



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Variación periódica en la dinámica poblacional del pez
vivíparo *Poeciliopsis gracilis*: implicaciones para su
conservación**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

Irene Zapata Morán



**DIRECTOR DE TESIS:
Dr. José Jaime Zúñiga Vega
2015**



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno
Zapata
Morán
Irene
57 82 79 37
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
307290159
2. Datos del tutor
Dr.
José Jaime
Zúñiga
Vega
3. Datos del sinodal 1
M. en C.
David
Salinas
Torres
4. Datos del sinodal 2
M. en C.
Patricia de Lourdes
Frías
Álvarez
5. Datos del sinodal 3
M. en C.
Gabino
De la Rosa
Cruz
6. Datos del sinodal 4
Biól.
Fernando
Córdova
Tapia
7. Datos del trabajo escrito
Variación periódica en la dinámica poblacional del pez vivíparo *Poeciliopsis gracilis*: implicaciones para su conservación.
62p
2015

Agradecimientos académicos

A la Universidad Nacional Autónoma de México.

A la Facultad de Ciencias.

A mi asesor y gran amigo J. Jaime Zúñiga-Vega.

Al proyecto de investigación científica básica número 129675 financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología: "El significado adaptativo de la superfetación en peces vivíparos de la familia Poeciliidae".

A los jurados que revisaron mi tesis: M. en C. David Salinas Torres, M. en C. Patricia de Lourdes Frías Álvarez, M. en C. Gabino De la Rosa Cruz y al Biól. Fernando Córdova Tapia.

A los profesores del taller: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, Dra. María Teresa Valverde Valdés, Dr. Carlos Martorell Delgado, Dr. Eduardo Alberto Pérez García, Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders, Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza y Dr. J. Jaime Zúñiga Vega.

A Luis Felipe Vázquez Vega e Israel Solano Zavaleta, quienes apoyaron en campo.

A los siguientes técnicos académicos por su apoyo logístico: M. en C. Ignacio Andrés Morales Salas, M. en C. Estela Pérez Cruz, Biól. Edgar Ávila Luna, Dr. Pedro Eloy Mendoza Hernández, M. en C. Beatriz Zúñiga Ruiz, M. en C. María Eugenia Muñiz Díaz de León, M. en C. José Luis Bortolini Rosales y Biól. Marco Antonio Romero Romero.

Al grupo de trabajo de Ecología Evolutiva y Demografía Animal: Patricia Frías Álvarez, Paulina Quetzalli García Avilés, Diana Karina Villa Meza, Alejandro Molina Moctezuma, Ana Laura Hernández Rosas, Nabila Saleh Subaie y Claudia Olivera Tlahuel.

Agradecimientos personales

A Martha, mi madre, por todo su compromiso, su energía y amor.

A mi padre, porque de él aprendí disciplina y me contagió las ganas de siempre aprender más.

A mis tías que siempre han estado ahí en las buenas y en las malas.

A mis primos por su alegría y consuelo.

A Julio, por todo el amor y apoyo.

A mi compañía fiel: LHO.

A todos los grandes amigos que conocí en esta aventura, que me guiaron y apoyaron.

ÍNDICE DE CONTENIDO

RESUMEN.....	2
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN.....	4
ANTECEDENTES	9
Diversidad ictiofaunística de México	9
Causas de la pérdida de biodiversidad dulceacuícola	11
Herramientas demográficas para la conservación de especies	13
JUSTIFICACIÓN.....	17
OBJETIVO GENERAL.....	17
HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	18
MÉTODOS.....	20
Especie de estudio	20
Sitio de estudio	22
.....	23
Métodos de campo.....	23
Estimación de las tasas vitales: supervivencia y crecimiento	25
Estimaciones de fecundidad.....	27
Matrices de proyección poblacional	28
Análisis periódico.....	33
RESULTADOS.....	35
Variación estacional en supervivencia y crecimiento	35
Tasas de supervivencia y transición.....	37
Tasas de fecundidad.....	38
Dinámica de la población	40
Análisis periódico.....	41
DISCUSIÓN.....	44
Tasas vitales de <i>Poeciliopsis gracilis</i>	44
Dinámica poblacional de <i>Poeciliopsis gracilis</i>	47
Variación periódica en la dinámica poblacional de <i>Poeciliopsis gracilis</i>	47
Acciones potenciales para la conservación de <i>Poeciliopsis gracilis</i>	49
CONCLUSIONES.....	50
BIBLIOGRAFÍA.....	52

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Descarga de aguas residuales en México.....	12
Tabla 2. Principales modelos ajustados a los datos de marcaje-recaptura.....	36
Tabla 3. Tasas de supervivencia y crecimiento.....	37
Tabla 4. Tamaños de puesta promedio y frecuencia de hembras reproductivas.....	39
Tabla 5. Matrices de proyección poblacional.....	41
Figura 1. Distribución geográfica de <i>Poeciliopsis gracilis</i>	20
Figura 2. Foto de <i>Poeciliopsis gracilis</i>	21
Figura 3. Sitio de estudio.....	23
Figura 4. Esquema de combinación de colores y posición de marcas.....	24
Figura 5. Ciclo de vida de <i>Poeciliopsis gracilis</i>	29
Figura 6. Matriz de proyección poblacional de <i>Poeciliopsis gracilis</i>	30
Figura 7. Gráfica de los tamaños de puesta promedio.....	39
Figura 8. Sumas de las elasticidades periódicas.....	43

“...existe un problema ambiental que, a largo plazo, sobrepasa en importancia a todos los demás: la pérdida de la diversidad biológica de nuestro planeta, esa riqueza de especies, ecosistemas y procesos ecológicos que convierten a la Tierra en el único lugar del universo donde sabemos con certeza que existe vida. Esta diversidad biológica es nuestro principal recurso natural- nuestro capital biológico en el banco del mundo- sobre todo porque su pérdida sería irreversible.”

Mittermeier y Goettsch 1992

RESUMEN

La biodiversidad de los ecosistemas de agua dulce es un recurso natural invaluable que es prioritario conocer y proteger. El conocimiento demográfico de las especies de agua dulce es indispensable para proponer estrategias de manejo y conservación. En este estudio se examinó la dinámica poblacional del pez vivíparo *Poeciliopsis gracilis* a lo largo de un periodo anual utilizando matrices de proyección poblacional. En particular, en el presente estudio se utilizó matrices y elasticidades periódicas. Las especies que viven en sistemas de agua dulce por lo general se encuentran en ambientes marcadamente estacionales y se ven sometidas a fluctuaciones cíclicas en la temperatura, en la precipitación, en el volumen y en la velocidad de la corriente de agua, las cuales pueden modificar sus características demográficas. Los datos fueron obtenidos mediante un experimento de marcaje y recaptura en un tributario del río Coatzacoalcos, en Oaxaca, México. Los resultados revelan que la población se encuentra numéricamente estable. La importancia relativa de las etapas de desarrollo y los distintos procesos demográficos para la tasa de crecimiento poblacional difiere entre las distintas temporadas del año. En la temporada seca y fría la producción de crías es la que tiene mayor importancia para la población. En la temporada seca y cálida el crecimiento de los jóvenes es la tasa vital que contribuye en mayor medida al crecimiento poblacional. Finalmente, en la temporada de lluvias la supervivencia de los adultos es el proceso demográfico con mayor importancia. Estos resultados permiten entender la dinámica poblacional de *P. gracilis* en un ambiente marcadamente estacional. Esta información podría ser utilizada para guiar acciones futuras de conservación y manejo.

ABSTRACT

Biodiversity of freshwater ecosystems is a valuable natural resource that we must understand and protect. Demographic knowledge of freshwater species is essential to propose management and conservation strategies. In this study, I examined the population dynamics of the viviparous fish *Poeciliopsis gracilis* throughout a year using population projection matrices. In particular, I used periodic matrices and elasticities. Species inhabiting freshwater systems experience seasonal and cyclical changes in temperature, rainfall, volume and velocity of the water current, which might affect their demographic rates. I collected data from a capture-mark-recapture experiment conducted in a small tributary to the Coatzacoalcos River, in Oaxaca, Mexico. The results revealed that this population is numerically stable. The relative importance of the ontogenetic stages and of the different demographic processes for the rate of population growth differed between seasons. During the dry and cold season the production of offspring had the largest contribution to the population. During the dry and warm season the growth of juveniles was the vital rate that contributed the most to the rate of population growth. Finally, during the rainy season the survival of adults was the most important demographic rate. These results provide insight on the population dynamics of *P. gracilis* in a markedly seasonal environment. This information could be used to guide future conservation and management actions.

INTRODUCCIÓN

La principal causa de los problemas a los que se enfrentan los ecosistemas acuáticos del mundo es el impacto antropogénico. Una de sus más graves consecuencias es la pérdida de las especies que habitan en ellos (Chapin III *et al.* 2000). En México, la principal causante de la pérdida de especies dulceacuícolas son la aridez, el deterioro del hábitat, el agotamiento del agua, la introducción de especies exóticas con fines piscícolas, la contaminación, la falta de manejo regional de poblaciones pequeñas o en declive (Contreras-Balderas *et al.* 2003). Debido a lo anterior, muchas especies de peces de agua dulce han desaparecido localmente y se encuentran en riesgo de extinción (Abell *et al.* 2000). Con los años, esta situación se ha ido incrementando en nuestro país. Por ejemplo, en los años sesentas cuatro especies de peces fueron reportadas como extintas y 36 especies se declararon en riesgo (de la Vega-Salazar 2003). En 1993, el número era presumiblemente mayor a 135 especies amenazadas y al menos 16 especies extintas (de la Vega-Salazar 2003). En el 2003, Contreras-Balderas *et al.* reportaron que de 506 especies conocidas de peces dulceacuícolas, 169 se encontraban en algún nivel de riesgo y 25 se consideraban extintas. Actualmente, la Norma Oficial Mexicana de protección ambiental a especies nativas de México (NOM-059-SEMARNAT-2010, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales 2010), reporta que 13 especies de peces dulceacuícolas están extintas y 180 especies se encuentran bajo alguna categoría de riesgo. Por otra parte, la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés) reporta para México 19 especies dulceacuícolas extintas y 95 bajo alguna categoría de riesgo (IUCN 2014).

En estudios realizados por el Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático, se identificaron y regionalizaron 393 cuencas hidrográficas en todo el territorio mexicano (Cotler 2010; Garrido *et al.* 2010). En dichos estudio se reporta que en México la riqueza hídrica superficial se encuentra concentrada solo en siete sistemas, los cuales contribuyen con el 65% del agua total del país. Dos de estos sistemas se originan en el Pacífico: Balsas y Santiago; cinco de estos sistemas tienen su origen en el Golfo de México: Grijalva-Usumacinta, Papaloapan, Pánuco, Coatzacoalcos y Tonalá. Estos últimos sistemas, además de otros 58 que también se encuentran a lo largo del Golfo de México, presentan fuertes presiones antropogénicas. Estas presiones son principalmente la extracción de agua para uso humano (en algunas regiones asciende hasta 40% del recurso disponible), la descarga de aguas residuales, la alteración ecohidrológica y la pérdida de vegetación (Cotler 2010; Garrido *et al.* 2010).

Particularmente, la cuenca del río Coatzacoalcos experimenta un grave deterioro. Uno de los principales problemas a los que se enfrenta esta cuenca es la pérdida de vegetación natural, la cual asciende de 10,000 a 20,000 ha por año (Cuevas *et al.* 2010). La vegetación juega un papel fundamental al interior de las cuencas hídricas ya que mantiene la calidad del agua, regula la cantidad y periodicidad de los cauces, infiltra agua para recargar los acuíferos, captura CO₂, controla inundaciones y es refugio y proveedor de recursos para la fauna (Cuevas *et al.* 2010).

Otro problema al que está sujeta la cuenca del río Coatzacoalcos es la constante presión existente sobre el recurso hídrico, lo que conlleva a la alteración de los flujos de agua (disminución, desviación, represamiento o el agotamiento

total del caudal). La cuenca del río Coatzacoalcos se encuentra en una región donde la marginación social es alta y existe una evidente carencia de políticas públicas con respecto al cuidado del medio ambiente (Anzaldo, Barrón y Prado 2010). Por lo anterior, el porcentaje de aguas residuales sin tratamiento que se vierten a la cuenca del río Coatzacoalcos es mayor al 80% (Bunge 2010).

Abell *et al.* (2000) reportan para esta cuenca una gran riqueza de peces: 58 especies habitan la cuenca, de las cuales 18 son endémicas de México. Estos autores también estiman que si no se toman medidas inmediatas para preservar las especies actuales, el grado de amenaza que sufrirá la biodiversidad de la cuenca del río Coatzacoalcos para el año 2020 será alta. Lo anterior, se debe al grado de fragmentación del hábitat, el efecto de las especies introducidas y la explotación directa de especies dulceacuícolas.

Para poder aplicar estrategias de conservación en poblaciones de especies en riesgo de extinción, es imprescindible conocer su dinámica poblacional (Ezard *et al.* 2010). El estudio de la dinámica poblacional radica en conocer el número de organismos que conforman la población y entender cómo cambia su tamaño en el transcurso del tiempo (Lemos-Espinal, Rojas-González y Zúñiga-Vega 2005). De esta forma, los estudios demográficos permiten conocer si el tamaño de la población de interés está aumentando, disminuyendo o si se mantiene estable (Williams, Nichols y Conroy 2002; Skalski, Ryding y Millspaugh 2005). Además, a través de este tipo de estudios es posible identificar las fases del ciclo de vida que son críticas para la permanencia de las poblaciones naturales (De Kroon *et al.* 1986; De Kroon, Van Groenendael y Ehrlén 2000; Caswell 2001).

