

La biodiversidad en Tabasco

Estudio de Estado



DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA Volumen

DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA

La biodiversidad en
Tabasco
Estudio de Estado

DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA

Primera edición, 2019

Versión digital

OBRA COMPLETA: IBSN 9786078570195

VOLUMEN I: IBSN 9786078570218

Coordinación y seguimiento general:

Andrea Cruz Angón¹

Jorge Cruz Medina¹

Jessica Valero Padilla

Flor Paulina Rodríguez Reynaga¹

Erika Daniela Melgarejo¹

Ena Edith Mata Zayas²

David Jesús Palma López³

Corrección de estilo:

Juana Moreno Armendáriz

Jorge Cruz Medina

Diseño y formación:

Claudia Verónica Gómez Hernández

Cuidado de la edición:

Claudia Verónica Gómez Hernández

Jorge Cruz Medina

Erika Daniela Melgarejo

Diana López Higareda

Karla Carolina Nájera Cordero

Edith Georgina Cabrera Aguirre

Cartografía:

Brenda Lizeth Islas Trejo

Antonio López Castañeda

D.R. © 2019 Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad Liga Periférico – Insurgentes Sur 4903
Parques del Pedregal, Tlalpan, C.P. 14010 México, D.F. <http://www.conabio.gob.mx>

¹Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad; ²Universidad Juárez Autónoma de Tabasco; ³Colegio de Postgraduados, Campus Tabasco

Salvo en aquellas contribuciones que reflejan el trabajo y quehacer de las instituciones y organizaciones participantes, el contenido de las contribuciones es de exclusiva responsabilidad de los autores.

Impreso en México/Printed in Mexico

DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA

DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA



DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA

Presentación

El libro *La biodiversidad en Tabasco. Estudio de Estado* es el diagnóstico más completo acerca del patrimonio natural de la entidad y, sin duda, representa un avance significativo para difundir el conocimiento sobre éste y su importancia.

Los tres volúmenes de esta obra son valiosas fuentes de información acerca de la situación actual de la diversidad biológica de Tabasco que, en su mayoría, llevaron a cabo personal académico del estado y de la sociedad civil. Se trata de una gran obra que las autoridades gubernamentales, los académicos, las comunidades locales, los grupos indígenas y la sociedad en general podrán consultar y utilizar como elemento base para la toma de decisiones, diseñar estrategias de planeación y realizar nuevas investigaciones en beneficio del desarrollo sustentable de esta entidad.

Este *Estudio de Estado* ha puesto al día el conocimiento y la situación de la biodiversidad en Tabasco, ya que provee una línea base para identificar los procesos de cambio y modificación de los ecosistemas de la entidad, así como para establecer las acciones pertinentes que aseguren su conservación y uso sustentable en el largo plazo.

Tengo la seguridad de que las instituciones locales gubernamentales, académicas y de la sociedad civil, apoyarán la difusión de esta obra y continuarán sumando esfuerzos para incrementar el conocimiento sobre la biodiversidad y los cambios que en ésta se registren, con la finalidad de favorecer el adecuado aprovechamiento de los recursos naturales en Tabasco. Sólo de esta manera, el trabajo desarrollado será de utilidad para las instituciones gubernamentales y para los habitantes de la entidad.

CONABIO agradece al Gobierno del Estado de Tabasco y a los 274 autores que pertenecen a 57 instituciones y organizaciones estatales, nacionales e internacionales, por su compromiso y dedicación. Sin ellos no hubiera sido posible la elaboración de estos libros; los felicitamos por la consumación de este gran esfuerzo.

Esta obra contribuye con el cumplimiento de las actividades de instrumentación de la *Estrategia Nacional sobre Biodiversidad de México y Plan de Acción 2016-2030*, la cual es parte de los compromisos adquiridos por México ante el Convenio sobre Diversidad Biológica (CDB), y es un valioso legado para el conocimiento y estado de la biodiversidad, fundamental para la valoración y conservación del capital natural de Tabasco.

José Sarukhán Kermez
Coordinador Nacional de la CONABIO

DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA

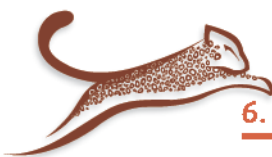
Índice

- 7 Presentación
- 11 Introducción



5. Diversidad de ecosistemas

- 17 Resumen ejecutivo
- 21 El bosque mesófilo de montaña
- 29 Los encinares
- 34 **EC:** Estructura y composición florística de los encinares de Balancán
- 41 Selva alta perennifolia
- 52 **EC:** Sierra El Madrigal, Teapa
- 57 La vegetación secundaria (acahuales)
- 68 **EC:** Estructura, composición florística y regeneración de vegetación en sucesión en el Plan Balancán-Tenosique
- 73 La vegetación acuática
- 80 **EC:** Vegetación de la Reserva Ecológica Cascadas de Reforma, Balancán
- 86 **EC:** Patrón de diversidad en comunidades hidrófitas emergentes en la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla
- 92 **EC:** Estructura y composición de una selva mediana inundable de pukté (*Bucida buceras*) en la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla.
- 97 Los tintales
- 104 **EC:** Estructura y composición florística de la vegetación inundable en la División Académica de Ciencias Biológicas
- 109 La selva inundable de canacoíte (*Bravaisia integerrima*)
- 118 **EC:** La selva mediana inundable de canacoíte (*Bravaisia integerrima*) en el poblado C-29, Plan Chontalpa, municipio Cárdenas
- 123 Los manglares
- 133 Las sabanas
- 137 Las dunas costeras
- 143 Los agroecosistemas
- 153 El estudio de paisaje: una herramienta para el manejo de los recursos naturales
- 160 **EC:** La modificación del paisaje como indicador de salud ecológica



