



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
ECOLOGÍA

**ESTRUCTURA POBLACIONAL Y DEMOGRAFÍA**  
**DEL PEZ CIEGO *Astyanax mexicanus***  
**EN DISTINTAS CUEVAS DEL NORTE DE MÉXICO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**MARÍA DE LOURDES VÁZQUEZ CRUZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES**  
**INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: Dra. ELVA ESCOBAR BRIONES**  
**INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM**  
**Dr. JORDAN GOLUBOV FIGUEROA**  
**DEPARTAMENTO EL HOMBRE Y SU AMBIENTE, UAM, XOCHIMILCO**

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. , AGOSTO**

**2020**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

OFICIO CPCB/465/2020

ASUNTO: Oficio de Jurado

**M. en C. Ivonne Ramírez Wence**  
**Directora General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología, Manejo Integral de Ecosistemas, Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 13 de mayo de 2019, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** de la alumna **VÁZQUEZ CRUZ MARÍA DE LOURDES** con número de cuenta **303290229** con la tesis titulada **“Estructura poblacional y demografía del pez ciego *Astyanax mexicanus* en distintas cuevas del norte de México”**, realizada bajo la dirección del **DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. CLAUDIA PATRICIA ORNELAS GARCÍA  
Vocal: M. EN C. HÉCTOR SALVADOR ESPINOSA PÉREZ  
Secretario: DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA  
Suplente: DR. JOSÉ MARTÍN GARCÍA VARELA  
Suplente: DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 07 de agosto de 2020

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

Agradezco al posgrado en Ciencias Biológicas y al Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, que hicieron posible la realización de este proyecto de investigación y me permitieron alcanzar el grado de Maestra en Ciencias en la máxima casa de estudios de México.

Esta investigación se llevó a cabo gracias al apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), bajo la beca número 329977.

También deseo reconocer al programa de apoyo de estudios de posgrado de la UNAM (PAEP), por los apoyos económicos que me fueron otorgados durante mi trabajo de investigación, los cuales hicieron posible la divulgación del proyecto en congresos internacionales.

Este estudio se realizó con el permiso especial de colecta autorizado por SEMARNAT Número de Oficio: SGPA/DGVS/01816/16, del día 29 de febrero de 2016 al Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales, asesor y responsable de este proyecto de investigación. Las técnicas de colecta y manipulación empleadas fueron avaladas por la SEMARNAT en este mismo permiso.

Agradezco a mi tutor principal, el Dr. Víctor Hugo Reynoso, por haber conducido este proyecto de investigación; y a los miembros de mi comité tutorial, el Dr. Jordan Golubov y la Dra. Elva Escobar Briones les agradezco todo su asesoramiento y las ideas aportadas a este trabajo.

## AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Agradezco a todos los miembros del jurado por las revisiones y comentarios realizados en este proyecto.

De manera muy especial le doy las gracias a la Dra. Patricia Ornelas García, quien me brindó su tiempo y sus ideas durante la investigación, aprecio todo su valioso apoyo y confianza, los cuales recibí todo el tiempo con mucho cariño.

A mi tutor principal el Dr. Víctor Hugo Reynoso, le agradezco por haberme guiado durante todo el proyecto, tanto de forma académica como técnica y durante el trabajo de campo, por compartir todas sus ideas para el diseño de la investigación. Me siento afortunada por contar con su amistad, por la confianza que ha depositado en mí y por todas las oportunidades que me ha brindado.

La M. en C. Gabriela Díaz Juárez estuvo apoyándome durante el camino, me siento agradecida por su compañía, amistad y el conocimiento que compartió conmigo.

Gracias a Jean Louis Lacaille Múzquiz por su hospitalidad y por el apoyo en la logística para el acceso a las cuevas en Tamaulipas.

Con profundo cariño agradezco a los espeleólogos que participaron de forma técnica en este proyecto, a Ulises Rivera, Ramsés Miranda y Ángeles Verde, por haber cambiado mi vida al llevarme a las profundidades.

Una vez más es mi deseo agradecer de manera primordial a mis padres, Lourdes y Juan, pues no concibo ningún logro sin el soporte perdurable de su apoyo y de su amor. La construcción de este proyecto y mi desarrollo personal no son la excepción, toda mi realización les pertenece.

Finalmente agradezco a todas aquellas personas que de diversas formas ayudaron a que terminara este proyecto: a Raquel Cruz por la amable disposición que tuvo para ayudarme con Darío en incontables ocasiones, al igual que mi hermano Juan Carlos, quien ha creído tanto en mí y me ha apoyado siempre. A Mauricio, por todo su cariño y su apoyo.

Por supuesto también le doy las gracias a mi hijo, Darío, quien ha tenido que soportar mis repetidas ausencias. Que la falta de mi presencia nunca represente la falta de mi amor, no existe ser a quien yo quiera más y no hay amor más sincero que el suyo.

A Ulises Rivera, por compartirme su vida y por su intento constante de hacerme trascender.

# ÍNDICE

	<b>Página</b>
Resumen.....	1
Abstract .....	2
1. Introducción .....	3
1.1 Especie en estudio.....	6
2. Objetivos, hipótesis y predicciones .....	11
2.1 Objetivos generales.....	11
2.2 Objetivos particulares .....	11
2.3 Hipótesis y predicciones .....	12
3. Métodos.....	13
3.1 Sitio de estudio y muestreo poblacional.....	13
3.2 Estructura poblacional.....	17
3.2.1 Proporciones sexuales .....	17
3.3 Rasgos de condición.....	18
3.3.1 Relación peso-talla .....	18
3.3.2 Factor de condición.....	18
3.4 Rasgos reproductivos .....	19
3.5 Análisis demográfico .....	20
3.5.1 Tabla de vida.....	20
3.5.2 Modelo matricial de proyección poblacional.....	21
3.5.3 Análisis de sensibilidad y elasticidad.....	22
3.5.4. Simulaciones de recuperación poblacional .....	22
4. Resultados.....	23
4.1 Estructura poblacional.....	23
4.1.1 Estructura de tamaños .....	23
4.1.2 Proporciones sexuales .....	26

4.2 Rasgos de condición.....	27
4.2.1 Relación peso-talla.....	27
4.2.2 Índice de condición.....	30
4.3 Rasgos reproductivos .....	33
4.4 Demografía.....	34
4.4.1 Tabla de vida.....	34
4.4.2 Modelo matricial de proyección poblacional.....	35
4.4.3 Análisis de sensibilidad y elasticidad.....	36
4.5 Simulaciones de recuperación poblacional .....	37
5. Discusión.....	39
5.1 Estructura poblacional.....	39
5.2 Rasgos de condición.....	41
5.3 Rasgos reproductivos .....	44
5.4 Demografía.....	45
6. Conclusiones .....	48
7. Referencias.....	50
8. Anexo.....	55

## Índice de Figuras

- < Figura 1. *Astyanax mexicanus* en su forma hipogea. Algunas de las características troglomórficas más distintivas son la pérdida de ojos y de pigmentación, una línea lateral mejor desarrollada y un metabolismo más eficiente a comparación de su forma epigea.
  
- < Figura 2. Mapa de la zona de distribución de *A. mexicanus*. Existen 31 cuevas en las que se distribuye *A. mexicanus* ubicadas en la zona noreste de México. En el mapa se muestran en amarillo los tres sistemas estudiados: Gómez Farías, Norte del Abra y Sur del Abra. Marcadas en rojo se muestran las siete cuevas muestreadas en este trabajo.
  
- < Figura 3. Descenso para acceder a las cuevas.
  
- < Figura 4. Búsqueda y colecta de individuos de *Astyanax mexicanus* dentro de la cueva.
  
- < Figura 5. Toma de las medidas a los peces muestreados. a) Pecera diseñada para la toma de medidas. b) y c) Pesado y fotografiado de individuos. d) La longitud estándar se obtuvo a partir de las fotos con el programa Image J (versión 1.48v).
  
- < Figura 6. Contenedor de peces para evitar conteos múltiples. A) Los peces muestreados se colocaron en redes sumergidas dentro de las mismas pozas para evitar conteos dobles. Las redes permitieron el flujo de agua y evitaron la acumulación de desecho. B) Liberación de los peces en sus pozas después del muestreo.
  
- < Figura 7. Una de las imágenes a partir de la cual se obtuvieron las mediciones del número y diámetro de los huevos con el programa Image J (versión 1.48v).
  
- < Figura 8. Histograma de la distribución de frecuencias de la longitud y peso de los peces para cada cueva. Se ajustaron curvas tipo gaussianas a los datos excepto para Tinaja en donde se ajustó una distribución de la suma de dos gaussianas. Nótese que para la cueva de Tinaja se presenta un doble pico en la distribución de la talla y el peso.
  
- < Figura 9. A) Ajustes de la distribución de la longitud (1) y el peso (2). Los datos se desfasaron en el eje Y para prevenir el solapamiento de las curvas y facilitar la interpretación de los datos. B) Comparación de los parámetros de ajuste de la talla de los peces provenientes de las cuevas evaluadas. Para cada parámetro, letras distintas (a, b, c) entre localidades indican diferencias significativas con  $p < 0.05$ .



- < Figura 10. Comparación de la longitud (A) y el peso (B) entre las poblaciones. Por colores se representa el grado de presión de colecta: verde=bajo, amarillo=medio, rojo=alto. Barras indican el error estándar. Letras distintas entre localidades (a, b, c, d y e) indican diferencias significativas con  $p < 0.05$ . Con asterisco \* se resaltan las localidades completamente distintas de las demás.
- < Figura 11. A) Comparación del porcentaje de peces de acuerdo a su sexo y estado de desarrollo. B) Número de machos y hembras encontrados por población. C) Relación macho-hembra (M:H) en las poblaciones evaluadas; Jos, Tinaja y Escondido mostraron diferencias significativas de la proporción 1:1 con  $p < 0.05$ .
- < Figura 12. Relación longitud-peso de todos los individuos de cada población. Se muestra la ecuación de tipo potencial y el coeficiente de determinación que dicta la proporción de la varianza explicada por el modelo ( $R^2$ ). El valor de la pendiente menor a 2.8 y mayor a 3.2 indican crecimiento alométrico negativo y positivo respectivamente. Piedras, Escondido y Molino mostraron crecimiento alométrico positivo, las demás poblaciones se consideraron isométricas.
- < Figura 13. Relación de la longitud-peso para hembras (azul) y machos (rojo) en cada población.  $W = AxL^B$ , donde W es el peso total del pez (g) y L la longitud total (mm), mientras que A y B se consideran la ordenada al origen y el exponente. El valor del exponente (B) se muestra dentro de la tabla en cada gráfica. Las hembras casi siempre están por arriba del valor de 3 a excepción de la población de Tinaja. La población de Molino no presentó ningún macho.
- < Figura 14. Valor promedio del índice de condición para cada población. Letras diferentes (a, b, c, d, e y f) indican que hay diferencias significativas con  $p < 0.001$   $\alpha = 0.005$ .
- < Figura 15. Valor promedio del índice de condición para hembras y machos de cada población.
- < Figura 16. Valor promedio para cada población de A) fecundidad relativa; B) índice gonadosomático (IGS); y, C) diámetro del huevo (mm).
- < Figura 17. Valores reproductivos para cada categoría obtenidos a partir de las matrices de transición.
- < Figura 18. Valores de elasticidad para las poblaciones de Jos, Tinaja, Pachón y Molino.

## Índice de cuadros

- Cuadro 1. Sistemas de cuevas en los diferentes sistemas montañosos de los estados de San Luis Potosí y Tamaulipas que albergan poblaciones de *Astyanax mexicanus* en su forma troglobia. Con asterisco (\*) se indican las cuevas estudiadas en la presente tesis.
- Cuadro 2. Cuevas estudiadas en esta tesis, separadas de acuerdo con el sistema cárstico, linaje evolutivo y presión de colecta.
- Cuadro 3. Longitud estándar de los peces en cada población. Se muestran los valores promedio, máximo y mínimo.
- Cuadro 4. Valor promedio del factor de condición para hembras y machos y por población.
- Cuadro 5. Valor promedio de los rasgos reproductivos, fecundidad relativa (FR) e índice gonadosomático (IGS) en cuatro poblaciones.
- Cuadro 6. Parámetros demográficos para Jos, Tinaja, Pachón y Molino. Tasa reproductiva neta ( $R_0$ ), tasa intrínseca ( $r$ ) y tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ).
- Cuadro 7. Estructura estable de categorías ( $w$ ) para cada población.
- Cuadro 8. Valores de  $\lambda$  de acuerdo con los cambios numéricos proporcionales que se llevaron a cabo en diferentes transiciones para cada población.
- Cuadro 9. Valores de  $\lambda$  de acuerdo con las simulaciones de cambios en diferentes entradas de la matriz para la población de Pachón.

## **Resumen:**

Para conocer la ecología y dinámica poblacional de la sardinita ciega *Astyanax mexicanus* a lo largo de su distribución, se realizó un análisis demográfico y de rasgos de condición en las cuevas de Jos, Molino, Pachón, Pichijumo, Piedras y Tinaja ubicadas entre los estados de San Luis Potosí y Tamaulipas al noroeste de México. Para conocer si la extracción de individuos afecta la estructura y demografía de las poblaciones, se compararon cuevas con diferente grado de presión de colecta de peces. La estructura poblacional se analizó con base en las distribuciones de frecuencias relativas de la longitud y el peso de los individuos. Se obtuvo la relación peso-talla, el índice de condición, la proporción sexual, la fecundidad relativa y el esfuerzo reproductivo. Se utilizaron modelos demográficos mediante una tabla de vida, una matriz de proyección poblacional y un análisis de perturbación prospectiva de sensibilidad y elasticidad. Las poblaciones resultaron significativamente distintas en estructura y proporción sexual ( $p < 0.05$ ) pero hay similitud en la estructura entre las poblaciones que sufren mayor presión de colecta. La relación peso-talla muestra trayectorias diferentes con pendientes significativamente distintas ( $F= 58.46, p < 0.0001$ ). El índice de condición de nutrición de los peces parece estar vinculado con la disponibilidad de alimento en cada cueva, obteniendo valores altos para las cuevas Molino, Pachón, Jos y Tinaja y bajos para Piedras y Pichijumo. La fecundidad e índice gonadosomático fueron más altos en Molino y Pachón sugiriendo una mayor inversión de energía en la reproducción. Las poblaciones evaluadas mostraron tasas reproductivas bajas y tasas de crecimiento poblacional en decremento, en especial en Pachón ( $R_0 = 0.020; \lambda = 0.442$ ), la población que ha sufrido mayor presión de colecta y cuyo resultado en este estudio fue el más desfavorable. De acuerdo con el análisis de perturbación prospectiva, las transiciones de las categorías juveniles son las tasas vitales más importantes para la tasa de crecimiento poblacional.

**Abstract:**

To understand the ecology and population dynamics of the blind cave fish *Astyanax mexicanus* throughout its distribution range, demography and condition-dependent traits were evaluated in Jos, Molino, Pachón, Pichijumo, Piedras y Tinaja caves located in the Mexican states of San Luis Potosí and Tamaulipas. The effect of collecting pressures it was compared the structure and demography in caves with different extracting rates. Population structure was analyzed using non-linear weight-length relationship, sex ratio, relative fecundity and reproductive effort. Demographic models using static life tables, population projection matrices and prospective perturbation analyses (sensitivity and elasticity) were done per cave. Populations differed significantly in structure and sex ratio ( $p < 0.05$ ) but some similarity was found in the structure between populations that belong to the same system (Pichijumo-Jos-Piedras). Weight/length relationships showed significantly different slopes ( $F = 58.46, p < 0.0001$ ). Condition index values appear to be linked to food availability in each cave. High values were obtained for Molino, Pachón, Jos and Tinaja caves and low for Piedras and Pichijumo. Fecundity and gonadosomatic index were higher in Molino and Pachón suggesting greater energy investment in reproduction. Populations showed low reproductive rates and appear to be decreasing, especially in Pachón ( $R_0 = 0.020; \lambda = 0.442$ ), the cave with the highest collection pressure resulting in the lowest growth rate. According to the prospective disturbance analysis, the transitions of juveniles are the most important vital rates for population growth rate.

## 1. INTRODUCCIÓN

La estructura de una población es el resultado de una combinación de factores demográficos y adaptativos que han forjado el estado actual de una población a través del tiempo. Desde la perspectiva ecológica, esta estructura se refiere al número de individuos de cada clase de edad o de tamaño, de estadio o de sexo que componen a una población. No todos los individuos contribuyen de la misma forma al crecimiento de su población, es diferente lo que pueden aportar los juveniles en comparación con los adultos, o las hembras en comparación con los machos y por supuesto esto tendrá un fuerte efecto sobre la dinámica de la población, dependiendo del número de individuos presentes en cada categoría de edad o de tamaño. Conocer la estructura de una población y la contribución de sus diferentes clases al crecimiento poblacional permite determinar el potencial reproductivo de una población y a la vez estimar su crecimiento numérico. También puede ayudar a comprender los procesos evolutivos que han ocurrido a lo largo de su historia, pues finalmente esta estructura es el resultado de su adaptación al ambiente a través del tiempo.

La demografía evalúa las tasas de supervivencia, fecundidad y crecimiento que se presentan en los distintos estadios o categorías de una población. A partir de estas tasas vitales y por medio de modelos de proyección poblacional es posible conocer el crecimiento de una población en el tiempo. Entre los modelos mejor empleados para plasmar la dinámica de una población estructurada se encuentran las tablas de vida (Deevey 1947) y las matrices de proyección poblacional (Caswell 2001). Las tablas de vida permiten estimar las probabilidades de supervivencia y de mortalidad de cada categoría de edad o de tamaño de una población. Comúnmente se construyen con los datos de las hembras y principalmente brindan información sobre el potencial de crecimiento de una población a través de valores como la tasa reproductiva neta ( $R_0$ ) y el tiempo generacional ( $T$ ), que son estimaciones sobre la descendencia que pueden dejar las hembras en la población y el tiempo que esto tarda en ocurrir, respectivamente. Con las tablas de vida se puede calcular la tasa intrínseca ( $r$ ) y finita ( $\lambda$ ) de crecimiento poblacional, las cuales indican si una población tiende a crecer, decrecer, o permanecer estable con el tiempo.

Los modelos matriciales (Caswell 2001) se emplean para conocer la tasa de crecimiento poblacional y la estructura estable de categorías (es decir, la estructura poblacional a la que tendería el comportamiento demográfico actual) de poblaciones agrupadas en clases o estadios específicos, así como el valor reproductivo de cada categoría, el cual mide la contribución de un individuo de

una edad o categoría determinada, al crecimiento futuro de la población. En un arreglo matricial se plasman las tasas vitales de fecundidad, crecimiento y supervivencia de cada categoría. Al iterar la matriz se obtiene la estructura estable de categorías ( $w$ ), y los valores reproductivos por categoría ( $v$ ) y la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) a la que tendería la población si su comportamiento demográfico se mantuviera constante.