Debido a que las características demográficas varían notablemente a lo largo del tiempo (e.g. entre años y entre estaciones de un mismo año), una completa caracterización poblacional con fines de conservación o manejo debe tomar en cuenta dicha variación (Caswell y Trevisan 1994; Mandujano *et al.* 2001; Boyce *et al.* 2006). Actualmente, existen herramientas para llevar a cabo análisis finos de la dinámica poblacional. Existen modelos demográficos de tipo estocástico y periódico, los cuales permiten comprender la forma en la que los cambios temporales en el ambiente generan cambios en la dinámica de las poblaciones (Lemos-Espinal *et al.* 2005). Además, a través de estos modelos se pueden predecir las consecuencias que tendrán diferentes escenarios ambientales sobre las probabilidades de persistencia de las poblaciones que habitan en ambientes variables (Lemos-Espinal *et al.* 2005).

México es un país que presenta una gran variabilidad climática debido a su posición geográfica y a su compleja topografía (Toledo 2006). Dicha complejidad da como resultado regímenes temporales de lluvias y temperaturas, lo que a su vez condiciona la dinámica de las cuencas hidrogeográficas de nuestro país (Toledo 2006). Dentro de un periodo anual tenemos una temporada seca fría (octubre, noviembre, diciembre, enero y febrero), una temporada seca cálida (marzo, abril y mayo), y una marcada temporada de lluvias (junio, julio, agosto y septiembre). En los ríos, esta estacionalidad se refleja en el incremento de sus caudales durante la época de lluvias y en un decremento notable del volumen de agua a lo largo de las dos temporadas secas (Lowe-McConnell 1969; Grossman *et al.* 1998). Esta variabilidad ambiental puede influir en los cambios demográficos que sufren las poblaciones de organismos de agua dulce a lo largo del ciclo anual.

Por lo tanto, es necesario analizar los cambios periódicos que experimentan las poblaciones de sistemas dulceacuícolas de México para poder comprender sus tendencias a corto y largo plazo.

El presente estudio se llevó a cabo con la finalidad de conocer las tasas vitales (tasas de supervivencia, crecimiento y fecundidad) y su variabilidad a lo largo de un año, de una población de *Poeciliopsis gracilis*, un pez vivíparo endémico de México localizado particularmente en las cuencas de los ríos Papaloapan y Coatzacoalcos, y perteneciente a la familia más diversa de peces dulceacuícolas de México (familia Poeciliidae) (Miller, Minckley y Norris 2009). *P. gracilis* presenta, además de destrucción de su hábitat, presiones antropogénicas directas ya que son utilizados como alimento humano, como peces de ornato y como fuente de alimento para otros animales que las personas mantienen en cautiverio. A través de matrices de proyección poblacional se estimó la tasa de crecimiento de una población perteneciente a la cuenca del río Coatzacoalcos. Adicionalmente, a través de un análisis demográfico periódico de esta especie se logró identificar la fase del ciclo de vida que contribuye más a la tasa de crecimiento de la población y en qué fase del ciclo anual (secas frías, secas cálidas o lluvias) ocurre esa mayor contribución. Esta información puede ser utilizada como base para plantear futuras estrategias de manejo para la conservación de la especie o de varias especies de la familia Poeciliidae que tienen atributos biológicos y ecológicos similares a *P. gracilis*.

ANTECEDENTES

Diversidad ictiofaunística de México

Junto con Brasil, Colombia e Indonesia, México se encuentra en los primeros lugares de las listas de riqueza de especies (Koleff & Soberón 2008). Ocupa el primer lugar en el mundo en riqueza de reptiles, el segundo en mamíferos y el cuarto en anfibios y plantas. Además, nuestro país se distingue por contar con una gran cantidad de especies distribuidas exclusivamente dentro de sus límites geopolíticos, es decir, son especies endémicas de México (Koleff y Soberón 2008). Se registran más de 1200 especies de fanerógamas y más de 900 especies de vertebrados endémicos de México, de los cuales destacan los anfibios (Neyra-González y Durand-Smith 1998). Los peces de agua dulce son sumamente importantes en estudios de zoogeografía, ya que no pueden salir de las cuencas en que se hallan limitados de manera natural (de la Vega-Salazar 2003). Esto se traduce en la presencia de muchas especies endémicas de nuestro país (Morrone 2005) y, desafortunadamente, en un riesgo muy alto de extinción de estas especies debido a lo restringido de su hábitat (Ceballos *et al.* 2009).

Estados Unidos y Canadá, tienen 792 especies de peces dulceacuícolas. México, siendo la quinta parte del área continental de Estados Unidos, posee alrededor de 47 familias y 506 especies de este grupo de animales (de la Vega-Salazar 2003). Esto representa que cerca del 60% de las especies de peces dulceacuícolas de América del Norte y el 6% de las especies de peces dulceacuícolas conocidas en el planeta se encuentran en México. Estas cifras

reflejan la importancia de la ictiofauna existente en México debido a la riqueza de especies y, recalcando, al gran número de endemismos (de la Vega-Salazar 2003).

Además, México cuenta con un prominente número de ríos. Hay aproximadamente 50 ríos principales en donde fluye el 87% de escurrimiento superficial en la república y las cuencas abarcan el 65% de la superficie continental de nuestro país (Garrido *et al.* 2010; Comisión Nacional del Agua 2012). Entre las principales cuencas con mayor número de especies de peces dulceacuícolas endémicas en México se encuentran: el río Lerma – Santiago con 57 especies en total, de las cuales el 58% son endémicas; el Usumacinta - Grijalva con 72 especies y 36% de endemismos; y el Pánuco con 75 especies y 30% de endemismos (Aguilar 2003; de la Vega-Salazar 2003). En la cuenca del río Coatzacoalcos existen un total de 58 especies de peces de las cuáles 31% son endémicas de México (Abell *et al.* 2000).

De acuerdo con Miller *et al.* (2009) en México existen alrededor de 47 familias y 495 especies de peces de agua dulce. De ellas, la familia Poeciliidae es la que presenta una mayor riqueza: 81 especies (16% del total de especies). La segunda familia con más especies en México es la Cyprinidae, con un total de 77 especies (15%). En tercer lugar está la familia Cichlidae con un total de 48 especies (10%). Seguida de la familia Cyprinodontidae la cual cuenta con 45 especies (9%) (Miller *et al.* 2009).

Las familias de peces dulceacuícolas que tienen mayores problemas de conservación en México son las familias Cyprinidae, Poeciliidae, Cyprinodontidae

y Goodeidae (Contreras-Balderas *et al.* 2003; Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales 2010; IUCN 2014). Con respecto a la familia Poeciliidae la NOM-059-SEMARNAT-2010 establece que de las 81 especies, 4 se encuentran bajo protección especial, 8 amenazadas y 9 en riesgo de extinción. De estas especies enlistadas 18 son endémicas de México. La IUCN (2014) reporta 5 especies de poecílicos en vulnerabilidad, 2 especies en riesgo de extinción, 4 especies en riesgo crítico de extinción y una especie extinta.

Causas de la pérdida de biodiversidad dulceacuícola

La contaminación es un causante sumamente importante de la pérdida de especies dulceacuícolas (Naranjo *et al.* 2009). Ésta se presenta cuando el agua pierde calidad, tanto física como química y se da principalmente por la descarga de aguas residuales. Según la NOM-001-ECOL-1996 las aguas residuales son “las aguas de composición variada provenientes de las descargas de usos municipales, industriales, comerciales, de servicios, agrícolas, pecuarios, domésticos, incluyendo fraccionamientos y en general de cualquier otro uso, así como la mezcla de ellas”.

Otra de las causas de la pérdida de biodiversidad, más cercana a nuestra vida diaria, es la extracción y utilización del agua con fines humanos. Esta acción trae como consecuencia la pérdida del hábitat de las especies dulceacuícolas (Challenger y Dirzo 2009). La extracción y utilización del agua en México ha sido creciente, y como consecuencia se ha dado mayor descarga de aguas residuales. En la tabla 1 se muestra la cantidad de aguas residuales que se generaron a nivel nacional en los años 1980, 2001 y 2013 (Loa-Loza *et al.* 1998; Comisión Nacional

del Agua 2003, 2014). En la tabla 1, se refleja una considerable tendencia a aumentar la producción de aguas residuales a lo largo del tiempo y el mal manejo de aguas residuales en el país. Lo que conlleva a la gran contaminación que sufren los cuerpos acuícolas, sobre todo los ríos.

Tabla 1. Descarga promedio de aguas residuales vertidas a los cuerpos de agua por población e industrias a nivel nacional en los años 1980, 2001 y 2013 (*Loa-Loza et al. 1998; **Comisión Nacional del Agua 2003, *2014).**

Descarga (m³/seg)	1980*	2001**	2013***
Población	126.6	252	230.2
Industria	84.4	171	210.3
Total	211	423	440.5

La cuenca del río Coatzacoalcos se encuentra altamente contaminada por agroquímicos, residuos sólidos y coliformes fecales derivados de la agricultura, ganadería y urbanización: el porcentaje de aguas residuales sin tratamiento que se vierten a la cuenca del río Coatzacoalcos es mayor al 80% (Bunge 2010). La cuenca también se encuentra amenazada principalmente por la deforestación y los cambios en el paisaje (Abell et al. 2000): la pérdida de vegetación natural en la cuenca del río Coatzacoalcos asciende de 10,000 a 20,000 ha por año (Cuevas et al. 2010). Además, la cuenca presenta problemas de introducción de especies exóticas para la acuicultura u otros propósitos (Abell et al. 2000). Todo lo anterior, se debe principalmente a que esta cuenca se encuentra en una región donde la

marginación social es alta y existe una evidente carencia de políticas públicas con respecto al cuidado del medio ambiente (Anzaldo, Barrón y Prado 2010).

Pese a que la problemática de la pérdida de biodiversidad de peces dulceacuícolas fue reportada desde los sesentas, se puede observar que el problema no ha disminuido, por el contrario, se encuentra en aumento (Contreras-Balderas *et al.* 2003). La cuenca del río Coatzacoalcos presenta una gran riqueza de especies de peces (58 especies nativas y 18 endémicas de México, Abell *et al.* 2000), las cuales se encuentran en constante riesgo por el mal uso que se da a la cuenca. Por todas las razones mencionadas anteriormente es importante conocer el estado de conservación de las especies dulceacuícolas, como las especies de peces de la cuenca del río Coatzacoalcos.

Herramientas demográficas para la conservación de especies

Existen herramientas de análisis demográfico que son adecuadas para la conservación de especies (Williams *et al.* 2002). Por ejemplo, las matrices de proyección poblacional (Caswell 2001) son herramientas analíticas que resumen las tasas vitales de los organismos (tasa de crecimiento, supervivencia y reproducción) y que calculan la tasa de crecimiento de las poblaciones. Derivados de estas matrices también existen los análisis de sensibilidad y elasticidad que identifican las tasas vitales y las fases del ciclo de vida de los organismos que son clave para la permanencia de las poblaciones (De Kroon *et al.* 1986, 2000). Por lo tanto, estos análisis pueden proveer las bases necesarias para implementar planes de conservación y manejo (Lemos-Espinal *et al.* 2005). Además, existen herramientas que permiten conocer cómo se comportan las poblaciones en

ambientes que varían a lo largo del tiempo, tales como los ríos y lagunas que difieren en el nivel y caudal del agua entre estaciones (e.g. matrices periódicas y estocásticas; Bierzychudek 1982, 1999; Caswell y Trevisan 1994).

Entre los estudios demográficos sobre plantas con fines de conservación que se pueden encontrar en México, destacan los hechos con cactáceas. Podemos citar a Contreras y Valverde (2002) quienes elaboraron un estudio sobre la dinámica poblacional y una evaluación del estado de conservación de *Mammillaria crucígera*. En el 2002 se publicó otro estudio a manos de Esparza-Olguín, Valverde y Vilchis-Anaya donde evalúan el estado de conservación de un cactus columnar endémico del Valle de Tehuacán (*Neobuxbaumia macrocephala*); para este fin se utilizaron matrices de proyección poblacional y análisis de elasticidad. Dados los resultados de este estudio los autores proponen que *N. macrocephala* sea clasificada como especie rara con el fin de promover su conservación. En 2005 Martínez-Ballesté *et al.* realizaron un estudio demográfico de la palma Xa'an (*Sebal yapa*), la cual ha sido utilizada durante 300 años para la construcción tradicional de casas Mayas. Además esta palma se ha usado en tierras de pastoreo, milpas y jardines de casas. Estos usos son comúnmente pensados como sustentables, sin embargo existe poca evidencia que respalde esta creencia. Debido a lo anterior, los autores utilizaron matrices de proyección poblacional para cuatro poblaciones bajo distintos regímenes de uso, las que siguieron durante 3 años. El valor obtenido de la tasa de crecimiento poblacional (λ) en las cuatro poblaciones indica que, en efecto, el uso tradicional que se hace con esta planta es sustentable.

Dentro de los estudios demográficos enfocados en animales se encuentran principalmente los realizados en reptiles y anfibios. Por ejemplo, Zúñiga-Vega *et al.* (2007) estudiaron una población de lagartijas (*Xenosaurus grandis*), utilizando matrices de proyección poblacional para modelar su dinámica poblacional. Con este estudio se sugirió implementar futuros esfuerzos de conservación así como cambiar la categoría de conservación de la especie de “protección especial” a “amenazada”. Sobre un lagarto vivíparo llamado *Sceloporus grammicus* existe un estudio elaborado por Zúñiga-Vega, Méndez-de la Cruz y Cuellar en el 2008. En este trabajo se realizaron matrices de proyección poblacional y análisis de elasticidad donde se encontró que los adultos son los más importantes para la persistencia de la población. Otro estudio que se puede citar es el de Macip-Ríos *et al.* (2011). En él se analizaron dos poblaciones de la tortuga mexicana del fango (*Kinosternon integrum*) y se elaboraron matrices de proyección poblacional y análisis de elasticidad. Los resultados de este análisis permitieron incrementar la información que se tiene con respecto a las tortugas de regiones tropicales y subtropicales, con la finalidad de hacer posible una gestión prospectiva y planes de conservación exitosas sobre estos vertebrados.