6. Diversidad de especies

- 167 Resumen ejecutivo
- 171 Algas
- 175 Briofitas
- 179 Hongos
- 184 **EC:** Microhongos benéficos relacionados con la agricultura y sus potenciales usos
- 190 **EC:** Colección de hongos del herbario UJAT
- 195 Helechos (Pteridofitas)
- 199 Nuestro conocimiento sobre la diversidad de las cícadas (Zamiaceae, Cycadales)

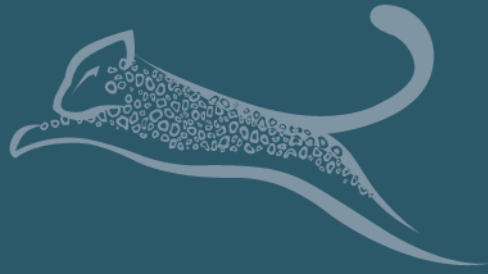
DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA

- 217 Angiospermas
- 235 Diversidad parasitaria en peces de agua dulce y su impacto en sistemas de cultivo
- 243 Equinodermos
- 249 Moluscos epicontinentales
- 255 Insectos
- 261 Arácnidos
- 265 Los bruquidos (Coleoptera: Bruchidae)
- 269 Las polillas avispa Ctenuchina y Euchromiina (Lepidoptera)
- 275 Peces
- 284 **EC:** Ictiofauna de la laguna Mecoacán, Paraíso
- 288 **EC:** Larvas de peces de la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla
- 293 Anfibios
- 301 Reptiles
- 311 Aves
- 320 **EC:** La avifauna de la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla
- 323 Mamíferos silvestres
- 334 **EC:** Murciélagos
- 342 **EC:** Conflicto ardillas y producción coprera
- 346 **EC:** Uso de hábitat por el mono aullador negro (*Alouatta pigra*) en una plantación de eucalipto (*Eucalyptus* spp.) en Balancán
- 350 **EC:** El manatí (*Trichechus manatus manatus*) en los sistemas fluviolagunares
- 355 Introducción a la biodiversidad dentro de la Cueva de Villa Luz, Tacotalpa
- 358 **EC:** Microorganismos de la Cueva de Villa Luz, Tacotalpa
- 362 **EC:** Ecología de los artrópodos de la Cueva de Las Sardinas, Tacotalpa
- 366 **EC:** Moscas quironómidos en la Cueva de Villa Luz, Tacotalpa
- 370 **EC:** Murciélagos asociados a cuevas
- 375 Fauna silvestre en la ciudad de Villahermosa
- 382 **EC:** Los cocodrilos de Villahermosa



7. Diversidad genética

- 389 Resumen ejecutivo
- 391 Perspectivas de los estudios de genética y biotecnología en las especies nativas
- 399 Avances en el conocimiento genético de la biodiversidad
- 405 Diversidad genética natural y cultivada de frijol y chile
- 409 Diversidad genética del maguey morado (*Tradescantia spathacea*) basado en RAPD
- 413 La diversidad genética del cacao (*Theobroma cacao*)
- 421 Los cromosomas mitóticos del guayacán blanco *Godmania aesculifolia* (Lamiales: Bignoniaceae)
- 425 Especiación ecológica y origen de nuevas especies en el complejo *Poecilia mexicana* basado en estudios de genética
- 433 Microcromosomas "B" en la sardina (*Astyanax aeneus*)
- 437 Estudio genético del robalo *Centropomus undecimalis* basado en marcadores microsatelitales
- 439 Patrones de variación de color en el pejelagarto (*Atractosteus tropicus*)
- 443 Expresión de enzimas digestivas en peces y crustáceos nativos
- 449 Los cromosomas de la herpetofauna nativa



DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA

Especiación ecológica y origen de nuevas especies en el complejo *Poecilia mexicana* basado en estudios de genética

Francisco Javier García de León, Ingo Schlupp, Martin Plath, Rüdiger Walter Riesch y Michael Tobler

Introducción

La teoría de evolución propuesta por Darwin en 1859 estableció que el origen de las especies se debe a la selección natural; casi ochenta años después Dobzhansky (1937) y Mayr (1942) definieron a las especies y a la especiación por el criterio de aislamiento reproductivo, y ahora nadie duda de la veracidad de esta teoría (Schluter 2009). Durante la década de los sesenta del siglo pasado, la teoría universalmente aceptada para explicar el origen de las nuevas especies fue la de especiación geográfica, uno de los triunfos más notorios de la síntesis moderna de la evolución (Howard y Berlocher 1998). No obstante, los mecanismos por los cuales se originan las especies aún son tema de amplia investigación científica en biología para responder a una pregunta crucial: ¿cómo la selección natural afecta a los genes que promueven los mecanismos de aislamiento reproductivo que conducen a la especiación? (Schulter y Conte 2009). No cabe duda que aún queda mucho por entender acerca de cómo se originan las nuevas especies.

