



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Modelación de la red trófica del sistema Ox Bel Ha,
Península de Yucatán, México: un enfoque topológico**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A :

Juan Alberto Aguilar Sánchez



**DIRECTOR DE TESIS:
Dr. Fernando Álvarez Noguera**

Ciudad Universitaria, Cd. Mx. , 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Aguilar
Sánchez
Juan Alberto
0445525610201
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
308044773

2. Datos del tutor

Dr.
Fernando
Álvarez
Noguera

3. Datos sinodal 1

Dr.
Zenón
Cano
Santana

4. Datos sinodal 2

Dr.
Javier
Alcocer
Durand

5. Datos del sinodal 3

Dra.
Mariana
Benítez
Keinrad

6. Datos del sinodal 4

Dra.
Gabriela
Santibáñez
Andrade

7. Datos del trabajo escrito

Modelación de la red trófica del sistema Ox Bel Ha, Península de Yucatán, México: un enfoque topológico

77 pp

2016

Al razonador ideal -comentó- debería bastarle un solo hecho, cuando lo ha visto en todas sus implicaciones, para deducir del mismo no sólo la cadena de sucesos que han conducido hasta él, sino también los resultados que habían de seguirse. De la misma manera que Cuvier sabía describir correctamente un animal con el examen de un solo hueso, de igual manera el observador que ha sabido comprender por completo uno de los eslabones de toda una serie de incidentes, debe saber enumerar correctamente los demás, los anteriores y los posteriores. No nos hacemos aún una idea de los resultados que es capaz de obtener la razón por sí sola. Podríamos resolver mediante el estudio, ciertos problemas cuya solución ha desconcertado por completo a quienes la buscaron por medio de los sentidos. Sin embargo, llevar este arte a sus niveles más altos, necesitaría al razonador saber utilizar todos los datos que ha llegado a su conocimiento. Esto implica, como fácilmente comprenderá usted, la posesión de todos los conocimientos a que muy pocos llegan, incluso en estos tiempos de libertad educativa y enciclopedias. Sin embargo, que no es posible que un hombre llegue a poseer todos los conocimientos que le han de ser útiles en su trabajo, y esto es lo que yo he procurado hacer en mi caso.

Sir Arthur Conan Doyle
en “Cinco semillas de naranja”; *Las aventuras de Sherlock Holmes*

Todos los modelos están equivocados, pero algunos son útiles
George Edward Pelham Box

A mis padres con cariño, por ser a quienes
debo todos mis logros y todo lo que soy.

A toda mi familia.

A mi abuela Irma Escalante Piñeiro.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a mis padres, quienes no escatimaron recursos en apoyarme en todo momento, por sacarme de apuros y en escucharme cuando más lo necesitaba. A ellos les debo todo fruto de mi éxito y de mi formación, no solo académica, sino ética y moral.

También quiero agradecer a la Dra. Jill Yager, quien me permitió tomar su curso sobre cuevas anquihalinas, con el cual me regaló mi primer acercamiento al extraño mundo subterráneo de la península de Yucatán.

Mi agradecimiento a mi asesor, el Dr. Fernando Álvarez, por su guía y por la oportunidad de trabajar con ecología trófica. Al Dr. José Villalobos, a la M.C. Gema y a todos los demás profesores y alumnos del Taller de invertebrados que se tomaron la molestia de ayudarme y de opinar sobre mi proyecto.

El financiamiento para llevar este estudio se obtuvo de los proyectos CONACYT Ciencia Básica, 155644-546, "Procesos que generan y mantienen la biodiversidad en un ambiente extremo: los sistemas anquihalinos de Yucatán", Texas A&M-CONACYT Collaborative Research Grant Program "What promotes species diversification in anchialine habitats?" y DGAPA-PAPIIT UNAM IN205314 "¿Puede la criptofauna de crustáceos indicar el estado de conservación de un arrecife?" otorgados al Dr. Fernando Álvarez.

Gracias al M. en C. Sergio Benítez, que me proporcionó las muestras utilizadas en su trabajo de maestría, por su apoyo y por discutir acerca de los hábitos de muchos de los organismos. También agradezco al buzo Arturo Mora y al M. en C. Dávid Brankovits por compartir conmigo sus puntos de vista. Agradezco especialmente a Olinka Cortés por haberme brindado su apoyo, amistad y consejos.

Un agradecimiento especial merece la Dra. Elva Escobar por sus comentarios, que me ayudaron a darme cuenta de la complejidad de este proyecto. Gracias a todos los profesores que imparten el Taller "Fundamentos en ecología de sistemas acuáticos", al Dr. Javier Alcocer, a la Dra. Vilma Ardiles, a la M. en C. Adriana Gaytán y al Dr. Luis Oseguera, que me dieron las bases sobre ecología acuática que fueron parte importante de mi formación. También agradezco a Odette, Lety, Esme, Karen, Itzel y a todas las demás

personas del laboratorio de Diversidad y Macroecología del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, las cuales me brindaron su apoyo.

A los integrantes del laboratorio de Interacción Planta-Animal la Dra. Karina Boege, el Dr. Juan Fornoni y al Dr. Cesar Augusto Domínguez, por haberme dado una excelente materia sobre interacciones bióticas y haberme permitido hacer el servicio social con ellos. También agradezco a Sofia, Xóchitl, Blanca y Brenda, de quienes aprendí mucho.

Gracias a la Dra. Mariana Benítez por darme su punto de vista, permitirme asistir a su clase de posgrado sobre redes ecológicas y por ayudarme a aterrizar muchos de los conceptos que fueron necesarios para realizar esta tesis.

Mi agradecimiento a los profesores de mi curso de Genética de poblaciones, los doctores Enrique Scheinvar y Jaime Gasca, a quienes agradezco su motivación y que me hayan convencido a empezar a utilizar el lenguaje de programación R.

A los doctores Juan Esteban Martínez Gómez y Diego Santiago Alarcón, quienes me permitieron tomar su curso en el INECOL, en el cual me enseñaron a comprender la utilidad de los modelos, así como a interpretar sus limitaciones.

Ofrezco un agradecimiento a todos los estudiantes de licenciatura y maestría de la UNAM que realizaron una tesis relacionada a los sistemas anquihalinos de la península de Yucatán y que antecedieron este trabajo. También un agradecimiento especial a los sinodales que participaron en la revisión de esta tesis, a los doctores Mariana Benítez, Gabriela Santibáñez, Javier Alcocer y Zenón Cano Santana; agradezco mucho su dedicación y sus comentarios que, sin los cuales este trabajo no hubiera podido terminarse.

Por último quiero agradecer a Rodrigo, Leonardo, Rosario, Porfirio, Paulina, Hector, Clarisa, Eric, Tetsuya, Pamela, Emilia, Cecilia y demás amigos que me apoyaron en cada momento y que (en su mayoría) son pésimas personas. Gracias por su mala influencia y por hacer más divertida la vida, por las experiencias y por su amistad incondicional en todo momento: en las buenas, en las malas... y en las peores.

ÍNDICE

| | |
|---|-------------|
| AGRADECIMIENTOS..... | III |
| RESUMEN..... | VIII |
| I. INTRODUCCIÓN..... | 1 |
| II. ANTECEDENTES..... | 7 |
| III. JUSTIFICACIÓN..... | 15 |
| IV. OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES..... | 16 |
| V. ÁREA DE ESTUDIO..... | 17 |
| VI. MÉTODO..... | 19 |
| 6.1. Especies utilizadas y hábitos alimentarios..... | 19 |
| 6.2. Creación de modelos..... | 20 |
| 6.3. Delimitación de comunidades..... | 22 |
| 6.4. Creación de las redes..... | 22 |
| 6.5. Características de las redes..... | 24 |
| 6.6. Identificación de niveles tróficos..... | 24 |
| 6.7. Identificación de especies de mayor importancia..... | 26 |
| 6.8. Simulación de la pérdida de especies..... | 27 |
| 6.9. Análisis estadísticos..... | 29 |

| | |
|--|----|
| VII. RESULTADOS | 29 |
| 7.1. Información de la literatura..... | 29 |
| 7.2. Diferencias estructurales entre modelos..... | 31 |
| 7.3. Niveles tróficos y omnivoría..... | 32 |
| 7.4. Especies más importantes..... | 36 |
| 7.5. Pérdida aleatoria de especies..... | 39 |
| 7.6. Pérdida dirigida de especies..... | 42 |
| VIII. DISCUSIÓN | 43 |
| 8.1. Características de las redes..... | 43 |
| 8.2. Niveles tróficos..... | 44 |
| 8.3. Especies clave..... | 45 |
| 8.4. Robustez y riqueza de especies..... | 46 |
| 8.5. Importancia de la conectividad hidrológica y la dispersión..... | 49 |
| 8.6. Consideraciones de los enfoques topológicos..... | 52 |
| 8.7. Comentarios finales..... | 54 |
| IX. CONCLUSIONES | 55 |
| REFERENCIAS | 57 |
| Anexo 1. Información de las especies del sistema Ox Bel Ha, Q.Roo | 80 |

| | |
|--|----|
| Anexo 2. Matrices de adyacencia de las redes “Total”..... | 89 |
| Anexo 3. Características topológicas de otras redes tróficas..... | 90 |
| Anexo 4. Tipos de interacciones indirectas..... | 91 |

RESUMEN

Los sistemas anquihalinos son ecosistemas acuáticos subterráneos donde las variables abióticas, como la oligotrofia, la oscuridad y la interacción con la roca caliza crean un conjunto de rasgos únicos que hacen difícil la supervivencia para los organismos que les habitan. En la península de Yucatán las tramas tróficas de estos sistemas son consideradas como frágiles y fácilmente alterables en los niveles tróficos superiores, sin embargo la investigación que se ha llevado a cabo sobre los mecanismos que modulan la estructura trófica en sistemas kársticos es escasa. Con el fin de evaluar teóricamente la respuesta de las redes tróficas a disturbios e identificar especies clave, se modelaron las topologías de diferentes redes conformadas con la composición de especies de un transecto del sistema anquihalino Ox Bel Ha y se analizaron las características funcionales de dichas estructuras. Los datos fueron obtenidos de cuatro localidades durante 2013 y las interacciones entre especies se determinaron con base en la información de diferentes estudios presentes en la literatura. De cada una de las redes se obtuvieron datos como grado de omnivoría, robustez (definida como: proporción de especies removidas requeridas para eliminar el 50% de la diversidad total), resistencia (definida como: robustez \times riqueza de especies), número de nodos, número de interacciones y número de niveles tróficos. Para identificar especies clave se utilizaron tres índices de centralidad distintos: de intermediación, de cercanía y de grado de entrada. Para determinar si las especies reveladas por los índices de centralidad eran efectivamente las más importantes, se realizaron una serie de simulaciones y se midió la cantidad de extinciones que suelen producirse cuando las especies se eliminan de forma aleatoria y se comparó con el número de extinciones que se producen al eliminar las especies clave. Se determinó que el número de niveles tróficos oscila entre 2 y 3 diferentes, al igual que en los estudios isotópicos de Pohlman *et al.*, (1997) y Torres-Talamante (2009), lo cual valida parcialmente los modelos. Las especies más importantes fueron los camarones *Typhlatya* spp., el termosbanáceo *Tullumela unidens* y el isópodo *Creaseriella anops*. La resistencia suele ser mayor en redes con mayor riqueza de especies, mientras que la robustez no mostró ningún patrón. La robustez presenta poca variación y se mostró que si se eliminan directamente las especies reveladas por los índices de centralidad, se suele producir un número de extinciones mayor que si solo se remueven especies al azar. Con base en estos resultados se concluye que: 1) las especies con mayor dispersión vertical son las más importantes debido a que permiten el transporte de energía a las partes de las cuevas con menor acceso; 2) la riqueza de especies y la redundancia funcional podrían jugar un papel importante en el mantenimiento de las redes ya que parecen amortiguar los efectos de la extinción aleatoria; y 3) debido a la poca variabilidad encontrada en los valores de robustez se apoya la idea de que el sistema Ox Bel Ha presenta conectividad alta tal como lo plantea Benítez-León (2014) y se establece que la dispersión de las especies a lo largo de todo el ramal, podría tener un papel importante en el mantenimiento de la red trófica.

I. INTRODUCCIÓN

El estudio de las interacciones bióticas ha sido de gran relevancia dentro del desarrollo de la ecología como ciencia (Elton, 1927; Hardy, 1924; May, 1972), ya que se involucran en procesos relacionados con la funcionalidad de los ecosistemas (Odum, 1971; Lindeman, 1991), el mantenimiento de la diversidad y la conservación de especies (Dobson *et al.*, 2006; Duffy, 2003; Tylianakis *et al.*, 2010). Debido a esto se ha realizado un gran esfuerzo para describir redes de interacción empíricas que revelen y unifiquen patrones estructurales presentes en las comunidades biológicas (Cohen *et al.*, 1990; Lawton y Warren, 1989).

Las redes ecológicas son complejas, pues cada especie es cercanamente vinculada a las otras, ya sea de forma directa o indirecta (Solé y Montoya, 2001); Darwin (1859), por ejemplo, describe en detalle la relación indirecta entre los tréboles y los gatos (trébol → abejorro → roedores → gatos). Debido a esto la dinámica de una especie puede no ser entendible si se le representa como un elemento aislado (Jordán *et al.*, 2006).

Entre las redes ecológicas más comunes podemos encontrar a las redes tróficas, las cuales fueron de las pioneras en el campo de investigación desde los inicios de la ecología (Ings *et al.*, 2009). A grandes rasgos, éstas son redes de interacción que se forman usando las relaciones alimentarias entre especies, es decir, donde una especie depreda o se alimenta directamente de otra dentro de un ecosistema (Newman, 2010) o donde una especie consume algún tipo de recurso basal (Hall y Raffaelli, 1993). Éstas generalmente se representan como redes simples o dirigidas, donde los vértices (o nodos) corresponden a las especies (o los recursos) y los ejes (o enlaces) a la interacción (Fig. 1). Los nodos de una red trófica pueden referirse a especies biológicas, aunque en algunos pueden representar otras cosas, por ejemplo grupos de especies taxonómicamente relacionados, en donde se puede representar alguno de varios niveles taxonómicos diferentes (ácaros, artrópodos, hongos); grupos mixtos de especies (zooplankton); estadios de vida particulares (larvas); partes específicas de los seres vivos (hojas, frutos); y materia orgánica no viviente (detritus) (Pascual y Dunne, 2006). Por convención la flecha o la dirección del eje va de presa a depredador debido a que se consideran representaciones del flujo de energía y materia (Newman, 2010).

Cualquier comunidad ecológica se caracteriza por presentar una estructura basada en el número de especies, composición, abundancias, longitud y tamaño de las cadenas alimentarias (Begon *et al.*, 2006). Las cadenas tróficas son caminos alimentarios lineales (no cíclicos) que conforman a las redes tróficas y que se forman al apilar una a una las especies consumidoras de una especie basal, que no consume otras especies, hasta un depredador tope (Briand y Cohen, 1987). Para asignar funcionalidad a las especies en el paso de energía surge el concepto de nivel trófico (Lindeman, 1942); los niveles tróficos dividen al ecosistema en varios estadios por los cuales se procesa la energía (Odum, 1971; Ricklefs, 1973). Cuando las redes tróficas incluyen estimados empíricos de los flujos de energía a través de especies, los niveles tróficos se obtienen calculando el tamaño de las cadenas en relación con sus contribuciones energéticas relativas a sus diferentes tamaños (Levine, 1980; Adams *et al.*, 1983).