Como ejemplos de estudios demográficos en peces se puede mencionar el realizado por Cortés en 1995 en el Golfo de México, donde analizó al tiburón conocido como *Rhizoprionodon terraenovae*. En este estudio se evaluaron aspectos básicos demográficos como mortalidad, natalidad y supervivencia además de un análisis de sensibilidad. Con ese estudio se demostró que el nuevo manejo de *R. terraenovae* propuesto por el Plan Federal para el Manejo (FMP por sus siglas en inglés) para los tiburones no está basado en el conocimiento

científico poblacional de la especie. En el estudio, el autor encontró que la pesca de ejemplares pequeños era lo que más afectaba a la población. Él argumenta que estadísticas más completas sobre la pesca combinadas con información biológica de la especie deberían ser usadas para reasignar el estatus de *R. terraenovae* en el FMP.

En peces de agua dulce encontramos distintos estudios demográficos principalmente con fines de conocimiento ecológico más que de conocimiento enfocado hacia la conservación de las especies. Entre éstos podemos citar al estudio elaborado por Johnson y Zúñiga-Vega (2009) en Costa Rica. En dicho trabajo se elaboraron matrices de proyección poblacional y se realizaron análisis de elasticidad. Con este estudio se demostraron vínculos importantes entre las tasas de depredación y la dinámica poblacional. Otro estudio realizado sobre una especie de pez de agua dulce lo llevaron a cabo García De León *et al.* (2001) en el cual se describen por primera vez aspectos ecológicos del catán (*Atractosteus spatula*) en la Presa Vicente Guerrero, Tamaulipas, México. Además de estos estudios existen varios que utilizan datos y herramientas demográficas para el conocimiento y manejo de especies de peces (Bonfil 1997; Márquez-Farías y Rosales-Juárez 2013; Molina-Moctezuma, Zúñiga-Vega y Espinosa-Pérez 2013; Callihan, Charlton y Buckel 2014; Hessenauer *et al.* 2014; Vandeperre *et al.* 2014; Yokouchi *et al.* 2014). Sin embargo, la cantidad de estudios demográficos con fines de conservación de peces de México es escasa. Esta situación es preocupante debido a dos factores importantes: la gran biodiversidad de peces dulceacuícolas y marinos con la que cuenta nuestro país y las amenazas que los

cuerpos de agua sufren día con día (Abell *et al.* 2000; Contreras-Balderas *et al.* 2003; de la Vega-Salazar 2003; Ceballos *et al.* 2009; Challenger y Dirzo 2009).

JUSTIFICACIÓN

Poeciliopsis gracilis es un pez vivíparo dulceacuícola, que habita desde el norte de Ciudad Cardel, Veracruz, hacia el sur del país, dentro de las cuencas de los ríos Papaloapan y Coatzacoalcos en Oaxaca y Veracruz (Miller *et al.* 2009). La especie ha sido introducida y se ha establecido en las cuencas de los ríos Pánuco y Balsas (Miller *et al.* 2009). Es decir, *Poeciliopsis gracilis*, habita una zona altamente contaminada. Además, este pez, pertenece a la familia de peces dulceacuícolas con mayor riqueza de especies en México (familia Poeciliidae: 81 especies); y es una de las 18 especies endémicas de México de esta familia. Por estas razones en la presente investigación se pretende conocer la demografía de una población de *P. gracilis*, y a través de esta información proponer estrategias a seguir para la elaboración de planes de manejo para su conservación.

OBJETIVO GENERAL

Describir las principales características demográficas de una población de *Poeciliopsis gracilis* así como su dinámica periódica a lo largo de un año con la finalidad de evaluar qué acciones de manejo tendrían un mayor impacto en programas futuros de conservación de la especie.

Para lograr este objetivo general se plantearon varios objetivos particulares:

1. Estimar las tasas vitales (crecimiento, supervivencia y reproducción) de *P. gracilis* y su variabilidad a lo largo del año.
2. Calcular la tasa de crecimiento de la población.
3. Examinar cuál es la fase del ciclo de vida que contribuye más al crecimiento de la población.
4. Examinar cuál es el impacto de la variación periódica en el ambiente (i.e. de la estacionalidad) sobre la dinámica poblacional de la especie.
5. Proponer una serie de acciones de manejo en diferentes momentos del año para conservar de manera eficiente a la especie.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

1. Dado el grado de deterioro de la cuenca del río Coatzacoalcos la población estudiada de *P. gracilis* se encuentra en declive.

Predicción: La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) será significativamente menor a uno (Caswell 2001).

2. De acuerdo con lo que se ha documentado para vertebrados en general, los adultos contribuyen significativamente en mayor proporción a la tasa de crecimiento de la población en comparación con otros estadios del ciclo de

vida (Heppell 2007; Mitrus 2008; Zúñiga-Vega *et al.* 2008; Macip-Ríos *et al.* 2011).

Predicción: Los valores de elasticidad periódica de la tasa de crecimiento poblacional serán más altos en las entradas correspondientes a los estadios adultos en comparación con las entradas que corresponden a los estadios jóvenes.

3. La marcada estacionalidad en la región genera variación estacional en las tasas vitales.

Predicción: las tasas vitales (tasas de supervivencia, de crecimiento y de fecundidad) serán estadísticamente distintas entre estaciones.

4. Dada la marcada estacionalidad de la región, las distintas tasas vitales contribuyen de manera diferencial a la tasa de crecimiento poblacional anual dependiendo de la estación del año.

Predicción: la elasticidad periódica de las diferentes tasas vitales será distinta entre estaciones (Caswell y Trevisan 1994).

MÉTODOS

Especie de estudio

Poeciliopsis gracilis es un pez vivíparo que habita en la vertiente del Atlántico, desde un arroyo a 20 km al norte de Ciudad Cardel en Veracruz y al sur hasta la cuenca del río Coatzacoalcos en Oaxaca y Veracruz (Figura 1). Esta especie se encuentra introducida y establecida en el río Pánuco en San Luis Potosí y Querétaro, y también en las cuencas del río Balsas en Guerrero, Michoacán y Morelos (Miller *et al.* 2009).

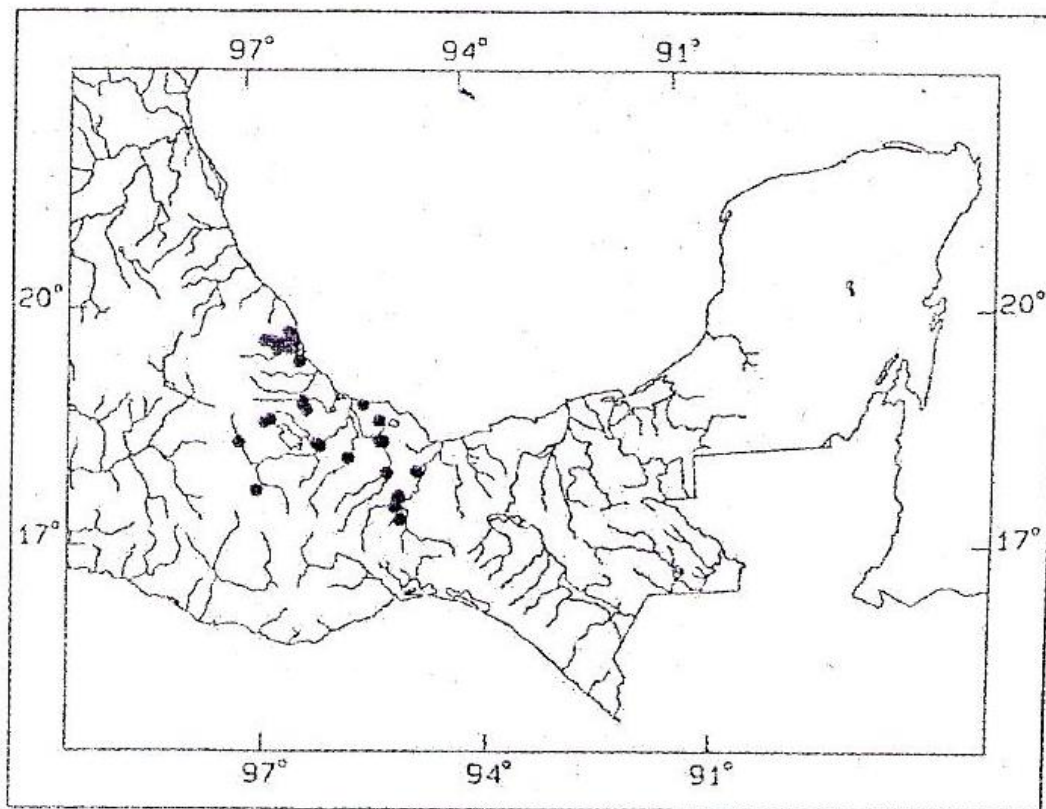


Figura 1. Distribución geográfica de *Poeciliopsis gracilis*. Tomado de Miller *et al.* 2009.

Poeciliopsis gracilis es un pez que presenta dimorfismo sexual. Las hembras son más grandes que los machos. Los machos tienen un órgano sexual llamado gonopodio el cual es una modificación de la aleta anal que permite la inseminación interna de las hembras (Figura 2; Contreras-MacBeath y Ramírez-Espinoza 1996).



Figura 2. Hembra (arriba) y macho (abajo) de *Poeciliopsis gracilis*.

De acuerdo con Miller *et al.* (2009) ésta especie se puede encontrar típicamente en aguas tranquilas de arroyos, estanques de inundación, lagunas, remansos y márgenes de ríos de tierras bajas, en agua clara o lodosas, con corriente nula a moderada. Se puede encontrar en ríos con diferentes tipos de sustratos, desde arcillas hasta rocas. La vegetación en los sitios donde habita suele ser escasa, aunque se encuentran comúnmente en lugares donde hay algas

verdes. No se encuentran en lugares con más de 60 cm de profundidad. La máxima longitud total (LP) conocida es de 73 mm.

Sitio de estudio

Dada la distribución de *P. gracilis* dentro del territorio mexicano, se eligió un sitio representativo de la región de la cuenca del río Coatzacoalcos para hacer el estudio poblacional. La población de estudio se encuentra en un río dentro del estado de Oaxaca con coordenadas N 17° 08' 59.2" y W 95° 07' 6.1" y con una altitud de 90 m s.n.m. (Figura 3). Este sitio presenta un clima cálido húmedo (Am, clasificación de Köppen modificada por García 1988) con vegetación de selva alta. En esta población *P. gracilis* se puede observar en gran abundancia. Existen claramente tres estaciones en esta zona de trabajo: seca fría, seca cálida y lluvias. En los últimos cinco años la temperatura mínima promedio durante la temporada seca fría (octubre, noviembre, diciembre, enero y febrero) fue de 16.22 °C, la temperatura máxima promedio fue de 29.18 °C, y la precipitación total promedio fue de 186.08 mm. Durante los meses correspondientes a la temporada seca cálida (marzo, abril y mayo) se reportó una temperatura mínima promedio de los últimos cinco años de 18.73 °C, una temperatura máxima promedio de 32.98 °C, y una precipitación total promedio de los cinco años de 90.72 mm. Para estos mismos años, se reportó durante la época de lluvias (junio, julio, agosto, septiembre) una temperatura mínima promedio de 20.13 °C, una temperatura máxima promedio de 31.08 °C, y una precipitación total promedio de 1,162.02 mm (Servicio Meteorológico Nacional).

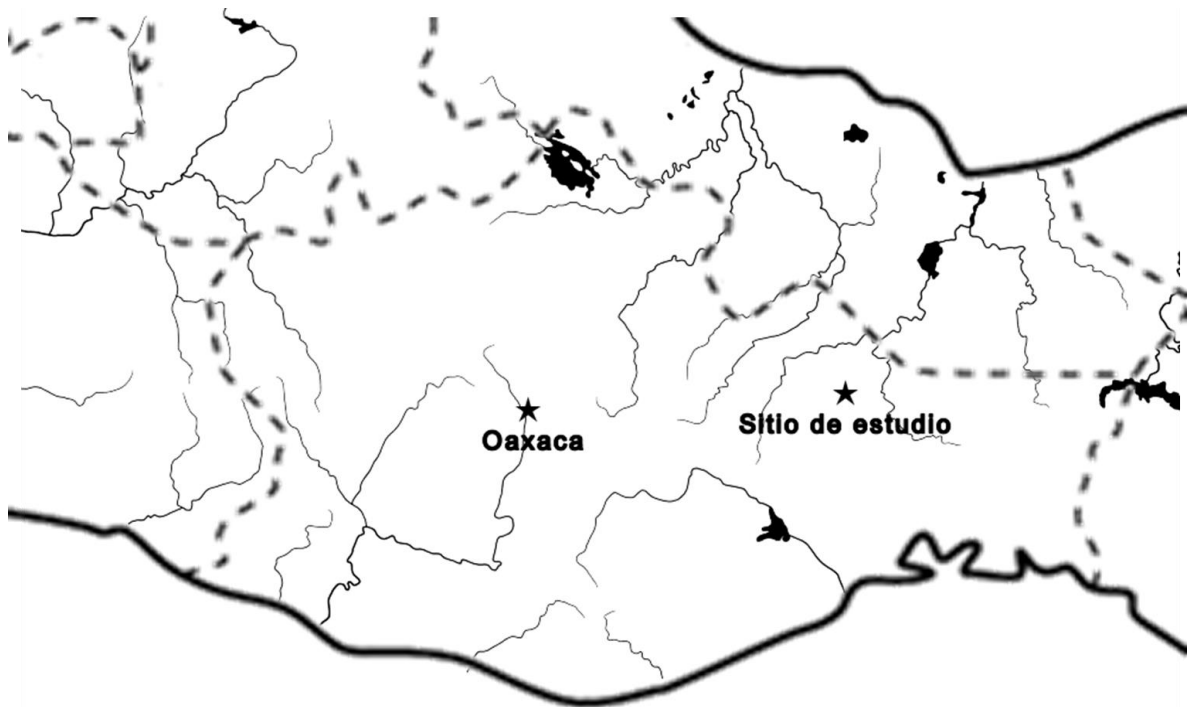


Figura 3. Sitio de estudio.