Se conoce como especiación al proceso mediante el cual algunas poblaciones de una especie se diferencian al establecer barreras contra el intercambio de genes, como consecuencia del desarrollo de mecanismos de aislamiento reproductivo (imposibilidad de tener descendencia fértil). Se trata de un fenómeno que ha ocurrido durante toda la evolución de la vida, algo así como 3 800 millones de años, por lo que resulta de suma importancia comprender este proceso para explicar la biodiversidad del planeta.

Aunque existen diversas formas de categorizar el proceso de especiación, ya sea teniendo en cuenta la distribución geográfica de los organismos o la

evolución de los mecanismos de especiación, o ambas (Howard y Berlocher 1998), en este texto sólo se hará énfasis en la especiación promovida por la selección.

Según Schluter (2009), los mecanismos de especiación por selección natural se han agrupado generalmente en dos categorías: *especiación ecológica* y *especiación por mutación*. En la primera, el origen de las especies ocurre cuando diferentes subunidades de una población se adaptan a distintos ambientes o nichos ecológicos; así, la selección natural se lleva a cabo de manera divergente, actuando en direcciones contrastantes entre los ambientes, en los cuales se fijan alelos (tipos genéticos), cada uno con ventajas en un ambiente pero no en el otro. La segunda categoría sostiene que el origen de nuevas especies ocurre al azar, con la subsiguiente fijación de diferentes alelos entre poblaciones adaptadas a presiones de selección similares, y el aislamiento reproductivo que evoluciona lo hace porque las poblaciones fijan distintas mutaciones ventajosas en sus ambientes (Rundle y Nosil 2005, Schluter 2009, Schluter y Conte 2009).

Un problema central es la búsqueda de evidencias sólidas que, por un lado, permitan caracterizar y, por el otro, confirmar la existencia del proceso de especiación ecológica. Diversas evidencias han surgido de consideraciones teóricas, estudios empíricos en sistemas naturales y de experimentos de laboratorio (Rundle y Nosil 2005, Nosil *et al.* 2009). Sin embargo, la mayoría de los estudios sobre especiación ecológica en animales se enfocan a los agentes selectivos tipo biótico, como promotores de la divergencia entre poblaciones; por ejemplo, diferencias en el uso de recursos (Hatfield y Schulter 1999, Feulner *et al.* 2009), disimilitudes en riesgo de depredación (Langerhans *et al.* 2007) o exposición a diversos tipos de parásitos

García-De León, F.J., I. Schlupp, M. Plath, R. Riesch y M. Tobler. 2019. Especiación ecológica y origen de nuevas especies en el complejo *Poecilia mexicana* basado en estudios de genética. En: *La biodiversidad en Tabasco. Estudio de Estado*. Vol. II. CONABIO, México, pp. 425-431.

DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA

(Blais *et al.* 2007). Es numerosa la literatura sobre especiación ecológica que se atribuye a los agentes selectivos abióticos en el caso de plantas (MacNair y Christie 1983, Jiménez-Ambriz *et al.* 2007), pero extremadamente escasa para los animales.

Esta revisión pone el énfasis en el análisis de cómo las poblaciones de un pez de agua dulce de Tabasco, conocido como topote del Atlántico (*Poecilia mexicana*), se diferencian mediante su adaptación a hábitats ecológicamente divergentes en cuanto a agentes de estrés abióticos, es decir, no biológicos (Plath *et al.* 2007a). Inicialmente, estas poblaciones fueron descritas por el ictiólogo mexicano Álvarez del Villar (1948; figura 1).

Poecilia mexicana

Al igual que otros poecílidos, cíclidos (mojarras) y carácidos (sardinas), el topote del Atlántico (*Poecilia mexicana*) se originó a partir de faunas neotropicales que provienen de Centro y Sudamérica (Miller *et al.* 2005). Al evolucionar, estas faunas se dispersaron y alcanzaron latitudes tan nortefías como las aguas del río Bravo en el noreste de México. Este complejo de especies se ha adaptado a numerosos ambientes tanto de ríos como lagunas y aguas subterráneas. En realidad *P. mexicana* conforma un complejo de especies con gran plasticidad genética (Ptacek y

Breden 1998) y, quizá debido a esto, su taxonomía e identidad específica a lo largo de su distribución geográfica ha sido complicada (Menzel y Darnell 1973).

En el sureste de México, en un área no mayor de 5 km² cerca de Tapijulapa, en el municipio Tacotalpa, *P. mexicana* vive en distintos hábitats que contrastan en dos factores de selección: por un lado, ambientes con alta concentración de ácido sulfhídrico (H₂S) y, por otro, ambientes de cuevas donde predomina la ausencia de luz. En estos ambientes, el ácido sulfhídrico es de origen volcánico y natural, altamente tóxico para la mayoría de los organismos, lo que ocasiona extrema hipoxia en el agua (Evans 1967, Rosales-Lagarde *et al.* 2008). En las cuevas la ausencia de luz inhibe el uso del sentido de la visión y los individuos que ahí habitan están bajo selección para sobrellevar la incapacidad de una orientación y comunicación visual (Poulson y White 1969), especialmente si evolucionaron a partir de ejemplares de superficie con hábitos diurnos, como *P. mexicana*. En estos ambientes contrastantes, que constituyen un experimento natural, no existen barreras físicas que impidan a los peces de las cuevas moverse de un ambiente al otro (Tobler *et al.* 2006, 2008a). A pesar de que *P. mexicana* ha colonizado exitosamente estos hábitats y se mantiene aislada de manera natural, diversas poblaciones pueden cruzarse en el laboratorio (Parzefall 1979).