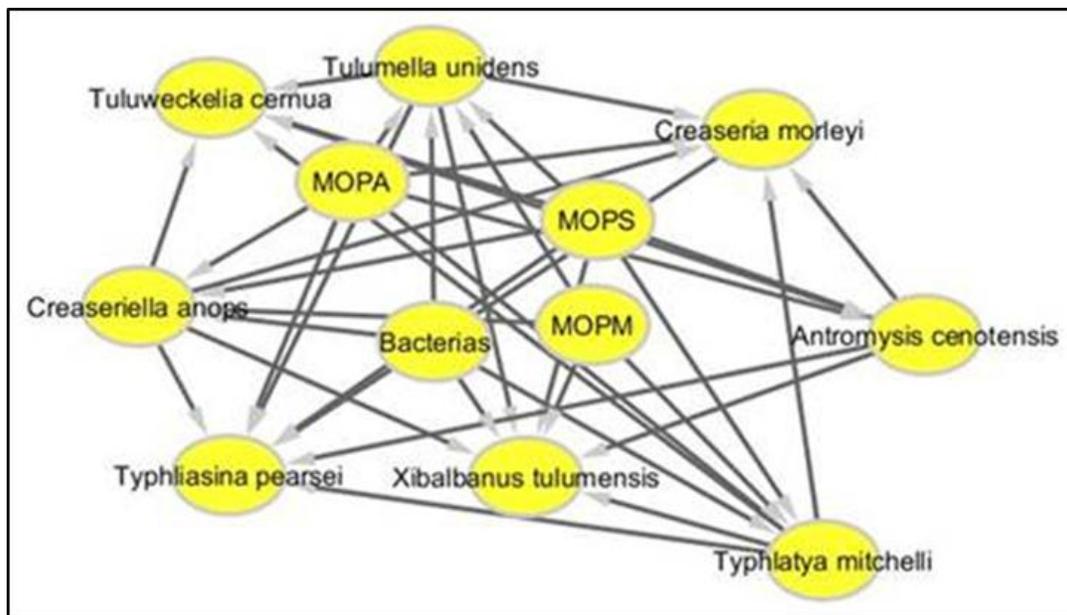


Figura 1. Una red trófica hipotética formada por diferentes especies y fuentes de recurso de sistemas anquihalinos (Pohlman *et al.*, 1997). La flecha va de depredador a presa debido a que se simula el recorrido de energía. MOPS: material orgánico particulado del suelo; MOPA: material orgánico particulado de la alberca; MOPM: material orgánico particulado de origen marino.

Las redes tróficas presentan arquitecturas complejas que revelan la interdependencia por el suministro de alimento, conectando especies a lo largo de todo el sistema (Bodini *et al.*, 2009); debido a esto, los impactos de la pérdida de diversidad son capaces de extenderse a varias especies de lejanía al taxón afectado y la extinción de una sola especie, o de un grupo específico, podría desencadenar una serie de extinciones secundarias capaces de propagarse a manera de cascada por toda la red de interacción (Greenwood, 1987; Spencer *et al.*, 1991). El efecto de la pérdida de una especie depende de su funcionalidad en el sistema (Paine, 1966; Power *et al.* 1996; Begon *et al.* 2006; Estrada, 2007).

En una red trófica, a la dependencia y al efecto que tienen los niveles tróficos inferiores sobre los consumidores se le conoce como fuerzas ascendentes (*bottom-up*); por ejemplo, el efecto que tiene la disponibilidad de presas o la concentración de nutrientes sobre los depredadores de mayor orden (Begon *et al.*, 2006). Por otra parte, cuando la abundancia, biomasa y diversidad de los niveles tróficos inferiores dependen del efecto de los consumidores, se dice que actúan las fuerzas descendentes (*top-down*) (Begon *et al.*, 2006). En estos casos, la extinción o cambio en la abundancia de una especie puede afectar la densidad de otras debido a procesos como la exclusión competitiva (Culver, 1970) y a interacciones indirectas como la competencia mediada por un depredador o cascada trófica (Paine, 1966). Ambas fuerzas, ascendentes (disponibilidad de recursos) y descendentes (depredación) son determinantes importantes en la distribución de la biomasa entre niveles tróficos (Shurin *et al.*, 2002, Borer *et al.*, 2005) y regulan conjuntamente la red trófica a nivel de paisaje (Rooney *et al.*, 2008).

El estudio de las relaciones tróficas es fundamental para entender la respuesta de los ecosistemas a disturbios (Pascual y Dunne, 2007) y a diversos aspectos relacionados con la estabilidad¹ de las comunidades biológicas (Begon *et al.*, 2006). Entre los descriptores más utilizados que se utilizan para medir la estabilidad se encuentra la robustez (Dunne *et al.*, 2002, 2004). De manera general, esta se define como la capacidad de soportar “fallos” o “disturbios” y se considera un atributo crítico de muchos sistemas complejos, incluyendo a

¹De los diversos aspectos de la estabilidad, una distinción inicial se puede hacer entre la resiliencia y la resistencia de una comunidad. Resiliencia describe la velocidad con la que una comunidad regresa a su estado anterior después de que ha sido perturbada y desplazada de ese estado. Por otra parte la resistencia describe la capacidad de la comunidad para evitar el desplazamiento por disturbios (Begon *et al.*, 2006).

las redes (Solé y Montoya, 2001). Muchos sistemas complejos muestran un sorprendente grado de tolerancia a daños (pérdida de elementos), en el caso de las redes tróficas, éstas suelen persistir en la naturaleza independientemente de los efectos del ambiente y los mecanismos que las regulan aún no están completamente entendidos (Dell *et al.*, 2006). La robustez es una característica de los ecosistemas, siendo un concepto que puede utilizarse para medir el impacto hipotético de la pérdida de especies y que es útil para comparar diferentes tipos de sistemas biológicos (Dunne *et al.*, 2002, 2004).

Es bien sabido que no todas las especies tienen la misma importancia en el ecosistema (Estrada, 2007). Las especies clave se definen tradicionalmente como aquellas especies que presentan una biomasa no proporcional a su impacto en el ambiente y que con su extinción, se puede llevar a la comunidad al colapso (Paine, 1966; Power *et al.*, 1996; Mills *et al.*, 1993; Springer *et al.*, 2003). Debido a lo anterior, las especies clave son foco de atención prioritaria para la conservación (Estes y Palmisano, 1974; Menge *et al.*, 1994) que no necesariamente se relaciona con el nivel de vulnerabilidad, endemismo o rareza (Jiang y Zhang, 2015).

El concepto de especie clave parte de la idea de que una comunidad ecológica es más que sólo una colección de especies (Mouquet *et al.*, 2013) y hace énfasis en las ventajas funcionales que tienen las especies en los ecosistemas (Power *et al.*, 1996). A pesar de que se considera importante, aún no tenemos completamente entendido el papel funcional de la diversidad en los ecosistemas ya que para entenderlo, es necesario saber más acerca del papel individual que juega cada especie en procesos que tengan que ver con la sensibilidad a cambios ambientales como las sequías y las inundaciones, las interacciones bióticas, el transporte de energía y otros tantos procesos ecológicos (Lawton y Jones, 1995; Terborgh, 1999; Kareiva y Levin, 2003; Jiang y Zhang, 2015)

Para investigar el efecto teórico de las comunidades ante disturbios, se han usado dos enfoques: los análisis dinámicos de modelos comunitarios (Pimm, 1979; Pimm, 1980; Ebenman *et al.*, 2004; Christianou y Ebenman, 2005) y los análisis topológicos o estáticos de las comunidades naturales (Allesina y Bodini, 2004; Dunne *et al.*, 2002; Dunne *et al.*, 2004; Eklöf y Ebenman, 2006; Melián y Bascompte, 2002; 2004). Los modelos dinámicos

comunitarios toman en cuenta datos cuantitativos con el fin de observar su variación en el tiempo, algunos ejemplos son parámetros poblacionales, de biomasa, o de abundancia, entre otros. Por otro lado, el enfoque topológico sólo se basa en el análisis directo de la estructura o el acomodo de los nodos y ejes de la red de interacción (Eklöf y Ebenman, 2006).

A partir de aquí cuando se hable de la estructura de una red trófica se hace referencia a los componentes que conforman la topología, como lo son el número de especies y de enlaces tróficos. Por otra parte, el término de funcionalidad hará referencia a cómo los componentes de una topología participan en un proceso particular. En este sentido la función de una red es dependiente del contexto y se determina debido a la combinación de los elementos que la conforman (Bengtsson y Martinez, 1996); explicado de una forma más sencilla, la función de una red trófica depende de la combinación de funciones individuales que desarrollen sus elementos (por ejemplo que dos comunidades tengan el mismo número de especies y de enlaces tróficos, pero que presenten diferentes valores de robustez o niveles tróficos). A su vez, el papel de cada elemento va a ser dependiente y relativo a las funciones que cumplan los demás elementos de la red con los cuales esté interactuando (por ejemplo que una especie sea clave en una comunidad y en otra no).

La importancia ecológica de las especies no es fácil de definir o de cuantificar y depende del enfoque que se esté tomando en consideración (Libralato *et al.*, 2006; Jordán *et al.*, 2006; Jordán, 2009). Si se analiza la conformación estructural de una red, es posible encontrar especies que debido a su posición en la topología, funjan como cuellos de botella por donde pasa la energía y por tanto, presenten un papel clave para el mantenimiento de la diversidad (Jordán *et al.*, 2006; Allesina *et al.*, 2006). En la actualidad se cuenta con una gran variedad de herramientas para caracterizar la importancia de los nodos en las gráficas y que son aplicables a las redes tróficas (Jordán, 2009). Estos métodos fueron desarrollados originalmente para las ciencias sociales (Wasserman y Faust, 1994), como lo son la sociología (Harary, 1961; Jordán *et al.*, 1999; Krause *et al.*, 2003) y la economía (Hannon, 1973).

Entre los descriptores topológicos más recurrentes en la literatura y que son los más usados para identificar especies claves, están los índices de centralidad tales como:

centralidad de grado (*degree centrality*), de intermediación (*betweenness centrality*) y el de cercanía (*closeness centrality*) (Jordán *et al.*, 2006; Estrada, 2007; Jordán, 2009; Jiang y Zhang, 2015). En un contexto ecológico cada índice de centralidad tiene su propia forma de calcularse, significado y escala, por lo que no necesariamente generan los mismos resultados (Jordán *et al.*, 2007) (Fig. 2). La centralidad de grado se interpreta como el número de interacciones diferentes que tiene la especie focal, la de intermediación se interpreta como el número de veces promedio en que la especie focal funje como un eslabón intermedio para conectar a los recursos basales con otras especies y la centralidad de cercanía se interpreta como que tan “cercana” topológicamente es la especie focal a las demás (Jordán *et al.*, 2006; Estrada, 2007; Jordán, 2009; Jiang y Zhang, 2015). Bajo este enfoque, la importancia de las especies se considera un tipo de propiedad funcional de la red (Jiang y Zhang, 2015)

En este trabajo se creó un conjunto de redes tróficas utilizando la variación espacio-temporal de la composición de especies de diferentes localidades del sistema anquihalino Ox Bel Ha, ubicado en el estado de Quintana Roo, México. Con esto fue posible hacer una breve descripción de las características estructurales como lo son el número de nodos y de enlaces, y funcionales como el número niveles tróficos, valores de robustez y de centralidad. Todo con el fin de conocer más sobre el papel que juegan las especies en el mantenimiento de la diversidad, así como tratar de analizar la relación que tienen la riqueza de especies y la estructura trófica sobre la respuesta a las extinciones locales.

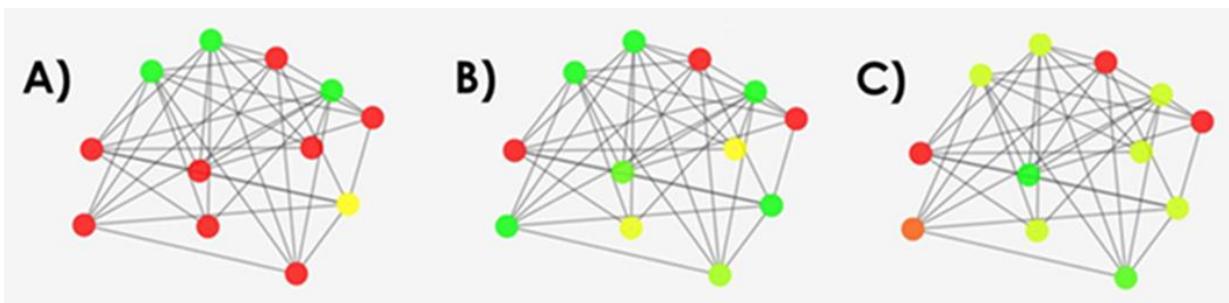


Figura 2. Red analizada diferentes índices de centralidad (ver Método): A) centralidad de intermediación; B) centralidad de cercanía; y C) centralidad de grado de entrada. Los colores más brillantes indican los nodos con valores de centralidad más altos (del rojo al verde).

II. ANTECEDENTES

La península de Yucatán se caracteriza por su paisaje kárstico típico que presenta poco o ningún tipo de escurrimiento superficial (Maderey, 1967); la roca caliza altamente permeable promueve la formación de los sistemas de cuevas sumergidas, complejos y sumideros, conocidos localmente como cenotes² (Reddell, 1981). Hall (1936) clasificó a los cenotes según su forma: a) con forma de vaso (con abertura pequeña); b) con paredes verticales (forma de vaso y con abertura grande); c) tipo aguada, con cámaras con paredes en pendiente que llevan a una poza somera; y d) tipo cueva con una entrada lateral que desciende a una cámara que contiene agua (Fig. 3).

Muchos de estos sistemas cercanos al litoral contienen ambientes que son influenciados por el mar, por lo que se consideran como anquihalinos³ (Iiffe, 1992). El agua salada presenta un doble origen: la intrusión por parte del mar y la disolución de evaporitas (Perry *et al.*, 1995). En el karst litoral, la carga de la marea empuja las aguas marinas subyacentes tierra adentro, de modo que se desplazan por debajo del agua dulce superficial que fluye hacia la costa debido a la fuerza de gravedad (Sánchez *et al.*, 2002).

El gradiente hidráulico de la región es muy bajo, del orden de 7-10 mm por km (Marín, 1990). La masa de agua dulce se desplaza unidireccionalmente, impulsada por la gravedad, a través de canales de disolución de < 0.5 m de diámetro, por lo que la velocidad de flujo puede llegar a ser considerable (hasta 3 cm/s) (Moore *et al.*, 1992). Por otra parte, debido a las mareas, la intrusión de agua salada puede llegar hasta 110 km tierra adentro (Perry *et al.*, 1995; Steinich *et al.*, 1996). Como resultado, los sistemas anquihalinos se forman donde el agua salina densa subyace al agua dulce más ligera, siendo separadas por una haloclina marcada (Stock *et al.*, 1986).

²El término “cenote” proviene del maya tzonot (Hall, 1936) se refiere a cuerpos acuáticos epigeos generados por el colapso y la disolución de rocas calizas o dicho de otra manera, cualquier manifestación kárstica que alcance el nivel freático (Gaona-Viscayno *et al.*, 1980; Alcocer *et al.*, 1998; Suárez-Morales y Rivera-Arriaga, 1998; Cervantes Martínez *et al.*, 2002).

³El término “anquihalino” se deriva del griego (*anchi-cerca* y *halos – mar*) y significa “cerca del mar”. Un hábitat anquihalino es un cuerpo de agua sin conexión superficial con el mar, que contiene agua salada o salobre y que está bajo la influencia de las mareas (Holthuis, 1973).

Estos ambientes son considerados como extremos, pues las interacciones entre el agua dulce, el agua de mar y la piedra caliza, así como la ausencia de luz y la falta de oxígeno, crean un conjunto único de desafíos para los seres vivos (Sket, 1996). La ausencia de luz es la característica predominante, siendo un factor limitante para la producción primaria por fotosíntesis que llega a ser nula o marginal (Sarbu y Popa, 1992; Sarbu *et al.*, 1996; Sket, 1996; Álvarez *et al.*, 2000), por lo que existe una alta dependencia a diferentes procesos de transporte de material orgánico de origen alóctono y a la producción quimiosintética microbiana para el mantenimiento de los organismos (Brigmon *et al.*, 1994; Martin *et al.*, 1995; Pohlman *et al.*, 1997; Simon *et al.*, 2003, 2007).

Se considera que la mayoría de los ecosistemas de cueva se sostienen a base de detritus⁴ (Dickson y Goyet, 1994), aunque también se han documentado casos como el de la cueva Mobile donde la producción quimiosintética *in situ* es la base alimenticia primaria de al menos 10 de 48 especies de invertebrados diferentes (Sarbu y Popa, 1992; Sarbu *et al.*, 1996).

Los sistemas de cuevas sumergidas de la península de Yucatán se encuentran habitados por una biota, en su mayoría endémica, que está constituida principalmente por crustáceos (Iiffe, 1992; Álvarez e Iiffe, 2008). Entre los grupos que podemos encontrar están los remipedios (Yager, 1987; 2013), copépodos (Fiers *et al.*, 1996; Rocha e Iiffe, 1998, 2000; Suárez-Morales e Iiffe, 2005; Suárez-Morales *et al.*, 2006), ostrácodos (Kornicker e Iiffe, 1989a, 1998), termosbanáceos (Bowman e Iiffe, 1988), mísidos (Bowman, 1977; Kallmeyer y Carpenter, 1996), decápodos de las familias Atyidae, Palaemonidae (Creaser, 1936; Hobbs y Hobbs, 1976) e Hippolytidae (Escobar-Briones *et al.*, 1997), y dos peces estigobios⁵ (Hubbs, 1938; Mendoza-Navarro y Casillas-Valdés, 1990).