Métodos de campo

El sitio de estudio se visitó en la primera mitad del 2012 para recolectar hembras gestantes, con las cuales, posteriormente, se estimó la tasa de fecundidad de la población. Los peces capturados fueron anestesiados con metasulfonato de tricaina y sacrificados por inmersión en etanol al 95%. A partir de noviembre del mismo año y hasta junio del 2013 se realizaron visitas mensuales (cuatro días) al sitio para implementar un experimento de marcaje y recaptura. El experimento consistió en capturar la mayor cantidad de peces con una red llamada chinchorro durante un lapso de dos horas. Los organismos capturados

eran marcados o, en caso de que estos tuvieran marca, identificados para luego ser liberados en el mismo sitio de captura. Esto se realizó cada día durante los cuatro días consecutivos de visita mensual. El esfuerzo de muestreo fue el mismo en cada visita. El marcaje individual de los organismos fue a través de inyecciones de tinta hecha con base en elastómero de distintos colores (Northwest Marine Technology 2015). Los individuos fueron marcados individualmente en el pedúnculo caudal con base en distintas combinaciones de puntos de colores (Figura 4). Por medio de los organismos marcados que logran ser recapturados se estimaron distintos parámetros poblacionales como las tasas de crecimiento y supervivencia (Lebreton *et al.* 1992; Amstrup, McDonald y Manly 2005; Lemos-Espinal *et al.* 2005).

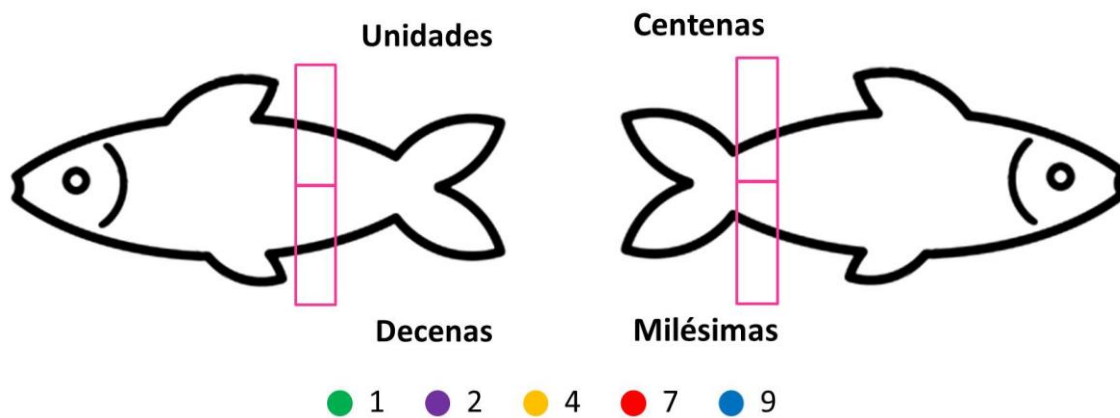


Figura 4. Esquema de combinación de colores y posición de marcas.

Estimación de las tasas vitales: supervivencia y crecimiento

Las tasas vitales corresponden a la supervivencia (ϕ), crecimiento (ψ) y fecundidad (F) (Morris & Doak 2002). Uno de los objetivos planteados para este estudio fue la realización de un análisis periódico, por lo cual, la estimación de las tasas vitales de la población se hizo de manera estacional (temporada seca fría, seca cálida y lluvias).

Para comprender la dinámica poblacional de *P. gracilis* se estructuró a la población de estudio en tres categorías de desarrollo con base en el tamaño de los organismos. La primera categoría son los jóvenes, organismos que tienen tallas desde 14 mm hasta 25 mm de longitud estándar (SL, por sus siglas en inglés). Esta categoría se caracteriza por no tener individuos reproductivos. La segunda categoría fue designada como adultos 1, los cuales comprenden tallas desde los 25.01 mm hasta los 41 mm SL. La última categoría asignada como adultos 2, contiene individuos con tallas mayores de los 41 mm SL. El individuo más grande capturado midió 62 mm SL.

Para estimar la supervivencia y crecimiento entre categorías de desarrollo se utilizó un método de máxima-verosimilitud implementado en el programa MARK (Lebreton *et al.* 1992; Nichols *et al.* 1992; White & Burnham 1999). Este programa calcula tres parámetros poblacionales, basados en diferentes categorías de desarrollo y en las historias de encuentro observadas (Brownie *et al.* 1993). Los parámetros son: tasa de supervivencia (ϕ), probabilidad de captura (p) y la tasa de crecimiento o transición entre categorías de desarrollo (ψ).

Estos tres parámetros pueden o no variar en función de distintos factores. Para el caso de esta investigación se consideró que ϕ , p y ψ pueden variar entre categorías de desarrollo (estadios), entre estaciones (secas frías, secas cálidas y lluvias) y en función de la combinación de estos dos factores. También se consideró la posibilidad de que los parámetros no variaran entre estadios ni entre estaciones (valor constante del parámetro). La combinación de estas fuentes de variación para ϕ , ψ y p resultó en un total de 64 modelos diferentes que fueron ajustados a los datos y comparados entre sí. Estos modelos representan las diferentes hipótesis acerca de la posible variación en los tres parámetros anteriores.

Para seleccionar el modelo que mejor se ajusta a los datos, se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC por sus siglas en inglés; Akaike 1973). El AIC es una medida de la verosimilitud y parsimonia de cada modelo. El modelo que tenga menor AIC es el modelo que mejor se ajusta a los datos. Una diferencia entre dos modelos en sus valores de AIC (ΔAIC) mayor a dos unidades indica que ambos modelos difieren en su ajuste a los datos. De estos dos modelos el de menor valor de AIC tiene un ajuste a los datos estadísticamente mayor (Burnham & Anderson 2002). También se calcularon los pesos Akaike para cada modelo (w_i). Este valor mide el apoyo relativo o peso que tiene cada modelo en los datos (Amstrup *et al.* 2005). Con base en estos pesos de Akaike fue posible calcular los promedios ponderados de la supervivencia, recaptura y las tasas de transición de los individuos entre los distintos estadios de desarrollo. Estas estimaciones de promedios ponderados de ϕ , ψ y p incorporan la incertidumbre en el proceso de selección del mejor modelo y, por lo tanto, consideran el apoyo relativo de cada

modelo al estimar valores promedio de ϕ , ψ y ρ . Por lo tanto, estos promedios ponderados son mas robustos que los derivados de cualquier modelo por sí solo (Johnson & Omland 2004).

Estimaciones de fecundidad

Para estimar la fecundidad se realizaron disecciones a las hembras colectadas durante las primeras salidas del 2012 y durante las consecuentes salidas para realizar el experimento de marcaje y recaptura. En estas disecciones se contabilizó el número de embriones que contenía cada hembra. Después, las hembras se secaron en un horno con una temperatura aproximadamente de 55°C durante 24 a 48 h. Inmediatamente después se midió el peso seco de las hembras.

Es importante mencionar que las hembras de *P. gracilis* tienen superfetación. Esta es una condición reproductora en donde las hembras son capaces de gestar al mismo tiempo crías en diferentes etapas de desarrollo (Turner 1937, 1940; Scrimshaw 1944). Tal habilidad reproductora es un modo inusual de reproducción, pero pese a esto, la superfetación se ha documentado en diferentes taxa, incluidos los mamíferos (Yamaguchi, Dugdale & Macdonald 2006), plantas angiospermas (Kennedy 1978), y es más predominante en peces vivíparos (Thibault & Schultz 1978).

Debido a esta capacidad que tienen las hembras de *P. gracilis*, el tiempo entre una puesta y otra es reducido, por lo cual era necesario conocer el número promedio de puestas por hembra a lo largo de una temporada (aproximadamente tres meses). Para lograr esto se recolectaron hembras del campo y se

mantuvieron vivas en condiciones de laboratorio. Se registró el número de días transcurridos entre cada puesta y el número total de puestas en un periodo de tres meses.

Para comparar la fecundidad entre categorías de desarrollo (adultos 1 y adultos 2) y entre temporadas, se usó un modelo lineal general. El número de embriones por camada fue usado como variable de respuesta y la categoría de desarrollo y la temporada como factores explicativos. Además, se incluyó el peso seco de la hembra como covariable y la interacción entre categoría de desarrollo y temporada. De este análisis se obtuvo el tamaño promedio de puesta para cada categoría y para cada temporada ajustado por el peso de las hembras. Este modelo lineal general se implementó en el programa STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc.). El procedimiento para estimar la fecundidad promedio por categoría de desarrollo se detalla más adelante.

Matrices de proyección poblacional

Se modeló la dinámica de la población usando matrices de proyección poblacional (Caswell 2001). Dado que la población de *P. gracilis* se estructuró en tres categorías de desarrollo dependiendo de su tamaño, se construyó una matriz de proyección poblacional de 3x3 para cada estación del año. Estas matrices demográficas son representaciones matemáticas del gráfico de ciclo de vida (Figura 5). En otras palabras, las entradas de las matrices corresponden a las tasas de crecimiento, desarrollo y fecundidad que experimentan los individuos en las diferentes fases del ciclo de vida durante un periodo de tiempo (año o estación). La gráfica del ciclo de vida muestra todas las transiciones y las

contribuciones que se pueden observar entre los estadios de desarrollo entre un periodo y otro. Cuando los peces que sobreviven pueden permanecer en el mismo estadio de desarrollo se le llama estasis y se representa con una P, tanto en el gráfico como en la matriz de proyección (Figuras 5 y 6). Los peces también pueden crecer a un estadio de desarrollo superior y este proceso se representa con una G. Ambas categorías de adultos contribuyen a los jóvenes a través de la fecundidad, representada con una F.

Las entradas en la matriz representan la probabilidad de supervivencia con estasis (P_{ij} , diagonal principal), la probabilidad de supervivencia con crecimiento (G_{ij} , diagonal inferior a la principal) y la contribución a jóvenes por medio de la fecundidad (F_{ij} , primera fila) de un individuo promedio en la categoría j (columnas) a la categoría i (filas) de un periodo al otro. Se estimó la tasa de crecimiento de la población (λ) para cada estación (secas frías, secas cálidas y lluvias) como el valor propio dominante de cada matriz de proyección estacional (Caswell 2001).

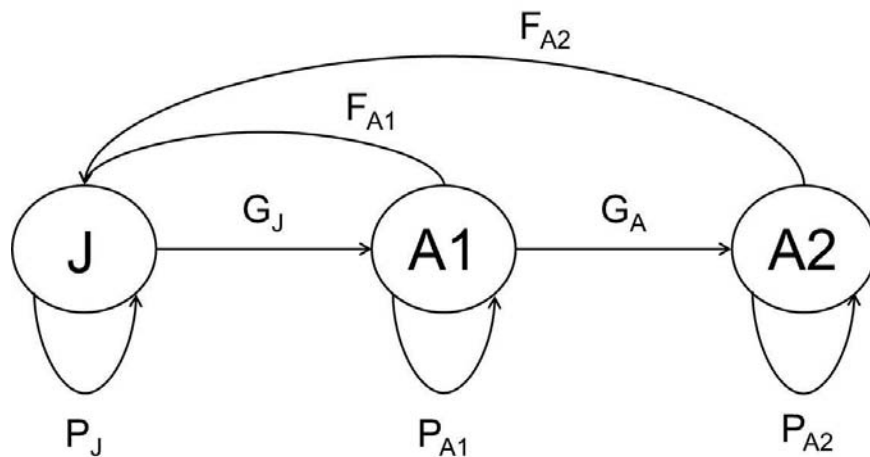


Figura 5. Ciclo de vida de *Poeciliopsis gracilis*. J, jóvenes; A1, adultos 1; A2, adultos 2; F, fecundidad; G, crecimiento; P, permanencia.

		Tiempo t (j)		
		J	A1	A2
Tiempo t + 1 (i)	J	P_J	F_{A1}	F_{A2}
	A1	G_J	P_{A1}	0
	A2	0	G_A	P_{A2}

Figura 6. Matriz de proyección poblacional de *Poeciliopsis gracilis*. J, jóvenes; A1, adultos 1; A2, adultos 2; F, fecundidad; G, crecimiento; P, permanencia.