Figura 1. Ecotipos de *Poecilia mexicana*. a) Ejemplares fijados: individuos hembras (posición superior y media) habitantes de la Cueva del Azufre, individuo macho (posición inferior) habitante de arroyo con condiciones normales; b) individuo hembra de la Cueva del Azufre; y c) individuo macho de *P. mexicana* de ambiente natural. Fotos: F.J. García-De León (a), Martin Plath (b) y Michael Tobler (c).

DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA

Desde una perspectiva más amplia, es interesante resaltar que *P. mexicana* es conocida como una especie con muchas capacidades de dispersión y amplia distribución geográfica; sin embargo, en ciertas áreas, en las que existen ambientes extremos altamente contrastantes, puede evolucionar y originar nuevas especies. Las investigaciones llevadas a cabo por los autores durante ocho años en la zona de Tapijulapa tienen como objetivo general, analizar el proceso de especiación ecológica y se han enfocado en la dinámica de diversos mecanismos que pueden explicar las sutiles adaptaciones de las poblaciones de *P. mexicana* a diversos ambientes. Las investigaciones utilizan enfoques y metodologías diversas para estudiar la ecología de comunidades y poblaciones, la morfología, la fisiología, la etología y la genética.

Ambientes extremos

Los estudios iniciales permitieron entender el ambiente abiótico de los ecosistemas de interés. Tobler *et al.* (2006) detectaron altas concentraciones de H_2S en la Cueva del Azufre también llamada Cueva de Villa Luz o Cueva de las Sardinias, y en su afluente (superficie) alcanzando valores de $300 \mu M$ al interior de la cueva. En ambos hábitats sulfhídricos el único pez que sobrevive es *P. mexicana*, por lo que se describió como uno de los vertebrados verdaderamente extremófilos. Con el interés de conocer si estas poblaciones estaban aisladas y sin flujo genético se utilizó una batería de 10 *loci* microsátélites, con la que se confirmó una gran diferenciación genética entre las poblaciones de superficie y de la cueva, lo que llevó a pensar que se trataba de un proceso de adaptación local (Plath *et al.* 2007a). Con estos conocimientos se buscó explicar algunos mecanismos que permitieron a las poblaciones adecuarse a los factores extremos de selección. Al sugerir que tales ambientes funcionan como refugios y actúan como motores de diferenciación ecológica, la teoría indica que, en los ambientes extremos de oscuridad con alta concentración de H_2S , la competencia y depredación pueden estar reducidas, lo que confiere ventajas para la sobrevivencia. Tobler *et al.* (2007) y Tobler *et al.* (2009) confirmaron tales supuestos teóricos al comprobar que los peces de estos ambientes extremos se encontraban significativamente menos parasitados que sus contrapartes de ambientes sin H_2S y con menos depredadores. Sin embargo, Riesch *et al.* (2010a) observaron que en ambientes

con alta concentración de H_2S en la superficie, la tasa de depredación por aves fue más alta porque los topotes tienen una conducta de respiración aérea para sobrellevar la hipoxia de dicho ambiente, lo que los hace más vulnerables a la depredación. Esta conducta de respiración es un fenómeno que, en su momento, representó una pregunta intrigante, por lo que mediante estudios de conducta en laboratorio y campo se demostró que *P. mexicana*, habitante en la Cueva del Azufre, muestra respiración superficial a manera de bocanadas (ASR o aquatic surface respiration por sus siglas en inglés), la cual le permite sobrevivir en tal hábitat sulfhídrico (Plath *et al.* 2007b); además, estos peces emplean casi una cuarta parte de su actividad diaria en obtener oxígeno de la interfase agua-superficie mediante la conducta ASR (Plath *et al.* 2007b).

Adaptaciones relacionadas con el potencial evolutivo

Los hábitats de cuevas y sus elementos tóxicos pueden influir en las características biológicas implicadas con el potencial evolutivo de la especie. Diversos estudios de campo permitieron constatar que las hembras de los topotes de cuevas producen embriones más grandes, pero poco numerosos en comparación con los machos que viven en superficie (Riesch *et al.* 2009a, 2010b, c), mostrando los topotes de cuevas una pobre condición corporal (Riesch *et al.* 2010c, 2011). Asimismo, se observó que esta reducción en la fecundidad está muy ligada a un componente genético. Respecto a los machos, estos muestran menor producción de espermas, posiblemente debido a que el H_2S es un tóxico, y a la limitada disponibilidad de energía en aguas sulfurosas (Franssen *et al.* 2008). Ambos resultados sugieren que la cantidad de ovocitos en las hembras y la producción de esperma han evolucionado como una respuesta plástica al medioambiente de la cueva, lo que genera un ajuste evolutivo; es decir, cambio en las características de fecundidad determinada por el tamaño y cantidad de ovocitos y esperma producidos y, por lo tanto, en la forma de usar la energía disponible en esos ambientes contrastantes. Otros estudios comparativos de conducta acerca de la búsqueda y selección de pareja permitieron acumular evidencias de cómo estos organismos de ambientes extremos han desarrollado patrones conductuales para la selección de pareja y las adaptaciones especiales de sobrevivencia en total oscuridad (Plath *et al.* 2005).