⁴Según Odum y De La Cruz (1967), *detritus se define como cualquier material particulado que formalmente fue parte de un organismo viviente. Puede llegar referirse desde cadáveres frescos hasta partículas finamente desintegradas. Este concepto también hace referencia a las excretas como exuvias y pastillas fecales.*

⁵Bajo el esquema de Ginet y Juberthie (1988) y de Gillieson (1996), *estigobionte se define como cualquier organismo acuático restringido y altamente adaptado al hábitat subterráneo en cuál cumple su ciclo de vida entero.*

La mayor parte de las especies anquihalinas de la península de Yucatán se presentan en densidades poblacionales bajas y sólo siete se consideran de distribución amplia y abundantes: *Diacyclops chakan* (Copepoda), *Mayawackelia cenotocola* (Amphipoda), *Creaseriella anops* (Isopoda), *Typhatya pearsei* (Decapoda), *T. mitchelli* (Decapoda), *Creaseria morleyi* (Decapoda), y *Antromysis* (Antromysis) *cenotensis* (Mysida) (Álvarez e Iliffe, 2008)

En el ámbito de la conservación, algunas de las especies presentes en estos grupos se encuentran incluidas en la NOM-059-SEMARNAT-2010, como es el caso del remipedio *Xibalbanus tulumensis*, considerado como una especie en peligro de extinción (SEMARNAT, 2010). La región es altamente vulnerable a las presiones antropogénicas debido principalmente a que la caliza permite la rápida incorporación de contaminantes al acuífero (Escobar-Briones y Torres-Talamante, 2005). Las aguas de desecho asociadas al crecimiento urbano y turístico, la deforestación y la incorporación de fertilizantes e insecticidas debido a la agricultura comprometen fuertemente la calidad de agua y el hábitat de las especies estigobias (Doehring y Butler, 1974; Marin y Perry, 1994; Escobar-Briones y Torres-Talamante, 2005). Esto es muy preocupante pues el lente de agua dulce es prácticamente la única fuente de agua potable en toda la península (Doehring y Butler, 1974; Schmitter-Soto *et al.*, 2002b; Marín, 2008).

Las especies utilizan de forma diferencial el hábitat, ocupando preferentemente la capa de agua dulce, el agua salada, o ambas, dependiendo de sus características fisiológicas y su capacidad de desplazamiento a través de la haloclina (Benítez-León, 2014). La capa de agua dulce suele estar bien oxigenada mientras que la capa de agua salada tiende a la anoxia (Schmitter-Soto *et al.*, 2002a). El equilibrio químico, dado por la concentración de oxígeno disuelto reducido natural ($<3 \text{ mg L}^{-1}$) es frágil, lo que confiere características de hábitats extremos y determina la subsistencia de los organismos (Escobar-Briones y Torres-Talamante, 2005).

Existe una zona de transición entre la parte abierta de cenotes y la oscuridad total. El hábitat de las cuevas, es generalmente dividido en tres zonas importantes basadas en la intensidad lumínica (Engel, 2011): entrada, zona de penumbra y de oscuridad total; cada una de las zonas presenta características fisicoquímicas y de nutrientes particulares que

controlan los tipos de organismos que las habitan (Engel, 2011) (Figs. 4, 5). Posiblemente, la transferencia de partículas disueltas de materia orgánica fotosintética producidas *in situ* entre la parte abierta de los cenotes y la parte oscura de las cuevas es la interacción más importante, aunque también existe el acarreamiento de materia orgánica alóctona superficial que es de origen terrestre y el transporte de material orgánico a través del canal subterráneo (Sánchez *et al.*, 2002). Los recursos derivados del exterior son acarreados por el agua, el aire y los animales (Polis *et al.*, 1997). También se pueden transportar los exudados de raíces que penetran directamente dentro de las galerías o través del suelo (Jasinska *et al.*, 1996; Polis *et al.*, 1997). Los microorganismos como bacterias y hongos ayudan a degradar el material conforme se transporta al interior de las cuevas (Bar, 1968; Culver, 1982); el material orgánico vegetal se vuelve más nutritivo y asimilable para los invertebrados conforme es degradado en partículas más finas por los microorganismos (Mann, 1988).

Los materiales alóctonos más comunes son la materia orgánica disuelta (MOD) y particulada fina (MOPF), aunque es posible encontrar un amplio intervalo de tamaños dependiendo de la complejidad de los pasajes de las cuevas y la conexión con la superficie (Engel, 2011). El MOD se empieza a liberar del material orgánico vegetal desde las primeras etapas de descomposición (Kaushik y Hynes, 1971) o mientras está vivo (Sieburth, 1969); parte del MOD es precipitado por procesos fisicoquímicos y convertido en material particulado que puede ser utilizado directamente por los invertebrados (Camilleri y Ribí, 1986; Mann, 1988). La concentración de la materia orgánica depende del carácter léntico⁶ o lótico del cenote así como del tamaño de la abertura, ya que determina la cantidad de materia alóctona que puede entrar y que es transportada por la lluvia (Schmitter-Soto *et al.*, 2002a).

Aparentemente los procesos quimiosintéticos contribuyen en menor magnitud a la producción de materia orgánica de forma autóctona y que a su vez puede ser transportada corriente abajo en el sistema desde el interior de la cueva (Sánchez *et al.*, 2002). Existen consorcios de bacterias quimiolitótrofas que se presentan en forma estera blanca-

⁶Frecuentemente en limnología se ha usado el calificativo de lótico, para referirse a cuerpos de aguas con corrientes (ríos) y el léntico en relación con las estancadas (lagos) (Margalef, 1983).

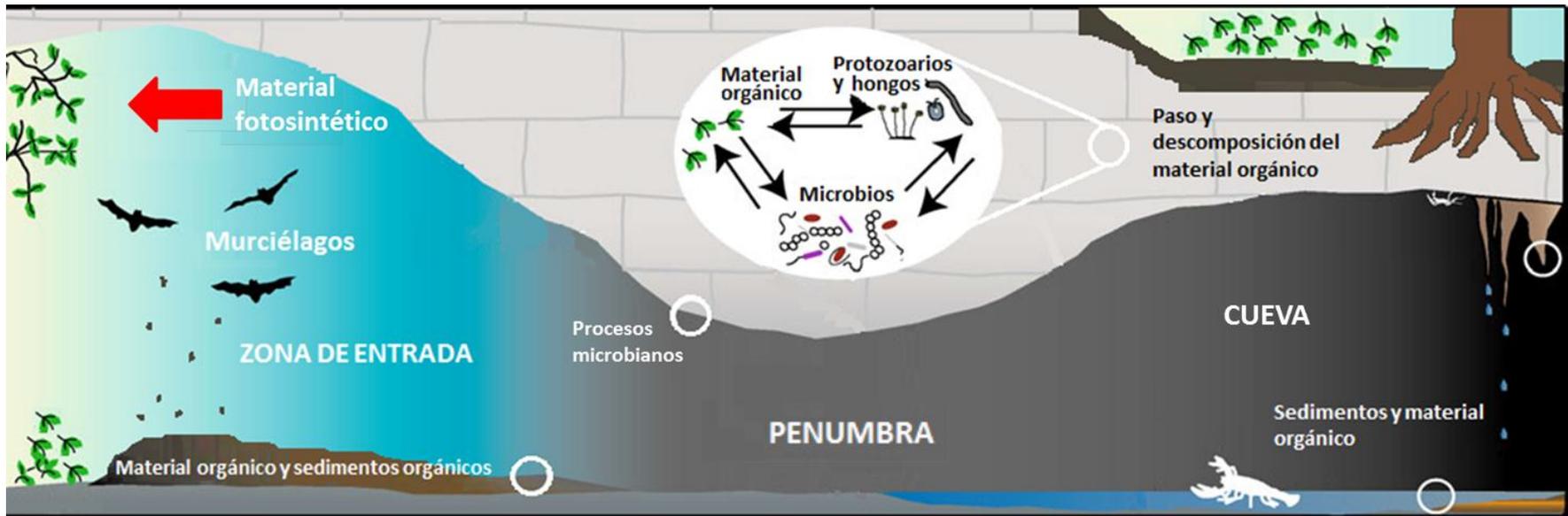
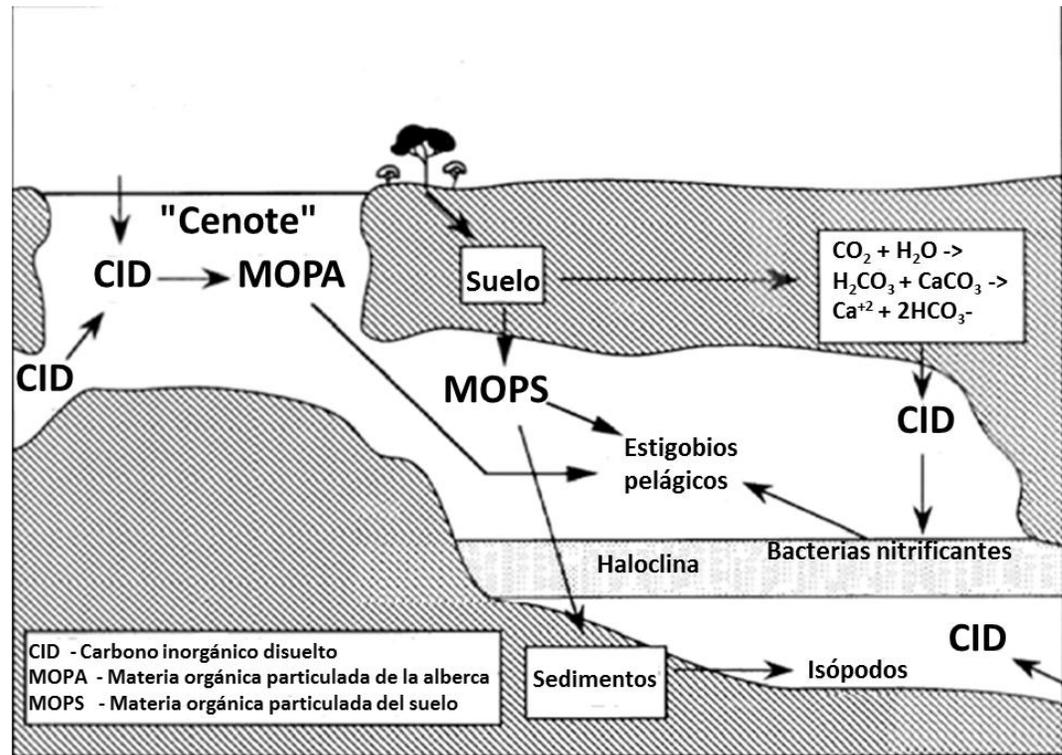


Figura 4. Zonas del hábitat de una cueva formada por disolución. Los círculos representan sitios donde pueden ocurrir procesos microbianos o donde puede existir la acumulación de materia orgánica y sedimentos. Se muestra un esquema de degradación microbiana del carbono en el cual se incluyen niveles tróficos superiores que consumen los productos resultantes. No se muestran procesos quimiosintéticos específicos. (Tomado y modificado de Engel, 2011).

Figura 5. Esquema del flujo del carbono del cenote Mayan Blue (Tomado y modificado de Pohlman *et al.*, 1997).



grisácea o de filamento flotante asociados a las paredes y sobre la haloclina (Brigmon *et al.*, 1994; Martin *et al.*, 1995). Las bacterias que viven en estos ambientes son capaces de aprovechar el MOD en el agua y de participar en procesos biogeoquímicos complejos (detrificación, metanogénesis y reducción de azufre) (Pohlman *et al.*, 1997; 2000; Pohlman, 2011). La acumulación de material orgánico en el sedimento, así como las condiciones que tienden a la anoxia de la parte inferior de la columna de agua facilita la generación de H_2S o HS^- por parte de bacterias sulfuro oxidantes (*Beggiatoa*, *Thiobacillus*, *Thioploca*, *Thiothrix*) (Jorgensen, 1983; Stoessell *et al.*, 1993; Saiz-Jiménez, 2012). Además existen procesos de nitrificación bacteriana, donde el amonio (NH_4^+) es oxidado secuencialmente, primero en nitrito (NO_2^-) y después en nitrato (NO_3^-) (Pohlman *et al.*, 1997). El papel de la nitrificación en los sistemas anquihalinos donde la materia orgánica suele ser poca, puede llegar a ser substancial (Pohlman *et al.*, 1997).

En los cenotes más jóvenes, que tienden a ser lóticos, el agua superficial tiene un tiempo de permanencia corto pues ésta se encuentra interconectada con el agua subterránea a través de fracturas formadas por disolución. En contraste los cenotes más viejos, que tienden a ser lénticos, presentan un movimiento pausado en sus aguas superficiales y un transporte disminuido por la sedimentación y el bloqueo del flujo subterráneo debido al colapso de las paredes y el techo (Schmitter-Soto *et al.*, 2002a). En estos últimos, la principal forma de circulación del agua es la típica convectiva que se presenta comúnmente en lagos, generada por las diferencias de densidad por gradientes térmicos, producto del calentamiento diferencial de la masa de agua (Gaona-Viscayno *et al.*, 1980).

Los flujos de energía de los ecosistemas kársticos en general han sido poco investigados (Pohlman *et al.*, 1997, 2000; Simon, 2000; Simon *et al.*, 2003). Los cenotes permiten una apertura del sistema biológico del karst dando paso a la migración de las especies que habitan en ellos durante el periodo de lluvia y la acumulación de material de reserva (Schmitter-Soto *et al.*, 2002b). Aunque el flujo de solutos a través de los sistemas de cuevas se ha investigado, han habido pocos intentos de estimar el flujo de todo el material a través del sistema (Tasaki, 2006). Esto se debe parcialmente a las dificultades que existen para cuantificarlo y a la complejidad de las interacciones de cada componente (Gillieson, 1996).

Pohlman *et al.*, (1997) hicieron una breve descripción de los hábitos alimentarios de los organismos estigobios del cenote Mayan Blue del sistema Naranjal, Quintana Roo con ayuda de isotopos estables ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$). En este estudio se determinaron las fuentes potenciales del carbono orgánico con lo cual construyeron un modelo de su recorrido a través del sistema desde su origen hasta llegar a los organismos del nivel trófico más alto. La materia orgánica presenta tres orígenes básicos (Fig. 5): 1) material orgánico particulado que se forma o que cae dentro de la piscina del cenote (MOPA); 2) material orgánico particulado del suelo (MOPS), que se percola de la selva a través de las fisuras del suelo debido a las características de la roca; y 3) bacterias de la biopelícula que se presentan en parches, principalmente en las paredes y en la haloclina, las cuales pueden incluir bacterias metanotróficas, sulfuro-oxidantes y nitrificantes (Pohlman *et al.*, 1997, 2000). Debido a que el efecto de las mareas influye fuertemente en los sistemas cercanos al mar, no se descarta que la materia orgánica particulada marina (MOPM) se pueda incluir como fuente potencial de carbono, aunque se sugiere que en sistemas alejados del mar este tipo de material podría encontrarse en menores cantidades (Pohlman *et al.*, 1997).

Pohlman *et al.*, (2000) describieron con mayor detalle los mecanismos y los grupos alimentarios de los taxa encontrados en Pohlman *et al.*, (1997). En este estudio se determinó que la fauna presenta especialización hacia ciertos recursos con respecto a otros y se discute que esta diferenciación aparente se debe a un proceso de partición de nicho, donde las especies que ocurren dentro de un mismo hábitat desarrollan diferentes estrategias alimentarias con el fin de aprovechar otros recursos o aminorar la competencia interespecífica (Roughgarden, 1974). Se identificaron tres grupos alimentarios diferentes: organismos dependientes al MOPA, organismos dependientes al MOPS y los organismos dependientes al material orgánico particulado del bentos (MOPB) (Pohlman *et al.*, 2000).

La concentración de carbono orgánico disminuye conforme aumenta la distancia desde la parte abierta del cenote hasta la parte oscura de la cueva (Pohlman *et al.*, 1997). El material particulado suspendido, originado en los cenotes, es transportado al interior de las galerías, donde las concentraciones de carbono y nitrógeno orgánicos se abaten notablemente por la acumulación en los sedimentos (Schmitter-Soto *et al.*, 2002). Los microorganismos que se encuentran en la parte superficial del suelo (bacterias, protozoos y

hongos) son acarreados bajo tierra en conjunto con todo el material y además de participar en la descomposición de materia orgánica particulada (Bar, 1968; Culver, 1982), llegan a contribuir como aporte de energía en la dieta de los habitantes de los pasajes subterráneos (Dickson y Kirk, 1975).

Hay registros de que ciertos organismos presentan algún tipo de simbiosis con bacterias quimioautótrofas, de forma algo similar a como ocurre en ambientes marinos como en mar profundo (Dubilier *et al.*, 2008). Se sabe que los organismos trasladan y pueden alimentarse de dichas bacterias, además de que es probable que obtengan algún tipo de protección ante la toxicidad del medio (Polz *et al.*, 1998, 2000; Bright y Giere, 2005; Dattagupta *et al.*, 2009; Pakes y Mejía-Ortíz, 2014a; b).