Las entradas de permanencia y crecimiento se derivan de la supervivencia estacional (ϕ) y la transición entre categorías (ψ), tasas que fueron estimadas a través del programa MARK (Lebreton *et al.* 1992; Nichols *et al.* 1992). La probabilidad de que un individuo de una categoría de desarrollo particular sobreviva y transite hacia otra categoría de desarrollo más grande (G_{ij}) se calculó como:

$$G_{ij} = \phi_j \times \psi_{ij}$$

donde ϕ_j es la tasa de supervivencia estacional de los individuos en la categoría j y ψ_{ij} representa la probabilidad de transición de la categoría j a la categoría i . La

probabilidad de que un individuo de una categoría de desarrollo particular sobreviva y se mantenga en la misma categoría de desarrollo (P_{ij} , con $i=j$) se calculó como:

$$P_{ij} = \phi_j \times (1 - \psi_{ij}).$$

Las tasas de fecundidad específicas de cada categoría de adultos (F_{ij}) representan el número promedio de jóvenes producidos por una hembra presente en la categoría j durante una estación particular (Caswell 2001). Estas fecundidades fueron estimadas de la siguiente manera. Primero, se obtuvo el número promedio de puestas a lo largo de una temporada (NP) y el tamaño de puesta promedio (\overline{TP}). Este último valor es el tamaño promedio de puesta ajustado por el peso de la hembra y calculado para cada una de las dos categorías de adultos. Después, se calculó la frecuencia de hembras reproductivas (FHR) en cada temporada, que representa la probabilidad de que una hembra se reproduzca durante esa temporada. Este valor se calculó como la proporción de hembras disecadas que presentaron embriones. Adicionalmente, se necesitó de una estimación de la probabilidad de la supervivencia de los recién nacidos (i.e. de la probabilidad de pasar de recién nacido a joven = Φ_{RN}). Los datos de campo no permitieron esta estimación. Por lo tanto, se utilizó la tasa promedio de supervivencia de recién nacidos de otra especie de poecílido (*Poecilia reticulata*; Bronikowski *et al.* 2002). Debido a que ambas especies son de tamaño y hábitos similares es razonable considerar que las tasas de mortalidad de los individuos de ambas especies son similares. Finalmente, la fecundidad específica para las dos categorías de adultos en las distintas temporadas se calculó de la siguiente forma:

$$F_{ij} = \overline{TP} \times NP \times FHR \times \phi_{RN}$$

Se utilizó el programa PopTools (www.poptools.org) para calcular el eigenvalor dominante (valor propio dominante) de cada matriz estacional. Éste representa la tasa de crecimiento de la población (λ) para cada temporada. Si la tasa de crecimiento es igual a 1, indica que la población está estable, si es mayor a 1 indica que hay potencial de crecimiento de la población, y en caso de que el eigenvalor sea menor a 1 indica que hay un decrecimiento potencial de la población. Los intervalos de confianza para los valores de λ estacionales se calcularon a través del método de remuestreo propuesto por Macip-Ríos *et al.* (2011).

Se hizo un análisis de elasticidad para cada matriz estacional (elasticidad estacional) con el fin de estimar los cambios relativos en λ que resultarían de los cambios relativos en cada entrada de la matriz (De Kroon *et al.* 1986, 2000). Las matrices de elasticidad estacional (cada entrada denotada como e_{ij}) se construyeron de la siguiente manera:

$$e_{ij} = s_{ij} \times (a_{ij}/\lambda)$$

Donde s_{ij} representa la sensibilidad absoluta de λ en función de cambios absolutos en las entradas de la matriz ($s_{ij} = \delta\lambda/\delta a_{ij}$; Caswell 1978). Las elasticidades son sensibilidades estandarizadas que son útiles para comparar la contribución relativa (también interpretada como la importancia relativa; Benton & Grant 1999) de cada entrada en la matriz a la tasa de crecimiento poblacional (De Kroon *et al.* 1986, 2000). Además, debido a que todas las entradas de una matriz de elasticidad suman la unidad (Mesterton-Gibbons 1993), es posible calcular la

contribución relativa de cada categoría de desarrollo o cada uno de los procesos que componen el ciclo de vida (fecundidad, crecimiento y estasis o permanencia) a la tasa de crecimiento de la población, simplemente sumando todas las entradas en la matriz de elasticidad que corresponden a cada categoría o a cada proceso (Silvertown *et al.* 1993). Por ejemplo, todas las probabilidades de sobrevivir y mantenerse en la misma clase se encuentran en la diagonal principal de las matrices de transición. Sumando todas las entradas en la diagonal principal de la matriz de elasticidad se obtiene la contribución relativa de la permanencia para la tasa de crecimiento de la población en ese periodo en particular.

Análisis periódico

En las poblaciones existen variaciones periódicas en el comportamiento demográfico. Estas variaciones (bajo el supuesto de que no se deben al azar) se deben a los ciclos que existen en el medio ambiente. Para analizar dicha variación se realizaron matrices periódicas (Skellam 1967; Caswell & Trevisan 1994). Las matrices periódicas son matrices de transición que incorporan todas las matrices estacionales como las fases de un periodo más largo (e.g. un año). Se supone que este periodo se repite consistentemente a lo largo del tiempo y que las fases que componen al periodo se repiten de manera cíclica. En el sistema de estudio, el año se puede dividir en tres estaciones (secas cálidas, secas frías y lluvias). Estas estaciones se repiten de manera cíclica año tras año (periodo tras periodo). La hipótesis principal de este modelo es que la demografía de la población depende de las tasas vitales de cada fase del ciclo (estaciones). La dinámica de la población durante todo el periodo se describe por la matriz producto periódica:

$$n_{(t+m)} = [B^{(m)}B^{(m-1)} \dots B^{(1)}]n_{(t)}$$

$$n_{(t+m)} = A^{(1)}n_{(t)}$$

donde $n_{(t)}$ representa el vector que contiene los tamaños iniciales de la población por estadio de desarrollo, $n_{(t+m)}$ es el vector que contiene los tamaños de la población por estadios de desarrollo después de un ciclo completo, cada matriz B corresponde a una fase del ciclo (estación), m es el número total de fases (matrices estacionales), y $A^{(1)}$ es la matriz producto que proyecta a la población a través de todo el ciclo a partir de la fase 1. Como es arbitrario donde se inicia el ciclo, se calcularon $m=4$ matrices periódicas ($A^{(h)} = A^{(1)}, A^{(2)}, A^{(3)}, A^{(4)}$). El superíndice (h) en cada una de las matrices A indica la fase en la que comienza la proyección. A pesar de que todas las matrices A difieren mucho en forma, todas ellas producen la misma tasa de aumento (Caswell & Trevisan 1994; Caswell 2001), llamada tasa periódica de crecimiento poblacional (λ_p).

Para calcular la sensibilidad y elasticidad periódica de λ_p a las tasas vitales en cada fase del ciclo se siguió el método propuesto por Caswell & Trevisan (1994). La sensibilidad de λ_p a los cambios en las entradas de cada una de las matrices estacionales ($B^{(h)}$) se calculó de la siguiente manera:

$$S_B^{(h)} = [B^{(h-1)}B^{(h-2)} \dots B^{(1)}B^{(m)}B^{(m-1)} \dots B^{(h+1)}]^T S_A^{(h)}$$

donde $S_A^{(h)}$ es la matriz cuyas entradas son las sensibilidades de λ_p a los cambios en las entradas correspondientes de las matrices producto $A^{(h)}$ y T denota la matriz producto transpuesta. Hay que tener en cuenta que esta fórmula excluye $B^{(h)}$.

Finalmente, las elasticidades periódicas ($e_{ij}^{(h)}$) de λ_p a cambios en las matrices estacionales $B^{(h)}$ son calculadas por medio de:

$$e_{ij}^{(h)} = S_{ij}^{(h)} \times \left(\frac{b_{ij}^{(h)}}{\lambda_p} \right)$$

Donde $b_{ij}^{(h)}$ representa las entradas en la matriz $B^{(h)}$ y $s_{ij}^{(h)}$ denota las entradas en la matriz $S_B^{(h)}$. Las elasticidades periódicas ($e_{ij}^{(h)}$) indican cuál proceso demográfico o etapa del desarrollo en cada temporada del año contribuye más a la tasa de crecimiento poblacional periódica. Estas elasticidades periódicas, a diferencia de las elasticidades estacionales (e_{ij}), miden cómo cambiaría la tasa de crecimiento poblacional de todo el periodo en función de cambios en las tasas vitales durante las diferentes temporadas que dura el ciclo anual (λ_p), mientras que las elasticidades estacionales miden solamente cómo cambiaría la tasa de crecimiento poblacional de cada temporada del año (λ_{SF} , λ_{SC} y λ_{LL}). Dado que el interés de esta tesis es conocer el efecto de la variación temporal sobre la tasa de crecimiento poblacional de todo el periodo (λ_p), sólo reporto y discuto los resultados del análisis de elasticidad periódico.

RESULTADOS

Variación estacional en supervivencia y crecimiento

De los 64 modelos que se ajustaron a los datos de marca y recaptura, el que más apoyo obtuvo fue aquel que incluyó un efecto de la interacción entre los estadios y la época del año afectando a los tres parámetros (ϕ , ψ y p ; AIC =

12140.52, $w_1 = 0.97$; tabla 2). Es decir, este modelo indica diferencias para ϕ , ψ y p entre jóvenes, adultos 1 y adultos 2 y que la magnitud de estas diferencias entre etapas del desarrollo depende de la estación del año. El resto de los modelos tuvieron un ajuste notablemente menor con respecto al mejor modelo ($\Delta AIC > 6$; tabla 2).

Tabla 2. Principales modelos ajustados a los datos de captura-marcaje-recaptura de una población de *Poeciliopsis gracilis*. Se muestran los 10 modelos que tuvieron mejor ajuste, además del modelo nulo. El ajuste de cada modelo a los datos observados es evaluado usando el criterio de información de Akaike (AIC). Los modelos se enlistan a partir del modelo con el mejor ajuste (modelo con el menor valor de AIC). ΔAIC representa la diferencia en el AIC de cada modelo con respecto al mejor modelo. El peso (w_i) muestra el soporte relativo en los datos para cada modelo.

Modelo	AIC	ΔAIC	w_i
ϕ , ψ y p (estación×estadio)	12140.52	0.00	0.97
ϕ (estación) ψ y p (estación×estadio)	12147.46	6.94	0.03
ϕ y p (estación×estadio) ψ (estadio)	12153.18	12.66	0.00
ϕ y p (estación×estadio) ψ (constante)	12156.77	16.25	0.00
ϕ y ψ (estación×estadio) p (estadio)	12157.71	17.19	0.00
ϕ y ψ (estación×estadio) p (estación)	12158.31	17.79	0.00
ϕ (constante) ψ y p (estación×estadio)	12158.81	18.29	0.00
ϕ y p (estación) ψ (estación×estadio)	12159.15	18.63	0.00
ϕ (estadio) ψ y p (estación×estadio)	12160.06	19.54	0.00
ϕ y p (estación×estadio) ψ (estación)	12160.39	19.87	0.00
Modelo nulo	12253.61	113.09	0.00

Tasas de supervivencia y transición

El modelo que mejor se ajustó a los datos arrojó tasas de supervivencia (ϕ) y transición (ψ) muy distintas para las categorías de desarrollo (jóvenes y estadios adultos) y las estaciones del año (tabla 3). Por ejemplo, los jóvenes tuvieron su tasa de supervivencia más alta en secas frías (0.48 ± 0.09) y las más baja en secas cálidas (0.29 ± 0.11); mientras que los adultos 1 tuvieron la tasa de supervivencia más alta en secas cálidas (0.60 ± 0.07) y la más baja en lluvias (0.25 ± 0.05). La categoría de adultos 2 tuvo su tasa de supervivencia más alta durante las secas cálidas (0.83 ± 0.14) y las más baja en secas frías (0.30 ± 0.08).

Con respecto a las tasas de crecimiento, la transición de jóvenes a adultos 1 fue mayor durante las secas cálidas (0.22 ± 0.06). La transición de adultos 1 a adultos 2 fue más alta durante las secas frías (0.11 ± 0.04) (tabla 3).

Tabla 3. Tasas de supervivencia y crecimiento por cada estadio de desarrollo y temporada del año. Las tasas son promedios ponderados de los modelos con mayor ajuste. El error estándar se muestra entre paréntesis.

Tasas de supervivencia	Secas frías	Secas cálidas	Lluvias
Jóvenes	0.48 (0.09)	0.29 (0.11)	0.38 (0.10)
Adultos 1	0.31 (0.05)	0.60 (0.07)	0.25 (0.05)
Adultos 2	0.30 (0.08)	0.83 (0.14)	0.48 (0.23)
Tasas de crecimiento			
Jóvenes → Adultos 1	0.03 (0.02)	0.22 (0.06)	0.09 (0.06)
Adultos 1 → Adultos 2	0.11 (0.04)	0.03 (0.01)	0.07 (0.03)

Tasas de fecundidad

El peso de las hembras afectó positivamente el tamaño de puesta ($F_{1, 291} = 56.60$, $P < 0.001$). Se encontró una diferencia significativa en el tamaño promedio de puesta entre las distintas temporadas del año ($F_{2, 291} = 21.58$, $P < 0.001$, Figura 7). En lluvias ambas categorías de adultos produjeron puestas significativamente menores que en las otras dos temporadas (Tabla 4, Figura 7). En contraste, no se encontró diferencias significativas entre las dos categorías de adultos ($F_{1, 291} = 1.60$, $P = 0.21$). La interacción de las temporadas con las categorías de adultos sí tuvo un efecto significativo sobre el tamaño de puesta ($F_{2, 291} = 6.63$, $P = 0.001$). En secas frías, los adultos 2 produjeron el mayor tamaño de puesta promedio (15.24 ± 2.31 crías), mientras que en lluvias produjeron el menor tamaño de puesta promedio (2.53 ± 1.23 crías). Los tamaños de puesta promedio y la frecuencia de hembras reproductivas en las diferentes etapas del año y en las dos categorías de adultos se muestran en la tabla 4 y en la figura 7.

Tabla 4. Tamaños de puesta promedio con su error estándar entre paréntesis y frecuencia de hembras reproductivas por cada categoría de adultos en cada época del año.