A partir de los modelos matriciales se derivan los análisis prospectivos de perturbación, los análisis de sensibilidad y elasticidad (De Kroon et al. 1986, Caswell 2001). Estos análisis permiten conocer que tan sensible es  $\lambda$  a cambios en las entradas de la matriz, y cómo éstas influyen en la dinámica poblacional. A partir de estos análisis prospectivos se pueden hacer pronósticos sobre la respuesta que tendría una población a cambios en las diferentes fases del ciclo de vida de los organismos.

Además de conocer la dinámica poblacional, la demografía también permite entender cómo la selección natural ha favorecido ciertos patrones en la historia de vida de una especie. La tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) puede interpretarse como una medida de la adecuación promedio de los individuos de una población. Así, los análisis de sensibilidad permiten conocer qué fases del ciclo de vida del organismo contribuyen más a su adecuación (Benton y Grant 1999). Por su parte, los análisis de elasticidad, al evaluar la sensibilidad proporcional de  $\lambda$  a cambios proporcionales en las entradas de la matriz, y debido a que la suma de todos los elementos de la matriz de elasticidades es igual a uno, pueden interpretarse como la contribución proporcional de cada entrada de la matriz a  $\lambda$ .

La teoría de historias de vida intenta explicar cómo la selección natural y otras fuerzas evolutivas dan forma a los organismos para optimizar su supervivencia y éxito reproductivo frente a los retos ecológicos impuestos por el ambiente (Stearns 1992, Roff 1992, Stearns 2000). Son diversas las estrategias que presentan los organismos que les permiten optimizar su interacción con el ambiente en términos de energía. Una de estas es el esfuerzo reproductivo, que es una medida de la inversión energética que los individuos destinan a la reproducción. La forma de evaluarlo puede ser a través del análisis de los rasgos reproductivos, como la fecundidad relativa, el índice gonadosomático (IGS) (el peso de las gónadas en proporción al peso total de los organismos) y el tamaño de la descendencia (Trujillo et al. 2013).

Otros descriptores de gran interés en el estudio de las poblaciones y sus estrategias de historia de vida son la relación de peso y talla, así como el índice de condición. Estas medidas

aportan información fundamental sobre las estrategias de crecimiento y el buen o mal estado de los organismos. Las relaciones de peso-talla se usan para estimar el peso correspondiente a una longitud dada, y el índice de condición permite evaluar el estado nutricional de los individuos (Le Cren 1951; Froese 2006), basado en el supuesto de que los organismos más pesados de una longitud dada tienen una mejor condición que los organismos más ligeros.

Los estudios demográficos, en conjunto con el conocimiento de las estrategias de historia de vida de los organismos, pueden brindar información sobre los procesos de adaptación de una especie y permiten estimar el estado de vulnerabilidad de una población.

## 1.1 Especie en estudio

El pez *Astyanax mexicanus* es una especie de la familia Characidae que presenta dos formas: la forma epigea, que vive en ríos de superficie, y la forma hipogea, que habita cuevas y presenta una serie de características troglomórficas típicas de organismos que han evolucionado en un ambiente de perpetua oscuridad y escasez de alimento (Figura 1).



< **Figura 1. *Astyanax mexicanus* en su forma hipogea. Algunas de las características troglomórficas más distintivas son la pérdida de los ojos y de pigmentación, una línea lateral mejor desarrollada y un metabolismo más eficiente a comparación de su forma epigea.**

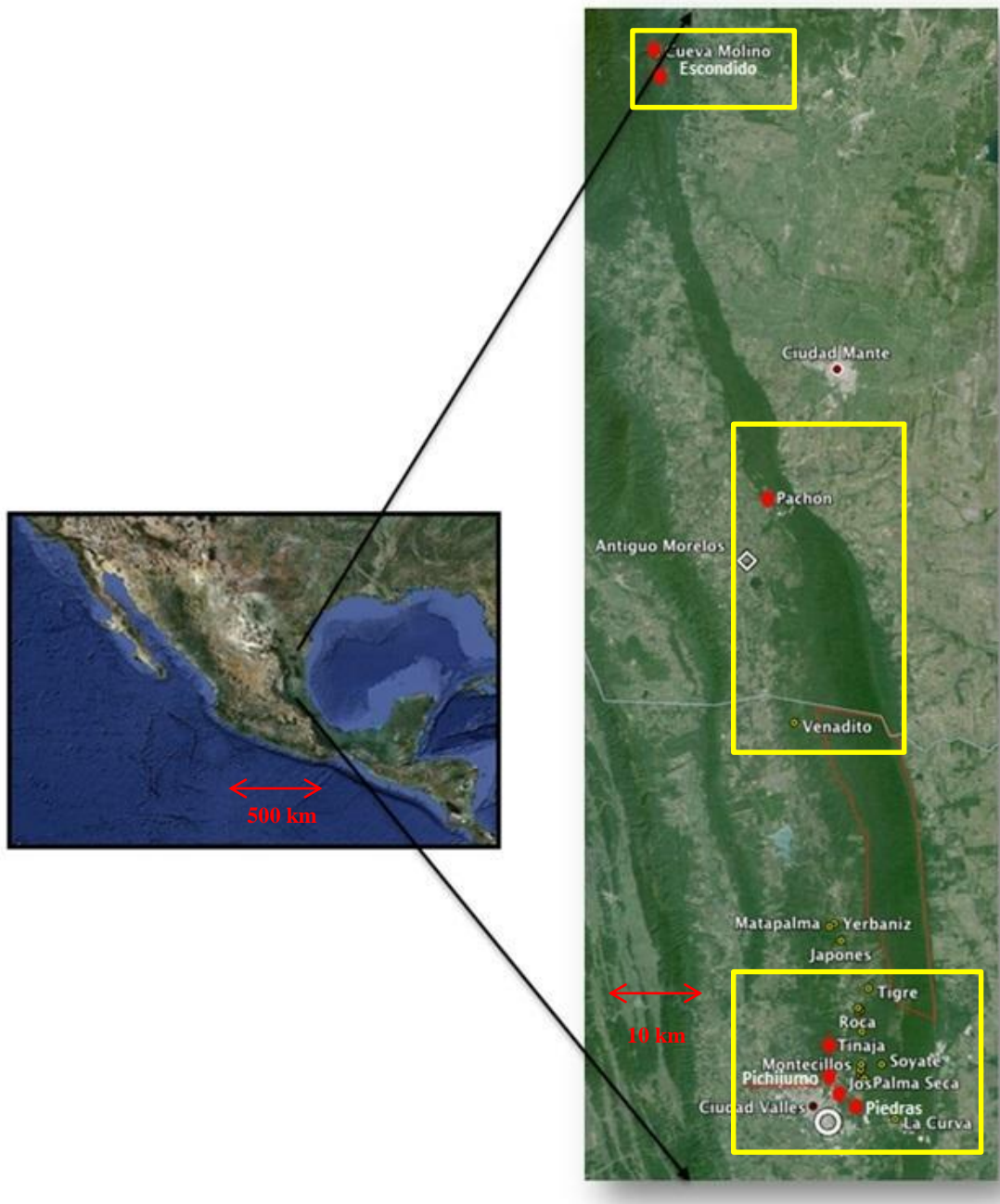
Los individuos que habitan en cuevas se diversificaron a partir de las poblaciones de superficie durante el proceso de erosión kárstica y formación de cavidades. Actualmente se tienen registradas 31 cuevas que albergan al pez *A. mexicanus*, todas localizadas en el noreste de México entre los estados de San Luis Potosí y Tamaulipas (Mitchell et al. 1977; Elliot 2018; Espinasa et al. 2018) (Figura 2). Debido a que las cuevas se originaron en momentos geológicos distintos, el fenotipo troglóbico tiene edades geológicas diferentes. (Ornelas-García et al. 2008; Gross 2012; Elliot 2018; Herman et al. 2018). De acuerdo con su ubicación geográfica, las cuevas pueden agruparse por sistemas (Mitchell et al. 1977; Cuadro 1). Cada sistema contiene un grupo de cuevas que generalmente están siendo drenadas por el mismo río.



Existe un gran debate en torno al tiempo y al modo en que evolucionaron las poblaciones de *Astyanax mexicanus* y a la conectividad genética que existe entre las cuevas (Strecker et al. 2004; Ornelas-García et al. 2008; Fumey 2018; Herman et al. 2018). Una de las principales hipótesis propone que existen dos linajes, uno de origen antiguo y otro de origen más reciente (Bradic et al. 2012; Herman et al. 2018). El linaje “viejo” incluye a todas las poblaciones del Abra, y el linaje “nuevo” a las poblaciones de la sierra de Guatemala en el norte, junto con las poblaciones del sistema de Micos al oeste, a pesar de que éstas se encuentran muy lejanas a la sierra de Guatemala (Cuadro 1, Figura 2).

**Cuadro 1. Sistemas de cuevas en los diferentes sistemas montañosos de los estados de San Luis Potosí y Tamaulipas que albergan poblaciones de *Astyanax mexicanus* en su forma troglobia. Con asterisco (\*) se indican las cuevas estudiadas en la presente tesis.**

Sistema	Cuevas	Sierra	Estado	Linaje
Sur de El Abra	Cuates Chica Toro Curva	El Abra	San Luis Potosí	Viejo
Sabinos	Palma seca Piedras* Jos* Pichijumo* Montecillos Soyate, Tinaja* Arroyo Sabinos Roca Tigre	El Abra	San Luis Potosí	Viejo
Yerbaniz	Japonés Matapalma Yerbaniz	El Abra	San Luis Potosí	Viejo
Norte de El Abra	Venadito Pachón*	El Abra	Tamaulipas	Viejo
Chamal-Ocampo	Vásquez Caballo Moro Bee	Nicolás Pérez y Guatemala	Tamaulipas	Nuevo
Gómez Farías	Escondido* Jineo Molino*	Guatemala	Tamaulipas	Nuevo
Micos	Lienzo Subterráneo Otates	Colmena	San Luis Potosí	Nuevo



< **Figura 2. Mapa de la zona de distribución de *A. mexicanus*. Existen 31 cuevas en las que se distribuye *A. mexicanus* ubicadas en la zona noreste de México. En el mapa se muestran en amarillo los tres sistemas estudiados: Gómez Farías, Norte del Abra y Sur del Abra. Marcadas en rojo se muestran las siete cuevas muestreadas en este trabajo.**

*Astyanax mexicanus* se ha consolidado como una especie modelo para estudios evolutivos y de biología del desarrollo, gracias a la presencia de sus dos formas y a la facilidad para su reproducción y mantenimiento en el laboratorio (Jeffery 2001, 2012, 2019; Borowsky 2008a). Diversos laboratorios alrededor del mundo realizan investigaciones en torno a *A. mexicanus* (Lab

studying cavefish, 2016), y, aunque su reproducción en el laboratorio es efectiva en la mayoría de los casos, la extracción de peces directamente de las cuevas sigue siendo una práctica común para obtener individuos.

A pesar de toda la información que se genera en torno a *A. mexicanus*, se desconoce el estado de conservación actual de sus poblaciones y poco se sabe sobre sus rasgos ecológicos. En cuanto a tamaños poblacionales, Mitchell et al. (1977) estimaron tamaños de 9781 y 8700 individuos para las poblaciones de Pachón y Yerbaniz, respectivamente. Bradic et al. (2012), estimaron tamaños efectivos poblacionales de algunas cuevas con un rango que va de 831, en la población de Curva, hasta de 1326, en Yerbaniz. Algunas densidades se han estimado por medio de censos visuales con 5 ind./m<sup>2</sup> para las cuevas de Chica y Pachón, y de 15 ind./m<sup>2</sup> para la de Micos (Parzefall 1983). Existen algunos estudios sobre conducta, alimentación, tasas de crecimiento en laboratorio (e.g., Hüppop 1987; Simon et al. 2017) y estado de nutrición (Wilkins y Hüppop 1986), pero no hay información formal publicada sobre estructura de edades, tasas de crecimiento poblacional o rasgos de historia de vida de *A. mexicanus*.

La información sobre demografía y rasgos de historia de vida de peces subterráneos en su mayoría proviene de estudios realizados para la familia Amblyopsidae en el norte y este de Estados Unidos de América (Niemiller y Poulson 2010), peces troglomórficos que también han sido utilizados como modelo para estudios evolutivos. Existen otros estudios como el del poecílido *Poecilia mexicana* en la cueva del Azufre en Chiapas (Riesch et al. 2016) y para el cótido *Cottus specus* en Missouri, en Estados Unidos de América (Day et al. 2016). En general, los estudios en ambientes subterráneos muestran organismos con longevidades largas, tasas reproductivas bajas y un aumento en la inversión de energía que se destina a la descendencia, contrastante con sus conespecíficos de superficie. Los peces de cueva casi siempre muestran un incremento en el esfuerzo reproductivo en comparación con sus formas de superficie (Poulson 1963; Culver 2012).

La extracción de ejemplares de *Astyanax mexicanus* con fines de investigación ha ocurrido por años, principalmente de aquellas poblaciones que habitan en cuevas de fácil acceso, ejemplo de estas son Chica, Pachón y en menor medida Tinaja. Consecuentemente, la mayoría de la investigación, y, por tanto, la colecta de individuos, sucede en torno a éstas poblaciones.

Una de las poblaciones mejor estudiadas y de la cual se han obtenido algunos números poblacionales es Pachón. En esta cueva, Mitchell et al. (1977) calcularon un tamaño poblacional de  $9781 \pm 8502$  (DS) con técnicas de captura-recaptura (datos recalculados por Elliot 2018). Años

después, Reynoso et al. (2009) reportaron, basados en una técnica similar, un estimado de  $2750 \pm 1926.8$  DS individuos y finalmente, Bradic et al. (2012) estimaron un tamaño poblacional efectivo de 600 individuos. Estas estimaciones muestran una tendencia en la disminución del número de individuos a través del tiempo. Debido a la carencia de datos históricos en otras cuevas, una manera de saber si una población está siendo afectada por la extracción desmedida de ejemplares puede ser comparando los datos de la estructura poblacional y demografía de una cueva, con la de otra que no presente una presión de extracción similar. De esta manera se podría tener una idea si la presión de colecta tiene un efecto en la población. Por ello, en este estudio se busca conocer la dinámica poblacional de *A. mexicanus* en distintas cuevas, analizar los posibles factores que la determinan y evaluar si hay una relación con el grado de presión de colecta.

Este trabajo presenta un estudio demográfico y de algunos rasgos reproductivos y de condición de siete poblaciones de la sardinita ciega *Astyanax mexicanus* en distintas cuevas del noreste de México, con la intención de conocer el estado actual de sus poblaciones, y de esta forma, evaluar la posibilidad de seguir utilizando a esta especie para hacer investigación, sin afectar a las poblaciones naturales.

## 2. OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

### 2.1 Objetivo general

- En este trabajo se busca describir y comparar la estructura poblacional de distintas poblaciones de la sardinita ciega *Astyanax mexicanus*, sujetas a diferente presión de recolecta de ejemplares y conocer su estado actual de conservación a partir de la comparación de sus atributos de historia de vida.

### 2.2 Objetivos particulares

- Comparar poblaciones de *Astyanax mexicanus* con diferente grado de presión de colecta en función de diversos parámetros de historia de vida incluyendo: la estructura de tamaños y de pesos, la proporción sexual, la relación peso-talla por sexos, fecundidad relativa, el esfuerzo reproductivo y el factor de condición.
- Comparar poblaciones con diferente grado de presión de colecta en función de la tasa reproductiva neta ( $R_0$ ), la estructura estable de tamaños ( $\mathbf{w}$ ), el vector de los valores reproductivos específicos por categoría ( $\mathbf{v}$ ) y la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), por medio de una tabla de vida y de un modelo matricial de proyección poblacional.
- Realizar análisis de sensibilidad y elasticidad para determinar cuáles son las entradas de la matriz que más influyen en la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) y
- realizar simulaciones numéricas modificando los valores de los parámetros demográficos para evaluar qué cambios y en qué entradas matriciales se da un mayor efecto en  $\lambda$  en las poblaciones selectas.
- Discutir la repercusión en la conservación de *A. mexicanus* de la extracción continua de ejemplares de cueva para estudios científicos.

### 2.3 Hipótesis y predicciones

La extracción de individuos en las cuevas donde habita *Astyanax mexicanus* influye negativamente en la historia de vida y la demografía de las poblaciones, debido a que la extracción está más dirigida a las categorías de tamaño grandes, lo que supone que reducirá el número y tamaño de los individuos reproductores, lo cual a su vez afectaría directamente el reclutamiento de juveniles.

#### Predicciones

- 1) En poblaciones con mayor presión de colecta, la estructura de tamaños se verá afectada, principalmente se inclinará hacia una mayor representación de individuos de tallas pequeñas y de menor peso; sin embargo, la proporción sexual podría no verse afectada.
- 2) No habrá variación en la relación peso-talla y en el índice de condición en función de la extracción de individuos en las cuevas.
- 3) Las poblaciones con mayor presión de colecta tendrán un índice gonadosomático más alto, pues al haber menos individuos reproductores grandes debido a la extracción, los juveniles comenzarán a reproducirse más tempranamente y presentarán un IGS más alto. Se espera que no existan diferencias en el diámetro promedio de los huevos con relación a la presión de colecta.
- 4) La tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) será menor a uno en las poblaciones con mayor presión de colecta y su tasa reproductiva neta ( $R_0$ ) será baja, menor a uno.
- 5) La categoría que influirá más en  $\lambda$  será la de los adultos, principalmente en las cuevas con mayor presión de extracción.

### 3. MÉTODOS

#### 3.1 Sitio de estudio y muestreo poblacional

Se realizaron muestreos extensivos de *A. mexicanus* en siete cuevas: Jos, Piedras, Pichijumo y Tinaja que pertenecen al sistema del sur del Abra en el estado de San Luis Potosí, la cueva de Pachón que pertenece al sistema del norte de El Abra en Tamaulipas, y las cuevas de Molino y Escondido que pertenecen al sistema de Gómez Farías en Tamaulipas (Figura 2). Aun cuando se desconoce la interconectividad de las cuevas en el subsuelo, los organismos de cada cueva se consideraron como poblaciones distintas.