Las especies estigobias presentan adaptaciones especiales para lidiar con la falta de alimento y luz, tales como la reducción de tamaño, alargamiento del cuerpo y una gran cantidad de apéndices con receptores que les permite detectar alimento en la oscuridad (Álvarez *et al.*, 2000; Iliffe y Bishop, 2007). La mayoría de los organismos son polívoros, con variaciones en la dieta a lo largo del tiempo (Álvarez *et al.*, 2000). Las tramas tróficas en los cenotes son relativamente simples, caracterizadas por pocos niveles tróficos, lo que facilita la transferencia de energía de un nivel a otro (Álvarez *et al.*, 2000; Schmitter-Soto *et al.*, 2002a). El material transportado o producido en los cenotes sostiene crustáceos y peces especializados que pueden alimentarse de: a) material orgánico particulado (ostrácodos, mísidos y carídeos), el cual es filtrado; b) bacterias (carídeos); y c) carroña y detrito (palemonidos, remipedios y peces ciegos) (Pohlman *et al.*, 1997, 2000; Schmitter-Soto *et al.*, 2002b). Estos organismos suelen presentar resistencia a la inanición, eficiencia alimentaria elevada (Culver, 1985) y tasas metabólicas bajas (Strayer, 1985).

Debido a que el ambiente subterráneo es homogéneo, a que el número de especies suele ser relativamente bajo a nivel local, a que la naturaleza del hábitat es extrema y que las condiciones físico-químicas pueden llegar a ser altamente replicables, se considera que las comunidades de estos hábitats pueden servir como sistemas modelo para el estudio de interacciones entre especies (Culver, 1982). En sistemas de acuáticos subterráneos se tienen algunos estudios previos que abordan la estructura de las comunidades con el análisis de la

topología de redes empíricas (Tilly, 1968; Culver, 1982) y mediante el uso de modelos isotópicos (Pohlman *et al.*, 1997; Simon, 2000; Simon *et al.*, 2003). En la mayoría de los casos, las cuevas no se encuentran completamente inundadas y por lo regular son sistemas de agua dulce que representan un ecotono entre el flujo de agua subterráneo y el superficial (Tully, 1968; Gilbert *et al.*, 1990; Culver, 1992, 1994). Debido a lo anterior este estudio es pionero al analizar la topología de la red trófica de un sistema anquihalino.

III. JUSTIFICACIÓN

Desde el punto de vista de la conservación, los sistemas anquihalinos de la península de Yucatán presentan un alto grado de diversidad asociada y en general, poco documentada (Álvarez e Iliffe, 2008). Las especies son inherentemente vulnerables debido a su rareza o a la alteración del hábitat (Iliffe, 2002) y a pesar de que se cuentan con algunos estudios que identifican la estructura de redes tróficas en sistemas subterráneos (Tilly, 1968; Culver, 1982) no se abordan directamente las consecuencias derivadas de la pérdida de diversidad. En este sentido, este trabajo puede incrementar el conocimiento sobre el papel que juegan las especies en el transporte de energía o en el mantenimiento de las comunidades (Greenwood, 1987; Spencer *et al.*, 1991). Por ende se puede predecir las consecuencias de la pérdida de especies, lo que finalmente puede ayudar a dirigir los esfuerzos de conservación si se llegase a realizar un nuevo plan de manejo a la largo plazo (Simberloff, 1998).

Desde un punto de vista teórico, este estudio permite analizar la fragilidad del sistema con base en la diversidad y la estructura de las redes. Si bien las tramas tróficas son consideradas como frágiles y fácilmente alterables en los niveles tróficos superiores (Schmitter-Soto *et al.*, 2002b), la investigación que se ha llevado a cabo sobre los mecanismos que modulan la estructura trófica en sistemas kársticos es escasa (Engel, 2011), por lo que hay necesidad de integrar cada componente en conjunto con todo el sistema kárstico (Schmitter-Soto *et al.*, 2002b).

Si se comparan los resultados obtenidos por la isotopía con los obtenidos por otros métodos topológicos se podría demostrar la utilidad de los enfoques estructurales como métodos de predicción complementarios y alternativos a otros métodos de carácter

experimental más extensos (Williams y Martínez, 2004). Además, al analizar las características estructurales y funcionales de las redes, éstas podrían resaltar indirectamente la importancia de otros aspectos como lo son la subdivisión hábitat y la conectividad del sistema anquihalino para la conservación de la red trófica (Post y Pimm, 1983; Polis *et al.*, 1997; Dobson *et al.*, 2009; Fahimipour y Hein, 2014).

El análisis topológico se fundamenta en que el hábitat de las cuevas anquihalinas es de difícil acceso, de alto costo y a veces riesgoso (Nowak y Frey, 1990; Iliffe y Bowen, 2001). Debido a esto, no siempre es posible tomar datos cuantitativos de forma constante, por lo que es más difícil generar modelos dinámicos y el enfoque topológico se hace más práctico. Para un estudio de este tipo, se requiere conocimiento de la composición y riqueza de especies (Benítez-León, 2014), las interacciones para conformar las redes (Pohlman *et al.*, 1997, 2000) y el uso de un software especial para analizar sus características (Dunne *et al.*, 2002; Jordán, 2009). Si bien este enfoque tiene sus defectos (Eklöf y Ebenman, 2006), es útil porque permite analizar el papel de cada uno de los elementos que queramos probar por separado y es fácilmente adaptable a los sistemas ecológicos.

IV. OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

El objetivo de este trabajo es el de describir las características estructurales y funcionales de las redes tróficas de crustáceos estigobiontes de diferentes localidades del sistema anquihalino Ox Bel Ha, Quintana Roo, México.

Los objetivos particulares, por su parte, son los siguientes:

1. Calcular el número de niveles tróficos analizando la topología de las redes conformadas y compararlas con otras obtenidas en la literatura a partir de datos isotópicos.
2. Identificar especies clave utilizando índices de centralidad.
3. Abordar la fragilidad de las redes tróficas realizando simulaciones de pérdida de especies y calcular los valores de robustez para compararlas con comunidades de otros ambientes.

4. Relacionar los resultados con las características ecológicas de los sistemas anquihalinos y discutir las ventajas y desventajas de analizar la topología de las redes.

Se formula como hipótesis que

debido a que no todas las especies suelen tener la misma importancia en una comunidad (Estrada, 2007), se espera que haya especies que si se retiran directamente, producirán más extinciones que si solo se extinguen especies al azar y por tanto las redes sean más débiles ante su eliminación.

Dado lo encontrado en la literatura se hacen las siguientes predicciones:

- 1) Se espera que si el modelo representa bien la realidad, el número de niveles tróficos calculados en este trabajo sean concordantes con los que esperaríamos encontrar en sistemas anquihalinos (Álvarez *et al.*, 2000) y con resultados obtenidos en la literatura mediante datos isotópicos (Pohlman *et al.*, 1997; Torres-Talamante, 2009); por lo que deberían oscilar entre 2 y 3 niveles.
- 2) Debido a que hay especies que son exclusivas a la parte inferior de la columna de agua (Benítez-León, 2014) y a que la mayor parte de los recursos suelen llegar de la parte superficial (Polis *et al.*, 1997; Escobar-Briones y Torres-Talamante, 2005), las especies con mayor dispersión vertical presentarán valores de centralidad más altos.
- 3) Las redes tróficas son consideradas como frágiles, por lo que los valores de robustez obtenidos serán más bajos que los calculados para otros ambientes.
- 4) Debido a que se comparten muchas especies entre localidades y a que parece haber poco aislamiento entre ellas (Benítez-León, 2014), las redes tróficas que se formen tenderán a ser muy parecidas entre sí funcionalmente, por lo que se podrá observar poca variación en los valores de robustez a nivel espacial y temporal.

V. ÁREA DE ESTUDIO

La península de Yucatán corresponde a la parte que emerge de la plataforma continental de Yucatán que abarca una extensión de 300,000 km² (Smart *et al.*, 2006). Situada en el

extremo este-sureste de México, comprende los estados de Yucatán, Campeche y Quintana Roo, así como en un sentido geológico el Petén guatemalteco y el norte de Belice (Wilson, 1980). La alineación de cenotes más notoria es el anillo que se relaciona a la estructura de impacto del cráter de Chicxulub del Cretácico/Terciario (Steinich *et al.*, 1996).

El Sistema de cuevas anquihalinas Ox Bel Ha (de significado maya "Tres Caminos de Agua") (Fig. 6) que se encuentra al sureste de la península de Yucatán en el estado de Quintana Roo; al sur de Tulum (20°9'37"N y 87°29'15"O). Es la cueva subacuática más larga explorada en el mundo y ocupa el cuarto lugar, incluyendo las cuevas secas (Gulden, 2013). A partir de enero de 2014, la longitud se determinó en aproximadamente 256.9 km

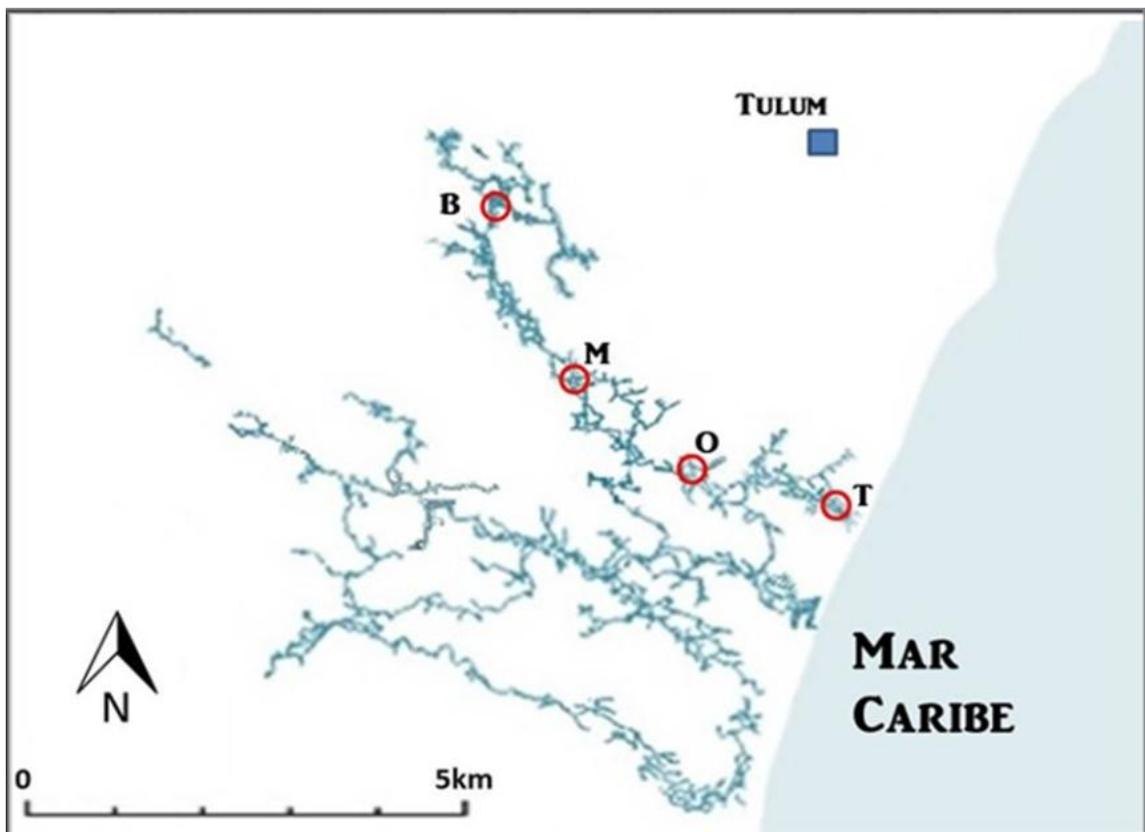


Figura 6. Mapa del sistema Ox Bel Ha. Se marcan las localidades utilizadas para este estudio: T, Tábano; O, Odyssey; M, Muknal; B, Bang.

de pasajes y túneles bajo el agua, su profundidad promedio es de 16 m, con una profundidad máxima de 34.7 m (QRSS, 2014). Todo el sistema tiene tres conexiones o salidas de agua dulce en el mar (QRSS, 2014) y presenta una haloclina marcada entre los 10 y 20 m de profundidad dependiendo de la distancia a la costa (Benítez-León, 2014; QRSS, 2014).

VI. MÉTODO

6.1. Especies utilizadas y hábitos alimentarios

Para crear las redes, se definió un conjunto de comunidades a partir de la composición de especies de un transecto del sistema Ox Bel Ha durante 2013. Se utilizaron datos de diversidad de cuatro localidades a lo largo de un ramal con diferente distancia al mar: Tábano, Odyssey, Muknal y Bang, las cuales fueron muestreadas en los meses febrero, agosto y diciembre (Benítez-León, 2014).

Se enlistaron a todas las especies encontradas dentro del transecto y se procedió a la búsqueda de referencias bibliográficas con información sobre los hábitos alimentarios de cada una de ellas. Las interacciones se establecieron según el tipo de la alimentación, la ubicación en la columna de agua (agua dulce, agua salada o ambos) y su capacidad de dispersión a través de la haloclina. Los organismos se clasificaron según sus hábitos alimentarios en tres categorías: 1) filtrador/detrívoro, que basa su alimentación en material orgánico o bacterias; 2) carnívoro, capaz de consumir material orgánico o bacterias, pero existe evidencia de que preferentemente consume a otros organismos, ya sea que depreda o que consuma restos animales; y 3) omnívoro, que basa su alimentación principalmente en material orgánico o bacterias, pero puede consumir restos animales de forma oportunista y aparentemente no depreda. Conforme se encontró la información se organizó en una base de datos la cual fue sintetizada y presentada para facilidad del lector en el Anexo 1.

Además de las especies, en cada comunidad se incluyeron cuatro fuentes de recursos, los cuales son considerados como basales (Pohlman *et al.*, 1997): 1) material orgánico particulado proveniente de la alberca del cenote abierto (MOPA), que hace referencia tanto a las microalgas o material en descomposición como pueden ser restos

guano de murciélago y de macrofitas; 2) material orgánico particulado del techo que proveniente del suelo de la selva (MOPS), que hace referencia principalmente a material orgánico de origen vegetal que logra filtrarse a través de las fisuras de la roca caliza; 3) material orgánico particulado de origen marino proveniente de la capa de agua salada (MOPM), y 4) bacterias de la biopelícula que se presentan en parches, principalmente en las paredes y en la haloclina, las cuales incluyen cualquier tipo de bacterias de vida libre, que pueden ser metanotróficas, sulfuro-oxidantes o nitrificantes (Pohlman *et al.*, 1997; Pohlman, 2011). Esto se realizó debido a que facilita el cálculo de niveles tróficos y la identificación de especies claves, además de otorgar más realismo a este trabajo.

Para este estudio el detritus es considerado como sinónimo de todo el material particulado que surge como resultado de la descomposición microbiana de cualquier resto orgánico, tal como lo mencionan Odum y De La Cruz (1967). Sin embargo, debido a que se ha observado que los restos animales como son las exuvias y los organismos recién muertos son utilizados por taxa con una huella isotópica específica que les distingue de los filtradores especializados, son considerados aparte como carroña (Pohlman *et al.*, 1997, 2000; Schmitter-Soto *et al.*, 2002b).

A cada nodo se le asignó una etiqueta. Se establecieron las interacciones de un total de 18 especies diferentes (Anexo 1), las cuales incluyeron a 16 especies de crustáceos encontradas en el sistema Ox Bel Ha por Benítez-León (2014) y a dos especies de peces estigobios que se sabe que ocurren en la región (Schmitter-Soto, 1998; Medina-González *et al.*, 2001; Bayona-Miramontes, 2012).

6.2. Creación de modelos

Debido a la falta de alimento en los sistemas anquihalinos, existe una gran presión de selección a la omnivoría y las especies suelen ocupar casi cualquier recurso que puedan mientras se encuentre disponible (Culver, 1994; Álvarez *et al.*, 2000; Gibert y Deharveng, 2002). Aunque se ha observado que algunas especies son capaces de ocupar preferencialmente algunos recursos (Pohlman *et al.*, 2000) éstas son comúnmente polípagas (Álvarez *et al.*, 2000) y las variaciones existentes en la dieta de una especie son ocasionadas por los recursos disponibles en localidad donde se encuentre (Pohlman *et al.*,

1997; Torres-Talamante, 2009) o por el espacio que ocupe dentro del hábitat (Cruz-de La Garza, 2008).