Temporada	Categoría	Frecuencia de hembras reproductivas	Tamaño de puesta promedio
Secas frías	Adultos 1	0.85	8.39 (0.60)
	Adultos 2	0.80	15.24 (2.31)
Secas cálidas	Adultos 1	0.60	6.47 (0.52)
	Adultos 2	1.00	6.77 (1.56)
Lluvias	Adultos 1	0.63	4.65 (0.52)
	Adultos 2	1.00	2.53 (1.23)

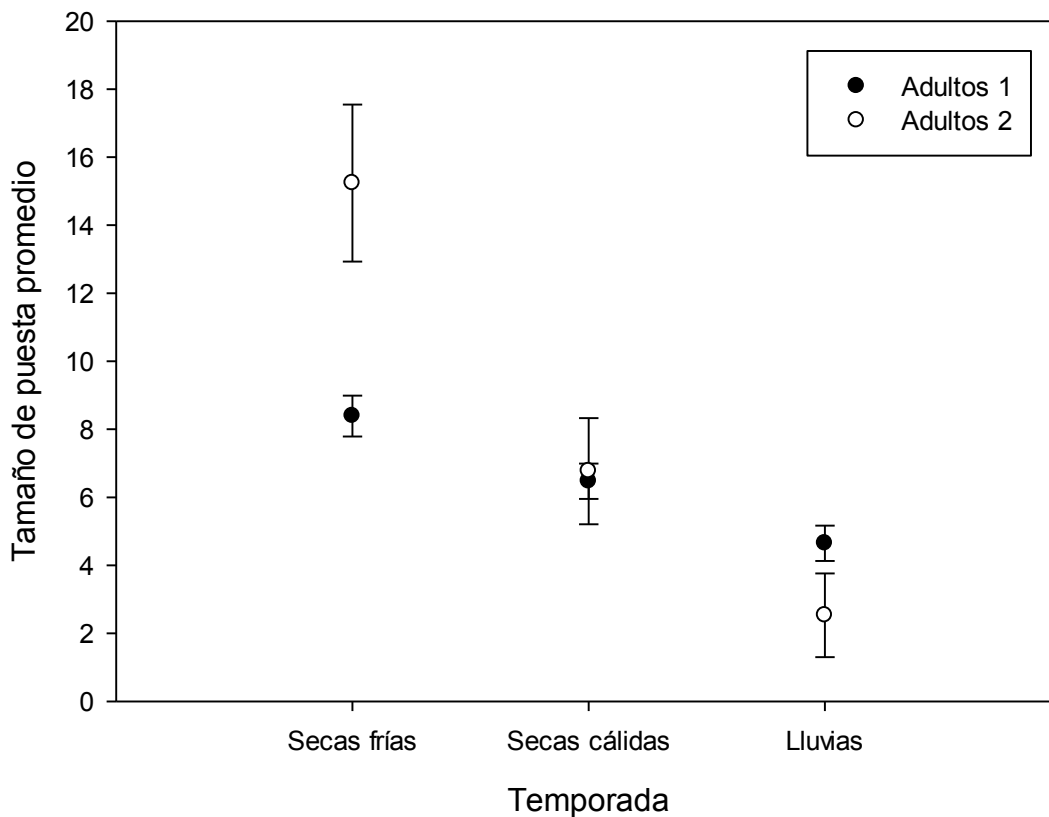


Figura 7. Gráfica de los tamaños de puesta promedio de cada categoría de hembras adultas en las tres temporadas. Las barras de error representan un error estándar.

El número de puestas por cada hembra en un mes es aproximadamente de dos, una puesta aproximadamente cada quince días. En total, la tasa de fecundidad para las hembras de la categoría adultos 1, en la época de secas frías, fue de 19.08. Para las hembras de la categoría adultos 2 fue de 32.68. En la época de secas cálidas, la tasa de fecundidad fue de 10.34 y 18.15 para adultos 1 y adultos 2, respectivamente. En lluvias la fecundidad disminuye con valores de 7.81 para adultos 1 y 6.79 para adultos 2.

Dinámica de la población

La tabla 5 muestra las matrices de proyección poblacional para cada época del año y las tasas de crecimiento poblacional correspondientes. Durante la época de secas frías la tasa de crecimiento poblacional tuvo un valor inferior a la unidad: $\lambda = 0.89 (\pm 0.18)$. En la época de secas cálidas el crecimiento de la población tiende a ser un poco mayor que en las otras épocas del año: $\lambda = 1.26 (\pm 0.21)$. En lluvias la tasa de crecimiento poblacional fue menor a la unidad $\lambda = 0.83 (\pm 0.15)$. A pesar de que los estimadores puntuales de las tasas de crecimiento poblacional estacionales variaron entre las diferentes temporadas del año, el error estándar de cada una de ellas indica que las tres no son estadísticamente diferentes a la unidad.

Tabla 5. Matrices de proyección poblacional de cada época del año. Se muestra la tasa de crecimiento poblacional para cada estación del año \pm el error estándar.

Secas frías $\lambda = 0.89 \pm 0.18$			
	Jóvenes	Adultos 1	Adultos 2
Jóvenes	0.46	19.08	32.68
Adultos 1	0.01	0.27	0.00
Adultos 2	0.00	0.03	0.30

Secas cálidas $\lambda = 1.26 \pm 0.21$			
	Jóvenes	Adultos 1	Adultos 2
Jóvenes	0.22	10.34	18.15
Adultos 1	0.06	0.58	0.00
Adultos 2	0.00	0.02	0.83

Lluvias $\lambda = 0.83 \pm 0.15$			
	Jóvenes	Adultos 1	Adultos 2
Jóvenes	0.35	7.81	6.79
Adultos 1	0.04	0.23	0.00
Adultos 2	0.00	0.02	0.48

Análisis periódico

La tasa periódica de crecimiento poblacional (λ_p) fue de 1.033 (± 0.40). Esto indica que, aunque hay estaciones más o menos favorables, la población se mantiene estable a lo largo de todo el ciclo anual. La suma de las elasticidades de los procesos y las categorías de desarrollo con respecto a λ_p (elasticidades periódicas) se ilustran en la figura 8. Cada proceso demográfico y las categorías de desarrollo contribuyen a la λ_p de forma diferente en cada estación del año.

Durante las secas frías la fecundidad es el proceso más importante para el crecimiento poblacional de todo el ciclo anual. Durante secas cálidas el crecimiento es el proceso más importante. Durante lluvias los tres procesos tienen elasticidades relativamente similares. La categoría de adultos 1 es la que más contribuye a la tasa de crecimiento poblacional periódica (λ_p) durante secas frías y lluvias. Los jóvenes son los que más contribuyen durante secas cálidas. Los adultos 2 no presentan una contribución importante en ninguna de las temporadas.

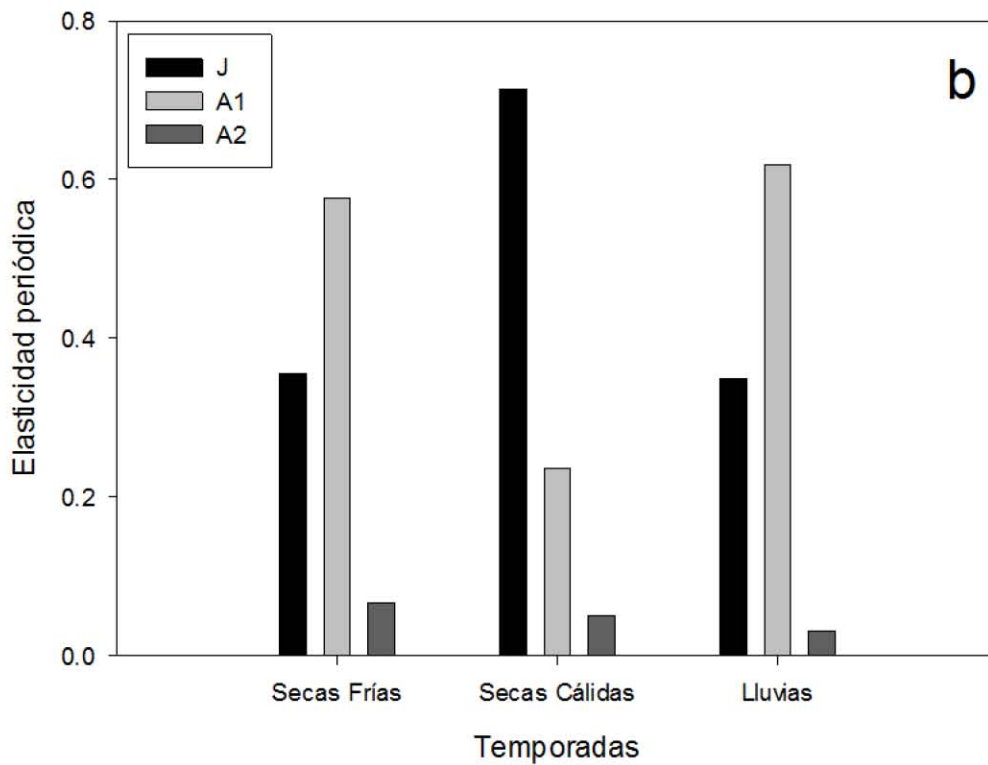
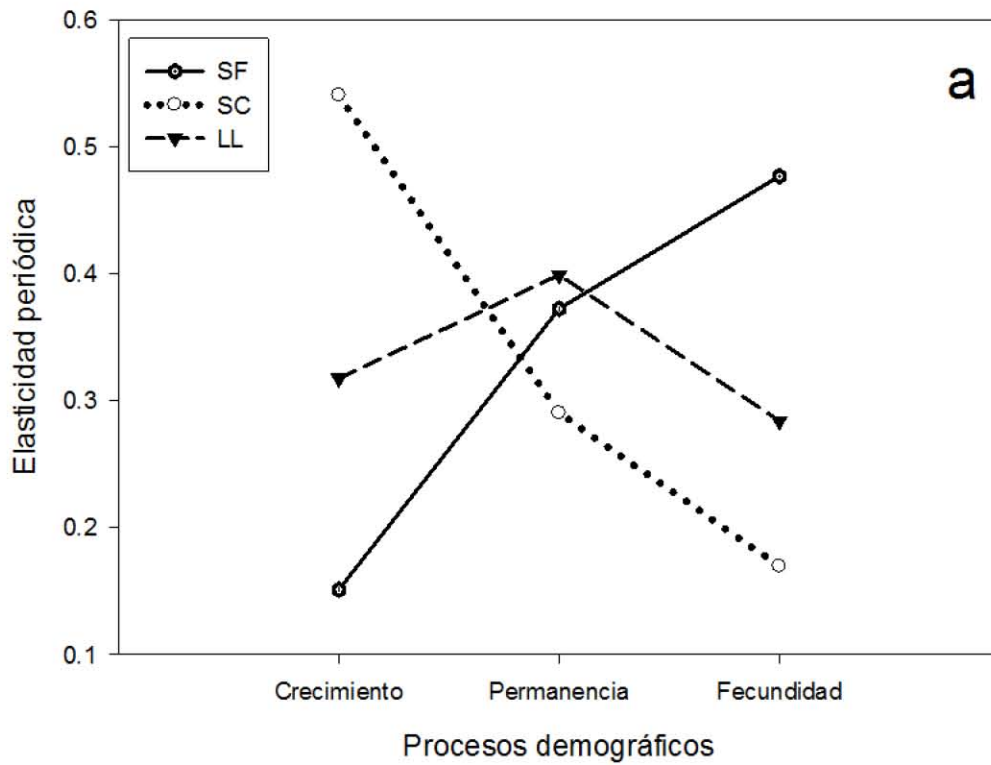


Figura 8. Sumas de las elasticidades periódicas a) para los procesos demográficos y b) para las categorías de desarrollo. SF, secas frías; SC, secas cálidas; LL, lluvias; J, jóvenes; A1, adultos 1; A2, adultos 2.

DISCUSIÓN

Tasas vitales de *Poeciliopsis gracilis*

De acuerdo con las hipótesis de trabajo se esperaba que las tasas vitales fueran estadísticamente distintas entre estaciones. Efectivamente la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad variaron entre las estaciones del año.

Supervivencia

La supervivencia de estos peces es distinta entre temporadas. Ambas categorías de adultos sobreviven mejor en la temporada de secas cálidas. Resultados similares se han reportado para varias especies de trucha que viven en agua dulce toda su vida o durante algunas temporadas (Berg & Jonsson 1990; Petty, Lamothe & Mazik 2005; Berger & Gresswell 2009). Tales resultados se pueden deber a los cambios en el caudal durante las distintas épocas del año. Al ser menor el nivel del agua durante la temporada de calor, la luz del sol puede llegar hasta el sustrato del río y los organismos fotosintéticos que viven dentro del caudal crecen más, es decir, la producción primaria se incrementa (Guasch & Sabater 1998). Por ejemplo, Molina-Moctezuma (2015) observó en tres poblaciones de *Poeciliopsis gracilis* mayor cantidad de comida en los tractos digestivos de las hembras durante la temporada seca. Es decir, la cantidad de alimento se incrementa. De hecho, uno de los sitios estudiados por Molina-Moctezuma (2015) corresponde al sitio en el que se desarrolló este trabajo. Por el contrario, se observó que los jóvenes tienen mayor supervivencia en secas frías y lluvias. Cunjak & Therrien (1998) observaron una relación positiva entre los flujos de agua en invierno y la supervivencia de los jóvenes del salmón eurihalino *Salmo*

salar, probablemente a causa de un incremento del hábitat disponible dado por mayores niveles de agua. Por consiguiente, en secas cálidas hay mayor mortalidad lo cual se puede atribuir a mayor presencia de depredadores.

Crecimiento

La mayor tasa de crecimiento (i.e. transición de jóvenes a adultos 1) se presentó durante la temporada seca cálida. Este resultado coincide con lo observado en algunas especies de peces marinos (Serghini *et al.* 2009), dulceacuícolas (Chiang *et al.* 2012) y migratorios entre mar y río. Berg & Jonsson (1990) reportaron un mayor crecimiento durante el verano para una trucha migratoria que pasa el verano alimentándose en el mar. El resultado observado en los jóvenes de *P. gracilis* apoyaría la hipótesis planteada anteriormente sobre la mayor disponibilidad de recursos en la época seca cálida ocasionada por el bajo nivel del agua y mayor radiación solar. Es decir, el alimento en esta temporada es abundante y permite a los jóvenes tener un mayor crecimiento. Los adultos 1 presentaron su mayor tasa de crecimiento durante la temporada seca fría. Sin embargo, la diferencia entre temporadas en este parámetro fue menor en comparación con la variación estacional en el crecimiento de los jóvenes. En adultos 2 ya no hay crecimiento porque en esta categoría se engloba a los organismos de mayor tamaño.