Con el objetivo de hacer una comparación entre las poblaciones, las cuevas se dividieron en sistemas, linajes evolutivos y de acuerdo al grado de presión de colecta al que se encuentran sometidas (Cuadro 2). Las cuevas de Tinaja y Pachón tienen un grado de extracción alto debido a que son cuevas horizontales en las que es posible entrar sin la necesidad de equipo de espeleología y con un entrenamiento relativamente reducido. De estas dos cuevas, la de Pachón sufre aun mayor extracción, ya que la cueva es sumamente accesible. La cueva de Molino, aunque requiere acceso vertical con cuerdas, presenta un grado medio de extracción de individuos, ya que es una de las poblaciones más estudiadas al pertenecer a un linaje evolutivo distinto de las demás (Ornelas-García et al. 2008; Bradic et al. 2012). El resto de las cuevas, que presentan una mayor dificultad de acceso presentan un menor grado de extracción.

**Cuadro 2. Listado de localidades estudiadas en esta tesis, separadas de acuerdo con el sistema cárstico (Mitchell et al. 1977), linaje evolutivo (Bradic et al. 2012; Gross et al. 2012; Herman et al. 2018) y presión de colecta.**

Cueva	Sistema	Linaje	Presión de colecta
Piedras	Sur del Abra	Viejo	Bajo
Jos	Sur del Abra	Viejo	Bajo
Pichijumo	Sur del Abra	Viejo	Bajo
Tinaja	Sur del Abra	Viejo	Medio
Pachón	Norte del Abra	Viejo	Alto
Escondido	Gómez Farías	Nuevo	Bajo
Molino	Gómez Farías	Nuevo	Medio

Los muestreos poblacionales se realizaron entre los meses de febrero y marzo de 2016, que corresponden con la temporada de secas, debido a que el acceso para la mayoría de las cuevas está restringido durante la temporada de lluvias. Para entrar a las cuevas con acceso vertical fue necesario emplear técnicas y equipo de espeleología (Fig.3).



< **Figura 3. Descenso para acceder a las cuevas.**

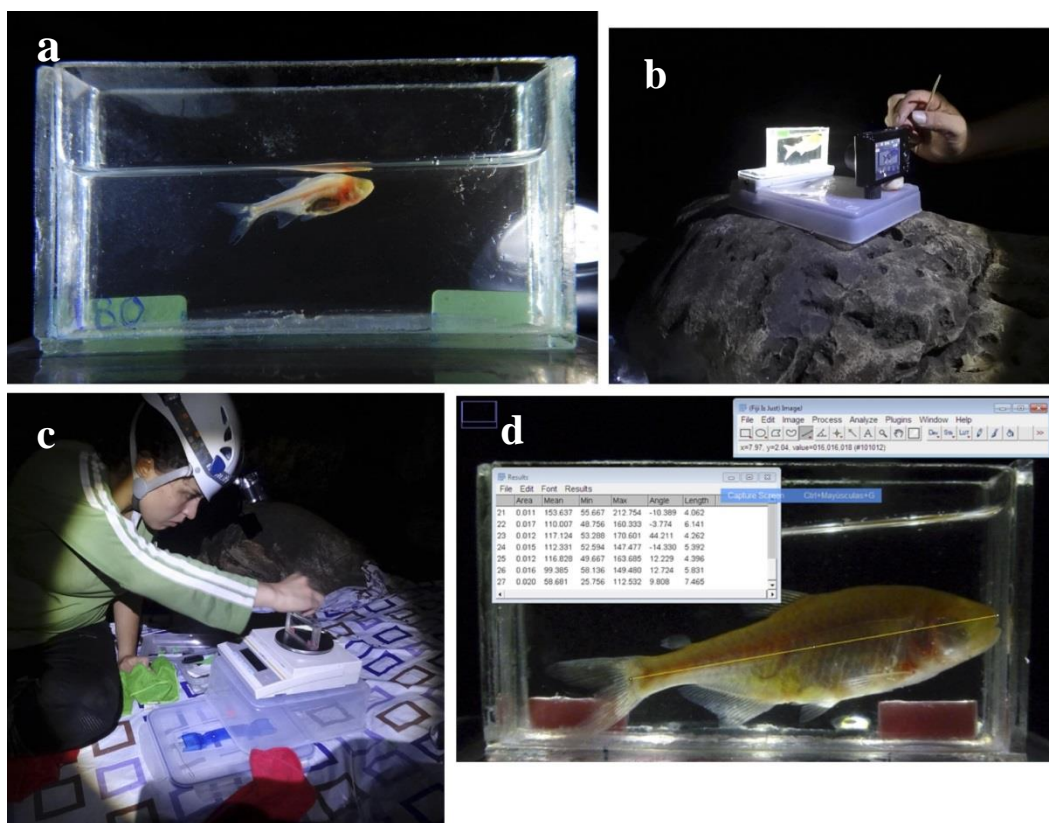
Una vez dentro de la cueva, se localizaron las pozas de agua y se colectaron los peces con una red de pesca cuadrada de 40 × 50 cm con un mango de hasta 2.5 m de largo (Fig. 4).



< **Figura 4. Búsqueda y colecta de individuos de *Astyanax mexicanus* dentro de la cueva.**



Cada pez colectado fue sexado y se colocó en una pecera pequeña de 8.5 cm de largo, 4 cm de alto y 0.5 cm de profundidad, para restringir el movimiento del pez (Figura 5a). Los peces se pesaron con una balanza digital Ohaus (0.001 g) (Figura 5c) y se fotografiaron dentro de la misma pecera (Figura 5b). Las medidas de la longitud estándar (desde la punta del hocico del pez hasta la base de la aleta caudal) se obtuvieron en mm a través de las fotografías con el programa Image J (versión 1.48v) (Figura 5d).



< **Figura 5. Toma de las medidas a los peces muestreados. a) Pecera diseñada para la toma de medidas, b) y c) Pesado y fotografiado de individuos. d) La longitud estándar se obtuvo a partir de las fotos con el programa Image J (versión 1.48v).**

Para asegurarse de no volver a contar al mismo individuo varias veces durante el muestreo, los peces ya muestreados se aislaron en contenedores de red grandes sumergidos dentro de la misma poza, con el fin de que el agua pudiera circular y así evitar la acumulación de desecho. Todos los individuos colectados se manipularon con sumo cuidado y se liberaron en la misma poza de captura (Fig. 6).



< **Figura 6. Contenedor de peces para evitar conteos múltiples. A) Los peces muestreados se colocaron en redes sumergidas dentro de las mismas pozas para evitar conteos dobles. Las redes permitieron el flujo de agua y evitaron la acumulación de desecho. B) Liberación de los peces en sus pozas después del muestreo.**

### 3.2 Estructura poblacional

Las poblaciones se estructuraron con base en la longitud estándar y el peso de los individuos. Se realizaron histogramas de longitud y peso para cada población. El análisis de los datos se hizo mediante el ajuste de curvas Gaussianas a los histogramas de las distribuciones de frecuencias relativas (%) de la longitud y el peso de los peces. Para la longitud se utilizaron intervalos de 10 mm, lográndose 10 categorías de tamaño, de acuerdo a la metodología propuesta por Trujillo et al. (2013). Para el peso se utilizaron intervalos de 1 g entre las 10 clases definidas, para permitir un adecuado manejo y visualización de la información en el histograma. A partir de los ajustes se obtuvieron los parámetros de las distribuciones: amplitud, que corresponde al porcentaje de individuos observados en el pico de la distribución; media, que es igual al promedio de la muestra y que se representa por la categoría en la cual se alcanza el pico de la distribución; y desviación estándar, que nos indica la dispersión de las observaciones de cada categoría con respecto a la media. En todos los casos se obtuvo, además, el error estándar de cada parámetro y se evaluó el coeficiente de determinación ( $R^2$ ) como una medida de la proporción de la varianza explicada por el modelo. En el caso de la cueva de Tinaja, únicamente se reporta la amplitud, la media y la desviación estándar de la frecuencia mayor de la distribución, por ser la más representativa de las dos frecuencias. Para realizar una comparación cuantitativa de las distribuciones, se utilizó la prueba F de suma de cuadrados (De Lean et al. 1978). Para comparar de forma específica el promedio de la longitud y el peso de los individuos de cada cueva, se utilizó un ANOVA de una vía ( $\alpha < 0.05$ ) seguida de la prueba de comparación múltiple de Tukey ( $\alpha < 0.05$ ) para comparar las cuevas por pares. El porcentaje de individuos de cada categoría de sexo (juvenil, hembra o macho) se comparó entre localidades mediante una prueba  $\chi^2$  ( $\alpha < 0.05$ ). Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa Graph Pad Prism 7 y 8.

#### 3.2.1 Proporciones sexuales

Los machos se separaron de las hembras a partir de la identificación de ganchillos presentes en la aleta anal de los machos (Borowsky 2008c), que es el carácter sexual más determinante en *A. mexicanus*. Este carácter se presenta usualmente a partir de los 40 mm de longitud estándar, por lo que los individuos por debajo de esta longitud se categorizaron como juveniles. La proporción de hembras/machos se comparó en todas las poblaciones mediante una prueba  $\chi^2$  suponiendo que la razón esperada sería 1:1.

### **3.3 Rasgos de condición**

#### **3.3.1 Relación peso-talla**

Para determinar la relación talla-peso entre los organismos de cada cueva se realizaron ajustes no lineales mediante la ecuación  $W = aL^b$ , donde  $W$  es el peso del pez ( $g$ ) y  $L$  la longitud estándar (mm), mientras que  $a$  y  $b$  se consideran la ordenada al origen y el exponente, respectivamente (Froese 2006). Los parámetros  $a$  y  $b$  se obtuvieron a partir de un análisis de regresión lineal de las variables longitud y peso transformadas mediante Log10. Una vez obtenidos los parámetros, éstos se sustituyeron en la ecuación y se realizó el ajuste. Adicionalmente se obtuvo el coeficiente de determinación  $R^2$  que evalúa la proporción de la varianza explicada por el modelo.

Se obtuvo el valor de  $b$  y el tipo de crecimiento para cada sexo y en cada población. Cuando un individuo mantiene su forma al crecer, se considera que presenta un crecimiento isométrico, representado por el valor en la pendiente  $b=3$ . Cuando los individuos de talla mayor incrementan su peso en mayor proporción que su longitud, entonces el crecimiento es alométrico positivo ( $b>3$ ), de manera contraria, los individuos que muestran un incremento mayor en la longitud que en el peso, presentan un crecimiento alométrico negativo ( $b<3$ ) (Froese 2006). Carlander (1969) propone un intervalo en la pendiente de entre 2.5 y 3.5 para considerarse isométrico. En este trabajo se consideró un intervalo de 2.8 a 3.2.

#### **3.3.2 Factor de condición**

El índice o factor de condición estima cambios temporales en el estado de los peces bajo las influencias de factores externos (ambiente) e internos (fisiológicos) independientemente de la longitud, lo que permite efectuar estudios comparativos. Se utilizó el índice de Fulton ( $K$ ) como el factor de condición (Ricker 1975), representado por la ecuación  $K=100 (W/L^3)$ , donde  $W$  es el peso corporal húmedo en gramos y  $L$  la longitud estándar en cm. Para evaluar si había diferencias significativas en el factor de condición obtenido en cada población, se aplicó una prueba de ANOVA de una vía, así como las comparaciones múltiples entre poblaciones con una prueba de Tukey.

### 3.4 Rasgos reproductivos

La condición reproductora puede evaluarse con la fecundidad relativa y el esfuerzo reproductor. La fecundidad relativa (FR) es la fecundidad absoluta expresada con relación al peso de la hembra; es decir, el número de huevos entre el peso del pez (g). El esfuerzo reproductor en peces puede expresarse como el índice gonadosomático (IGS), que se calcula con la ecuación  $IGS=Wg/Ws$ , donde  $Wg$  es el peso gonadal y  $Ws$  es el peso somático de la hembra (Roff 1992). Para obtener el IGS se revisaron ejemplares de las poblaciones de Jos, Tinaja, Pachón y Molino. Se registró el peso somático (peso eviscerado) y el peso gonadal de cada hembra. Las gónadas se revisaron con un microscopio estereoscópico. Para saber si había diferencias en el esfuerzo invertido en el tamaño de los huevos entre las cuatro poblaciones, se midió el diámetro de los huevos con ayuda del programa Image J (versión 1.48v) (Figura 6). Se realizaron comparaciones de la FR y el IGS entre poblaciones con una prueba de Kruskal-Wallis y del diámetro del huevo con una prueba de ANOVA de una vía.



<Figura 6. Una de las imágenes a partir de la cual se obtuvieron las mediciones del número y diámetro de los huevos con el programa Image J (versión 1.48v).

### 3.5 Análisis demográfico

#### 3.5.1 Tabla de vida

Se diseñaron tablas de vida para las poblaciones de Jos, Tinaja, Pachón y Molino a partir de los datos del muestreo de las hembras y sus fecundidades ( $m_x$ ). Las tablas de vida fueron de tipo vertical (estáticas); es decir, que se construyen a partir de la estructura de la población observada en un momento dado, no por su seguimiento a través del tiempo. Las categorías se asignaron con base en la longitud estándar de los individuos, considerando una clase distinta cada 10 mm. Se establecieron dos grupos principales, el de juveniles (J) y el de adultos (A). Se consideró como adultos a los individuos con una longitud a partir de 40 mm, ya que fue la talla aproximada a la cual la mayoría de los individuos muestreados presentaron dimorfismo sexual (dentículos en aleta anal de los machos) y presencia de huevos en las hembras. Se hizo una revisión del grado de maduración de las gónadas respecto a la talla de los individuos que se colectaron en campo y de los que se tenían preservados en alcohol. La fecundidad ( $m_x$ ) se obtuvo como el número promedio de huevos contabilizados de las hembras de cada categoría adulta, considerándose la probabilidad de eclosión y la proporción sexual de cada población. Todos los huevos de las gónadas de las hembras se contaron con la ayuda de un microscopio estereoscópico (Figura 6).

Las tablas de vida se construyeron con la ayuda de la estimación de la estructura teórica, que se obtuvo con una curva exponencial decreciente, bajo los supuestos de que la población cuenta con una estructura estable de tamaños y que los procesos demográficos mantienen sus tasas constantes a lo largo del tiempo (Deevey 1947). La curva exponencial es el mejor ajuste exponencial decreciente a los datos observados. Se obtuvo la estructura teórica para las poblaciones de Jos, Tinaja, Pachón y Molino. La ecuación se aplicó a los datos observados para obtener los valores de las categorías faltantes.

Una vez construidas las tablas de vida, se obtuvo la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $r$ ), la tasa reproductiva neta ( $R_0$ ) y el tiempo generacional ( $T$ ).

La tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $r$ ) se calculó por medio de la ecuación:

$$r = \ln R_0 / T$$

La tasa reproductiva neta ( $R_0$ ) representa la tasa de reemplazo y muestra la relación de la supervivencia con la reproducción; es decir, cuánta descendencia puede dejar una hembra a lo largo de su vida y se representa con la ecuación:

$$(R_0) = \sum l_x m_x$$

El tiempo generacional (T) es el tiempo promedio que pasa entre que nace un individuo y nace su descendencia y se calculó con la ecuación:

$$T = X \sum l_x m_x / R_0$$

Las tablas de vida permiten identificar las categorías de tamaño en las que ocurre la mayor mortalidad y que, por lo tanto, se pueden considerar como las más vulnerables (Valverde et al. 2005).

### 3.5.2 Modelo matricial de proyección poblacional

La forma en que se diseña una matriz de proyección poblacional puede ser de tipo *prebreeding* y *postbreeding*, dependiendo de en qué momento del ciclo de vida del organismo se realiza el muestreo, ya sea previo o posterior a la temporada reproductiva, respectivamente. Se construyeron matrices de tipo “*prebreeding*”, ya que el muestreo se realizó en la temporada de secas y se consideró que la reproducción de *A. mexicanus* puede ocurrir durante la temporada de lluvias. Este supuesto se basó en que los individuos que se han mantenido en cautiverio ovopositan principalmente cuando cambia la temperatura de manera brusca (Borowsky 2008a, b; Elipot et al. 2014). Los cambios en la temperatura del agua en las cuevas suelen ocurrir con la crecida del agua durante la temporada de lluvias, lo que podría estar disparando el momento de la reproducción (Elipot et al. 2014), como ocurre con otros peces subterráneos (Kumar y Parganiha 2010). En la cueva de Pachón se ha registrado la presencia de alevines tanto en la temporada de lluvias como en secas, lo que puede sugerir que la reproducción ocurre durante todo el año (Espinasa et al. 2017; Simon et al. 2019). La reproducción de *A. mexicanus* en las cuevas y su posible estacionalidad aún permanece desconocida.

Los modelos matriciales se aplicaron para las poblaciones de Jos, Tinaja, Pachón y Molino. Las matrices se construyeron con las probabilidades de transición ( $p_x$ ) y de fecundidad ( $m_x$ ) obtenidas en las tablas de vida. La fecundidad efectiva ( $f_x$ ) empleada en la matriz se obtuvo por medio de la fórmula:  $f_x = m_x p_0$  (Ellner 2009).

Una vez estructuradas las matrices, se iteraron y se calculó el valor de  $\lambda$ . La estructura estable de tamaños ( $\mathbf{w}$ ) se obtuvo como el eigenvalor derecho de la matriz y el vector de los valores reproductivos específicos de cada categoría ( $\mathbf{v}$ ) como el eigenvalor izquierdo. Todas las matrices

y los análisis de perturbación prospectiva se realizaron por medio de Excel y el programa PopTools (versión 3.2).

### 3.5.3 Análisis de sensibilidad y elasticidad

A partir de las matrices de proyección poblacional se construyeron las matrices de sensibilidad y elasticidad (Caswell 1978; De Kroon et al. 1986). La sensibilidad de las entradas de una matriz de proyección poblacional ( $s_{ij}$ ) mide el impacto absoluto en la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) de un cambio absoluto en cada elemento particular de la matriz. Se interpreta como el cambio en  $\lambda$  en relación con un cambio en la entrada  $a_{ij}$ . La sensibilidad está determinada por la ecuación:

$$s_{ij} = \partial \lambda / \partial a_{ij} = v_i \times w_j / \langle w, v \rangle$$

De igual forma, las entradas de una matriz de transición ( $e_{ij}$ ) cuantifican el cambio en  $\lambda$  pero de manera proporcional. Las elasticidades están determinadas por la ecuación:

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

### 3.5.4 Simulaciones de recuperación poblacional

A partir de las matrices de proyección poblacional es posible realizar simulaciones numéricas. Las simulaciones son cambios que se realizan en los valores de las entradas de la matriz, a fin de generar una variación en el valor de la tasa de crecimiento poblacional. Los cambios se realizaron en diferentes entradas de la matriz (fases del ciclo de vida) con mayores valores de elasticidad, y calculando el valor de  $\lambda$  después de cada modificación. Se aplicaron cambios en un 25, 50, 100 y 200 % del valor de cada entrada para observar cómo se reflejaban en una variación en la tasa de crecimiento poblacional. Las simulaciones se realizaron para las cuatro poblaciones.