Para simplificar el análisis y tomando en cuenta todo lo anterior, las redes se construyeron siguiendo dos modelos diferentes generados con base en la dependencia a los recursos: especialista y generalista (Fig. 7). Esto es plausible debido a que a pesar de que las especies son comúnmente generalistas (Álvarez *et al.*, 2000) existe evidencia de que existen procesos de partición de nicho (Pohlman *et al.*, 1997, 2000). Además es útil debido a que permite comparar dos escenarios distintos y determinar si las diferencias estructurales que genera la amplitud de la dieta pueden modificar o no la funcionalidad de las redes de ambos modelos.

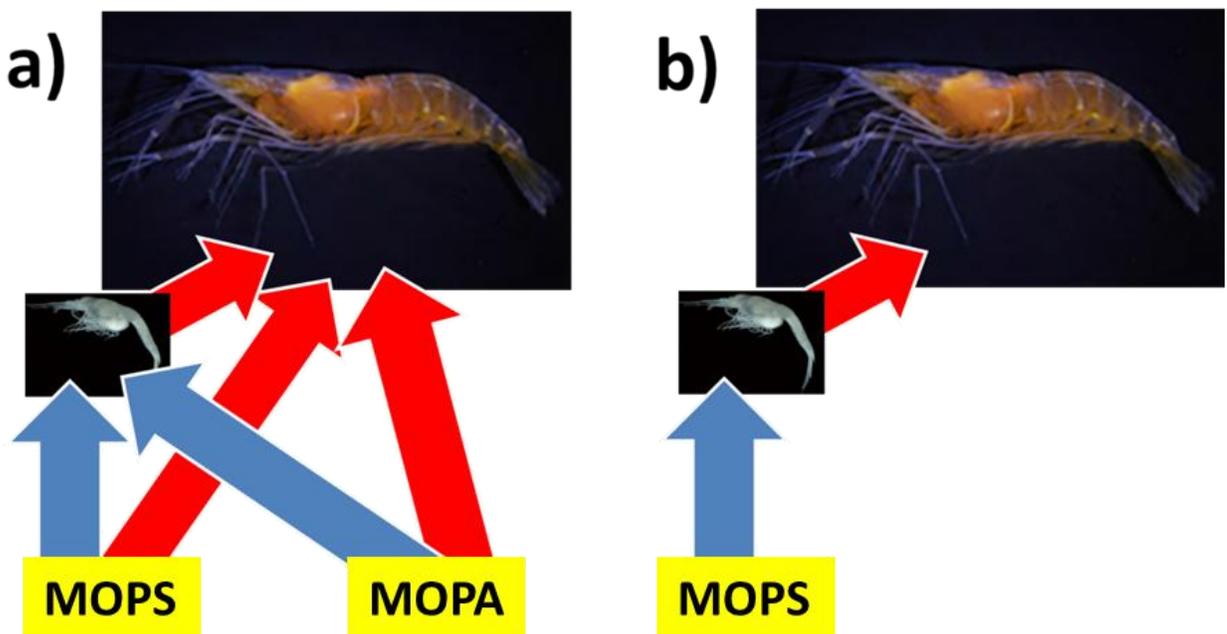


Figura 7. Ejemplificación de los modelos. a) Generalista y b) Especialista. MOPS: material orgánico del suelo; MOPA: material orgánico de la alberca. Las especies que son ejemplificadas son: *Antromysis cenotensis* (presa) y *Creaseria morleyi* (depredador). Fotografías tomadas de Benítez-León (2014).

En el modelo generalista se asume que todas las especies consumen una gran variedad de recursos, cada recurso se consume en iguales proporciones y supone que las especies carnívoras son capaces de consumir recursos basales. Por otro lado, en el modelo especialista las especies sólo se enlazan a algún tipo de recurso basal si se tiene información de que se consume con mayor frecuencia. Este modelo supone que las especies con hábitos carnívoros pueden consumir todas sus presas en iguales proporciones y que no pueden consumir recursos basales.

6.3. Delimitación de comunidades

Aparentemente la conectividad subterránea entre estas localidades es alta debido a que la diversidad y las características hidrológicas son parecidas entre sí, sin embargo hay especies que no siempre se encuentran presentes en todo el ramal (Benítez-León, 2014). Debido a esto y a que no se conoce realmente la capacidad de dispersión de estas especies, las comunidades se delimitaron tomando la composición espacial y temporal por separado. De esta forma es más probable que todas las especies que se están agrupando están interactuando. Como resultado se delimitaron cuatro comunidades con la variación espacial (Tábano, Odyssey, Muknal y Bang) y tres con la variación temporal (febrero, agosto y diciembre) (Tabla 1).

En las comunidades delimitadas por la composición espacial se agruparon a todas las especies encontradas en cada localidad a lo largo del año muestreado, mientras que en las delimitadas por la composición temporal, se agruparon a todas las especies encontradas en todo el ramal en cada mes de muestreo (Tabla 2).

6.4. Creación de redes

Se construyó una red de interacción general para cada modelo en las cuales se agruparon a todas las especies encontradas en el sistema Ox Bel Ha y posteriormente se obtuvieron las respectivas matrices de adyacencia, las cuales se incluyen en el Anexo 2. Una matriz de adyacencia es una tabla que representa y resume las interacciones de todos los integrantes del ecosistema, ya sea como depredadores (columnas) o recursos (renglones) (Abarca-Arenas y Valero-Pacheco, 2007; Newman, 2010). Con ayuda de esta matriz y las

Tabla 1. Delimitación de comunidades con base en el muestreo del año 2013. C_n se refiere a la composición de especies obtenida en un momento determinado.

| Muestras 2013 | Tábano | Odyssey | Muknal | Bang |
|----------------------|---------------|----------------|---------------|-------------|
| febrero | C_1 | C_2 | C_3 | C_4 |
| agosto | C_5 | C_6 | C_7 | C_8 |
| diciembre | C_9 | C_{10} | C_{11} | C_{12} |

Tabla 2. Conformación de las redes utilizando las comunidades delimitadas en la Tabla 1.

| Red formada | Tipo | Conformación | Redes formadas | |
|-------------|----------|----------------------------|----------------|----------|
| | | | Por modelo | En total |
| Tábano | Espacial | $C_1+C_5+C_9$ | 1 | 2 |
| Odyssey | Espacial | $C_2+C_6+C_{10}$ | 1 | 2 |
| Muknal | Espacial | $C_3+C_7+C_{11}$ | 1 | 2 |
| Bang | Espacial | $C_4+C_8+C_{12}$ | 1 | 2 |
| febrero | Temporal | $C_1+C_2+C_3+C_4$ | 1 | 2 |
| agosto | Temporal | $C_5+C_6+C_7+C_8$ | 1 | 2 |
| diciembre | Temporal | $C_9+C_{10}+C_{11}+C_{12}$ | 1 | 2 |
| Total | ----- | $C_1+C_2+C_3+...C_n$ | 1 | 2 |
| | | <i>Sumatoria</i> | 8 | 16 |

comunidades delimitadas con anterioridad, se generaron las redes utilizadas en este estudio (Tabla 2).

En el caso de los dos peces estigobios *O. infernale* y *Typhliasina pearsei*, se sabe que estas especies ocurren en la región (Schmitter-Soto, 1998), pero no se cuenta con datos precisos sobre la frecuencia en estas comunidades a lo largo del año 2013, por lo que solo se incluyeron en las redes “Total” (Fig. 8). Debido a esto no se pudo calcular el nivel trófico promedio ni se pudieron incluir en los análisis para identificar especies clave.

6.5. Características de las redes

Se obtuvieron diversas características estructurales de las redes como: número de nodos, riqueza de especies, el número de enlaces para cada red utilizando la librería “Cheddar” (Hudson *et al.*, 2013) del software R (R Core Team, 2014). Se agruparon las redes por modelo y se graficaron la riqueza de especies contra el número de enlaces. Posteriormente con el fin de identificar si existía una correlación entre estas dos variables se determinó normalidad con una prueba Shapiro-Wilk, y finalmente se calculó una correlación de Spearman para cada grupo.

Dentro de las características funcionales se incluyeron: el nivel trófico de cada especie, el número de niveles tróficos totales por red, el grado de omnivoría, la importancia de las especies medida por los valores de centralidad, robustez y resistencia de cada comunidad.

6.6. Identificación de niveles tróficos

El nivel trófico de una especie determina el número de veces aproximado en que la energía química es dirigida y transformada en la biomasa de un eslabón a otro de las cadenas alimentarias (Williams y Martínez, 2004). Por convención se sostiene que las especies que no consumen otros organismos son basales y con un nivel trófico de 1, mientras que sus consumidores directos e indirectos son de niveles superiores (Williams y Martínez, 2004).

Se identificaron los niveles tróficos con base en el método de nivel trófico promedio de presa (*prey averaged trophic level* en inglés) (Levine, 1980; Williams y

Martínez, 2004) utilizando la librería Cheddar del software R. Este método calcula los niveles tróficos de la especies basándose en los recursos que consume; el nivel trófico se calcula como uno más el nivel trófico promedio de los nodos que son sus recursos según la ecuación (1)

$$TL_j = 1 + \sum_s^{i=1} l_{ij} \frac{TL_i}{n_j} \quad (1)$$

donde TL_j es el nivel trófico de la especie j ; TL_i es el nivel trófico de uno en uno hasta los i recursos de la especie j ; S es el número total de especies en un sistema; l_{ij} es un factor que es igual a uno si la especie j consume un recurso i , y si no es cero; n_j es el número de presas en la dieta de las especie j .

Una vez obtenidos estos valores, se organizaron en una base de datos y se calculó el nivel trófico promedio para cada especie. Con el fin de observar si las especies cumplían un mismo papel en ambos modelos, se colocó a todas las especies en una gráfica de barras donde se compararon los valores de nivel trófico promedio calculados en cada modelo. En esta gráfica se incluyeron además los valores de desviación estándar respectivos a cada promedio. Debido a que no se sabe si todas las especies se encuentran interactuando todo el tiempo, los datos de las redes “Total” no se utilizaron para calcular los promedios y se incluyeron aparte.

El problema principal para calcular los niveles tróficos recae en la gran cantidad de esfuerzo requerida para tener un cálculo preciso del flujo de energía relativo entre especies (Winemiller, 1990; Martínez, 1991; Pauly y Trites, 1998; Pauly *et al.*, 2002). La utilidad principal del método de nivel trófico promedio de presa, de aquí en adelante mencionado como NTPP, es que no requiere de estimados de flujo de energía y que muestra un alto grado de fiabilidad (Williams y Martínez, 2004). Otras ventajas son: 1) es posible asignar a los omnívoros a un nivel trófico indicando la distancia promedio que recorre la energía para ser consumida (Post, 2002; Williams y Martínez, 2004) y 2) ha sido utilizado como base para calcular el grado de omnivoría (Polis, 1991; Bersier *et al.*, 2002).

La omnivoría es definida formalmente como la capacidad de los organismos para alimentarse de más de un nivel trófico (Pimm y Lawton, 1978), lo cual no necesariamente hace referencia a alimentarse de una gran variedad de recursos (Stevens, 2009).

Posteriormente, con el fin de comparar ambos modelos, se calculó el grado de omnivoría con base en el método NTPP de cada una de las redes analizadas. El grado de omnivoría puede definirse fácilmente como la proporción de especies de una comunidad que se alimentan de más de un nivel trófico (Polis, 1991).

6.7. Identificación de especies de mayor importancia

Para identificar a las especies más importantes se utilizaron las librerías Igraph (Csárdi y Nepusz, 2006) y Cheddar del software “R”. Se calcularon tres índices de centralidad diferentes: 1) centralidad de intermediación (*betweenness centrality*), 2) centralidad de cercanía (*closeness centrality*) (Freeman, 1978), y 3) centralidad de grado de entrada (*in-degree*) (Williams y Martínez, 2000).

La centralidad de intermediación mide el número de veces en las cuales un nodo actúa como puente a lo largo del camino más corto entre otros dos nodos de la red. El cálculo se obtiene con la ecuación (2)

$$\sum_{i \neq j, i \neq v, j \neq v} g_{ivj} / g_{ij} \quad (2)$$

donde g_{ivj} es el número total de rutas más cortas desde el nodo i a j a través de un nodo v ; g_{ij} el número de caminos entre i y j . La centralidad de cercanía mide la distancia o el número de pasos que se requieren para conectar un nodo dado con todos los demás. El cálculo se obtiene de la ecuación (3)

$$\frac{1}{\sum_{i \neq v} d_{vi}} \quad (3)$$

En ella se expresa el inverso de la longitud media de las rutas más cortas de un nodo d hasta un nodo i pasando por un nodo v . En el caso de la centralidad de grado de entrada, se define y es calculada como el número de enlaces que apuntan hacia el nodo que se está analizando (Williams y Martínez, 2000); o dicho de otra forma, es el número de consumidores que tiene una especie.

Se obtuvieron los tres índices para cada una de las especies cuando aparecían en las redes y se organizaron por modelo. Debido a que se buscó analizar el papel promedio que juegan las especies en las redes, no se tomaron en cuenta los valores de las redes “Total”.

Posteriormente se ordenaron los promedios de todas las especies de menor a mayor y se calculó la mediana de estos valores. Estos datos se incluyeron dentro de gráficas de puntos con el fin de visualizarlos y de registrar a las especies con valores dentro de la mitad más alta para las redes de cada modelo. De esta forma fue posible definir un indicador de importancia relativa (*IIR*) que va de 1 a 3. Este indicador permite determinar y comparar fácilmente la importancia de una especie con base en los índices donde obtuvo un valor por encima de la mediana. Si una especie obtuvo un valor alto en tres índices, el valor *IIR* es igual a 3.

6.8. Simulación de la pérdida de especies

Se programaron 1,000 eventos diferentes de simulación de pérdida de especies bajo el modelo “cascada” de la librería Cheddar del software R. En cada uno de los eventos las especies fueron retiradas una a una de manera simultánea y aleatoria hasta que se retiró el 50% de las especies iniciales o en su defecto la red llegase al colapso por las extinciones secundarias. Esto se realizó para cada una de las redes de los modelos generalista y especialista.

Se calculó la proporción de especies removidas y la proporción de especies extintas para cada evento. En la proporción de especies removidas (4) se hace referencia sólo al número de especies que se removieron de forma aleatoria, fue calculada como:

$$1 - \left(\frac{r}{S}\right) \quad (4)$$

donde r es el número de especies removidas y S es el número de especies inicial. Por otro lado, en la proporción de especies extintas (5) se incluye el número de especies removidas más el número de extinciones que se derivaron de forma secundaria, calculada como:

$$1 - \left(\frac{r + e}{S}\right) \quad (5)$$

donde r es el número de especies removidas, e el número de especies extintas de forma secundaria y S es el número de especies inicial. Para poder visualizar y analizar el papel que juegan las extinciones secundarias en la pérdida de diversidad, se obtuvieron las curvas de especies removidas y las de extinciones acumulativas para cada red. Éstas se obtienen graficando las proporciones de especies removidas y proporción promedio de especies extintas por red (Dunne *et al.*, 2002).

Debido a que no todas las redes presentan el mismo número de nodos, para poder comparar las simulaciones aleatorias se obtuvieron los valores de robustez; éstos fueron definidos como las proporciones de especies removidas requeridas para extinguir el 50% de la diversidad inicial (Dunne *et al.*, 2002). Este valor disminuye conforme aumenta el número de extinciones secundarias y el máximo valor que puede tomar es 0.5 (cuando no llegan a producirse extinciones secundarias al perder el 50% de la diversidad inicial). De este modo es posible visualizar la vulnerabilidad del sistema a la extinción en cascada. Ya con estos valores y para poder conocer más sobre las características particulares de las redes, se obtuvieron los valores de resistencia para cada red, definidos en este trabajo de la siguiente manera: *Resistencia = (Robustez) × (Riqueza de especies)*.

A diferencia de la robustez, la resistencia es definida en este trabajo como el número promedio de especies extintas al perder el 50% de la diversidad inicial y por ende permite observar el efecto que tiene la riqueza de especies sobre el número de extinciones secundarias.

Con el fin de visualizar algún patrón, se agruparon las redes por modelo y se construyeron diagramas de línea graficando los valores de robustez y de resistencia contra la riqueza de especies de cada una de las redes. Adicionalmente se realizaron simulaciones en las cuales se removieron de forma dirigida a las especies de mayor importancia (definidas con un valor $IIR \geq 2$); éstas se removieron todas a la vez en cada red y se obtuvo el número de extinciones producidas. Con esto fue posible calcular las proporciones de especies removidas (4) y las extintas (5) mencionadas anteriormente.

Para determinar si la pérdida dirigida producía un número de extinciones mayor que la pérdida aleatoria, se compararon directamente el número de extinciones que produjo la pérdida dirigida y la aleatoria en cada una de las redes utilizando un diagrama de cajas.

