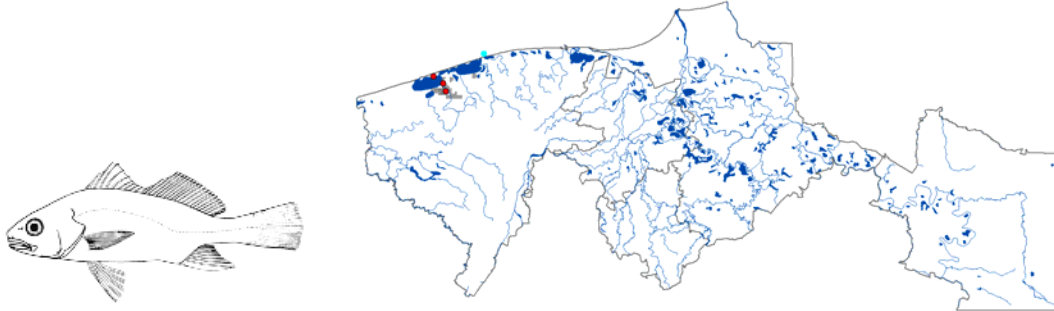


...Uso de modelos de nicho ecológico en la distribución potencial de la ictiofauna de Tabasco.

47. Especie: ***Bairdiella ronchus* (Bron), Ronco rayado**

Familia: Sciaenidae

Biología y hábitat: se encuentra en aguas costeras, marinas y salobres, sobre fondos de arena y fangosos.



48. Especie: ***Ophisternon aenigmaticum* (Oaen), Anguila falsa**

Familia: Synbranchidae

Biología y hábitat: especie demersal de agua dulce y salobre, se encuentra en diferentes tipos de hábitat como pantanos, planos inundables, cuevas, estanques fangosos de aguas quietas hasta corrientes de aguas claras y grandes cuerpos de agua como lagos.