En las visitas a la zona de Tapijulapa se descubrió otra cueva denominada Cueva de Luna Azufre, que tiene como única condición extrema la ausencia de luz; aquí habita otra población que, de acuerdo con nuestros análisis genéticos, resultó diferente a la de Cueva de las Sardinas. Con dicho descubrimiento también se puso en evidencia un gradiente ambiental entre los hábitats, los cuales se diferencian por ausencia de luz y presencia de H_2S (Cueva del Azufre), ausencia de luz y de H_2S (Cueva Luna Azufre), presencia de luz y de H_2S (arroyo Azufre), y presencia de luz y ausencia de H_2S (arroyo natural), de acuerdo con Plath *et al.* (2007a) y Tobler *et al.* (2008a; figura 2).

En los estudios se concluyó que el tipo de hábitat fue el factor que explicó las diferencias genéticas medidas por medio de marcadores neutrales. En el cuadro 1 se muestran las diferencias en morfología, fisiología, conducta, expresión de genes y en caracteres de historia de vida de las cuatro poblaciones de topote. Todas estas características han sido de crucial importancia en la adaptación local de los ecotipos viviendo en los distintos ambientes de aquella región de Tabasco.

Los estudios sugieren que la adaptación a condiciones ambientales divergentes conlleva a un aislamiento reproductivo. Al menos en parte, el aislamiento reproductivo parece ser mediado por la selección natural y sexual contra los inmigrantes, sea por la reducida sobrevivencia de los peces no adaptados a ambientes sulfhídricos o por una selección de pareja por parte de las hembras, donde éstas sólo seleccionan machos de los mismos ecotipos (Tobler *et al.* 2008c, 2009). Además, las diferencias genéticas detectadas en estudios anteriores se mantienen a pesar de eventos estocásticos, como los huracanes que provocan grandes inundaciones en la zona, lo que facilita la mezcla de individuos de diferentes hábitats. Esto se pudo comprobar con un estudio que se llevó a cabo después del huracán del otoño de 2007, con lo cual se detectó que el tipo de hábitat (superficie-no H_2S , superficie-con H_2S y cueva-con H_2S), y no la distancia geográfica entre los hábitats, fue la mejor descripción para explicar la diferenciación genética observada. La virtual ausencia de individuos con genotipos recombinantes entre los hábitats ecológicamente diferentes



Figura 2. Ambientos extremos donde habita *P. mexicana* cerca de Tapijulapa, Tabasco. Oscuridad con H_2S = Cueva del Azufre; oscuridad sin H_2S = Cueva Luna Azufre; luz con H_2S = arroyo azufre; luz sin H_2S = arroyo Cristal (natural). Fotos: F.J. García-De León.

DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA

Cuadro 1. Diferencias en diversos caracteres entre los ecotipos de *Poecilia mexicana* habitantes de ambientes extremos en Tabasco.

Variables	Caracteres	Cueva del Azufre	Cueva Luna Azufre	Arroyo azufre	Arroyo normal
Morfología					
Otolitos (sáculo) ¹		Más pesados y <i>sulcus</i> más profundo, contorno intermedio	ND	Menos pesados y <i>sulcus</i> menos profundo, contorno rugoso	Menos pesados y <i>sulcus</i> menos profundo, contorno liso
Tamaño del ojo, cabeza, filamentos branquiales y cuerpo ^{2,3}		Ojos reducidos, cabeza y filamentos grandes, cuerpo esbelto	Ojos reducidos, cabeza y filamentos grandes, cuerpo esbelto	Ojos grandes, cabeza y filamentos pequeños y cuerpo robusto	Ojos grandes, cabeza y filamentos pequeños, cuerpo robusto
Pigmentación ⁴		Reducida	Reducida	Normal	Normal
Fisiología					
Percepción del sonido ¹		Otolitos mejor adaptados	ND	Otolitos más ligeros menos adaptados	Otolitos más ligeros menos adaptados
Conducta					
Agresividad y agrupamiento ⁴		Reducida	ND	ND	Normal
Acoso sexual ⁵		No	ND	No	Sí
Respiración en la superficie del agua ⁶		Sí	No	Sí	No
Genética					
Flujo genético microsátélites y citocromo b del ADN mitocondrial ^{7,7}		No entre los diferentes hábitats. Bidireccional al interior de la cueva	No entre los diferentes hábitats	No entre los diferentes hábitats	No entre los diferentes hábitats
Expresión de opsinas ⁸		Reducida	ND	ND	Normal
Caracteres de historia de vida					
Fecundidad ⁹		Muy reducida	Reducida	Reducida	Normal
Tamaño de los embriones ⁹		Muy grande	Grande	Grande	Normal

Condiciones: Cueva del Azufre = ausencia de luz y presencia de H₂S; cueva Luna Azufre = ausencia de luz y de H₂S; arroyo azufre = presencia de luz y de H₂S; arroyo normal = condición normal en arroyo natural; ND = sin datos.