## 4. RESULTADOS

### 4.1 Estructura poblacional

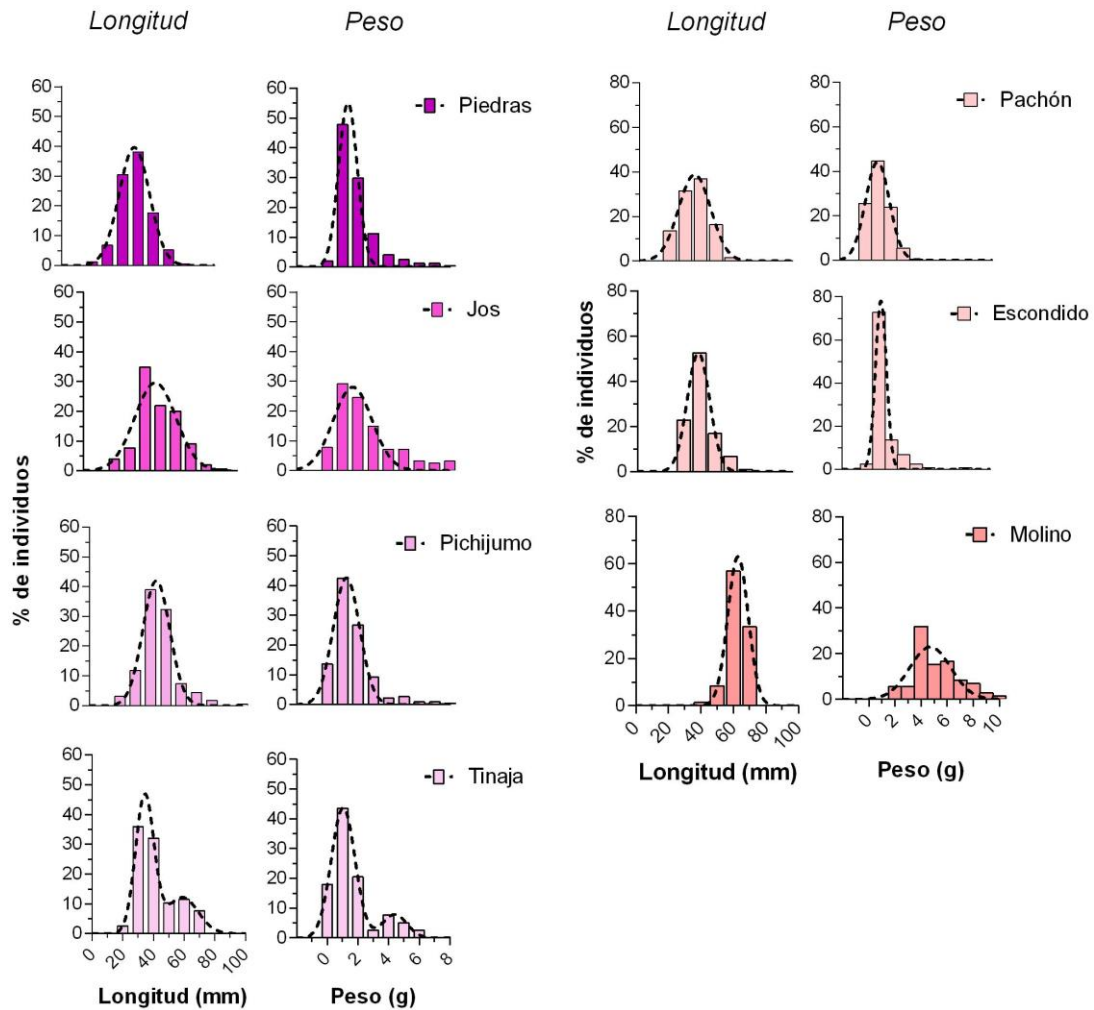
#### 4.1.1 Estructura de tamaños

Para todas las poblaciones se obtuvieron los valores promedio, máximo y mínimo de la longitud estándar de los peces (Cuadro 3). Existe una alta heterogeneidad en la longitud de los individuos entre poblaciones. Pachón presentó individuos de tallas pequeñas, mientras que en Molino los peces fueron mucho más grandes. Es interesante ver que en algunas poblaciones se encontraron valores extremos atípicos, con individuos realmente más grandes en relación con el tamaño promedio; esto ocurrió en el caso de Jos y Pichijumo.

**Cuadro 3. Longitud estándar de los peces en cada población.  
Se muestran los valores promedio, máximo y mínimo.**

Población	Mínimo (mm)	Máximo (mm)	Media $\pm$ DE
Piedras	17.5	77.32	48.49 $\pm$ 9.71
Jos	16.89	89.27	46.27 $\pm$ 13.21
Pichijumo	22.53	98.34	44.89 $\pm$ 11.47
Tinaja	24.63	69.30	39.53 $\pm$ 12.22
Pachón	18.57	59.30	36.42 $\pm$ 9.19
Escondido	29.55	70.58	39.30 $\pm$ 8.34
Molino	43.99	74.15	62.25 $\pm$ 6.14

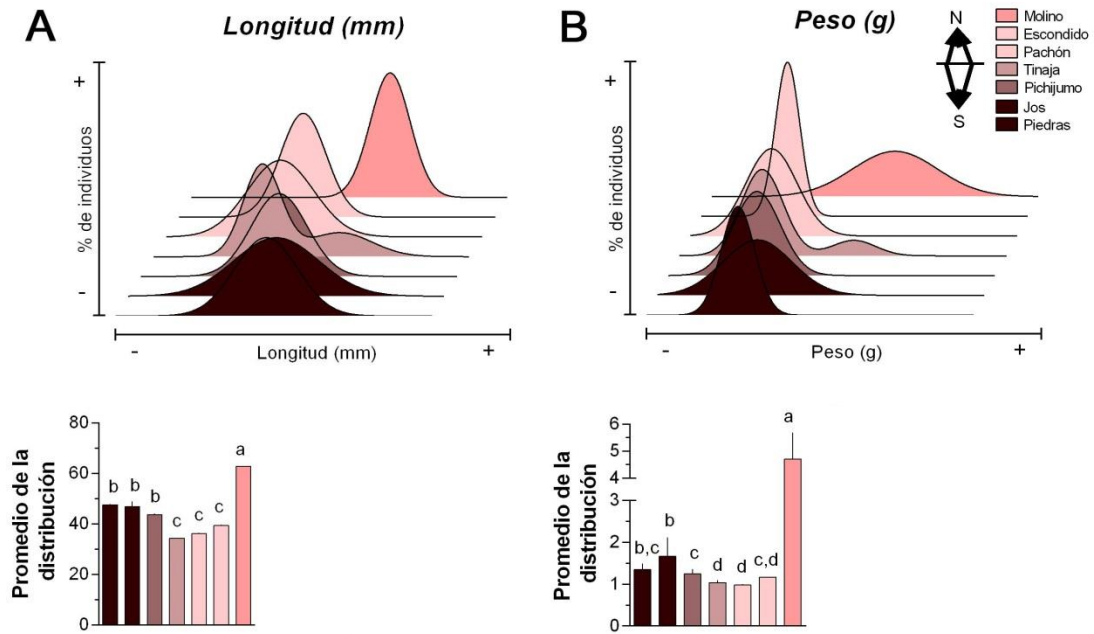
Los histogramas de la longitud y el peso de los individuos de cada población fueron distintos (Figura 8). El intervalo total de la longitud de los peces analizados fue de 16.89 a 98.34 mm, y de peso de 0.08 a 10.87 g. En el caso de la longitud, algunas poblaciones se distribuyeron a lo largo de todo el eje presentando muchas categorías de tamaño, como es el caso de Jos; otras se agruparon hacia el lado izquierdo de la distribución que corresponde con las tallas más pequeñas, como fue el caso de la de Pachón, y otras a la derecha, como Molino con tallas grandes. Para el peso, la mayoría de las distribuciones tendieron hacia individuos con pesos pequeños, a excepción de Molino que presentó peces de mayor peso y de varias categorías de tamaño.



< **Figura 8. Histograma de la distribución de frecuencias de la longitud y peso de los peces para las siete cuevas analizadas. Se ajustaron curvas tipo gaussianas a los datos excepto para Tinaja en donde se ajustó una distribución de la suma de dos gaussianas. Nótese que para la cueva de Tinaja se presenta un doble pico en la distribución de la talla y el peso.**

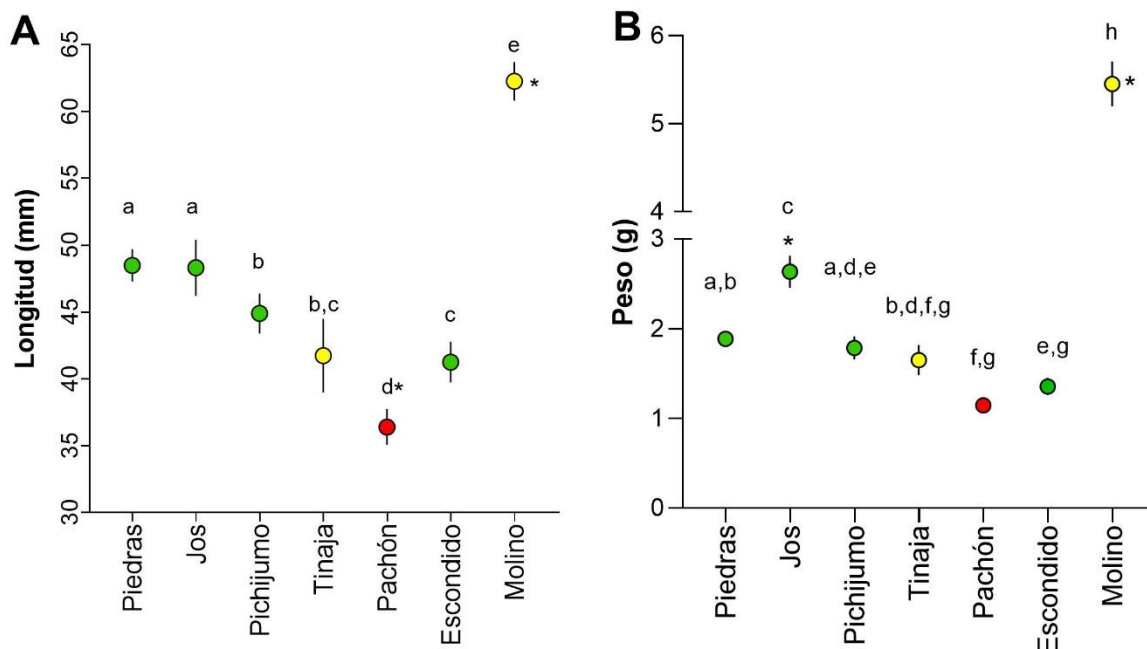
No hubo diferencias significativas en el promedio de la distribución de las longitudes entre Pichijumo, Jos y Piedras; ni entre Escondido, Pachón y Tinaja. El promedio de Molino no tuvo similitud con otra población.

Las poblaciones con individuos de tallas mayoritariamente pequeñas fueron Tinaja, Pachón y Escondido, con un promedio de la longitud no significativamente distinto entre las tres. Finalmente, Pachón es la población que se restringe más a individuos de tallas pequeñas y la población de Molino a tallas grandes (Figura 9).



< **Figura 9. A) Ajustes de la distribución de la longitud (1) y el peso (2). Los datos se desfasaron en el eje Y para prevenir el sobrelapamiento de las curvas y facilitar la interpretación de los datos. B) Comparación de los parámetros de ajuste de la talla de los peces provenientes de las cuevas evaluadas. Para cada parámetro, letras distintas (a, b, c) entre localidades indican diferencias significativas con  $p < 0.05$ .**

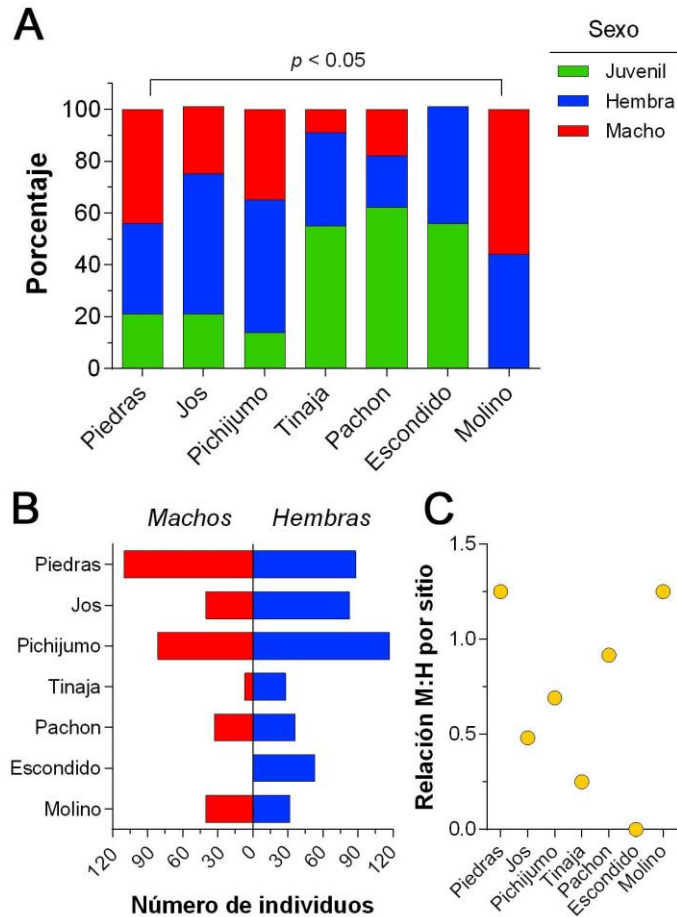
La prueba  $F$  de suma extra de cuadrados mostró que los parámetros fueron significativamente distintos entre los conjuntos de datos ( $p < 0.05$ ). Por su parte, la prueba de ANOVA afirmó la existencia de diferencias significativas ( $p < 0.05$ ). Los resultados de la comparación por pares de cuevas con la prueba de Tukey mostraron las poblaciones que son significativamente distintas (Figura 10). En el caso de la longitud, las poblaciones que no mostraron ser significativamente diferentes entre sí fueron, Piedras con Jos, Pichijumo con Tinaja y Tinaja con Escondido, mientras que las poblaciones de Pachón y Molino son estadísticamente distintas a todas las demás (Figura 10A). Para el peso, las poblaciones que resultaron ser significativamente distintas a todas las demás fueron Jos y Escondido (Figura 10B).



< **Figura 10. Comparación de la longitud (A) y el peso (B) entre las poblaciones. Por colores se representa el grado de presión de colecta: verde=bajo, amarillo=medio, rojo=alto. Barras indican el error estándar. Letras distintas entre localidades (a, b, c, d y e) indican diferencias significativas con  $p < 0.05$ . Con asterisco \* se resaltan las localidades completamente distintas de las demás.**

#### 4.1.2 Proporciones sexuales

Las poblaciones de Tinaja, Pachón y Escondido se conforman por una gran cantidad de individuos juveniles, mientras que la población de Molino tuvo sólo individuos adultos (Figura 11A). En la mayoría de los casos las hembras fueron más abundantes que los machos (Figura 11B). En la población de Escondido no se registró ningún macho en el momento del muestreo; sin embargo, en una muestra de la población que fue tomada para el laboratorio, parte de los juveniles se identificaron como machos una vez que desarrollaron los caracteres sexuales (Ornelas P. com. pers.). Se obtuvo la proporción sexual para cada población mediante una prueba  $\chi^2$ ,  $p < 0.05$ . Las proporciones sexuales de machos sobre hembras (M:H) para cada cueva fueron: Piedras: 1.25, Jos 0.482, Pichijumo 0.692, Tinaja 0.25, Pachón 0.917, Escondido 0 y Molino 1.25. Las poblaciones con diferencias significativas a la proporción 1:1 fueron Jos, Tinaja y Escondido (Figura 11C).