6.9. Análisis estadísticos

Para determinar el nivel de variación de los valores de robustez, se calcularon el promedio y la desviación estándar de las redes en cada modelo.

Utilizando los datos de resistencia obtenidos en las simulaciones aleatorias y con ayuda del software R, se realizó la prueba de Shapiro-Wilk de normalidad. Después se realizó una prueba de Levene para determinar homogeneidad en las varianzas. Finalmente, debido a la naturaleza de los datos se decidió realizar una prueba t de student de dos colas para varianzas iguales y de esta forma determinar si existían diferencias significativas en los valores de resistencia entre las redes generadas bajo el modelo generalista y sus relativos del modelo especialista.

Adicionalmente, para determinar la relación entre la riqueza de especies y la proporción de especies extintas de la pérdida de especies dirigida y aleatoria, se analizó normalidad con una prueba Shapiro-Wilk y se realizaron correlaciones de Spearman.

VII. RESULTADOS

7.1 Información de la literatura

La cantidad de información que se tiene sobre los hábitos alimentarios de las especies representadas en el sistema de cuevas anquihalinas Ox Bel Ha, Q. Roo es relativamente elevada (Anexo 1), si bien no se encontraron datos de todas las especies se tiene información para la mayoría (15 de 18 especies). Para algunos grupos no se ha descrito la dieta ni se han realizado análisis isotópicos específicos. Algunos de estos datos son observaciones de estudios de otra índole y registrados de forma aislada (p.ej., Wagner, 1992). Existen varias hipótesis relacionadas a los hábitos y alimentación de algunos grupos, como en el caso del ostrácodo *Humpheysella mexicana* (Pohlman *et al.*, 2000). Estas hipótesis surgen al tratar de explicar de manera indirecta las interacciones de las especies con su ambiente, debido principalmente a la dificultad para estudiar estos sistemas (Nowak y Frey, 1990; Iliffe y Bowen, 2001) y a las características de los organismos.

Las principales dificultades al tratar de describir la dieta de las especies de sistemas anquihalinos son: 1) la abundancia de los organismos suele ser muy baja, por lo que algunas especies tienden a ser muy raras y difíciles de encontrar (Escobar-Briones *et al.*, 1997); 2) el pulso de material orgánico suele ser poco y estacional (Álvarez *et al.*, 2000; Souza-Silva *et al.*, 2011), por lo que los organismos pueden llegar a pasar una gran cantidad de tiempo sin consumir alimento (Simon *et al.* 2007; Sket, 1996) y por ende la probabilidad de encontrar individuos con contenido estomacal es menor; y 3) las especies suelen ser de tallas pequeñas (Iliffe y Bishop, 2007) por lo que consumen partículas que debido al tamaño pueden llegar a ser difíciles de describir.

Se encontraron especies con una descripción detallada de las interacciones tróficas, donde en muchos casos incluían análisis isotópicos, tal como en los casos de *Antromysis cenotensis*, *Typhlatya mitchelli*, *Tulumella unidens*, *Creaseria morleyi*, *Xibalbanus tulumensis*, *Typhliasina pearsei*, de grupos como los isópodos de la familia Cirolanidae y anfípodos de la familia Hadziidae (Pohlman *et al.*, 1997; Cruz-de La Garza, 2008; Torres-Talamante, 2009). También se encontraron datos de comportamiento como fueron los casos de *Ophisternon infernale* (Medina-González *et al.*, 2001; Bayona-Miramontes, 2012) y de *C. morleyi* (Chávez-Solís, 2015). En casos específicos como el de *Calliasmata nohochi*, *Balinella yucatanensis*, *Stygiomysis cokei* y *Stygiomysis holthuisi* se usaron registros de especies taxonómica, morfológica y ecológicamente afines debido a

que no se encontraron datos referentes a los hábitos alimentarios. Las especies que contaron con la información más completa fueron *X. tulumensis*, *T. mitchelli* y *C. morleyi*.

7.2. Diferencias estructurales entre modelos

El número de especies dentro de las redes formadas osciló entre nueve y 18 (Tabla 3). Ambos modelos presentaron diferencias estructurales evidentes. El número de enlaces de las redes del modelo especialista siempre fue menor con relación al modelo generalista (Tabla 3), dicho valor osciló entre 63 y 210 en las redes modelo generalista, mientras que en el modelo especialista osciló entre 39 y 142. Se encontró normalidad en los valores de la riqueza de especies, pero no se encontró normalidad en el número de enlaces (prueba de Shapiro-Wilk: riqueza, $P=0.37$; número de enlaces en el modelo generalista, $P=0.099$; número de enlaces en el modelo especialista, $P=0.031$). En ambos modelos existe una correlación positiva significativa entre el número de enlaces y la riqueza de especies (modelo generalista: $s=3.067$, $P<0.05$; modelo especialista: $s=1.513$, $P<0.05$; Fig. 8).

Tabla 3. Características estructurales de las redes tróficas conformadas del sistema anquihalino Ox Bel Ha, Q. Roo (ver Métodos).

| Red | Nodos | Riqueza | Enlaces (Especialista) | Enlaces (Generalista) |
|-----------|-------|---------|---------------------------|--------------------------|
| Tábano | 13 | 9 | 48 | 68 |
| Odyssey | 15 | 11 | 54 | 84 |
| Muknal | 17 | 13 | 73 | 116 |
| Bang | 15 | 11 | 48 | 88 |
| Febrero | 17 | 13 | 67 | 111 |
| Agosto | 18 | 14 | 80 | 128 |
| Diciembre | 13 | 9 | 39 | 63 |
| Total | 22 | 18 | 142 | 210 |

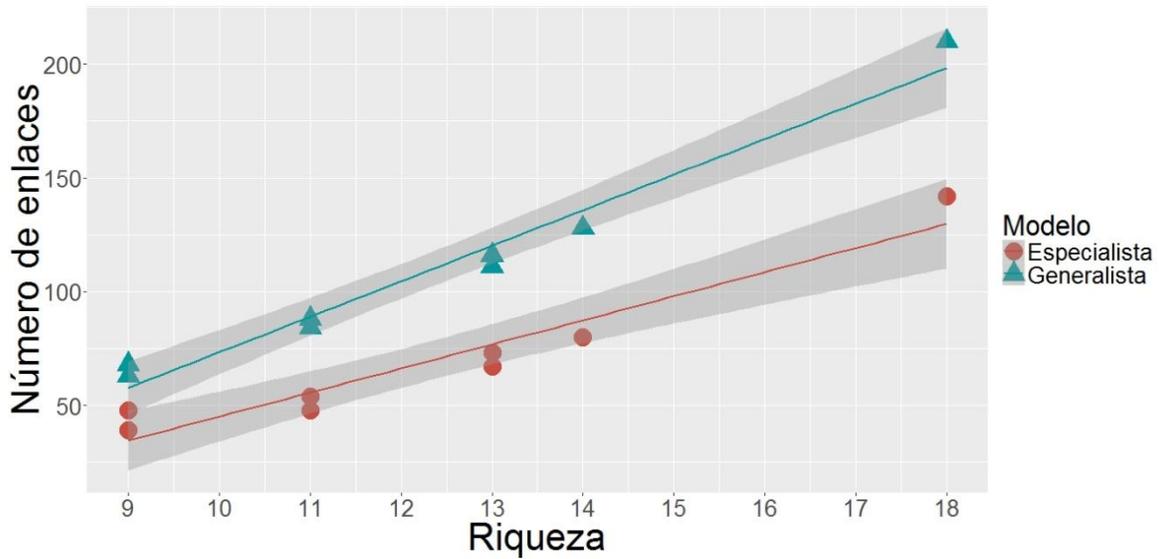


Figura 8. Variación del número de enlaces en función de la riqueza de especies en el sistema de cuevas anquihalinas Ox Bel Ha Q. Roo. Valores de correlación: modelo generalista: $s=3.067$, $P<0.05$; modelo especialista: $s=1.513$, $P<0.05$

7.3. Niveles tróficos y omnivoría

Con base en los valores obtenidos de la red “Total” (Fig. 9) y en el nivel trófico promedio (Fig. 10), se encontró que las especies del sistema Ox Bel Ha llegan a repartirse en tres niveles tróficos diferentes. Las especies con hábitos filtradores como los camarones *Typhlatya* spp., *A.cenotensis* y *T. unidens* así como una de las especies omnívoras, el isópodo *Metacirolana mayana* se ubicaron en el segundo nivel trófico en ambos modelos. Por otra parte, las demás especies omnívoras, *H. mexicana* y *C. anops* se ubicaron entre el segundo y tercer nivel trófico en los modelos especialista y generalista, respectivamente. En el caso de las especies carnívoras *B. yucatanensis*, *X. tulumensis*, *C. morleyi*, *Mayaweckelia cenoticola*, *Tuluweckelia cernua*, *S. cokei* y *S. holthuisi*, estas se ubicaron por encima del tercer nivel trófico en ambos en ambos modelos. En estas últimas especies, los valores promedio más altos se obtuvieron en el modelo especialista (Fig. 10).

Tabla 4. Nombre de los nodos y sus respectivas etiquetas.

| Nodo | Etiqueta |
|--|-----------------|
| <i>Xibalbanus tulumensis</i> | Xtu |
| <i>Typhlatya mitchelli</i> | Tmi |
| <i>Typhlatya pearsei</i> | Tpe |
| <i>Typhlatya</i> sp. | Tsp |
| <i>Tulumella unidens</i> | Tun |
| <i>Creaseriella anops</i> | Can |
| <i>Metaciroлана mayana</i> | Mma |
| <i>Creaseria morleyi</i> | Cmo |
| <i>Antromysis cenotensis</i> | Ace |
| <i>Stygiomysis holthuisi</i> | Sto |
| <i>Stygiomysis cokei</i> | Sco |
| <i>Calliasmata nohochi</i> | Cno |
| <i>Tuluweckelia cernua</i> | Tce |
| <i>Mayaweckelia ceniticola</i> | Mce |
| <i>Humpheysella mexicana</i> | Hme |
| <i>Balinella yucatanensis</i> | Byu |
| <i>Typhlasina pearsei</i> | Typ |
| <i>Ophisternon infernale</i> | Oin |
| Bacterias | Bac |
| Material orgánico particulado de la alberca | MOPA |
| Material orgánico particulado del suelo | MOPS |
| Material orgánico particulado de origen marino | MOPM |

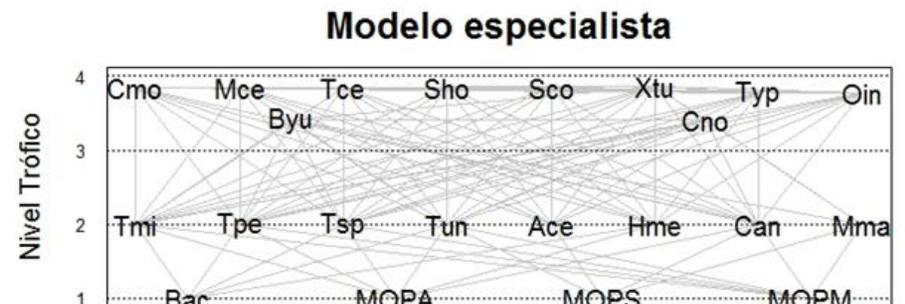
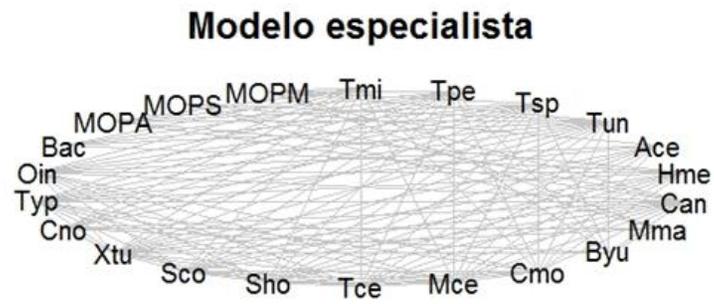
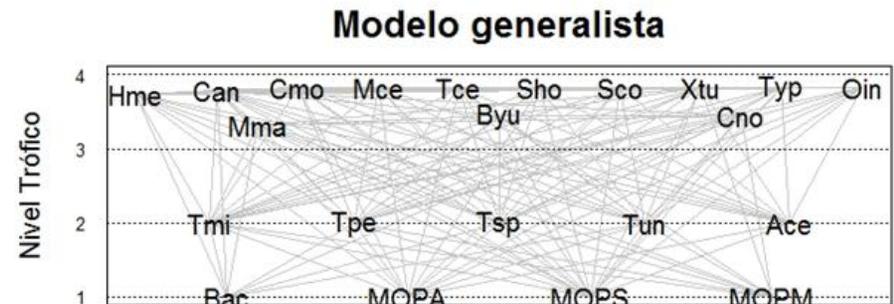
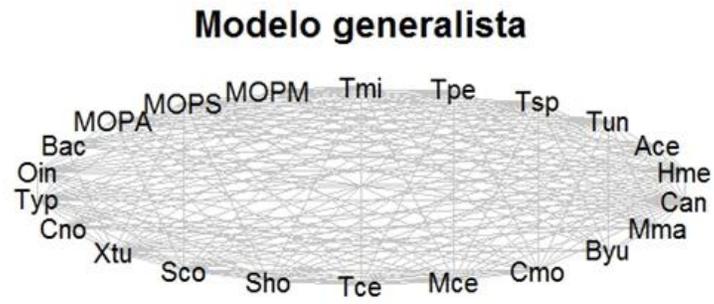


Figura 9. Redes tróficas (izquierda) y niveles tróficos (derecha) de las especies en el sistema de cuevas anquihalinas Ox Bel Ha Q. Roo usando un modelo generalista y uno especialista (ver Métodos). Las etiquetas se muestran en la Tabla 4.

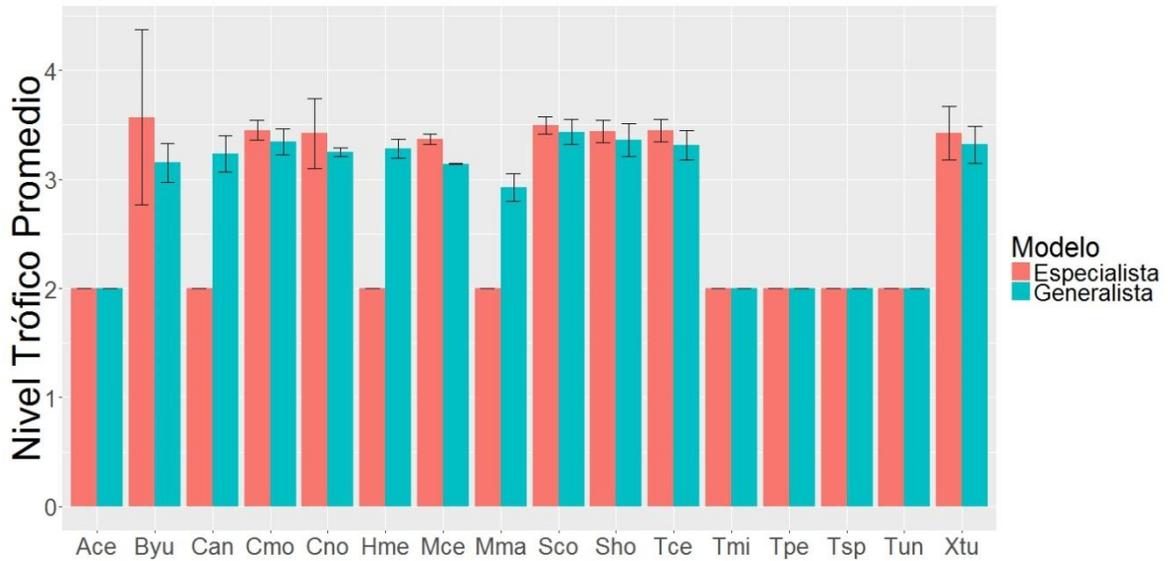


Figura 10. Nivel trófico promedio (\pm desviación estándar) de cada especie registrada en el sistema Ox Bel Ha. Q. Roo (ver Métodos). Las etiquetas de las especies se encuentran en la Tabla 4.