Fecundidad

Poeciliopsis gracilis es un pez que se reproduce continuamente a lo largo del ciclo anual. Sin embargo, sí observé diferencias significativas en los tamaños de puesta promedio entre las distintas temporadas del año. En la época seca fría ambas categorías de hembras adultas tienen mayor número de crías de todo el

periodo. La menor cantidad se presenta en lluvias. En los diferentes estudios que analizan la fecundidad con respecto a las diferentes temporadas de un ciclo anual en peces de la familia Poeciliidae se ha observado gran variación inter e intra específica (Reznick 1989; Winemiller 1993; Mazzoni & Iglesias-Rios 2002). Tal variación se puede deber a las diferentes historias de vida de las especies y a las características únicas de las poblaciones y las regiones donde se encuentran (Reznick 1989; Reznick & Donald 1989; Mazzoni & Iglesias-Rios 2002).

Uno de los factores ambientales que determinan la fecundidad de poecílicos es el fotoperiodo (Vlaming 1972; Cabral & Marques 1999; Machado, Giaretta & Facure 2002; Mazzoni & Iglesias-Rios 2002). En las temporadas en las que el fotoperiodo es mayor, la fecundidad se incrementa. En la población estudiada en este trabajo se encontró que en la temporada seca la cantidad de alimento en los tractos digestivos es mayor (Molina-Moctezuma 2015). Por lo tanto, la producción primaria es mayor en esta época debido a mayor cantidad de radiación solar durante el día y esto tiene un efecto positivo sobre la fecundidad. Reznick (1989) encontró en dos poblaciones de guppies (*Poecilia reticulata*), mayor fecundidad en la época seca en comparación con la época de lluvias. En este trabajo, el autor argumenta que esta diferencia se puede deber a cambios en la disponibilidad de alimento para los guppies en las distintas temporadas.

Los tamaños de puesta más pequeños de *P. gracilis* se encontraron en lluvias. Morris & Ryan (1992) también observaron tamaños de puestas pequeños en la temporada de lluvia en tres especies de poecílicos del género *Xiphophorus*. Estos autores argumentan que este resultado se puede deber a que la turbidez de los ríos en esta temporada es mayor lo cual dificulta la capacidad de encontrar

parejas reproductivas potenciales. En el sitio de estudio del presente trabajo, durante la época de lluvias el caudal del río es grande y turbio, por lo tanto es posible que lo observado en *Xiphophorus* también ocurra en esta población de *P. gracilis*.

Muchos estudios han demostrado que la mayor producción de crías sucede de manera previa al momento del año en el que las condiciones ambientales son más favorables para la supervivencia y crecimiento de las crías (Bagenal 1971; Wootton 1984; Winemiller 1993). La época en la que las hembras de *P. gracilis* producen una mayor cantidad de crías es en la temporada de secas frías, inmediatamente antes de la temporada en que la productividad primaria es más alta (secas cálidas). Esto asegura que las crías crecerán en un ambiente con una alta cantidad de alimento disponible.

Dinámica poblacional de *Poeciliopsis gracilis*

Durante las diferentes temporadas del año, observamos diferentes tasas de crecimiento poblacional estacional (λ_e). Sin embargo, el error estándar de cada tasa de crecimiento poblacional estacional nos indica que en cada una de las temporadas el crecimiento poblacional no es distinto a la unidad. La poca variación que observamos entre estaciones en las tasas de crecimiento poblacional se puede deber a las fluctuaciones ambientales propias de cada temporada del año.

Variación periódica en la dinámica poblacional de *Poeciliopsis gracilis*

A pesar de los cambios ambientales que suceden a lo largo de un ciclo anual (e. g. cambios en el caudal y temperatura del agua entre temporadas), la

población de *P. gracilis* se mantiene estable. Las variaciones en las tasas de crecimiento poblacional de cada estación observadas a lo largo del periodo anual son prueba de las variaciones climáticas que existen en nuestro país, sin embargo no son tan dramáticas que afecten de manera sustancial a la población. Este resultado se contrapone a la predicción de que la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) será significativamente menor a uno. Pese a las fuertes problemáticas de deterioro ecohidrológico que existe en la cuenca del río Coatzacoalcos, la población estudiada de *P. gracilis* no se ve afectada. Sin embargo, este estudio sólo se realizó a nivel poblacional, a nivel individual los organismos pueden presentar enfermedades, parasitismo, deficiencias en la nutrición, etc. Adicionalmente a un nivel de comunidad, las redes tróficas pueden estar alteradas.

Por el contrario, las elasticidades periódicas sí presentaron variaciones drásticas entre temporadas. De acuerdo con las hipótesis de trabajo se esperaba que la elasticidad periódica de las diferentes tasas vitales fuera distinta entre estaciones. Los resultados confirman esta predicción. Esta variación indica que los diferentes procesos demográficos y categorías de desarrollo difieren entre temporadas en su importancia para la permanencia de la población año con año. En secas frías el valor más alto de elasticidad lo obtuvo la fecundidad. Esto indica que es muy importante para la tasa de crecimiento poblacional de todo el ciclo anual que las hembras tengan crías durante la época seca fría (octubre, noviembre, diciembre, enero y febrero). Este resultado tiene mucho sentido ya que después de secas frías sigue la temporada seca cálida, en la cual los jóvenes presentan su mayor tasa de crecimiento debido a que hay más alimento disponible

(Berg & Jonsson 1990; Serghini *et al.* 2009; Chiang *et al.* 2012; Molina-Moctezuma 2015). Lo anterior se refleja en el hecho de que en secas cálidas el valor más alto de elasticidad lo obtienen el crecimiento y los jóvenes. Por lo tanto, el crecimiento de los individuos jóvenes en la temporada en que este proceso se favorece (i.e. secas cálidas) es muy importante para la permanencia de la población.

En lluvias los organismos de *P. gracilis* crecen y se reproducen poco. Esto puede deberse a que en esta época del año el caudal del río se incrementa, lo cual puede dificultar la alimentación (Reznick 1989) y el apareamiento (Morris & Ryan 1992). Sin embargo, la tasa de supervivencia en lluvias de todas las categorías de desarrollo no es muy diferente a la observada en las otras dos temporadas. Estos resultados se reflejan en los valores de elasticidad periódica obtenidos durante la época de lluvias donde la permanencia es el proceso demográfico que más influye sobre la tasa de crecimiento poblacional de todo el año. Los organismos que sobreviven a las lluvias y llegan a la época seca fría, pueden comer más (Molina-Moctezuma 2015) y comenzar a reproducirse para comenzar un nuevo ciclo.

Acciones potenciales para la conservación de *Poeciliopsis gracilis*

El análisis de elasticidad periódico brinda resultados claros que pueden servir para el manejo con fines de conservación de las poblaciones de *P. gracilis* que se encuentran sometidas a regímenes climáticos similares a los observados en este estudio. Dadas las condiciones climáticas que se presentan cíclicamente, los procesos demográficos y categorías de desarrollo que más importan a la población difieren dependiendo de la temporada del año.

El crecimiento de los organismos jóvenes en la época seca cálida es el proceso más importante para la permanencia de la población. Es importante que en esta época, la extracción de agua y la pesca de poecílicos se reduzcan. En la época seca fría es importante reducir el consumo de organismos de talla intermedia, ya que es la fecundidad de los adultos jóvenes lo que más contribuye a la permanencia de la población. Los adultos de talla grande no contribuyen de manera sustancial en ninguna estación ni en todo el ciclo anual para la permanencia de la población. Por lo tanto, el consumo humano de organismos grandes puede ser factible en cualquier época del año.

Finalmente debo destacar que este estudio sólo se realizó a lo largo de un año. Otros estudios han demostrado que las características demográficas pueden cambiar a lo largo de varios ciclos anuales (Zúñiga-Vega *et al.* 2007, 2008; Drummond, Rodriguez & Oro 2011). Por esta razón, sugiero que análisis de este tipo se realicen en especies endémicas de peces de agua dulce durante varios años.

CONCLUSIONES

Pese a los graves problemas a los que se enfrenta la cuenca del río Coatzacoalcos, la población de *Poeciliopsis gracilis* estudiada en el presente trabajo se encuentra estable. Las categorías de desarrollo que contribuyen relativamente más a la tasa de crecimiento poblacional son los jóvenes y adultos jóvenes. Las tasas vitales se ven afectadas por la variabilidad ambiental que se

presenta en la región. Los jóvenes presentan mayor supervivencia en secas frías y mayor crecimiento en secas cálidas. Los adultos 1 y adultos 2 tienen mayores tasas de supervivencia en secas cálidas. La fecundidad de ambas categorías de hembras adultas es mayor en secas frías. El ciclo de vida de *P. gracilis* se encuentra claramente ligado a la variabilidad ambiental periódica de México. Dependiendo de la estación del año, las tasas vitales contribuyen de manera diferencial al crecimiento de la población: en secas frías (antes de la temporada de mayor productividad primaria) la fecundidad es el proceso más importante para la población. En secas cálidas (temporada de más alimento) es el crecimiento y en lluvias la permanencia.

BIBLIOGRAFÍA

- Abell R.A., Olson D.M., Dinerstein E., Hurley P.T., Diggs J.T., William E., *et al.* (2000) *Freshwater Ecoregions of North America. A Conservation Assessment*. Island Press, Washington, DC.
- Aguilar V. (2003) Aguas Continentales y Diversidad Biológica de México: Un Recuento Actual. *Biodiversitas* **8**.
- Akaike H. (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. En: *International Symposium on Information Theory*, 2nd edn. (Eds B.N. Petran & F. Csàaki), pp. 267–281. Acadèmiai Kiado, Budapest.
- Amstrup S.C., McDonald T.L. y Manly B.F.J. eds (2005) *Handbook of Capture-Recapture Analysis*. Princeton University Press, USA.
- Anzaldo C., Barrón E.A. y Prado M. (2010) Marginación socioeconómica en las cuencas hidrográficas. En: *Las Cuencas Hidrográficas De México. Diagnóstico y priorización*, 1° edn. pp. 68–73. Instituto Nacional de Ecología-Fundación Gonzalo Río Arronte, México.
- Bagenal T.B. (1971) The interrelation of the size of fish eggs, the date of spawning and the production cycle. *Journal of Fish Biology* **3**, 207–219.
- Benton T.G. y Grant A. (1999) Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **14**, 467–471.
- Berg O.K. y Jonsson B. (1990) Growth and survival rates of the anadromous trout, *Salmo trutta*, from the Vardnes River, northern Norway. *Environmental Biology of Fishes* **29**, 145–154.
- Berger A.M. y Gresswell R.E. (2009) Factors influencing coastal cutthroat trout (*Oncorhynchus clarkii clarkii*) seasonal survival rates: a spatially continuous approach within stream networks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **66**, 613–632.
- Bierzychudek P. (1999) Looking backwards: Assessing the projections of a transition matrix model. *Ecological Applications* **9**, 1278–1287.
- Bierzychudek P. (1982) The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs* **52**, 335–351.
- Bonfil R. (1997) Status of shark resources in the Southern Gulf of Mexico and Caribbean: Implications for management. *Fisheries Research* **29**, 101–117.

- Boyce M.S., Haridas C. V., Lee C.T., Boggs C.L., Bruna E.M., Coulson T., *et al.* (2006) Demography in an increasingly variable world. *Trends in Ecology and Evolution* **21**, 141–148.
- Bronikowski A.M., Clark M.E., Rodd F.H. y Reznick D.N. (2002) Population-dynamic consequences of predator-induced life history variation in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Ecology* **83**, 2194–2204.
- Brownie C., Hines E., Nichols J.D., Pollock K.H. y Hestbeck J.B. (1993) Capture-Recapture Studies for Multiple Strata Including Non-Markovian Transitions. *Biometrics* **49**, 1173–1187.
- Bunge V. (2010) La presión hídrica en las cuencas de México. En: *Las Cuencas Hidrográficas De México. Diagnóstico y priorización*, 1° edn. pp. 88–91. Instituto Nacional de Ecología- Fundación Gonzalo Río Arronte, México.
- Burnham K.P. y Anderson D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer Science & Business Media.
- Cabral J.A. y Marques J.C. (1999) Life history, population dynamics and production of eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki* (Pisces, Poeciliidae), in rice fields of the lower Mondego River Valley, western Portugal. *Acta Oecologica* **20**, 607–620.
- Callihan J.L., Charlton H.G. y Buckel J.A. (2014) Effect of demography on spatial distribution: movement patterns of the Albemarle Sound – Roanoke River stock of Striped Bass (*Morone saxatilis*) in relation to their recovery. *Fishery Bulletin* **112**, 131–143.
- Caswell H. (1978) A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology* **14**, 215–230.
- Caswell H. (2001) *Matrix Population Models*, 2° edn. Sinauer Associates, Inc., USA, Sunderland MA.
- Caswell H. y Trevisan M.C. (1994) Sensitivity Analysis of Periodic Matrix Models Author. *Ecological Modelling* **75**, 1299–1303.
- Ceballos G., Díaz-Pardo E., Espinosa H., Flores-Villela Ó., García A., Martínez L., *et al.* (2009) Zonas críticas y de alto riesgo para la conservación de la biodiversidad de México. En: *Capital natural de México*. (Eds J. Sarukhán, J. Carabias, P. Koleff & T. Urquiza-Haas), pp. 575–600. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Challenger A. y Dirzo R. (2009) Factores de cambio y estado de la biodiversidad. En: *Capital Natural de México*. (Eds J. Sarukhán, J. Carabias, P. Koleff & T.