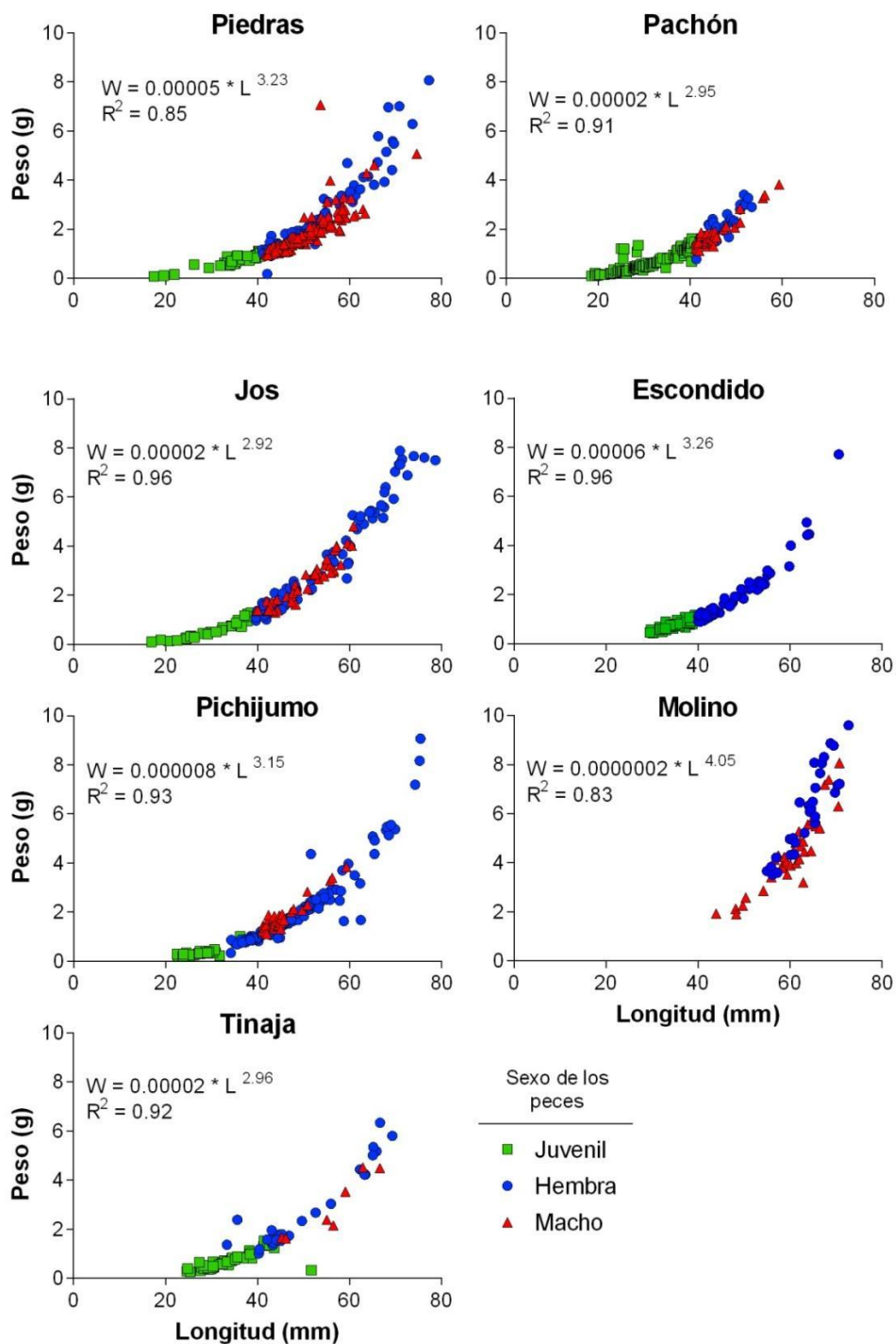


< **Figura 11. A) Comparación del porcentaje de peces de acuerdo a su sexo y estado de desarrollo. B) Número de machos y hembras encontrados por población. C) Relación macho-hembra (M:H) en las poblaciones evaluadas; Jos, Tinaja y Escondido mostraron diferencias significativas de la proporción 1:1 con  $p < 0.05$ .**

## 4.2 Rasgos de condición

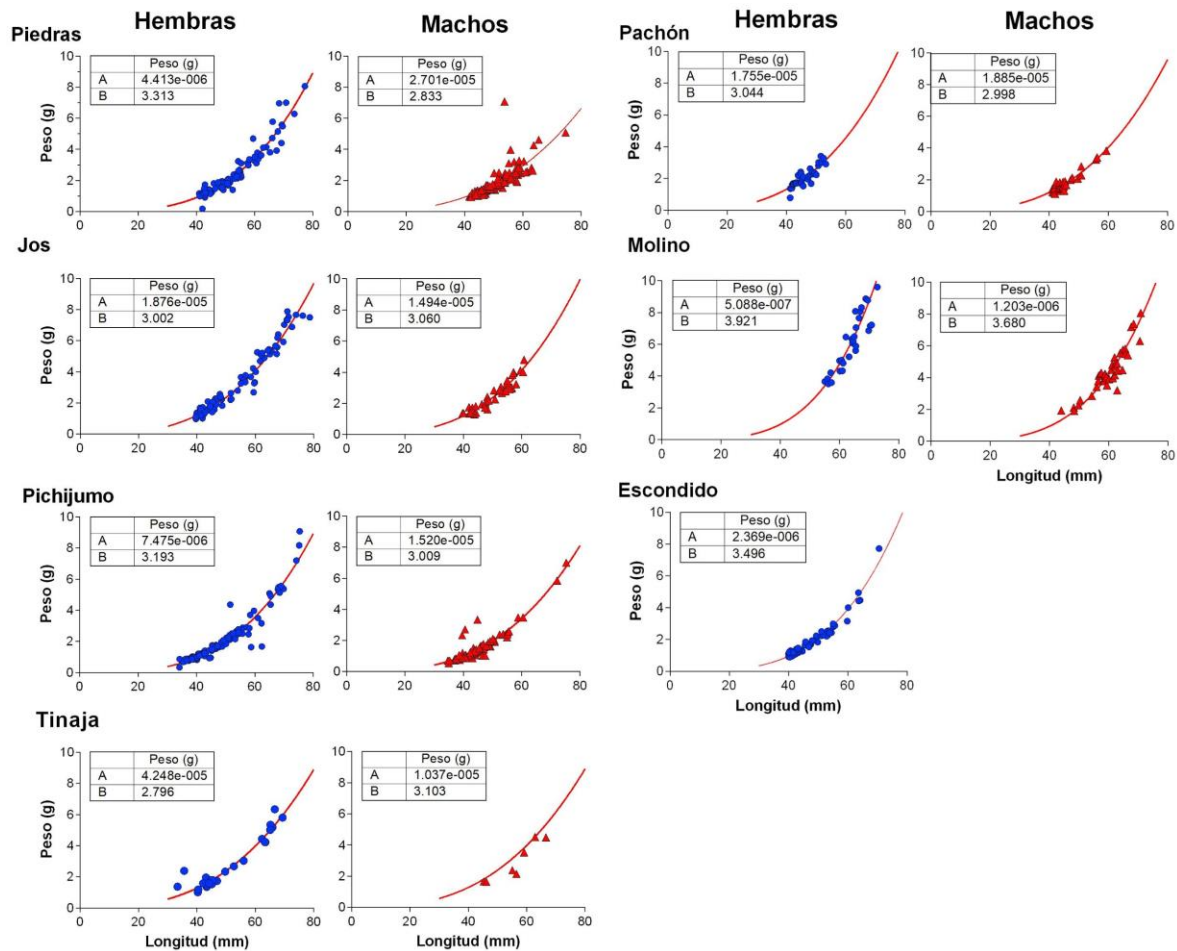
### 4.2.1 Relación peso-talla

Los individuos con crecimiento isométrico se consideraron en un intervalo de 2.8 a 3.2. Se obtuvo que las poblaciones de Piedras, Escondido y Molino presentaron crecimiento alométrico positivo, siendo Molino la que presentó el valor más alto. Esto supone que los individuos de estas poblaciones incrementan en mayor proporción su peso en relación a su longitud. Las otras poblaciones se encuentran en intervalo isométrico (Figura 12).



< **Figura 12. Relación longitud-peso de todos los individuos de cada población.** Se muestra la ecuación de tipo potencial y el coeficiente de determinación que dicta la proporción de la varianza explicada por el modelo ( $R^2$ ). El valor de la pendiente menor a 2.8 y mayor a 3.2 indican crecimiento alométrico negativo y positivo, respectivamente. Piedras, Escondido y Molino mostraron crecimiento alométrico positivo, las demás poblaciones se consideraron isométricas.

Al analizar la relación peso-talla por sexos, la mayoría de las poblaciones de hembras presentaron crecimiento isométrico, a excepción de Piedras, Escondido y Molino que tuvieron crecimiento alométrico positivo. Tinaja fue la única población de hembras con crecimiento alométrico negativo con un valor de 2.796. Todas las poblaciones de machos fueron isométricas a excepción de Molino, que tuvo un crecimiento alométrico positivo tanto para hembras como para machos (Figura 13).



< **Figura 13. Relación de la longitud-peso para hembras (azul) y machos (rojo) en cada población.  $W = AxL^B$ , donde W es el peso total del pez (g) y L la longitud total (mm), mientras que A y B se consideran la ordenada al origen y el exponente. El valor del exponente (B) se muestra dentro de la tabla en cada gráfica. Las hembras casi siempre están por arriba del valor de 3, a excepción de la población de Tinaja. La población de Molino no presentó ningún macho.**

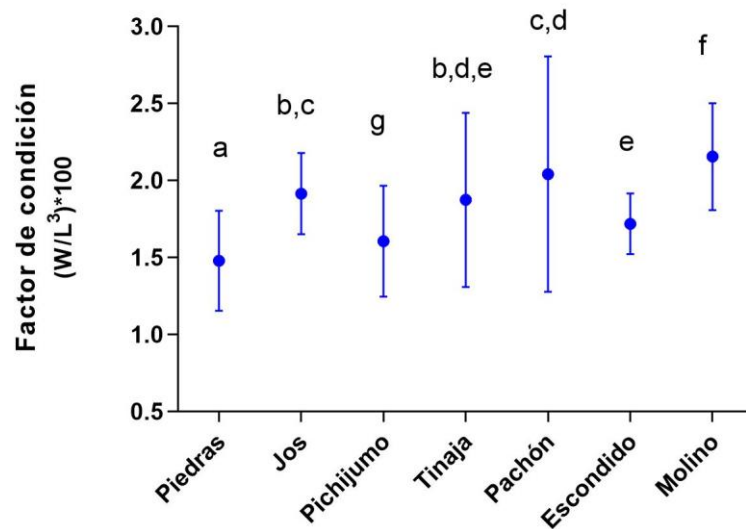
#### 4.2.2 Índice de condición

El valor promedio del factor de condición estuvo por encima de uno en todas las poblaciones, indicando que los peces se encuentran en buenas condiciones. El valor promedio más alto fue el de la población de Molino, con 2.15, seguido por Pachón, con 2.04 (Cuadro 4). La población de Piedras presentó el valor más bajo 1.47 (Cuadro 4). La prueba de ANOVA mostró que existen diferencias significativas entre las poblaciones ( $p < 0.0001$ ) y la prueba post-hoc de comparaciones múltiples de Tukey mostró que no hubo diferencias significativas entre algunos pares de poblaciones (Figura 14). Las poblaciones que no presentaron similitud con otras fueron Piedras y Pichijumo.

**Cuadro 4. Valor promedio del factor de condición para hembras y machos y por población.**

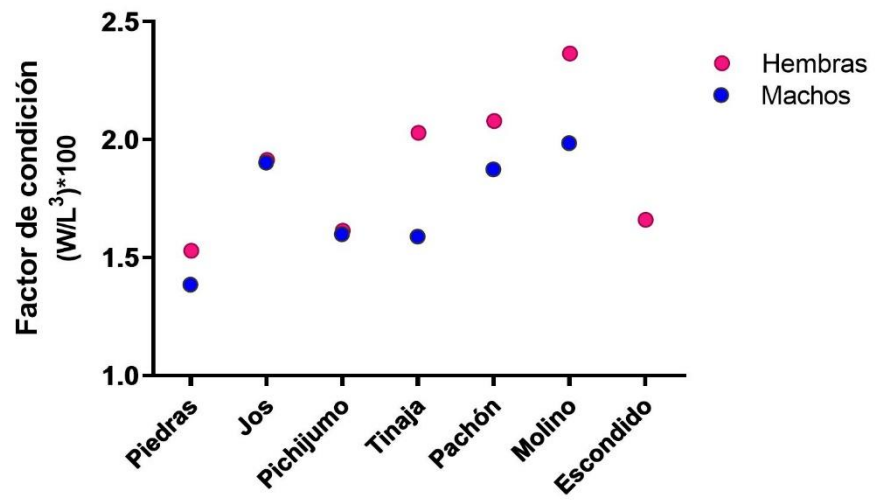
Población	Población		Hembras		Machos	
	Promedio	± DE	Promedio	± DE	Promedio	± DE
Piedras	1.478	0.324	1.529	0.257	1.386	0.364
Jos	1.914	0.263	1.915	0.275	1.903	0.224
Pichijumo	1.605	0.360	1.615	0.259	1.599	0.474
Tinaja	1.873	0.565	2.030	0.752	1.589	0.224
Pachón	2.041	0.765	2.080	0.304	1.874	0.225
Molino	2.154	0.346	2.365	0.342	1.985	0.244
Escondido	1.719	0.197	1.661	0.166	---	---





< **Figura 14.** Valor promedio del índice de condición para cada población, se muestra la DE. Letras distintas (a, b, c, d, e y f) indican que hay diferencias significativas a  $p < 0.001$   $\alpha = 0.005$ .

Al analizar los datos para hembras y machos por separado se puede entender mejor el índice de condición de los individuos por población (Cuadro 5). Los valores para las hembras fueron más altos que los de los machos, a excepción de Jos y Pichijumo, que presentaron valores muy similares para ambos sexos. En cambio, Tinaja y Molino fueron las poblaciones con los valores más distantes entre sexos (Figura 15). Las pruebas de ANOVA para hembras y machos mostraron que hay diferencias significativas entre poblaciones ( $p < 0.0001$ ).



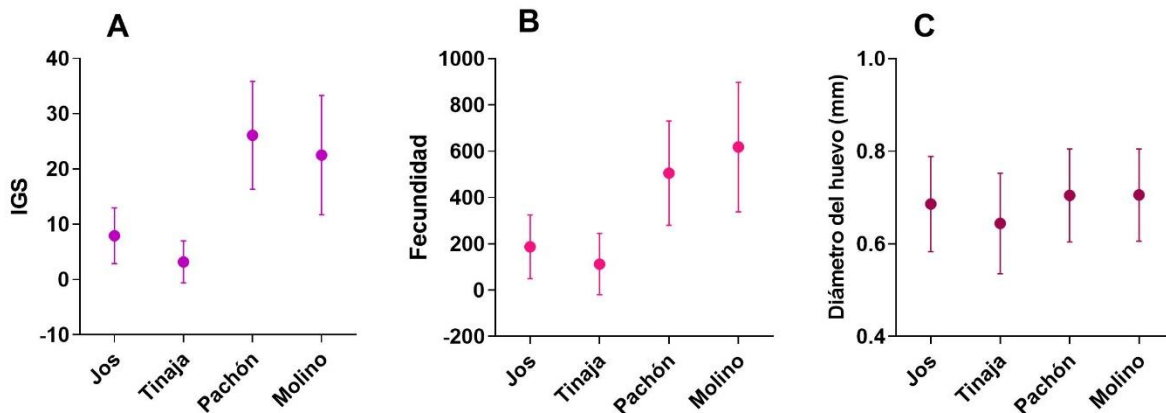
< Figura 15. Valor promedio del índice de condición para hembras y machos de cada población.

### 4.3 Rasgos reproductivos

La fecundidad relativa y el IGS resultaron significativamente distintas entre las cuatro poblaciones para las que se analizaron estas variables (Kruskal-Wallis  $p < 0.05$ ; Cuadro 5); es decir que, al menos una población difiere de las demás. La prueba post-hoc de comparaciones múltiples de Dunn ( $\alpha = 0.05$ ) obtuvo que no hay diferencias entre las poblaciones de Jos y Tinaja y entre Pachón y Molino, lo que quiere decir que estas poblaciones no difieren en las variables de fecundidad e IGS (Fig. 16 A y B). Finalmente, la prueba de ANOVA de una vía indicó que sí existen diferencias significativas del diámetro del huevo entre los individuos de las cuatro poblaciones ( $p < 0.05$ ), la prueba post-hoc de Tukey ( $\alpha = 0.05$ ) mostró que Tinaja es la única población que es totalmente distinta a las demás (Figura 16 C).

**Cuadro 5. Valor promedio de los rasgos reproductivos, fecundidad relativa (FR) e índice gonadosomático (IGS) en cuatro poblaciones.**

Población	FR	IGS	Diámetro del huevo (mm)
Jos	187.5	7.94	0.686
Tinaja	113.0	3.20	0.644
Pachón	505.3	26.11	0.705
Molino	618.1	22.51	0.705



< **Figura 16. Valor promedio para cada población de A) fecundidad relativa; B) índice gonadosomático (IGS); y, C) diámetro del huevo (mm).**

#### 4.4 Demografía

Se construyeron tablas de vida y matrices de proyección poblacional para las poblaciones de Jos, Tinaja, Pachón y Molino. Todas las tablas de vida y las matrices resultantes del análisis se pueden consultar en el Anexo 1.

##### 4.4.1 Tabla de vida

Los Cuadros 1 a 4 en el Anexo 1 muestran las tablas de vida y los valores de probabilidad de supervivencia ( $l_x$ ), de mortalidad ( $p_x$ ) y la tasa de mortalidad ( $d_x$ ) para las cuevas de Jos, Tinaja, Pachón y Molino. La tasa reproductiva neta, que representa la tasa de reemplazo, fue menor a 1 para todas las poblaciones (Cuadro 6). Esto quiere decir que cada hembra en promedio es reemplazada por mucho menos de una hembra (0.1 de hembra) a lo largo de su vida. Este valor fue similar para Jos, Tinaja y Molino, pero resultó mucho más bajo para Pachón (0.020). Es necesario tomar los valores de  $R_0$  con reserva, ya que las categorías analizadas se encuentran por tamaños y no por edades. Por esta misma razón, el tiempo generacional ya no fue considerada en los resultados.

**Cuadro 6. Parámetros demográficos para Jos, Tinaja, Pachón y Molino. Tasa reproductiva neta ( $R_0$ ), tasa intrínseca ( $r$ ) y tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ).**

<b>Población</b>	<b><math>R_0</math> (hembras)</b>	<b><math>r</math></b>	<b><math>\lambda</math></b>
Jos	0.118	-0.305	0.742
Tinaja	0.112	-0.400	0.674
Pachón	0.020	-0.830	0.442
Molino	0.115	-0.460	0.674

La tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $r$ ) para todas las poblaciones, fue menor a 0, lo que representa que las poblaciones están disminuyendo (Cuadro 6), sobre todo en Pachón, que presentó la tasa de crecimiento poblacional y la tasa reproductiva neta más bajas.

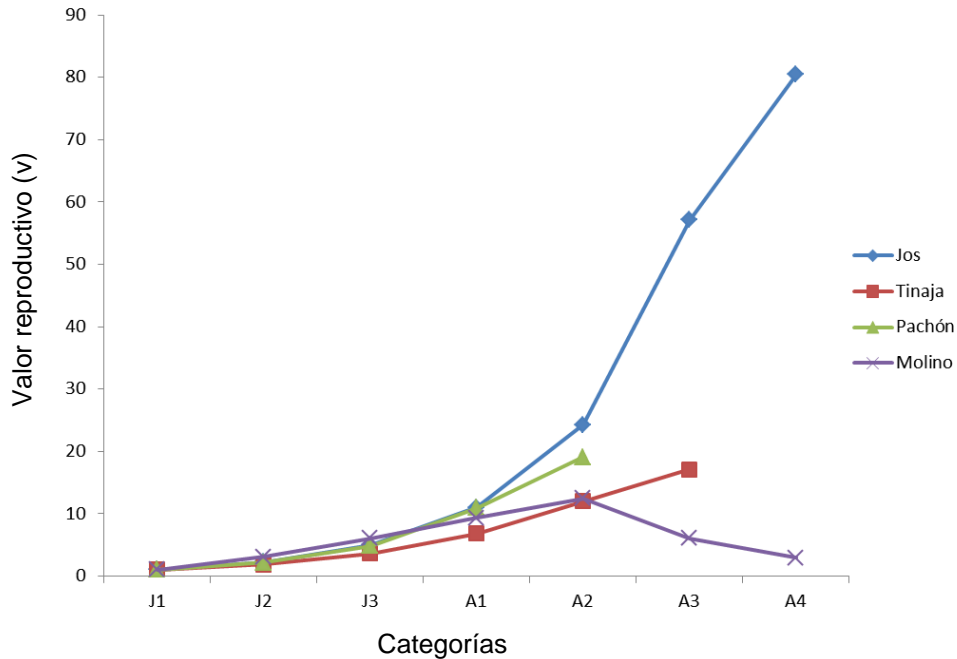
#### 4.4.2 Modelo matricial de proyección poblacional

Los valores de  $\lambda$  para las cuatro poblaciones estuvieron por debajo de 1 (Cuadro 6); es decir, que todas las poblaciones tenderían a decrecer con el tiempo si el comportamiento demográfico se mantuviera constante. La tasa de disminución poblacional de Jos fue de 26%, Tinaja y Molino de 33%, y Pachón de 56%.