Fuente: ¹Schulz-Mirbach *et al.* 2008, ²Tobler *et al.* 2008a, ³Fontanier y Tobler 2009, ⁴Parzefall 2001, ⁵Plath *et al.* 2003, ⁶Plath *et al.* 2007b, ⁷Plath *et al.* 2007a, ⁸Tobler *et al.* 2010, ⁹Riesch *et al.* 2010c.

confirma la idea de una fuerte selección contra los emigrantes (Plath *et al.* 2010). Una generalización que puede enunciarse a la luz de estas investigaciones es que, en *P. mexicana*, la especiación ecológica debida a factores ambientales extremos conduce a formar nuevas especies; además, dicho proceso no es afectado por perturbaciones estocásticas temporales, como los huracanes.

Otras especies muestran adaptaciones similares

En el rango geográfico estudiado, *P. mexicana* se encuentra en un proceso de especiación ecológica y, quizá, este proceso apenas esté en etapas iniciales. Se han reportado otras especies de poecilidos que comparten ambientes extremos sulfhídricos semejantes, como *Gambusia sexradiata*, *G. eurystoma* y *P. sulphuraria* (Tobler *et al.* 2008b) que muestran evolución paralela y convergente en algunos caracteres de importancia en el potencial evolutivo,

respecto a *P. mexicana* (Riesch *et al.* 2009b, 2010c, 2010d). Así, el proceso de especiación ecológica es, al parecer, un fenómeno extendido en los peces vivíparos de la familia Poeciliidae de Tabasco. Los estudios filogenéticos, incluyendo las anteriores cuatro especies, hacen suponer que las especies han invadido independientemente los ambientes extremos (Tobler *et al.* 2011).

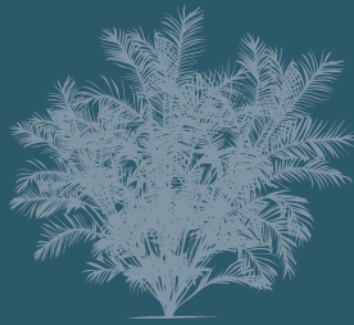
Finalmente, es pertinente mencionar que, en la entidad, estos peces vivíparos pueden convertirse en modelos biológicos ideales para estudiar los mecanismos involucrados en la divergencia adaptativa, plasticidad fenotípica y especiación ecológica. Dado que los factores de estrés ambiental (ausencia de luz, concentración de formas sulfhídricas e hipoxia) parecen ser los motores que conducen a las divergencias observadas, las investigaciones subsecuentes probablemente estarán encaminadas a identificar los genes responsables de dichas adaptaciones. Especial interés reviste valorar si estos peces pueden transformarse en objeto de estudio para confirmar o rectificar hipótesis en un área de la

investigación activa en biología evolutiva, que trata de explicar la divergencia en las adaptaciones y la plasticidad fenotípica, mediante un proceso conocido como epigénesis, en la que los factores responsables del aislamiento pos-cigótico motor de la especiación, pueden explicarse por mecanismos alternativos a los procesos mendelianos clásicos (Jablonka y Lamb 2002, 2007).