- Urquiza-Haas), pp. 37–73. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Chapin III F.S., Zavaleta E.S., Eviner V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., *et al.* (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**, 234–242.
- Chiang G., Munkittrick K.R., McMaster M.E., Tucca F., Saavedra M.F., Ancalaf A., *et al.* (2012) Seasonal changes in oocyte development, growth and population size distribution of *Percilia gillissi* and *Trichomycterus areolatus* in the Itata basin, Chile. *Gayana* **76**, 131–141.
- Comisión Nacional del Agua (2014) *Atlas del Agua en México 2014*. México.
- Comisión Nacional del Agua (2012) Atlas digital del agua México 2012.
- Comisión Nacional del Agua (2003) *Estadísticas Del Agua En México 2003*. México.
- Contreras C. y Valverde T. (2002) Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* **51**, 89–102.
- Contreras-Balderas S., Almada-Villela P., Lozano-Vilano L. y García-Ramírez M.E. (2003) Freshwater fish at risk in México. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **12**, 241–251.
- Contreras-MacBeath T. y Ramírez-Espinoza H. (1996) Some Aspects of the Reproductive Strategy of *Poeciliopsis gracilis* (Osteichthyes: Poeciliidae) in the Cautla River, Morelos, Mexico. *Journal of Freshwater Ecology* **11**, 327–338.
- Cortés E. (1995) Demographic analysis of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, in the Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin* **93**, 57–66.
- Cotler H. (Coord. . (2010) *Las cuencas hidrográficas de México. Diagnóstico y priorización.*, 1° edn. Instituto Nacional de Ecología- Fundación Gonzalo Río Arronte, México.
- Cuevas M., Garrido A., Pérez J. e Iura D. (2010) Procesos de cambio de uso de suelo y degradación de la vegetación natural. En: *Las Cuencas Hidrográficas De México. Diagnóstico y priorización*, 1° edn. pp. 96–103. Instituto Nacional de Ecología- Fundación Gonzalo Río Arronte, México.
- Cunjak R. a. y Therrien J. (1998) Inter-stage survival of wild juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Fisheries Management and Ecology* **5**, 209–223.

- Drummond H., Rodriguez C. y Oro D. (2011) Natural “poor start” does not increase mortality over the lifetime. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **278**, 3421–3427.
- Esparza-Olguín L., Valverde T. y Vilchis-Anaya E. (2002) Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehacuan Valley, Mexico. *Biological Conservation* **103**, 349–359.
- Ezard T.H.G., Bullock J.M., Dalglish H.J., Millon A., Pelletier F., Ozgul A., *et al.* (2010) Matrix models for a changeable world: the importance of transient dynamics in population management. *Journal of Applied Ecology* **47**, 515–523.
- García De León F.J., González-García L., Herrera-Castillo J.M., Winemiller K.O. y Banda-Valdés A. (2001) Ecology of the alligator gar, *Atractosteus spatula*, in the Vicente Guerrero Reservoir, Tamaulipas, Mexico. *The Southwestern Naturalist* **46**, 151–157.
- García E. (1988) Climas (clasificación de Köppen, modificada por García). Escala 1: 1,000,000.
- Garrido A., Cuevas M.L., Cotler H., González D.I. y Tharme R. (2010) Evaluación del grado de alteración ecohidrológica de los ríos y corrientes superficiales de México. *Investigación Ambiental* **2**, 25–46.
- Grossman G.D., Ratajczak R.E., Crawford M. y Freeman M.C. (1998) Assemblage organization in stream fishes: Effects of environmental variation and interspecific interactions. *Ecological Monographs* **68**, 395–420.
- Guasch H. y Sabater S. (1998) Estimation of the annual primary production of stream epilithic biofilms based on photosynthesis-irradiance relations. *Archiv für Hydrobiologie* **141**, 469–481.
- Heppell S.S. (2007) Elasticity analysis of green sturgeon life history. *Environmental Biology of Fishes* **79**, 357–368.
- Hessenauer J.-M., Vokoun J., Davis J., Jacobs R. y O'Donnell E. (2014) Population characteristics of historically unexploited largemouth bass in southern New England water supply reservoirs. *Journal of Freshwater Ecology* **29**, 429–439.
- IUCN (2014) IUCN Red List of Threatened Species.
- Johnson J.B. y Omland K.S. (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* **19**, 101–108.
- Johnson J.B. y Zúñiga-Vega J.J. (2009) Differential Mortality Drives Life-History Evolution and Population Dynamics in the Fish *Brachyrhaphis rhabdophora*. *Ecology* **90**, 2243–2252.

- Kennedy H. (1978) *Systematics and pollination of the "closed-flowered" species of Calathea (Marantaceae)*. Univ of California Press.
- Koleff P. y Soberón J. (2008) Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. En: *Capital natural de México*. (Eds J. Sarukhán, J. Carabias, P. Koleff & T. Urquiza-Haas), pp. 323–364. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- De Kroon H., Van Groenendael J. y Ehrlén J. (2000) Elasticities: A review of methods and model limitations. *Ecology* **81**, 607–618.
- De Kroon H., Plaisier A., Van Groenendael J. y Caswell H. (1986) Elasticity: The Relative Contribution of Demographic Parameters to Population Growth Rate. *Ecology* **67**, 1427–1431.
- De la Vega-Salazar M.Y. (2003) Situación de los peces dulceacuícolas en México. *Ciencias* **72**, 20–30.
- Lebreton J.D., Burnham K.P., Clobert J. y Anderson D.R. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* **62**, 67–118.
- Lemos-Espinal J.A., Rojas-González R.I. & Zúñiga-Vega J. (2005) *Técnicas para el Estudio de Poblaciones de Fauna Silvestre*, 1° edn. Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad, México, D.F.
- Loa-Loza E., Cervantes-Ábrego M., Durand-Smith L. y Peña-Jiménez A. (1998) Uso de la Biodiversidad. En: *La diversidad biológica de México: Estudio de País 1998*. pp. 103–154. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Lowe-McConnell R.H. (1969) Speciation in tropical freshwater fishes. *Biological Journal of the Linnean Society* **1**, 51–75.
- Machado G., Giaretta A.A. y Facure K.G. (2002) Reproductive cycle of a population of the Guarú, *Phallocerus caudimaculatus* (Poeciliidae), in Southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **37**, 15–18.
- Macip-Ríos R., Brauer-Robleda P., Zúñiga-Vega J.J. y Casas-Andreu G. (2011) Demography of two populations of the Mexican mud turtle (*Kinosternon integrum*) in central Mexico. *Herpetological Journal* **21**, 235–245.
- Mandujano M.C., Montaña C., Franco M., Golubov J. y Flores-Martínez A. (2001) Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* **82**, 344–359.

- Márquez-Farías J.F. y Rosales-Juárez F.J. (2013) Intrinsic rebound potential of the endangered (*Totoaba macdonaldi*) population, endemic to the Gulf of California, México. *Fisheries Research* **147**, 150–153.
- Martínez-Ballesté A., Martorell C., Martínez-Ramos M. y Caballero J. (2005) Applying Retrospective Demographic Models to Assess Sustainable use: the Maya Management of Xa'an Palms. *Ecology and Society* **10**.
- Mazzoni R. y Iglesias-Rios R. (2002) Environmentally related life history variations in *Geophagus brasiliensis*. *Journal of Fish Biology* **61**, 1606–1618.
- Mesterton-Gibbons M. (1993) Why Demographic Elasticities Sum to One: A Postscript to De Kroon et al. *Ecology* **74**, 2467–2468.
- Miller R.R., Minckley W.L. y Norris S.M. (2009) *Peces dulceacuícolas de México*, Primera ed. CONABIO- Sociedad Ictiológica Mexicana-El Colegio de la Frontera Sur-Consejo de los Peces del Desierto.
- Mitrus S. (2008) The headstarting technique is an ineffective method for conservation of the European pond turtle - elasticity analysis. *Ecological Questions* **10**, 51–55.
- Mittermeier R.A. y Goettsch C. de M. (1992) La importancia de la diversidad biológica de México. En: *México Ante los Retos de la Biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Molina-Moctezuma A. (2015) *Relación entre la disponibilidad de recursos y el nivel de transferencia de nutrientes entre madres y embriones en dos especies de peces vivíparos*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Molina-Moctezuma A., Zúñiga-Vega J.J. y Espinosa-Pérez H. (2013) Mortality rates in two populations of the viviparous fish *Poeciliopsis baenschii* (Teleostei: Poeciliidae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* **84**, 994–998.
- Morris M.R. y Ryan M.J. (1992) Breeding Cycles in Natural Populations of *Xiphophorus nigrensis*, *X. multilineatus*, and *X. pygmaeus*. *Copeia* **1992**, 1074–1077.
- Morris W.F. y Doak D.F. (2002) *Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis*. Sinauer Associates Inc. Publishers, USA, Sunderland MA.
- Morrone J.J. (2005) Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **76**, 207–252.
- Naranjo E.J., Dirzo R., López-Acosta J.C., Rendón-von Osten J., Reuter A. y Sosa-Nishizaki Ó. (2009) Impacto de los factores antropogénicos de afectación directa a las poblaciones silvestres de flora y fauna. En: *Capital*

natural de México. (Eds J. Sarukhán, J. Carabias, P. Koleff & T. Urquiza-Haas), pp. 247–276. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Neyra-González L. y Durand-Smith L. (1998) Biodiversidad. En: *La diversidad biológica de México. Estudio de País, 1998*. pp. 62–102. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

Nichols J.D., Sauer J.R., Pollock K.H. y Hestbeck J.B. (1992) Estimating Transition Probabilities for Stage-Based Population Projection Matrices Using Capture-Recapture Data. *Ecology* **73**, 306–312.

Northwest Marine Technology (2015) Northwest Marine Technology.

Petty J.T., Lamothe P.J. y Mazik P.M. (2005) Spatial and Seasonal Dynamics of Brook Trout Populations Inhabiting a Central Appalachian Watershed. *Transactions of the American Fisheries Society* **134**, 572–587.

Reznick D.N. (1989) Life-history evolution in guppies: 2. repeatability of field observations and the effects of season on life histories. *Evolution* **43**, 1285–1297.

Reznick D.N. y Donald B.M. (1989) A review of life history patterns in Poeciliid fishes. En: *Ecology and Evolution of Livebearing Fishes*. (Eds G.K. Meffe & F.F.J. Snelson), pp. 125–148. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

Scrimshaw N.S. (1944) Superfetation in Poeciliid Fishes. *Copeia* **1944**, 180–183.

Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (2010) *Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificación para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo*. México.

Serghini M., Boutayeb A., Auger P., Charouki N., Ramzi A., Ettahiri O., et al. (2009) Multiregional periodic matrix for modeling the population dynamics of sardine (*Sardina pilchardus*) along the Moroccan Atlantic Coast: Management elements for fisheries. *Acta Biotheoretica* **57**, 501–512.

Servicio Meteorológico Nacional Resúmenes Mensuales.

Silvertown J., Franco M., Pisanty I. y Mendoza A. (1993) Comparative plant demography - relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* **81**, 465–476.

Skalski J.R., Ryding K.E. y Millsaugh J.J. (2005) *Wildlife Demography. Analysis of Sex, Age, and Count Data*. Elsevier Academic Press, UK, Oxford.

- Skellam J.G. (1967) Seasonal periodicity in theoretical population ecology. En: *Proceedings of the Fifth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability*. pp. 179–205.
- Thibault R.E. y Schultz R.J. (1978) Reproductive Adaptations Among Viviparous Fishes (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Evolution* **32**, 320–333.
- Toledo A. (2006) El paisaje. En: *Agua, hombre y paisaje*, 1° edn. pp. 151–199. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales- Instituto Nacional de Ecología, México, D.F.
- Turner C.L. (1937) Reproductive cycles and superfetation in poeciliid fishes. *The Biological Bulletin* **LXXII**, 145–164.
- Turner C.L. (1940) Superfetation in Viviparous Cyprinodont Fishes. *Copeia* **1940**, 88–91.
- Vandeperre F., Aires-da-Silva A., Santos M., Ferreira R., Bolten A.B., Serrao Santos R., *et al.* (2014) Demography and ecology of blue shark (*Prionace glauca*) in the central North Atlantic. *Fisheries Research* **153**, 89–102.
- Vlaming V.L. (1972) Environmental control of teleost reproductive cycles: a brief review. *Journal of Fish Biology* **4**, 131–140.
- White G.C. y Burnham K.P. (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* **46**, S120–S139.
- Williams B.K., Nichols J.D. y Conroy M.J. (2002) *Analysis and Management of Animal Populations*. Academic Press, USA, California.
- Winemiller K.O. (1993) Seasonality of reproduction by livebearing fishes in tropical rainforest streams. *Oecologia* **95**, 266–276.
- Wootton R.J. (1984) Introduction: strategies and tactics in fish reproduction. En: *Fish reproduction: strategies and tactics*. (Eds W.G. Potts & R.J. Wootton), pp. 1–12. Academic Press, London, New York.
- Yamaguchi N., Dugdale H.L. y Macdonald D.W. (2006) Female receptivity, embryonic diapause, and superfetation in the European badger (*Meles meles*): implications for the reproductive tactics of males and females. *The Quarterly review of biology* **81**, 33–48.
- Yokouchi K., Kaneko Y., Kaifu K., Aoyama J., Uchida K. y Tsukamoto K. (2014) Demographic survey of the yellow-phase Japanese eel *Anguilla japonica* in Japan. *Fisheries Science* **80**, 543–554.

- Zúñiga-Vega J., Valverde T., Rojas-González R.I. y Lemos-Espinal J.A. (2007) Analysis of the population dynamics of an endangered lizard (*Xenosaurus grandis*) through the use of projection matrices. *Copeia* **2007**, 324–335.
- Zúñiga-Vega J.J., Méndez-de la Cruz F.R. y Cuellar O. (2008) Demography of the lizard *Sceloporus grammicus*: exploring temporal variation in population dynamics. *Canadian Journal of Zoology* **86**, 1397–1409.