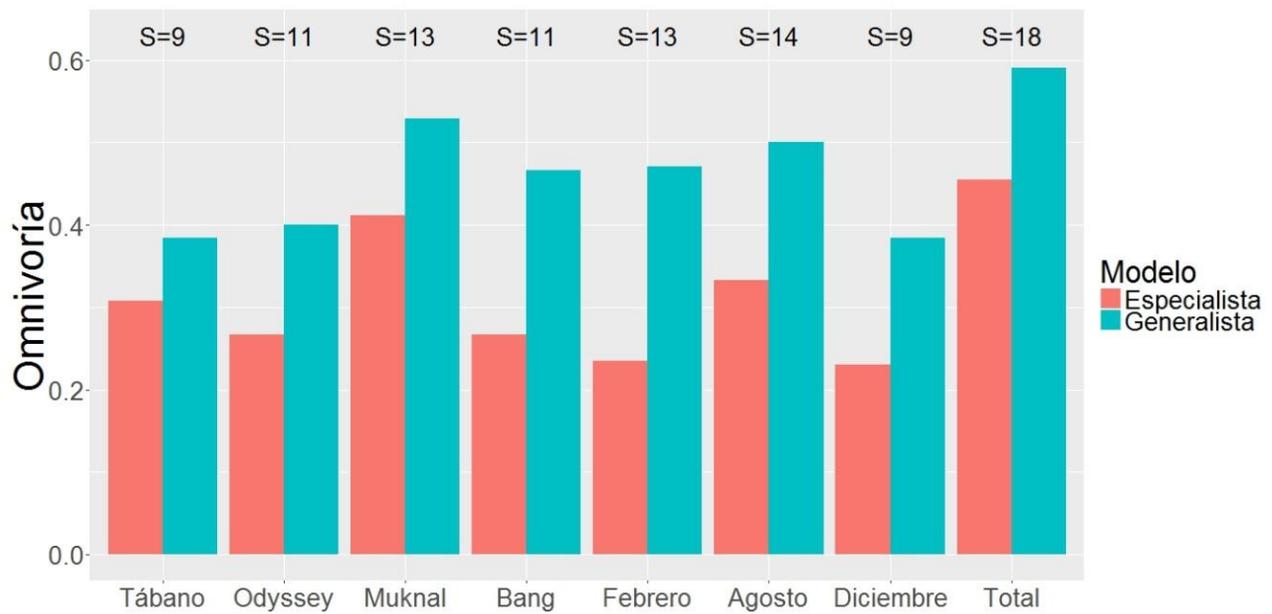


Figura 11. Proporción de omnívoros registrados en cada red espacial (izquierda) y temporal (derecha), así como el total. Los números arriba de las barras hacen referencia a la riqueza de especies (S).

Las redes del modelo generalista obtuvieron valores más altos de omnivoría que el modelo especialista (Fig. 11). En el modelo especialista el grado de omnivoría varió entre 0.231 y 0.45 mientras que en el modelo generalista los valores oscilaron entre 0.38 y 0.59.

7.4. Especies más importantes

En general, ambos modelos producen valores de centralidad diferentes entre sí, aunque la dispersión de los datos llega a ser parecida (Fig. 12). La mayoría de las especies (12 de 16) presentaron un valor *IIR* mayor o igual a uno y de este grupo solo cinco especies obtuvieron un valor igual a 3 (Fig. 13). Si bien, aunque existen diferencias entre los valores de centralidad de ambos modelos (Fig. 12) los valores *IIR* de cada especie son exactamente los mismos (Tabla 5).

Las especies que obtuvieron los valores de importancia relativa más altos (*IIR*=3), fueron los camarones *Typhlatya* spp., el termosbanáceo *T. unidens* y el isópodo *C. anops*. Las especies que siguen (*IIR*=2) fueron el mísido *A. cenotensis* y el ostrácodo *H. mexicana* (Tabla 5).

Tabla 5. Valores *IIR* para cada especie del sistema anquihalino Ox Bel Ha. Q. Roo.

| Especie | Valor <i>IIR</i> (Modelo Generalista) | Valor <i>IIR</i> (Modelo Especialista) |
|--------------------------------|---------------------------------------|--|
| <i>Creaseriella anops</i> | 3 | 3 |
| <i>Typhlatya mitchelli</i> | 3 | 3 |
| <i>Typhlatya pearsei</i> | 3 | 3 |
| <i>Typhlatya</i> sp. | 3 | 3 |
| <i>Tulumella unidens</i> | 3 | 3 |
| <i>Antromysis cenotensis</i> | 2 | 2 |
| <i>Humpheysella mexicana</i> | 2 | 2 |
| <i>Calliasmata nohochi</i> | 1 | 1 |
| <i>Mayaweckelia cenoticola</i> | 1 | 1 |
| <i>Stygiomysis cokei</i> | 1 | 1 |
| <i>Tuluweckelia cernua</i> | 1 | 1 |
| <i>Xibalbanus tulumensis</i> | 1 | 1 |

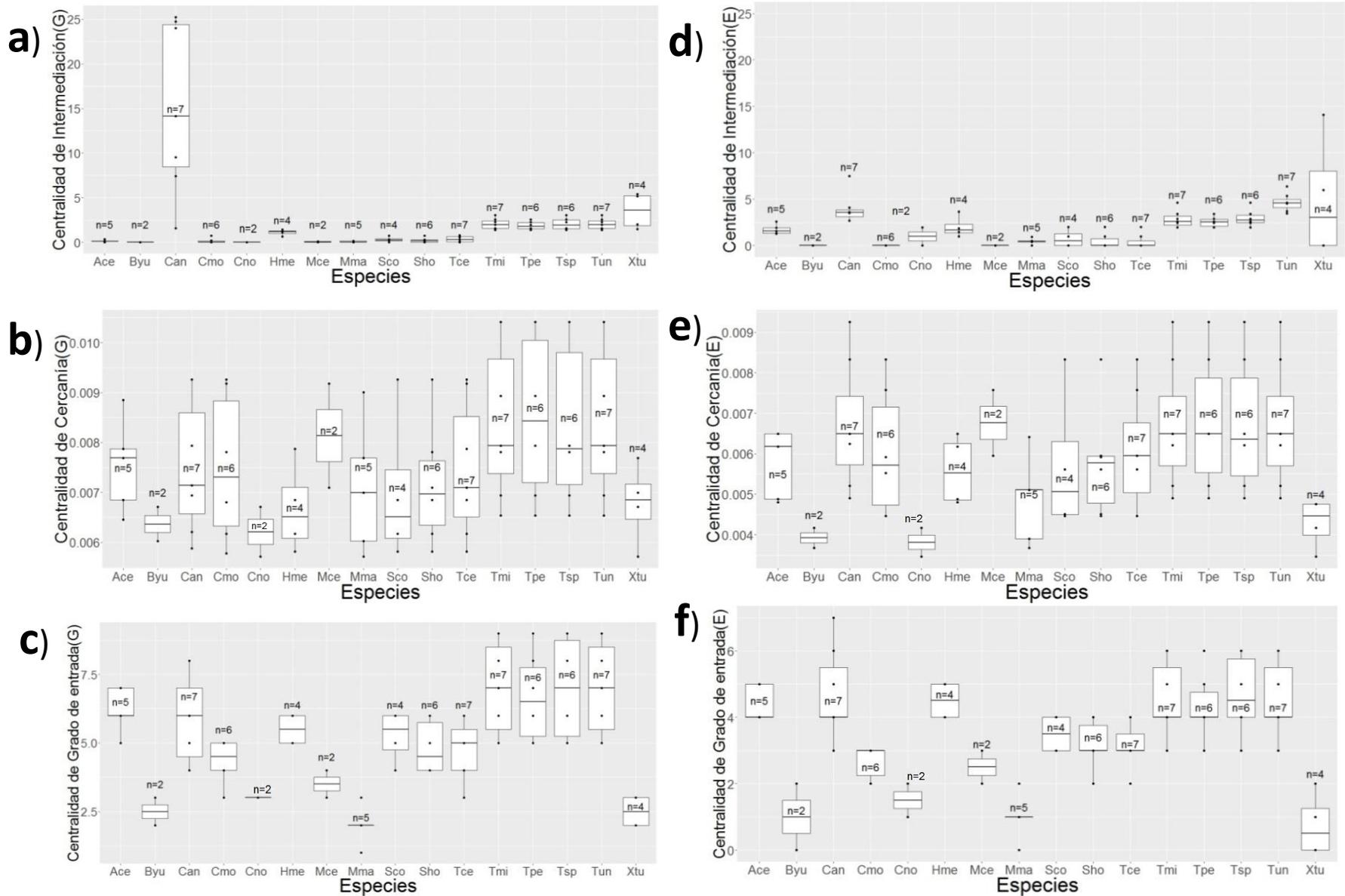


Figura 12. Diagrama de caja de los valores de centralidad de cada especie registrada en el sistema Ox Bel Ha. Las letras a), b) y c) se refieren al modelo generalista mientras que d) e) y f) al especialista (ver Métodos). Para cada especie se incluyen los puntos extremos, el número de muestra y la mediana. Las etiquetas de las especies se encuentran en la Tabla 4.

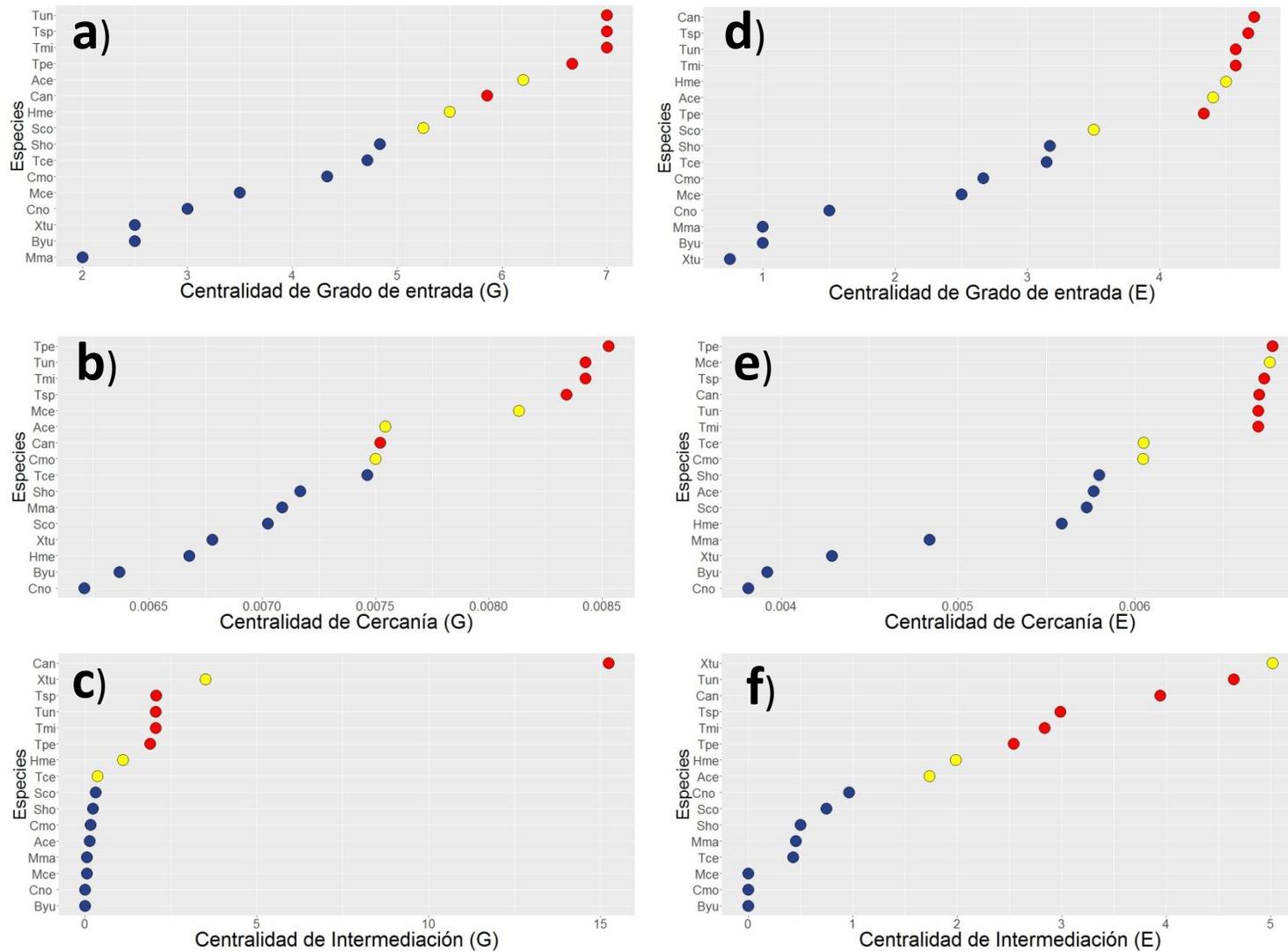


Figura 13. Centralidad promedio de cada especie del sistema Ox Bel Ha bajo los modelos generalista (a,b,c) y especialista (d,e,f) (ver Métodos). Los puntos azules representan a las especies con valores *IIR* por debajo de la mediana, mientras que los colores cálidos a los que se encuentran por encima. El color rojo denota a las especies con valor *IIR* igual a 3. Las etiquetas de las especies se encuentran en la Tabla 4.

7.5. Pérdida aleatoria de especies

En las redes del modelo generalista no ocurrieron extinciones secundarias, por lo que los valores de robustez siempre tuvieron un valor de 0.5 y se obtuvo una desviación estándar igual a cero; por otro lado los valores de robustez del modelo especialista variaron entre 0.469 y 0.499, siendo Muknal la red menos robusta (Fig. 14). Los valores de robustez del modelo especialista obtuvieron un promedio de 0.494 y una desviación estándar de 0.0102.

Excepto por Muknal, las redes no se ven muy afectadas al perder el 50% de la riqueza inicial, por lo que en general, el efecto de las extinciones secundarias empieza a ser perceptible gráficamente sólo hasta que se pierde arriba del 60% de la riqueza inicial o más (Fig.15). En el caso de la resistencia, para el modelo especialista los valores variaron entre 6.1 (~6) y 8.9 (~9) (Fig.16).

Los valores de resistencia mostraron ser normales (prueba de Shapiro- Wilk: modelo generalista $P=0.37$; modelo especialista $P=0.375$) y no tener varianzas significativamente diferentes (prueba Levene: $P=0.922$). No se encontraron diferencias significativas entre los valores de resistencia de ambos modelos ($t=-0.086$, g.l.=14, $P=0.933$).

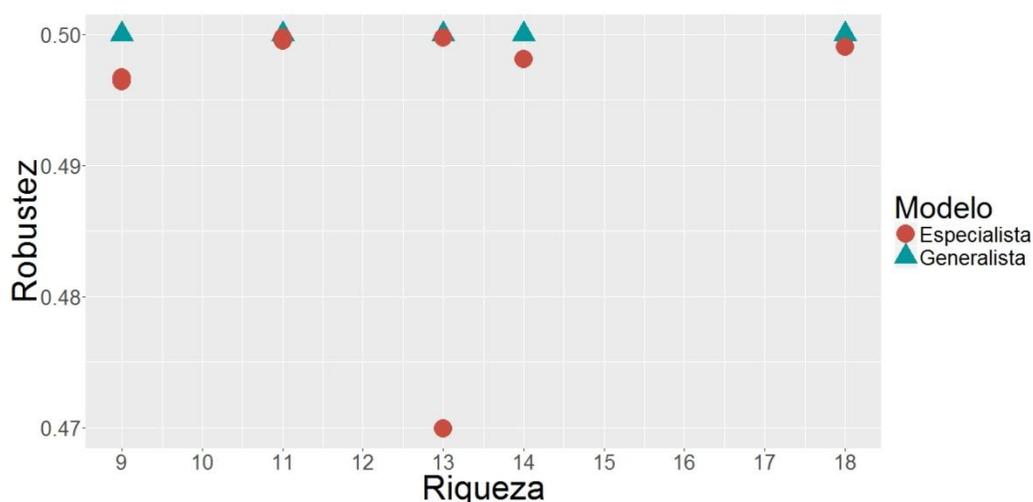
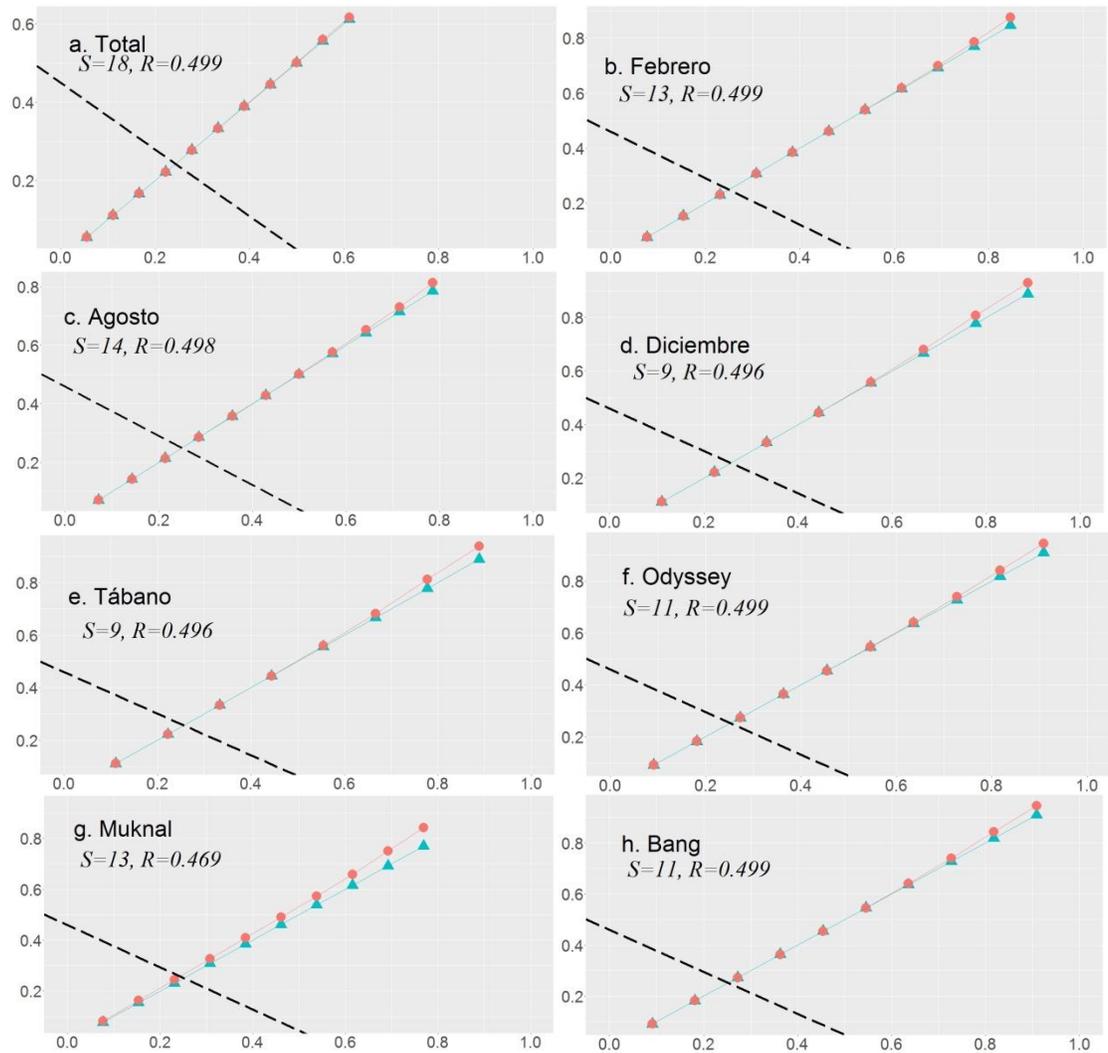