Se obtuvo la estructura estable de categorías que se esperaría que la población alcanzara al cabo de un tiempo de mantener el mismo comportamiento demográfico (Cuadro 7). Se comparó la estructura estable proyectada con la observada de cada población no habiendo diferencias significativas en ningún caso ( $X^2 p < 0.0001$ ). Los valores reproductivos para cada categoría mostraron un patrón general en el que se incrementan conforme la categoría aumenta, con excepción de Molino, en donde los valores disminuyen en las últimas dos categorías. Los valores reproductivos son la esperanza de la progenie futura respecto a la edad (o categoría) y la magnitud de este valor mide la contribución de una categoría determinada al crecimiento de la población (Figura 17; Cuadro 9 del Anexo 1). Esto significa que la contribución de la progenie aumenta conforme crecen las categorías de tamaño, pero en Molino, la progenie de las categorías más viejas (A3, A4) disminuye y su contribución al crecimiento poblacional es menor (Figura 17).

**Cuadro 7. Estructura estable de categorías (w) para cada población.**

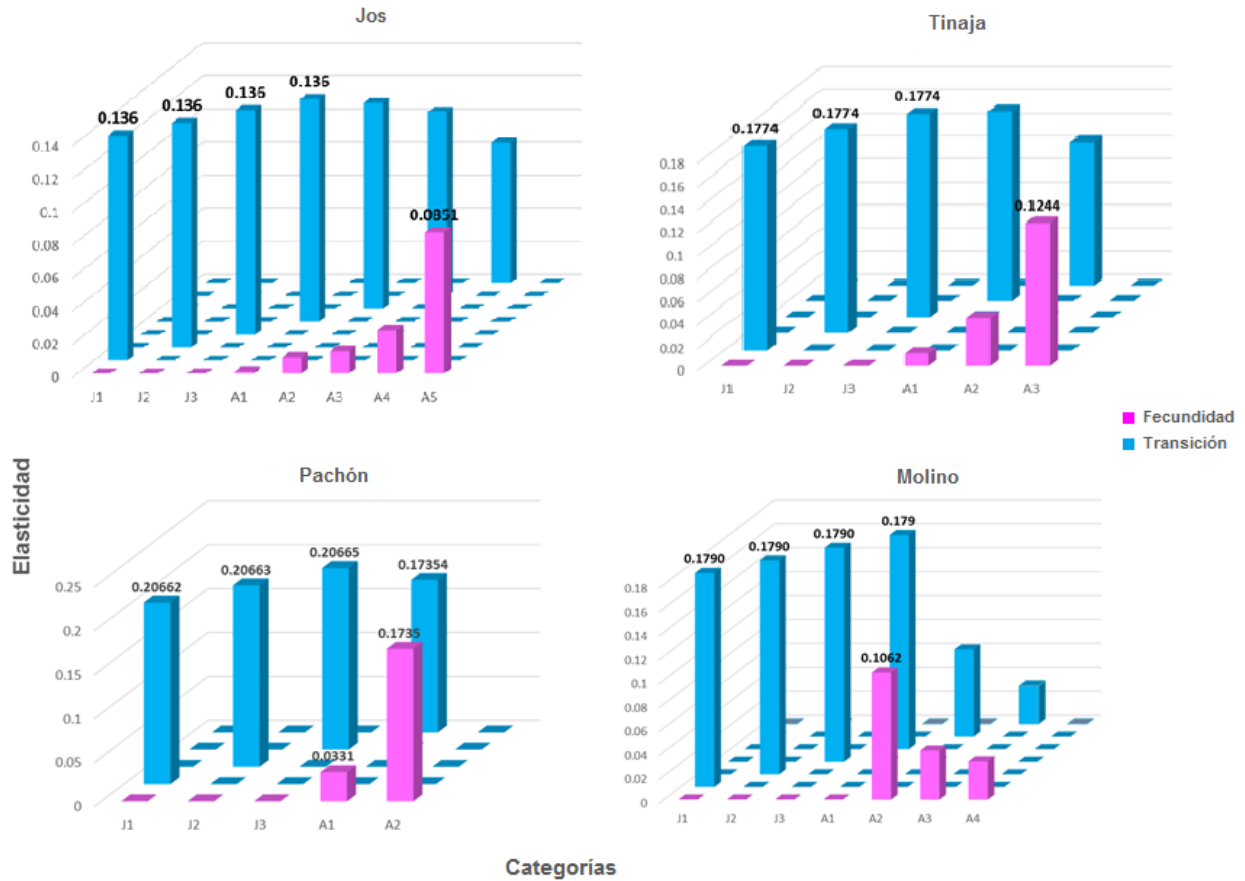
<b>Categoría</b>	<b>Jos</b>	<b>Tinaja</b>	<b>Pachón</b>	<b>Molino</b>
J1	55.16	48.25	55.61	55.29
J2	24.80	25.47	25.32	18.08
J3	11.15	13.45	11.53	9.17
A1	5.01	7.10	5.09	5.92
A2	2.25	3.75	2.44	4.45
A3	0.89	1.98		3.71
A4	0.56			3.38
A5	0.19			



< **Figura 17. Valores reproductivos para cada categoría obtenidas a partir de las matrices de transición.**

#### 4.4.3 Análisis de sensibilidad y elasticidad

A partir de la matriz de transición **A** se construyó la matriz de sensibilidades (**S**), que mostró las transiciones que más influyeron en  $\lambda$  en términos absolutos (Cuadros 10 a 13, Anexo 1). Además, se construyó la matriz de elasticidad, que es una medida de la sensibilidad proporcional de  $\lambda$  a cambios proporcionales en las entradas de la matriz (Cuadros 14 a 17, Anexo 1). De acuerdo con el modelo, las transiciones de J1 a J2, de J2 a J3 y de J3 a J4 fueron los procesos demográficos que más influyeron en  $\lambda$  para todas las poblaciones (Figura 18). Esto significa que un cambio en alguna de estas transiciones tendrá un gran efecto en la tasa de crecimiento poblacional, en comparación con cambios en las otras entradas de la matriz.



< Figura 18. Valores de elasticidad para las poblaciones de Jos, Tinaja, Pachón y Molino.

#### 4.5 Simulaciones de recuperación poblacional

Se realizaron cambios en las entradas de la matriz de transición (fases del ciclo de vida) con base en los valores de elasticidad más altos, a fin de observar los cambios que ocurrirían en el valor de  $\lambda$  con dicha modificación. Debido a que las tasas de crecimiento poblacional estuvieron muy por debajo de la unidad en todos los casos, el cambio que se realizó fue un incremento en los valores de las entradas, para evaluar bajo qué condiciones se obtendría una  $\lambda$  mayor a 1.

Se realizaron cambios en las transiciones de J1 a J2 de J2 a J3 y de J3 a A1, ya que fueron las fases del ciclo de vida con las elasticidades más altas para todas las poblaciones; para Molino se modificó también A1 a A2. El valor de dichas entradas en la matriz se incrementó en un 25, 50, 100 y 125%. Para Jos y Tinaja se alcanzó una  $\lambda > 1$  aumentando en un 100% las tres transiciones, y aumentando en un 125% se obtuvo una tasa de incremento de 0.44% y 0.46% respectivamente (Cuadro 8). Con Molino se logró incrementar su tasa de crecimiento poblacional al aumentar 75% el valor de las cuatro transiciones.

**Cuadro 8. Valores de  $\lambda$  de acuerdo con los cambios numéricos proporcionales que se llevaron a cabo en diferentes transiciones para cada población.**

Población	Categorías modificadas	25%	50%	75%	100%	125%
Jos	Transición J1-J2, J2-J3 y J3-A1	0.814	0.878	0.937	0.992	<b>1.044</b>
Tinaja	Transición J1-J2, J2-J3 y J3-A1	0.760	0.839	0.912	0.981	<b>1.046</b>
Pachón	Transición J1-J2, J2-J3 y J3-A1	0.508	0.569	0.626	0.681	0.734
Molino	Transición J1-J2, J2-J3, J3-A1 y A1-A2	0.792	0.905	<b>1.014</b>	<b>1.121</b>	<b>1.224</b>

Para lograr una tasa de finita de crecimiento poblacional superior a 1 en la población de Pachón, fue necesario incrementar en un 300% el valor de las tres transiciones (Cuadro 10). Al modificar estas tres transiciones, junto con la fecundidad A2 (fecundidad con elasticidad más alta), se alcanzó una tasa finita de crecimiento poblacional superior a 1 al llevar a cabo un 200% de incremento.

En la población de Pachón, los cambios en un 25 a 125% de las entradas de la matriz de transición no reflejaron modificaciones importantes en  $\lambda$ , por lo que se aplicaron cambios en un 200 y 300%. El valor de  $\lambda$  superior a 1 se alcanzó hasta llegar al 300% (Cuadro 8). Se decidió modificar también la fecundidad de A2, junto con las transiciones anteriores, esperando que se generara un cambio mayor en  $\lambda$ . Así, se obtuvo una  $\lambda$  mayor a 1 aumentando el valor de dichas transiciones en un 200% (Cuadro 9).

**Cuadro 9. Valores de  $\lambda$  de acuerdo con las simulaciones de cambios en diferentes entradas de la matriz para la población de Pachón.**

Categorías modificadas	100%	200%	300%
J1-J2, J2-J3 y J3-A1	0.681	0.880	1.057
J1-J2, J2-J3, J3-A1 y F(A2)	0.766	1.058	1.329



## 5. DISCUSIÓN

### 5.1 Estructura poblacional

En este trabajo se presentó la diversidad en la estructura de las poblaciones de *Astyanax mexicanus* en varias cuevas representativas a lo largo de su distribución. Diferencias y similitudes fueron analizadas para esclarecer la existencia de alguna posible relación entre poblaciones, el porqué de las mismas y si está ligado a un efecto de presión de colecta.

La semejanza de la estructura entre algunas poblaciones podría sugerir la existencia de contacto entre cuevas del mismo sistema, ya que Jos, Pichijumo y Tinaja, del sistema de El Abra, tienen similar amplitud en el intervalo de tamaños. Sin embargo, esto no sucede para el sistema de Gómez Farías pues Molino y Escondido tienen estructuras enteramente distintas. Es posible que, entre las cuevas del sistema de El Abra, exista una conectividad subterránea debido a su cercanía geográfica, lo que les hace presentar características en común, como la amplitud en el intervalo de tamaños y la presencia de individuos irregularmente muy grandes como los de Pichijumo y Jos. La sierra de El Abra parece tener dos principales drenajes subterráneos que se dividen entre la parte sur y la parte norte/central de la sierra (Mitchell et al. 1977; Espinasa y Espinasa 2015). Esto podría respaldar la suposición de una interconexión entre las cuevas del sistema sur. Es de gran interés conocer con exactitud la conexión e interacción subterránea de estos sistemas, al igual que la conectividad genética entre las poblaciones.

Resulta difícil realizar comparaciones sobre la estructura poblacional con otros peces de cueva, pues existe muy poca información sobre el tema. Los estudios de Poulson (1963) con peces de cueva ambliópsidos en distintas localidades de Estados Unidos, documentan una estructura poblacional inclinada hacia los adultos en las especies más adaptadas, refiriéndose a aquellas que han estado aisladas en cueva por más tiempo. En este sentido, la población de Molino, que está constituida en su mayoría por adultos, es la que tiene menor tiempo de adaptación en la cueva, lo que contrasta con el estudio de Poulson.

Como esperado, las poblaciones que presentaron todas las clases de tamaño son poblaciones con grado bajo de extracción. En cambio, la estructura de tamaños en las cuevas de Pachón y Tinaja, las cuales tienen mayor extracción, presentaron ejemplares de menor tamaño, comparativamente. A modo de excepción y, contrario a lo esperado, la cueva de Escondido, que tiene un nivel bajo de extracción, presentó una estructura de tamaños de peces pequeños. Esto podría estar asociado al tamaño de la poza donde se encontraban los peces, el cuál era pequeño a

comparación de otras pozas (diámetro menor a 10 m). Esto resulta interesante pues los peces del muestreo de Pachón se encontraban en una poza grande y sus individuos son de tamaño pequeño. Si el tamaño de la poza define la estructura del tamaño de los peces, debería haber tamaños más grandes en la población de Pachón, lo cual no ocurre así.

Como se esperaba, Pachón, la cueva con mayor grado de extracción, presenta una estructura de tamaños pequeños. Es probable que la extracción selectiva de individuos de tamaño mayor esté dejando únicamente a individuos pequeños en esta población. Por otra parte, estudios sobre el crecimiento han mostrado que los individuos de esta población están sujetos a una limitación intrínseca en su tamaño final (Simon et al. 2017); es decir, que crecen a tamaños más pequeños, aunque esto solo a comparación de los peces de las poblaciones de Tinaja y Subterráneo. Sin embargo, esta explicación es poco probable ya que en ningún otro sistema se encontraron peces adultos chicos como los presentes en esta cueva. La reducción del tamaño reproductivo puede explicarse mejor como un efecto de selección en contra de los peces grandes. Resulta importante realizar estudios comparativos a largo de un año sobre el crecimiento en las poblaciones de Molino, población estructurada solamente por adultos, y Escondido estructurada únicamente con juveniles, ambas del sistema Gómez Farías, también de Tinaja y Pachón que presenta tamaños pequeños con mediana y alta extracción; y Jos, Piedras y Pichijumo, que presentan todas las categorías de tamaño, pero no tienen extracción de individuos. Todas estas últimas cuevas pertenecen a la Sierra del Abra y a la misma jerarquía evolutiva (linaje antiguo).

Los peces de la población de Tinaja se restringen también a tamaños pequeños. A diferencia de las otras cuevas de El Abra, que se encuentran muy cercanas entre sí, Tinaja no presentó todas las clases de tamaño, por lo que la similitud de acuerdo al sistema no ocurre en este caso. De igual forma, el tamaño de la poza parecería no influir en el tamaño de los individuos de Tinaja pues la poza del muestreo de los peces era grande. Es posible entonces, que una de las cosas que está afectando la estructura en esta cueva es el nivel medio de extracción al que está sometido.

Molino, por su parte, presentó un intervalo estrecho de tamaños, inclinándose a las tallas más grandes, y a su vez, presentó un intervalo amplio en el peso de los individuos, siendo la población con el peso promedio más alto. Esto podría explicarse porque la poza donde se realizó el muestreo parece recibir mucha materia orgánica debido a que se encuentra en la entrada de la cueva, lo que brinda más alimento a los individuos que ahí se encuentran. Por otro lado, se sabe que, individuos de tamaños pequeños son más susceptibles a cambios físicos y químicos en el

ambiente, a comparación de individuos de tamaños más grandes (Reznick et al. 1996). En este sentido, la ausencia de individuos pequeños en Molino, se debe a que esa poza está sujeta a fuertes cambios en las crecidas del agua, precisamente por encontrarse en la entrada de la cueva, lo que hace que sólo permanezcan los individuos grandes y que su alta abundancia termine con las posibles crías que permanezcan al ser devoradas. Esto sugiere que, en Molino, la posición de la poza en la cueva es un factor determinante para el tamaño y peso de los peces.

En síntesis, la estructura de cada población parece estar definida por distintos factores. El tamaño de la poza y la disposición de alimento parecen estar limitando los tamaños en Escondido y la posición de la poza y también disposición de alimento favorecen los tamaños grandes en Molino.

Independientemente de los factores naturales que están moldeando la estructura poblacional, la extracción de individuos también juega un papel importante en la modificación de las tallas en Tinaja y en menor medida en Pachón. Estudios posteriores realizado a peces ambliópsidos (Graening et al. 2009), de algunas mismas localidades del estudio de Poulson (1963), mostraron un cambio en la estructura poblacional que pasó de ser sesgada a los adultos hacia los juveniles (individuos pequeños) pero junto con una estructura de todos los tamaños. Este cambio lo atribuyen al cese histórico de extracción de adultos reproductores en la localidad, que ha permitido el reclutamiento de nuevos individuos juveniles. Es probable que si la extracción de individuos en la población en Pachón y Tinaja cese, la estructura poblacional pueda recuperarse permitiendo la presencia de individuos de todos los tamaños, en este caso en particular, también de adultos grandes.

## **5.2 Rasgos de condición**

En la literatura se encuentra bien documentado que la información sobre los rasgos de condición no sólo brinda una idea general del bienestar nutricional de los peces de cada población, sino también los posibles momentos de la reproducción y ovoposición (Le Cren 1951).

En Molino, tanto hembras como machos presentaron un IC alto, lo que sugiere que hay un buen estado nutricional de sus individuos. Los recursos alimenticios parecen ser abundantes en esta población, debido a la posición de la poza en la cueva y a la entrada de materia orgánica. Por otra parte, se ha documentado que los individuos de Molino tienen menor proporción de pérdida de grasa después de un periodo de inanición a comparación de los de Pachón y Tinaja (Aspiras et

al. 2015). Es posible que los individuos de Molino mantengan un buen estado nutricional, aunque la cantidad de alimento y los eventos reproductivos fluctúen entre distintos periodos. Se sabe que peces avistados y colectados en esta misma poza donde suelen realizarse los muestreos, siempre han sido de tamaños grandes.

Al igual que Molino, la cueva de Pachón es una cueva con buena disponibilidad de recursos alimenticios, principalmente para los alevines que se alimentan de crustáceos (Espinasa et al. 2017). Además, es la cueva con mayor diversidad de especies de murciélagos, lo cual permite que haya una gran variedad de desechos, proveyendo mayor cantidad y variabilidad de alimento para los peces, pues también se alimentan de guano de murciélago (Elliott 2015). La buena disponibilidad de alimento en esta cueva puede explicar el índice de condición alto observado. El alto IC de los peces de Pachón indica que la población debería contener peces grandes, sin embargo, esto no sucede, derivado de la extracción desmedida de peces grandes.

Un estudio sobre índices de condición para *Astyanax mexicanus* (Wilkens y Hüppop 1986) mostró a la población de Pachón con un valor de 1.8, menor al promedio de 2.04 que se obtuvo en el presente estudio, ambos durante la temporada seca. A pesar de que los números son muy cercanos entre los dos muestreos, el mayor índice de condición aquí reportado puede deberse a que la extracción de individuos grandes ha generado una mayor disponibilidad de alimento para los peces que quedan, mejorando su condición alimenticia.