Referencias

- Álvarez del Villar, J. 1948. Descripción de una nueva especie de *Mollienisia* capturada en Baños del Azufre, Tabasco (Pisces, Poeciliidae). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 5:275-281.
- Blais, J., C. Rico, C. Van Oosterhout y J. Cable. 2007. MHC Adaptive divergence between closely related and sympatric African cichlids. *PLoS One* 2(8):e734.
- Dobzhansky, T.G. 1937. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, Nueva York.
- Evans, C. 1967. The toxicity of hydrogen sulphide and other sulphides. *Quarterly Journal of Experimental Physiology* 52:231-248.
- Feulner, P.G.D., M. Plath, J. Engelmann et al. 2009. Magic trait electric organ discharge (EOD)-dual function of electric signals promotes speciation in African weakly electric fish. *Communicative and Integrative Biology* 2:329-331.
- Fontanier, M.E. y M. Tobler. 2009. A morphological gradient revisited: cave mollies vary not only in eye size. *Environmental Biology of Fishes* 86:385-292.
- Franssen, C.M., M. Tobler, R. Riesch et al. 2008. Sperm production in an extremophile fish, the cave molly (*Poecilia mexicana*, Poeciliidae, Teleostei). *Aquatic Ecology* 42:685-693.
- Hatfield, T. y D. Schluter. 1999. Ecological speciation in sticklebacks: environment-dependent hybrid fitness. *Evolution* 53:866-873.
- Howard, D.J. y S.H. Berlocher. 1998. *Endless forms: species and speciation*. Oxford University Press, Nueva York.
- Jablonka, E. y M.J. Lamb. 2002. Epigenetic inheritance in evolution. *Journal of Evolutionary Biology* 11:159-183.
- . 2007. The expanded evolutionary synthesis: a response to Godfrey-Smith, Haig, and West-Eberhard. *Biology & Philosophy* 22:453-472.
- Jiménez-Ambríz, G., C. Petit, I. Bourrié et al. 2007. Life history variation in the heavy metal tolerant plant *Thlaspi coeruleum* growing in a network of contaminated and noncontaminated sites in southern France; role of gene flow, selection and phenotypic plasticity. *New Phytologist* 173:199-215.
- Langerhans, R.B., M.E. Gifford y E.O. Joseph. 2007. Ecological speciation in *Gambusia* fish. *Evolution* 61:2056-2074.
- MacNair, M.R. y P. Christie. 1983. Reproductive isolation as a pleiotropic effect of copper tolerance in *Mimulus guttatus*. *Heredity* 50:295-302.
- Mayr, E. 1942. *Systematic and the origin of species*. Columbia University Press, Nueva York.
- Menzel, B.W. y R.M. Darnell. 1973. Systematics of *Poecilia mexicana* (Pisces: Poeciliidae) in Northern Mexico. *Copeia* 2:225-237.
- Miller, R.R., W.L. Minckley y S.M. Norris. 2005. *Freshwater fishes of Mexico*. University of Chicago Press, Chicago.
- Nosil, P., L.I. Harmon y O. Seehausen. 2009. Ecological explanations for (incomplete) speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 24:145-156.
- Parzefall, J. 1979. Zur Genetik und biologischen Bedeutung des Aggressionsverhaltens von *Poecilia sphenops* (Pisces, Poeciliidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 50:399-422.
- . 2001. A review of morphological and behavioural changes in the cave molly, *Poecilia mexicana*, from Tabasco, Mexico. *Environmental Biology of Fishes* 62:263-275.
- Plath, M., J. Pazefall e I. Schlupp. 2003. The role of sexual harassment in cave and surface dwelling populations of the Atlantic molly, *Poecilia mexicana* (Poeciliidae, Teleostei). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54:303-309.
- Plath, M., K.U. Heubel, F.J. García de León e I. Schlupp. 2005. Cave molly females (*Poecilia mexicana*, Poeciliidae, Teleostei) like well-fed males. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58:144-151.
- Plath, M., S. Hauswaldt, K. Moll et al. 2007a. Local adaptation and pronounced genetic differentiation in an extremophile fish, *Poecilia mexicana*, from a Mexican cave with toxic hydrogen sulfide. *Molecular Ecology* 16:967-976.
- Plath, M., M. Tobler, R. Riesch et al. 2007b. Survival in an extreme habitat: the roles of behavior and energy limitation. *Naturwissenschaften* 94:991-996.
- Plath, M., B. Hermann, C. Schröder et al. 2010. Locally adapted fish populations maintain small-scale genetic differentiation despite perturbation by catastrophic flood event. *BMC Evolutionary Biology* 10:256.
- Poulson, T.L. y B.W. White. 1969. The cave environment. *Science* 165:971-981.
- Ptacek, M.B. y F. Breden. 1998. Phylogenetic relationships among the mollies (Poeciliidae: Poecilia: *Mollienisia* group) based on mitochondrial DNA sequences. *Journal of Fish Biology* 53:64-81.
- Riesch, R., I. Schlupp, M. Tobler y M. Plath. 2009a. Offspring number in a livebearing fish (*Poecilia mexicana*, Poeciliidae): reduced fecundity and reduced plasticity in a population of cave mollies. *Environmental Biology of Fishes* 88:89-94.