Tinaja es otra de las cuevas que también cuenta con buenos recursos alimenticios (Elliot 2018). Sin embargo, el IC en los machos fue bajo. En un estudio realizado por Aspiras (et al. 2015), los individuos de Tinaja mostraron una mayor pérdida de peso frente a un periodo de inanición, a comparación de los de Pachón y Molino. Es posible que periodos sin alimento sean mucho más evidentes para los individuos de esta población. En el caso de las hembras, el IC alto puede deberse a que éstas se encontraban listas para ovopositar.

Las poblaciones con IC bajo también parecen ser coincidentes con la disponibilidad de alimento. En la cueva de Piedras, la población con el factor de condición más bajo, no había mucha materia orgánica. De manera similar ocurre con la población de Pichijumo, que se encuentra completamente aislada del exterior y en la que no se observaron murciélagos ni mucha materia orgánica evidente. Wilkens y Hüppop (1986) obtuvieron para Pichijumo un índice de condición de 1.9 y en este trabajo fue de 1.6. Finalmente, en Escondido, la tercera población con el valor más

bajo, los peces se encontraron en una poza al fondo de la cueva, a 120 m de profundidad, donde se espera que la entrada de recursos alimenticios sea más limitada.

Los valores de índice de condición (IC) entre hembras y machos en Tinaja, Pachón y Molino sugieren que los individuos de estas poblaciones estaban preparándose para el momento de la reproducción y el valor similar que presentaron las poblaciones de Jos, Pichijumo y Piedras, indican que ya se efectuó la ovoposición. Se sabe que índices de condición bajos suelen relacionarse con finales del periodo reproductivo (Le Cren 1951). Sin embargo, la información que proveen hembras y machos al respecto es completamente distinto. Mientras que las hembras con un IC bajo indican el final del periodo reproductivo, los machos con un IC bajo, indican las condiciones nutricionales de las cuevas. Las cuevas de Piedras y Pichijumo, tienen poco soporte nutricional, comparado a Jos, Pachón y Molino, indicado por el bajo FC de los machos, y el bajo valor FC de las hembras de Jos y Pichijumo, similar al valor de los machos, indican que ya se efectuó la ovoposición, bajando a un peso similar al de los machos. A pesar de que Tinaja podría tener buenos recursos alimenticios, parece que sus individuos muestran una pérdida de peso más fácil a comparación de otras poblaciones (Aspiras et al. 2015), por eso los machos tuvieron un IC bajo. La buena condición de la población de Jos coincide con su intervalo de tamaños tan amplio, con la presencia de individuos de tamaños muy grandes y con ser una de las poblaciones avistadas con gran cantidad de individuos. Al parecer, Jos y Pichijumo son las poblaciones estándar en mejores condiciones.

Finalmente, los datos del IC pueden indicar que la reproducción no sólo ocurre durante la temporada de lluvias, como se pensaba y como se ha visto en otros peces subterráneos (Elipot et al. 2014; Kumar y Parganiha 2010), sino que puede ocurrir durante todo el año. Se ha pensado que así ocurre en la población de Pachón (Espinasa 2017; Simon et al. 2019) y lo cuál parece coincidir con los resultados de este trabajo.

Sería importante realizar un seguimiento de los valores del factor de condición, así como del esfuerzo reproductivo a través del tiempo para esclarecer si hay un patrón en el periodo reproductivo. Para la mayoría de las especies subterráneas la estacionalidad es poco clara. Es común que poblaciones de cueva que muestran una clara estacionalidad un año, dejen de mostrar el mismo patrón al siguiente año (Culver 2012). Esta variación depende principalmente de la fuerza y la frecuencia de las inundaciones en las cuevas que afectan en gran medida la mortalidad y la reproducción de los individuos, las cuales son distintas cada año (Mathieu y Turquin 1992; Turquin

y Barthelemy 1985). En este sentido, es posible que no haya un patrón anual definido para *Astyanax mexicanus*, pues la temporada de lluvias y las inundaciones cada año suceden con una periodicidad menos clara.

### **5.3 Rasgos reproductivos**

Las poblaciones de Molino y Pachón parecen invertir una mayor cantidad de energía en la reproducción en comparación con los de Jos y Tinaja, además de que, de acuerdo al IGS, presentan una mejor capacidad de reproducción. La población de Pachón coincide con la predicción de que los individuos de las cuevas con mayor extracción tienen un mayor índice gonadosomático y un mayor esfuerzo reproductivo. Es posible que, al no haber individuos reproductores grandes, las hembras que se reproducen son las de menor tamaño y posiblemente se reproducen más veces al año. A pesar de que en Molino y en Tinaja hay extracción, ésta es de nivel medio, por lo que se mantiene una población de individuos grandes, reduciendo el IGS y el esfuerzo reproductivo.

La eliminación de los individuos grandes en Pachón pudo haber llevado a la población a depender de la reproducción de individuos medianos. Se sabe que organismos bajo una presión de perturbación como extracción o depredación maduran a edades tempranas o tamaños pequeños e invierten más energía en su reproducción a comparación de individuos (de la misma especie) libres de perturbación (Gadgil y Bossert 1970; Law 1979). Reducir la sobrevivencia de individuos adultos conduce a una maduración temprana e incrementa la fecundidad. En Pachón, la extracción puede estar actuando de esta manera, haciendo que las hembras maduren a tamaños más pequeños e inviertan mayor energía en la reproducción.

En cuanto a la cantidad de energía invertida en el crecimiento de los huevos, no se puede concluir que haya diferencias entre una población y otra, ya que el diámetro de los huevos no resultó ser significativamente distinto entre las poblaciones y aparentemente la variación de su tamaño está restringida evolutivamente.

En un estudio sobre el tamaño de los huevos en poblaciones de superficie y de cueva de *Astyanax mexicanus*, Hüppop y Wilkens (1991) obtuvieron, para el diámetro del huevo en la población de Pachón, una media de  $1.15 \text{ DS} \pm 0.04$ , mayor a la media de  $0.705 \text{ DS} \pm 0.1$  que se obtuvo en este trabajo para la misma población. De acuerdo al estudio, los huevos de mayor tamaño y, por tanto, con mayor cantidad de vitelo, se transforman en juveniles que crecen más grandes y por mayor tiempo, a comparación de los huevos de menor tamaño. Esto podría indicar que las

poblaciones analizadas ahora producen individuos que crecerán a tamaños menores, a comparación de antes. Debido a su tamaño, probablemente no serán capaces de capturar presas más grandes, lo que conduciría consecuentemente a juveniles de tamaños más pequeños (Niemiller y Poulson 2010). Esto podría estar sucediendo en Pachón donde los adultos son de menor tamaño y se reproducen eficientemente.

#### **5.4 Demografía**

En general, los animales de cueva presentan tasas de crecimiento ( $r$ ) ligeramente negativas (Culver 2012), y en el caso de peces subterráneos, han resultado levemente positivas. Para peces ambliópsidos, por ejemplo, Poulson (1963) observó tasas intrínsecas de crecimiento poblacional ( $r$ ) con valores desde 0.02 a 1, indicando quasi-estabilidad o incremento numérico. Los valores obtenidos de  $r$  para las poblaciones de peces en Pachón, Molino, Tinaja y Jos van de -0.3 a -0.8, indicando decremento numérico. A modo de comparación, estos valores resultan considerablemente más bajos que los obtenidos por Poulson en sus estudios.

Otros estudios para ambliópsidos han mostrado incremento en sus poblaciones (Graening et al. 2009). En particular, para *Amblyopsis rosae*, en Arkansas, Estados Unidos, se obtuvo una tasa anual de incremento del 3% ( $\lambda = 1.03$ ) a pesar de haber registrado niveles altos de contaminación en la cueva donde habita (Graening and Brown, 1999). Estas tasas de incremento, aunque ligeramente positivas, resultan muy contrastantes con las tasas de decremento obtenidas en el presente estudio. La tasa finita de crecimiento poblacional,  $\lambda$ , estuvo por debajo de 1 en todos los casos, indicando que, si las condiciones demográficas representadas por la matriz se mantuvieran a través del tiempo, habría un decremento numérico. Para Pachón la tasa de decremento sería extrema, de 56%.

Poulson (1963) también mencionó que la tasa de crecimiento absoluto de las poblaciones disminuye al aumentar la adaptación a la cueva. En este sentido, la población de Molino, que corresponde al linaje nuevo (con menor tiempo de adaptación a la cueva de las cuatro poblaciones analizadas), no tiene el mayor valor de crecimiento poblacional, lo cual no es coincidente con el comportamiento de las poblaciones de Poulson (1963). Desde luego, sería necesario analizar el valor de crecimiento poblacional de otras cuevas del mismo linaje, como Escondido, y determinar si realmente hay una relación entre la adaptación a la cueva y el crecimiento numérico.

Como se esperaba, la tasa finita de crecimiento poblacional,  $\lambda$ , para la cueva de Pachón, que tiene el mayor grado de extracción, fue el valor más bajo de las cuatro poblaciones evaluadas. Tinaja y Molino que comparten el segundo lugar más bajo de  $\lambda$ , tienen el mismo nivel medio de extracción. Finalmente, la cueva sin presión de colecta, que es Jos fue la que obtuvo el valor de  $\lambda$  menos desfavorable de entre todas las poblaciones. Estos resultados son coincidentes con las predicciones planteadas en un inicio; es decir que, a mayor grado de extracción la tasa de crecimiento poblacional será más baja.

Los valores tan bajos en las tasas reproductivas de las cuatro poblaciones son el resultado de la baja supervivencia de las categorías reproductoras. El menor valor reportado en Pachón se debe al bajo número de hembras reproductivas agrupadas en solo dos categorías. A pesar de que los valores de fecundidad de las hembras de Pachón son altos, fueron pocas las hembras reproductoras que contribuyeron con nueva descendencia. De todas las cuevas, Pachón, la cueva con mayor extracción de peces, es la que tiene el pronóstico de decremento poblacional más desfavorable al tener la tasa reproductiva y el crecimiento poblacional más bajos. Es necesario tomar los valores de  $R_0$  con reserva, ya que las categorías analizadas se encuentran por tamaños y no por edades, asumiendo una relación directa entre el tamaño y la edad.

El valor reproductivo aumenta en las categorías adultas, en especial para Jos, en la que hay una categoría más de tamaño para los individuos más grandes, la A5, pero para Molino disminuye en las categorías más grandes (A3 y A4). Las categorías más grandes en la población de Jos tienen mayor valor reproductivo comparada a las de Molino. Esto es extraño, ya que la población de Molino consta de un mayor número de individuos grandes. Esto indica que es posible que una buena parte de la población de Molino esté integrada por animales viejos con tasas reproductivas menores. En el laboratorio se ha observado que animales mayores de 6 años disminuyen sus tasas reproductivas (Simon et al. 2017).

De acuerdo con los resultados del modelo de perturbación prospectiva, la transición de las categorías juveniles son las que más influyen en las tasas de crecimiento poblacional en todas las poblaciones analizadas. A diferencia de lo que se esperaba, los procesos demográficos que toman lugar en las categorías juveniles son los que tienen mayor efecto en  $\lambda$ , en comparación con las categorías adultas. Es posible que, si no existen juveniles que posteriormente se conviertan en reproductores, la población no podrá mantenerse.



En las simulaciones, al modificar las transiciones con mayores valores de elasticidad, se obtuvo una  $\lambda$  mayor que 1 al modificar los valores de dichas transiciones en más de 100% de su valor original. Esto es, que tendría que aumentarse en un 100% la transición de crecimiento de cada categoría juvenil para que las poblaciones pudieran empezar a crecer. En el caso de Pachón, la población que sufre mayor extracción, la tasa finita de crecimiento es de un orden de magnitud menor que las otras poblaciones, y se requeriría aumentar la transición de las categorías juveniles hasta 300% para alcanzar un valor mayor a uno en  $\lambda$  y la población pudiera crecer.

Desde el punto de vista de la conservación, y de acuerdo al modelo matricial, es necesario poner más atención en la protección de las categorías juveniles. Sin embargo, en Pachón aparentemente es la extracción de adultos lo que también causa el decremento poblacional, la reducción de tamaño promedio de la población y la posible reproducción temprana. De este modo, la supervivencia de los adultos también resulta vital para regular la población, ya que las tasas reproductivas netas tan bajas indican que es fundamental aumentar la supervivencia de los reproductores para mejorar la tasa de crecimiento poblacional.

Se debe considerar que los resultados del modelo surgen si las condiciones demográficas representadas por la matriz se mantuvieran constantes a través del tiempo. Para evaluar el comportamiento de las poblaciones de una forma precisa es muy importante realizar distintos muestreos a lo largo del año y por algunos años.

## 6. CONCLUSIONES

La estructura poblacional parece estar moldeada por distintos factores en cada población como el tamaño de la poza, su posición dentro de la cueva y la disposición de alimento, más que por su linaje o pertenencia a algún sistema. La presión de colecta afecta esta estructura en los casos donde la extracción es severa, como Pachón y Tinaja, que presentan con una tendencia hacia una mayor frecuencia relativa de individuos juveniles y pocos individuos adultos, principalmente en Pachón. La escasez de individuos de categorías adultas puede deberse a las fuertes presiones de colecta que sufren estas poblaciones, actividad que se concentra en individuos grandes. Por el contrario, las poblaciones que no presentan perturbación por extracción muestran una buena representación de todas las categorías de tamaño, como es el caso de las poblaciones de Jos, Pichijumo y Piedras.

El efecto de la extracción también se ve reflejado en el aumento del esfuerzo reproductivo en la población de Pachón donde la ausencia de categorías grandes reproductoras, por extracción selectiva, supone una presión en la población, haciendo que individuos pequeños se reproduzcan antes y tengan mayor fecundidad.

Las poblaciones de Jos, Tinaja, Pachón y Molino tuvieron una tasa finita de crecimiento poblacional que denota una tendencia al decrecimiento; sin embargo, fue Pachón, la cueva más perturbada, la que tuvo el valor de  $\lambda$  más bajo; y Jos, la cueva sin perturbación, el más alto. Este mismo patrón ocurrió con la tasa reproductiva neta ( $R_0$ ). Al parecer, hay una relación en cuanto al grado de presión de colecta y al grado de decremento poblacional, sugiriendo una afectación directa de la extracción de peces con el crecimiento poblacional, estructura y tasa reproductiva.

Resulta importante poner atención en las categorías juveniles ya que son las que realizan una mayor contribución a la tasa finita de crecimiento poblacional. Sin embargo, las categorías reproductoras también resultan relevantes, principalmente en Pachón. No puede haber juveniles si no hay adultos reproductores que contribuyan con nueva descendencia a la población.

*Astyanax mexicanus* se encuentra catalogada dentro de la lista roja de la IUCN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) como “Vulnerable” y enlistada dentro de la NOM-059 SEMARNAT como especie “Amenazada” bajo el nombre de *Astyanax jordani*. Actualmente no se encuentra dentro de ninguno de los apéndices de CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres). Aunque son necesarios permisos para su extracción, la confusión en los nombres con los que se encuentra enlistado hace que no exista una regulación real para la colecta de individuos con fines científicos.

La falta de un seguimiento y control de cuántos individuos están siendo extraídos puede poner en riesgo a las poblaciones, ya que la colecta desmedida parece estar afectando la estructura y el crecimiento poblacional.

Son necesarios otros estudios a largo plazo que permitan comparar y seguir estimando la tendencia de las poblaciones. Se sugiere la evaluación detallada de los rasgos de historia de vida de *Astyanax mexicanus* bajo los métodos correspondientes (e.g., Método de Evaluación de Riesgo de extinción de las especies en México, MER) para su correcta designación en listas de conservación como la NOM-059, e incluso en la Lista Roja de la IUCN y de CITES. Es importante incluir la población de Pachón en CITES para proteger su extracción y tráfico internacional, ya que se está presentando una reducción de sus poblaciones y la alteración de sus rasgos de historia de vida.

## REFERENCIAS

- Aspiras, A. C., Rohner, N., Martineau, B., Borowsky, R. L., & C. J. Tabin. 2015. Melanocortin 4 receptor mutations contribute to the adaptation of cavefish to nutrient-poor conditions. *Proceedings of the national academy of sciences*, 112(31), 9668-9673.
- Benton, T. G. & A. Grant. 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(12), 467-471.
- Bradic, M., P. Beerli, F. J. García-de León, S. Esquivel-Bobadilla & R. L. Borowsky L. 2012. Gene flow and population structure in the Mexican blind cavefish complex (*Astyanax mexicanus*). *BMC Evolutionary Biology*, 12(1), 9.
- Borowsky, R. 2008a. *Astyanax mexicanus*, the blind Mexican cave fish: a model for studies in development and morphology. *Cold Spring Harbor Protocols*, 11, pdb-emo107.
- Borowsky, R. 2008b. Breeding *Astyanax mexicanus* through natural spawning. *Cold Spring Harbor Protocols*, 11, pdb-prot5091.
- Borowsky, R. 2008c. Determining the sex of adult *Astyanax mexicanus*. *Cold Spring Harbor. Protocols*, 11, pdb-prot5091.
- Caswell, H. 1978. A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters, *Theoretical Population Biology*, 14, (2), Pages 215-230.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models. Construction, analysis, and interpretation*. 2nd Edition. Sinauer, Sunderland, MA. 722pp.
- Culver, D. C. 2012. Life history evolution. pp. 465-468, in, White, W. B & D. C. Culver. *Encyclopedia of Caves*. Second Edition. Academic Press. San Diego.
- De Kroon, H., A. Plaisier, J. van Groenendael, & H. Caswell, Hal. 1986. Elasticity: The Relative Contribution of Demographic Parameters to Population Growth Rate. *Ecology*. 67. 1427.
- De Lean, A., P. J. Munson, & D. Rodbard. 1978. Simultaneous analysis of families of sigmoidal curves: application to bioassay, radioligand assay, and physiological dose-response curves. *American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism*, 235(2).
- Day, J., J. E. Gerken, & G. L. Adams. 2016. Population ecology and seasonal demography of the endangered grotto sculpin (*Cottus specus*). *Ecology of freshwater fish*, 25(1), 27-37.