- Riesch, R., V. Duwe, N. Hermann *et al.* 2009b. Variation along the shy-bold continuum in extremophile fishes (*Poecilia mexicana*, *P. sulphuraria*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:1515-1526.
- Riesch, R., A. Oranth, J. Dzienko *et al.* 2010a. Extreme habitats are not refuges: poeciliids suffer from increased aerial predation risk in sulphidic southern Mexican habitats. *Biological Journal of the Linnean Society* 101:417-426.
- Riesch, R., M. Plath, I. Schlupp y E. Marsh-Matthews. 2010b. Matrotrophy in the cave molly: an unexpected provisioning strategy in an extreme environment. *Evolutionary Ecology* 24:789-801.
- Riesch, R., M. Plath y I. Schlupp. 2010c. Toxic hydrogen sulfide and dark caves; life history adaptations to extreme environments in a livebearing fish (*Poecilia mexicana*, Poeciliidae). *Ecology* 91:1494-1505.
- Riesch, R., M. Plath, F.J. García de León y I. Schlupp. 2010d. Convergent life-history shifts: toxic environments result in big babies in two clades of poeciliids. *Naturwissenschaften* 97:133-141.
- Riesch, R., M. Plath y I. Schlupp. 2011. Toxic hydrogen sulphide and dark caves: pronounced male life-history divergence among locally adapted *Poecilia mexicana* (Poeciliidae). *Journal of Evolutionary Biology* 24:596-606.
- Rosales-Lagarde, L., A. Campbell, P.J. Boston y K.W. Stafford. 2008. Sulfur and oxygen isotopes: evidence of H₂S spring sources, southern Mexico. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 72:A805.
- Rundle, H.D. y P. Nosil. 2005. Ecological speciation. *Ecology Letters* 8:336-252.
- Schluter, D. 2009. Evidence of ecological speciation and its alternative. *Science* 323:737-741.
- Schluter, D. y G.L. Conte. 2009. Genetics and ecological speciation. *Proceedings of the National Academy of Science* 106:9955-9962.
- Schulz-Mirbach, T., C. Stransky, J. Schlickeisen y B. Reichenbacher. 2008. Differences in otolith morphologies between surface and cave-dwelling populations of *Poecilia mexicana* (Teleostei, Poeciliidae) reflect adaptations to life in an extreme habitat. *Evolutionary Ecology Research* 10:537-558.
- Tobler, M., I. Schlupp, K.U. Heubel *et al.* 2006. Life on the edge: Hydrogen sulfide and the fish communities of a Mexican cave and surrounding waters. *Extremophiles* 10:577-585.
- Tobler, M., I. Schlupp, F.J. García de León *et al.* 2007. Extreme habitats as refuge from parasite infections. Evidence from extremophile fish. *Acta Oecologica* 31:270-275.
- Tobler, M., T.J. DeWitt, I. Schlupp *et al.* 2008a. Toxic hydrogen sulfide and dark caves: phenotypic and genetic divergence across two abiotic environmental gradients in *Poecilia mexicana*. *Evolution* 62:2643-2659.
- Tobler, M., R. Riesch, F.J. García de León *et al.* 2008b. Two endemic and endangered fishes, *Poecilia sulphuraria* and *Gambusia eurystoma* (Poeciliidae, Teleostei), as only survivors in a small sulfidic habitat. *Journal of Fish Biology* 72:1-11.
- Tobler, M., I. Schlupp y M. Plath. 2008c. Does divergence in female mate choice affect male size distribution in two cave fish populations? *Biology Letters* 4:452-454.
- Tobler, M., R. Riesch, C.M. Tobler *et al.* 2009. Natural and sexual selection against immigrants maintains differentiation among micro-allopatric populations. *Journal of Evolutionary Biology* 22:2298-2304.
- Tobler, M., S.W. Coleman, B.D. Perkins y G.G. Rosenthal. 2010. Reduced opsin gene expression in a cave-dwelling fish. *Biology Letters* 6:98-101.
- Tobler, M., M. Palacios, L.J. Chapman *et al.* 2011. Replicated phenotypic differentiation in livebearing fish inhabiting sulfidic springs. *Evolution* 65:2213-2228.



DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA

Compilación de las secciones:

Contexto físico: Dr. Joel Zavala Cruz.²

Contexto socioeconómico: Dr. César Jesús Vázquez Navarrete.²

Marco jurídico e institucional: Dra. Guadalupe Vautravers Tosca.¹

Usos tradicionales y convencionales: Dra. Luz del Carmen Lagunes Espinoza.²

Diversidad de ecosistemas: M.C. María De los Ángeles Guadarrama Olivera¹ y Dra. Nelly del Carmen Jiménez Pérez.¹

Diversidad de especies: Dra. Ena Edith Mata Zayas¹ y Dr. Manuel Pérez de la Cruz.¹

Diversidad genética: Dr. Lenin Arias Rodríguez.¹

Factores de presión: Dra. Georgina Vargas Simón.¹

Acciones de conservación: Dra. Georgina Vargas Simón.¹

Instrumentos y políticas públicas: M.C. Eduardo Javier Moguel Ordóñez¹ y Dra. Nelly del Carmen Jiménez Pérez.¹

¹ Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, ² Colegio de Postgraduados, Campus Tabasco

Revisión técnica de textos^a y listas de especies^b:

Jessica Valero Padilla,^{a,b} Jorge Cruz Medina,^{a,b} Rafael Eduardo Pompa Vargas,^a Karla Carolina Nájera Cordero,^a Nubia Betzabé Morales Guerrero,^a Wolke Tobon Niedfeldt^a y Elizabeth Campos Sánchez.^a

Agradecimientos: La Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, expresa su reconocimiento a todas aquellas instituciones y personas que colaboraron en la elaboración del presente Estudio de Estado. Asimismo, se hace un agradecimiento especial al Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Tabasco (CCYTET), así como a la Ocean. Silvia Whizar Lugo por sus valiosas aportaciones.

DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA

Forma de citar:

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Gobierno del Estado de Tabasco. 2019.
La biodiversidad en Tabasco. Estudio de Estado. CONABIO. México.

Los apéndices de esta obra se encuentran en forma digital en: <http://www.biodiversidad.gob.mx/region/EEB/estudios.html>
Versión digital

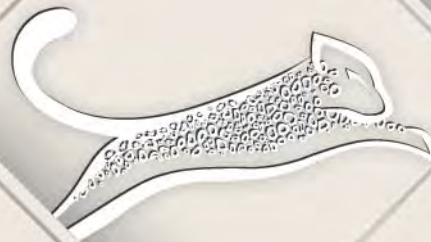
DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA



CONABIO
COMISIÓN NACIONAL PARA
EL CONOCIMIENTO Y USO
DE LA BIODIVERSIDAD



BIENESTAR
SECRETARÍA DE BIENESTAR,
SUSTENTABILIDAD Y CAMBIO CLIMÁTICO



DISTRIBUCIÓN GRATUITA. PROHIBIDA SU VENTA