- Deevey, E. 1947. Life Tables for Natural Populations of Animals. *The Quarterly Review of Biology*, 22(4), 283-314.
- Elipot, Y., Legendre, L., Pere, S., Sohm, F., & S. Rétaux. 2014. *Astyanax* transgenesis and husbandry: how cavefish enters the laboratory. *Zebrafish*, 11(4), 291-299.
- Elliott, R. E. 2015. Cave biodiversity and ecology of the Sierra de El Abra region. pp. 59-75, in, Keene, A., M. Yoshizawa, & S. McGaug (eds.) *Biology and evolution of the Mexican cavefish*. Elsevier, Amsterdam.
- Elliott, William R. 2018. *The Astyanax Caves of Mexico*. *Cavefishes of Tamaulipas, San Luis Potosí, and Guerrero*. Association for Mexican Cave Studies, Bulletin 26. Austin, Texas. 326 pp.
- Ellner, S. P. 2009. Structured populations: discrete time. Chapter 5, pp 130-133, in, *Lectures on Theoretical Ecology*. Cornell University, New York.
- Espinasa, L., L. Legendre, J. Fumey, M. Blin, S. Rétaux, & M. Espinasa. 2018. A new cave locality for *Astyanax* cavefish in Sierra de El Abra, Mexico. *Subterranean Biology*, 26, 39.
- Espinasa, L., Bonaroti, N., Wong, J., Pottin, K., Queinnec, E., & Rétaux, S. 2017. Contrasting feeding habits of post-larval and adult *Astyanax* cavefish. *Subterranean Biology*, 21, 1.
- Espinasa, L., & M. Espinasa. 2015. Hydrogeology of caves in the Sierra de El Abra region. *Biology and Evolution of the Mexican Cavefish*. Academic Press, San Diego, 41-58.
- Froese, R. 2006. Cube law, condition factor and weight–length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22. 241-253.
- Fumey, J., Hinaux, H., Noirot, C., Thermes, C., Rétaux, S., & D. Casane. 2018. Evidence for late Pleistocene origin of *Astyanax mexicanus* cavefish. *BMC evolutionary biology*, 18(1), 43.
- Gadgil, M., & Bossert, W. H. 1970. Life historical consequences of natural selection. *The American Naturalist*, 104(935), 1-24.
- Graening, G. O., & A. V. Brown. 1999. Cavefish population status and environmental quality in Cave Springs Cave, Arkansas. A report submitted to the Arkansas Natural Heritage Commission. Publication, (276).

- Gross, J. B. 2012. The complex origin of *Astyanax* cavefish. *BMC evolutionary biology*, 12(1), 105.
- Herman, A., Brandvain, Y., Weagley, J., Jeffery, W. R., Keene, A. C., Kono, T. J., ... & Ornelas-García, C. P. 2018. The role of gene flow in rapid and repeated evolution of cave-related traits in Mexican tetra, *Astyanax mexicanus*. *Molecular ecology*, 27(22), 4397-4416.
- Hüppop, K. 1987. Food-finding ability in cave fish (*Astyanax fasciatus*). *International Journal of Speleology*, 16, 59-66.
- Hüppop, K., & H. Wilkens. 1991. Bigger eggs in subterranean *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces) their significance and genetics. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 29(4), 280-288.
- Jeffery, W. R. 2001. Cavefish as a model system in evolutionary developmental biology. *Developmental biology*, 231(1), 1-12.
- Jeffery, W. R. 2012. *Astyanax mexicanus*: A model organism for evolution and adaptation. pp. 36-43. in, White, W. B & D. C. Culver (eds.). *Encyclopedia of Caves*. Second Edition. Academic Press. San Diego.
- Jeffery, W. R. 2019. *Astyanax mexicanus*: A vertebrate model for evolution, adaptation, and development in caves. pp. 85-93 In, White, W. B., Culver D. C. & T. Pipan (eds.). *Encyclopedia of Caves*. Third Edition. Academic Press. San Diego.
- Lab studying cavefish, 2016. United Kingdom. List of labs currently working. Recuperado de: <https://research.stowers.org/cavefin/cavefishlabs2016.pdf>
- Law, R. 1979. Optimal life histories under age-specific predation. *The American Naturalist*, 114(3), 399-417.
- Le Cren, E. D. 1951. The length–weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *Journal of Animal Ecology*, 20(2), 201–219.
- Mathieu, J., & M. J. Turquin. 1992. Biological processes at the population level. II. Aquatic populations: *Niphargus* (stygo-biont amphipod) case. pp. 263-293. In A. I. Camacho (ed.), *The natural history of biospeleology*. Monografías, Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid.

- Mitchell, RW, WH Russell, & W. R. Elliot. 1977. Mexican eyeless characin fishes, genus *Astyanax*: Environment, distribution, and evolution. Special Publications the Museum Texas Tech University. 12,1-89.
- Niemiller, M. & T. Poulson. 2010. Subterranean Fishes of North America: Amblyopsidae. 169–280, in, Trajano, E., M. E. Bichuette, & B. G. Kapoor (eds). The Biology of Subterranean Fishes. Science Publishers.
- Kumar, A P & A. Parganiha. 2010. Subterranean Fishes of India. 422 pp, in, Trajano, E., M. E. Bichuette, & B. G. Kapoor (eds). The Biology of Subterranean Fishes. Science Publishers.
- Ornelas-García, C.P., Dominguez-Dominguez, O., & I. Doadrio. 2008. Evolutionary history of the fish genus *Astyanax* Baird & Girard (1854) (Actinopterygii, Characidae) in Mesoamerica reveals multiple morphological homoplasies. BMC Evolutionary. Biology. 8, 340.
- Parzefall, J. 1983. Field observations in epigeal and cave populations of the Mexican characid *Astyanax mexicanus* (Pisces, Characidae). Mémoires de biospéologie, 10, 171-176.
- Poulson, T. L. 1963. Cave adaptation in amblyopsid fishes. American Midland Naturalist, 70(2).
- Reynoso, V. H., R. Paredes-León, D. Arroyo-Lambaer. 2009. Conservation issues in the blind cave fishes of the genus *Astyanax* in northeastern México. Pág. 20, en Abstract Booklet *Astyanax* International Meeting. Ciudad Valles, SLP. 15 al 18 de marzo de 2009.
- Ricker, W. E. 1975. Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada.
- Reznick, D. N., Butler IV, M. J., Rodd, F. H., & P. Ross. 1996. Life-history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*) 6. Differential mortality as a mechanism for natural selection. Evolution, 50(4), 1651-1660.
- Riesch, R., D. N. Reznick, M. Plath, I. & Schlupp. 2016. Sex-specific local life-history adaptation in surface- and cave-dwelling Atlantic mollies (*Poecilia mexicana*). Scientific reports, 6(1), 1-13.
- Roff, D. A. 1992. The Evolution of Life Histories Theory and Analysis. Chapman & Hall (ed.) New York. 235p.

- Simon, V., R. Elleboode, K. Mahé, L. Legendre, P. Ornelas-Garcia, L. Espinasa, & S. Rétaux. 2017. Comparing growth in surface and cave morphs of the species *Astyanax mexicanus*: insights from scales. *EvoDevo*, 8(1), 23.
- Simon, V., Hyacinthe, C., & S. Rétaux. 2019. Breeding behavior in the blind Mexican cavefish and its river-dwelling conspecific. *PloS one*, 14(2).
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, London.
- Stearns, S. C. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*. 87, 476–486.
- Turquin, M. J., & D. Barthelemy. 1985. The dynamics of a population of the troglobitic amphipod *Niphargus virei* Chevreux. *Stygologia*, 1, 109-117.
- Trujillo-Jiménez, P., J. E. Sedeño-Díaz, J. A. Camargo, & E. López-López, E. 2013. Reproductive traits and population structure of *Astyanax aeneus* (Characiformes: Characidae) from a subtropical river in Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 61(2), 769-786.
- Valverde V. T., Meave C. J., Carabias L. J., & Z. Cano-Santana. 2005. *Ecología y medio ambiente*. Primera edición. Pearson. México. Pp 44-46.
- Wilkins, H. & K. Hüppop, K. 1986. Sympatric speciation in cave fishes? Studies on a mixed population of epi- and hypogean *Astyanax* (Characidae, Pisces). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 24(3), 223-230.



## ANEXO 1

**Cuadro 1.** Tabla de vida para la población de Jos.

Categoría	$N_x$	$m_x$	$S_x$	$D_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$p_x$	$l_x m_x$	$Xl_x m_x$
<b>Huevos</b>	14146	0	12055	9459.77	1.0000	0.6687	0.6687	0.3313	0.00	0.00
<b>J1</b>	4687	0	4110	3121.83	0.3313	0.2207	0.6661	0.3339	0.00	0.00
<b>J2</b>	1565	0	1401	1042.29	0.1106	0.0737	0.6661	0.3339	0.00	0.00
<b>J3</b>	522	0	478	347.99	0.0369	0.0246	0.6661	0.3339	0.00	0.00
<b>A1</b>	174	<b>0.243</b>	163	116.18	0.0123	0.0082	0.6661	0.3339	0.0030	0.0120
<b>A2</b>	58	<b>4.030</b>	56	41.23	0.0041	0.0029	0.7081	0.2919	0.0166	0.0829
<b>A3</b>	17	<b>13.774</b>	19	9.00	0.0012	0.0006	0.5294	0.4706	0.0165	0.0993
<b>A4</b>	8	<b>42.436</b>	6	6.00	0.0006	0.0004	0.7500	0.2500	0.0240	0.1680
<b>A5</b>	2	<b>410.040</b>	2	2.00	0.0001	0.0001			0.0580	0.4638
									<b><math>R_0 = \sum l_x m_x</math></b>	<b><math>T = \sum X l_x m_x / R_0</math></b>
									<b>0.118</b>	<b>6.99</b>

**Cuadro 2.** Tabla de vida para la población de Tinaja.

	$N_x$	$m_x$	$S_x$	$D_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$p_x$	$l_x m_x$	$Xl_x m_x$
<b>Huevos</b>	4397	0	4397	2830.25	1.0000	0.6438	0.6438	0.3562	0.00	0.00
<b>J1</b>	1566	0	1566	1008.20	0.3562	0.2293	0.6437	0.3563	0.00	0.00
<b>J2</b>	558	0	558	359.22	0.1269	0.0817	0.6437	0.3563	0.00	0.00
<b>J3</b>	199	0	199	127.99	0.0452	0.0291	0.6437	0.3563	0.00	0.00
<b>A1</b>	71	0.8375	71	45.60	0.0161	0.0104	0.6437	0.3563	0.0135	0.0540
<b>A2</b>	25	5.6950	25	16.25	0.0057	0.0037	0.6437	0.3563	0.0327	0.1635
<b>A3</b>	9	32.3833	9	8.99	0.0020	0.0020	1.0000	0.0000	0.0662	0.3974
									<b><math>R_0 = \sum l_x m_x</math></b>	<b><math>T = \sum X l_x m_x / R_0</math></b>
									<b>0.112</b>	<b>5.47</b>

**Cuadro 3.** Tabla de vida para la población de Pachón.

Categoría	$N_x$	$m_x$	$S_x$	$D_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$p_x$	$l_x m_x$	$Xl_x m_x$
<b>Huevos</b>	20850	0	20850	16676	1.0000	0.7998	0.7998	0.2002	0.0000	0.0000
<b>J1</b>	4174	0	4174	3334	0.2002	0.1599	0.7987	0.2013	0.0000	0.0000
<b>J2</b>	840	0	840	671	0.0403	0.0322	0.7987	0.2013	0.0000	0.0000
<b>J3</b>	169	0	169	136	0.0081	0.0065	0.8049	0.1951	0.0000	0.0000
<b>A1</b>	33	<b>3.86</b>	33	26	0.0016	0.0012	0.7879	0.2121	0.006115	0.0245
<b>A2</b>	7	<b>42.21</b>	7	7	0.0003	0.0003			0.014173	0.0709
									<b><math>R_0 = \sum l_x m_x</math></b>	<b><math>T = \sum Xl_x m_x / R_0</math></b>
									<b>0.02029</b>	<b>4.69</b>

**Cuadro 4.** Tabla de vida para la población de Molino.

	$N_x$	$m_x$	$S_x$	$D_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$p_x$	$l_x m_x$	$Xl_x m_x$
<b>Huevos</b>	30205	0	30205	27931.57	1.0000	0.9247	0.9247	0.0753	0.00	0.00
<b>J1</b>	2273	0	2273	1772.53	0.0753	0.0587	0.7797	0.2203	0.00	0.00
<b>J2</b>	501	0	501	329.60	0.0166	0.0109	0.6581	0.3419	0.00	0.00
<b>J3</b>	171	0	171	96.74	0.0057	0.0032	0.5651	0.4349	0.00	0.00
<b>A1</b>	74	0.0000	74	36.75	0.0025	0.0012	0.4935	0.5065	0.00	0.00
<b>A2</b>	38	65.9950	38	16.50	0.0012	0.0005	0.4374	0.5626	0.0824	0.4120
<b>A3</b>	21	30.4946	21	8.22	0.0007	0.0003	0.3874	0.6126	0.0214	0.1285
<b>A4</b>	13	26.1145	13	13.00	0.0004	0.0004	1.0000	0.00	0.0112	0.00
									<b><math>R_0 = \sum l_x m_x</math></b>	<b><math>T = \sum Xl_x m_x / R_0</math></b>
									<b>0.115</b>	<b>4.69</b>

**Cuadro 5.** Matriz de transición para la población de Jos.

Categoría	J1	J2	J3	A1	A2	A3	A4	A5
J1	0	0	0	0.0806	1.3350	4.5633	14.059	135.842
J2	0.3339	0	0	0	0	0	0	0
J3	0	0.3339	0	0	0	0	0	0
A1	0	0	0.3339	0	0	0	0	0
A2	0	0	0	0.3339	0	0	0	0
A3	0	0	0	0	0.2919	0	0	0
A4	0	0	0	0	0	0.4706	0	0
A5	0	0	0	0	0	0	0.25	0

**Cuadro 6.** Matriz de transición para la población de Tinaja.

TINAJA	J1	J2	J3	A1	A2	A3
J1	0	0	0	0.2984	2.0288	11.5365
J2	0.3563	0	0	0	0	0
J3	0	0.3563	0	0	0	0
A1	0	0	0.3563	0	0	0
A2	0	0	0	0.3563	0	0
A3	0	0	0	0	0.3563	0

**Cuadro 7.** Matriz de transición para la población de Pachón.

PACHÓN	J1	J2	J3	A1	A2
J1	0	0	0	0.7734	8.451
J2	0.2013	0	0	0	0
J3	0	0.2013	0	0	0
A1	0	0	0.1951	0	0
A2	0	0	0	0.2121	0

**Cuadro 8.** Matriz de transición para la población de Molino.

MOLINO	J1	J2	J3	A1	A2	A3	A4
J1	0	0	0	0	4.9670	2.2951	1.9655
J2	0.2203	0	0	0	0	0	0
J3	0	0.3419	0	0	0	0	0
A1	0	0	0.4349	0	0	0	0
A2	0	0	0	0.5065	0	0	0
A3	0	0	0	0	0.5626	0	0
A4	0	0	0	0	0	0.6126	0

**Cuadro 9.** Vector de los valores reproductivos ( $v$ ) para cada categoría en cada población.

$v$	Jos	Tinaja	Pachón	Molino
J1	1	1	1	1
J2	2.22	1.89	2.20	3.06
J3	4.95	3.59	4.82	6.03
A1	11.01	6.79	10.92	9.34
A2	24.25	12.03	19.12	12.43
A3	57.14	17.10		6.06
A4	80.48			2.92
A5	182.89			

**Cuadro 10.** Matriz de sensibilidad para la población de Jos.

JOS	J1	J2	J3	A1	A2	A3	A4	A5
J1	0	0	0	0.0123	0.0055	0.0022	0.0014	0.0005
J2	0.3026	0	0	0	0	0	0	0
J3	0	0.3033	0	0	0	0	0	0
A1	0	0	0.3033	0	0	0	0	0
A2	0	0	0	0.2997	0	0	0	0
A3	0	0	0	0	<b>0.3173</b>	0	0	0
A4	0	0	0	0	0	0.1757	0	0
A5	0	0	0	0	0	0	0.2529	0

**Cuadros 11.** Matriz de sensibilidad para la población de Tinaja.

TINAJA	J1	J2	J3	A1	A2	A3
J1	0	0	0	0.0261	0.0138	0.0073
J2	<b>0.336</b>	0	0	0	0	0
J3	0	<b>0.336</b>	0	0	0	0
A1	0	0	<b>0.336</b>	0	0	0
A2	0	0	0	0.3142	0	0
A3	0	0	0	0	0.2357	0

**Cuadro 12.** Matriz de sensibilidad para la población de Pachón.

PACHÓN	J1	J2	J3	A1	A2
J1	0	0	0	0.0189	0.0091
J2	0.4537	0	0	0	0
J3	0	0.4537	0	0	0
A1	0	0	<b>0.4681</b>	0	0
A2	0	0	0	0.3616	0

**Cuadro 13.** Matriz de sensibilidad para la población de Molino.

MOLINO	J1	J2	J3	A1	A2	A3	A4
J1	0	0	0	0	0.0144	0.0120	0.0109
J2	<b>0.5477</b>	0	0	0	0	0	0
J3	0	0.3529	0	0	0	0	0
A1	0	0	0.2774	0	0	0	0
A2	0	0	0	0.2382	0	0	0
A3	0	0	0	0	0.0873	0	0
A4	0	0	0	0	0	0.0351	0

**Cuadro 14.** Matriz de elasticidad para la población de Jos.

JOS	J1	J2	J3	A1	A2	A3	A4	A5
J1	0	0	0	0.0013	0.0099	0.0134	0.0262	0.0851
J2	<b>0.136</b>	0	0	0	0	0	0	0
J3	0	<b>0.136</b>	0	0	0	0	0	0
A1	0	0	<b>0.136</b>	0	0	0	0	0
A2	0	0	0	0.135	0	0	0	0
A3	0	0	0	0	0.1247	0	0	0
A4	0	0	0	0	0	0.1113	0	0
A5	0	0	0	0	0	0	0.0851	0

**Cuadro 15.** Matriz de elasticidad para la población de Tinaja.

TINAJA	J1	J2	J3	A1	A2	A3
J1	0	0	0	0.0115	0.0414	0.1244
J2	<b>0.1774</b>	0	0	0	0	0
J3	0	<b>0.1774</b>	0	0	0	0
A1	0	0	<b>0.1774</b>	0	0	0
A2	0	0	0	0.1659	0	0
A3	0	0	0	0	0.1244	0

**Cuadro 16.** Matriz de elasticidad para la población de Pachón.

PACHÓN	J1	J2	J3	A1	A2
J1	0	0	0	0.0331	0.1735
J2	<b>0.2066</b>	0	0	0	0
J3	0	<b>0.2066</b>	0	0	0
A1	0	0	<b>0.2066</b>	0	0
A2	0	0	0	0.1735	0

**Cuadro 17.** Matriz de elasticidad para la población de Molino.

MOLINO	J1	J2	J3	A1	A2	A3	A4
J1	0	0	0	0	0.106	0.0410	0.0319
J2	<b>0.179</b>	0	0	0	0	0	0
J3	0	<b>0.179</b>	0	0	0	0	0
A1	0	0	<b>0.179</b>	0	0	0	0
A2	0	0	0	<b>0.179</b>	0	0	0
A3	0	0	0	0	0.073	0	0
A4	0	0	0	0	0	0.0319	0