Figura 14. Valores de robustez y riqueza de especies de las redes tróficas formadas de la composición de especies del sistema anquihalino Ox Bel Ha. Q. Roo (ver Métodos).

Proporción de especies extintas



Proporción de especies removidas

Figura 15. Extinciones secundarias resultantes de las redes en los modelos generalista y especialista (ver Métodos). Se muestran la riqueza de especies (S) y los valores de robustez calculados para cada red (R). Las líneas punteadas muestran los puntos a los cuales hay una proporción de extinciones \geq al 50% de la riqueza de especies inicial (extinciones primarias más las secundarias).

Acotaciones

 Modelo generalista

 Modelo especialista

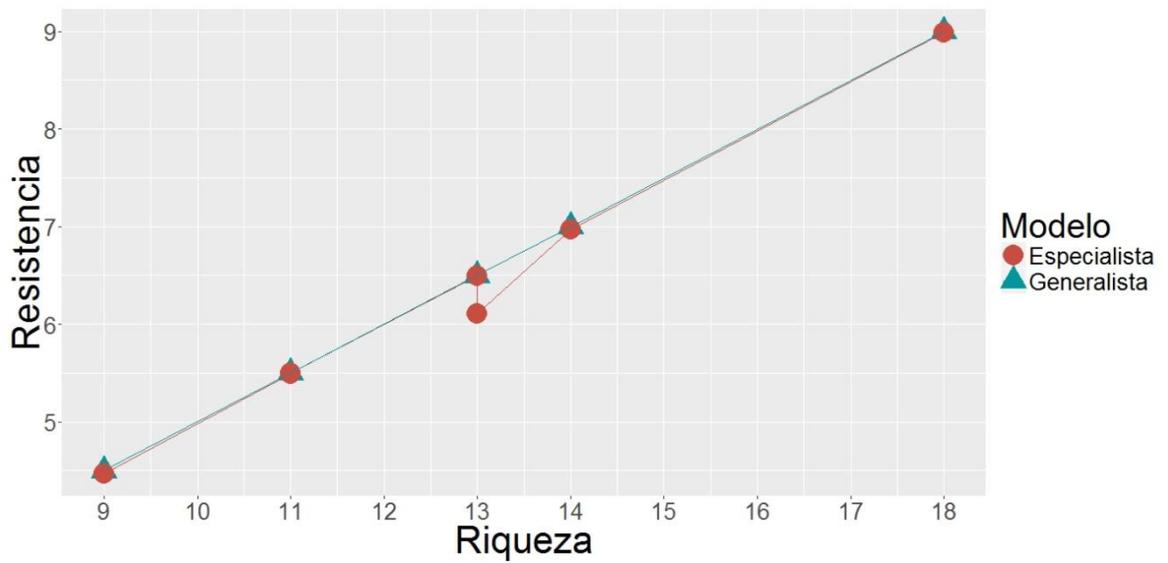


Figura 16. Valores de resistencia y riqueza de especies de las redes tróficas formadas de la composición de especies del sistema anquihalino Ox Bel Ha. Q. Roo (ver Métodos).

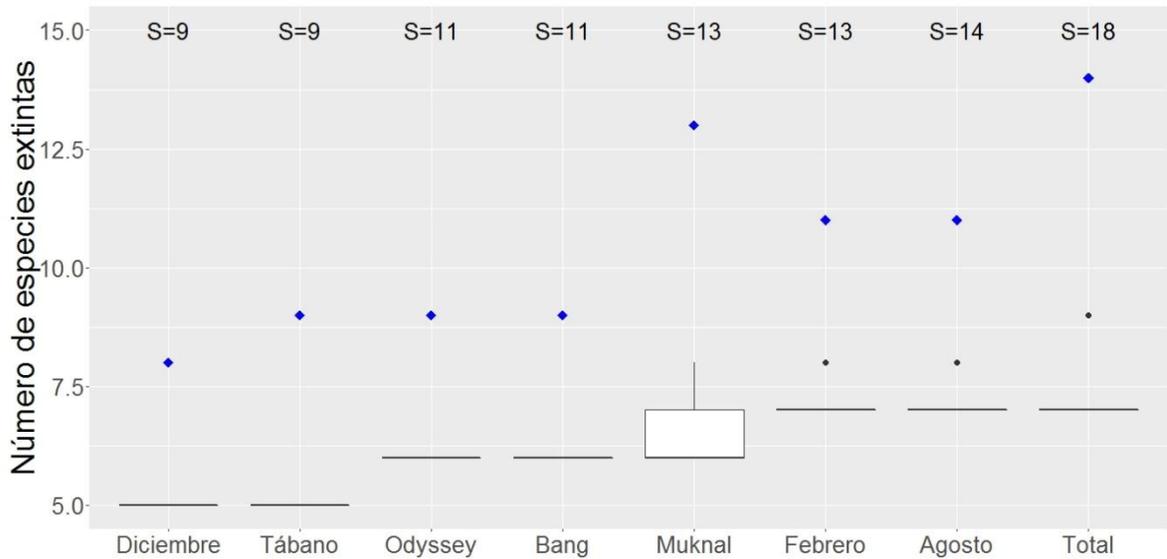


Figura 17. Comparación entre el número de especies extintas bajo la pérdida aleatoria y dirigida registradas en cada red (ver Métodos), los rombos azules representan el número de especies extintas de forma dirigida, mientras que las cajas la variación obtenida por pérdida aleatoria. Los números de arriba hacen referencia a la riqueza de especies (S). Las redes se ordenaron por riqueza de menor a mayor.

7.6. Pérdida dirigida de especies

Debido a que el modelo generalista no presentó extinciones secundarias, las simulaciones de pérdida dirigida de especies se realizaron en el modelo especialista.

La pérdida dirigida siempre produjo un número de extinciones mayor de lo que tiende a producir la aleatoria (Fig. 17). Las extinciones tienden a disminuir conforme aumenta la riqueza de especies (Fig. 18). Se determinó que sólo la proporción de pérdida aleatoria de especies presenta una distribución normal, (prueba Shapiro-Wilk: proporción de pérdida de especies aleatoria, $P=0.013$; proporción de pérdida de especies dirigida, $P=0.0758$). Se encontró que existe una correlación negativa entre la riqueza y la proporción de especies extintas sin importar si las especies se retiran de forma dirigida o aleatoria, sin embargo esta correlación solo es significativa en la pérdida aleatoria (pérdida de especies dirigida: $s=138.626$, $\rho=-0.65$, $P>0.05$; pérdida aleatoria de especies: $s=163.431$, $\rho=-0.945$, $P<0.05$; Fig. 18).

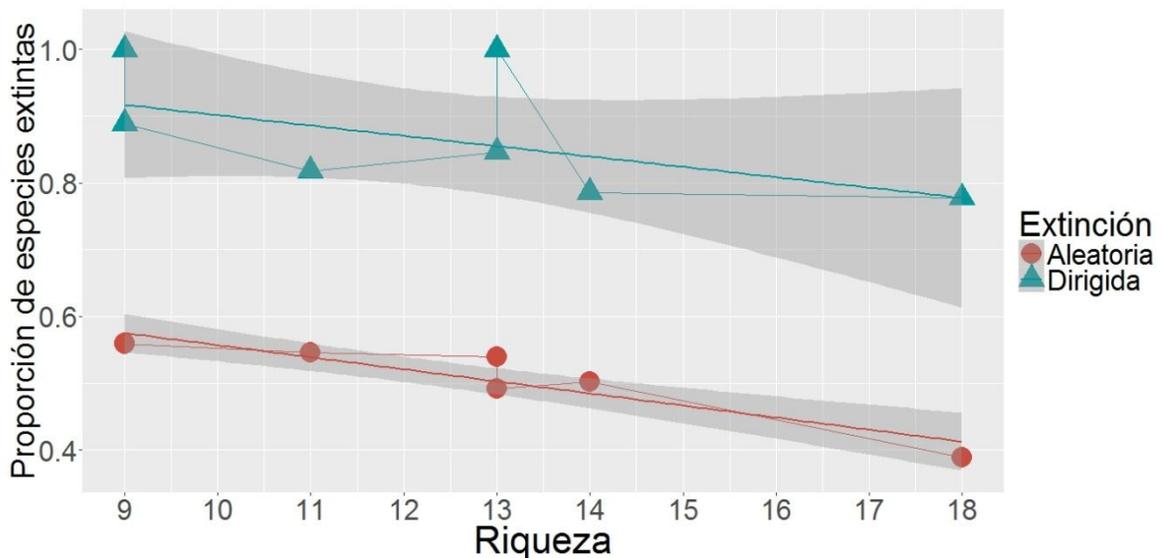


Figura 18. Variación proporción de especies extintas en función de la riqueza de especies en el sistema de cuevas anquihalinas Ox Bel Ha Q. Roo. Valores de correlación: pérdida dirigida de especies: $s=138.626$, $\rho=-0.65$, $P>0.05$; pérdida aleatoria de especies: $s=163.431$, $\rho=-0.945$, $P<0.05$

VIII. DISCUSIÓN

8.1. Características de las redes

En general, son relativamente pocos los estudios referentes a la estructura de las redes tróficas en sistemas subterráneos si se considera la gran diversidad de redes tróficas que se han analizado (Pimm, 1982; Culver, 1984; Dunne *et al.*, 2002; Williams y Martínez, 2004). Culver (1994) sintetizó datos estructurales y funcionales de un par de redes tróficas de sistemas subterráneos y las comparó con otras de diferentes ambientes reunidas por Pimm (1982). Según esta revisión, las redes tróficas de sistemas subterráneos tienen un número menor de niveles tróficos, un nivel de compartimentación mayor y paradójicamente un nivel de omnivoría menor con respecto a otros ambientes. Aparentemente, el reducido número de niveles tróficos limita la omnivoría por definición (Culver, 1984) (ver Método).

Dependiendo de la comunidad y del ambiente, el número de niveles tróficos suele ser menor a seis (Elton, 1927) y suele oscilar entre tres y cinco (Pimm, 1982; Williams y Martínez, 2004). Si se comparan las características de las redes tróficas del sistema Ox Bel Ha con otras superficiales (Anexo 3), se observa un patrón similar a lo encontrado por Culver (1984), aunque no es exactamente igual. Efectivamente el número de niveles tróficos es parecido al de otras comunidades subterráneas y suele ser menor a lo que encontramos en otro tipo de comunidades (Pimm, 1982; Williams y Martínez, 2004). Sin embargo es posible encontrar comunidades en ambientes superficiales que tienen un número de niveles tróficos y grado de omnivoría menores.

Las comunidades incluidas en el Anexo 3 son una pequeña muestra de algunos ambientes superficiales y subterráneos. En ambientes superficiales, el número de niveles tróficos también puede llegar a limitarse debido a que existe más de una determinante del tamaño de cadenas tróficas (Post, 2002); por ejemplo en el caso del río Broadstone existen pocos vertebrados debido al nivel de acidez (pH, 4.7–6.6) y esto genera un efecto directo en el número de niveles tróficos observables y por ende en la omnivoría (Woodward y Hildrew, 2001; Woodward *et al.*, 2005).

Para poder determinar patrones generales en sistemas subterráneos y superficiales, es necesario incluir un número mayor de redes. En general, los resultados sobre las

características de las redes obtenidas en este trabajo son congruentes con las observaciones de Culver (1984) para ambientes subterráneos, lo cual apoya el realismo de los modelos generados.

8.2. Niveles tróficos

Se encontró que el número de niveles tróficos calculado para el sistema Ox Bel Ha oscila entre dos y tres niveles, siendo lo esperado para lo que deberíamos encontrar en un sistema anquihalino (Pohlman *et al.*, 1997; Álvarez *et al.*, 2000).

El principal problema para calcular los niveles tróficos con el método nivel trófico de promedio de presa, es el esfuerzo necesario para identificar las especies y las interacciones dentro de un ecosistema, pero a pesar de eso es bastante práctico gracias a que, 1) el cálculo de los niveles tróficos se realiza a partir de la estructura de la red y 2) puede ser utilizado aún en situaciones donde no se cuenta con información sobre la fuerza de la interacción o estimados de flujo de energía entre las especies (Williams y Martínez, 2004).

A pesar de que existen muchas ventajas al utilizar otros métodos como lo son modelos isotópicos y el análisis del contenido estomacal para calcular niveles tróficos, también existen desventajas. En el caso de los isótopos estables, estos acuñan datos muy útiles como la asimilación pero en algunas ocasiones pueden ser difíciles de interpretar debido a la gama de supuestos analíticos y a la variabilidad en los cocientes isotópicos al nivel trófico basal (Post, 2002; Williams y Martínez, 2004). Por otra parte, el análisis de contenido estomacal puede describir por sí sólo las relaciones entre especies fácilmente, pero es posible confundirse debido a que los componentes de la dieta pueden no asimilarse de forma equitativa y por ende no necesariamente tienen el mismo aporte a la biomasa del consumidor (Williams y Martínez, 2004), además de que no siempre es fácil describir el contenido estomacal de organismos de talla pequeña (Muñoz *et al.*, 2009). El método NTPP típicamente estima los mismos niveles obtenidos por otros métodos donde se incluye el flujo de energía, por lo que muestra ser un buen método complementario a los dos anteriores (Williams y Martínez, 2004). Probablemente, la virtud principal de calcular niveles tróficos usando la topología de las redes es que permiten incluir un gran número de

especies, lo cual permite hacer gran cantidad de inferencias a nivel de comunidad o ecosistema.

Este trabajo mostró concordancia entre los niveles tróficos registrados por la isotopía y el método de NTPP; aunque existen algunas diferencias, si no se toman en cuenta los recursos basales, el número de niveles tróficos son los mismos obtenidos por Pohlman *et al.*, (1997) y Torres-Talamante (2009), por lo tanto se considera que los resultados son complementarios entre sí. Debido a lo anterior, también se considera que los modelos generados describen la realidad satisfactoriamente y por ende se validan parcialmente los modelos generados.

8.3. Especies clave

Desde el punto de vista ecológico, los índices de centralidad hacen visibles a grupos de especies que debido a su posición topológica dentro de la red funcionan como cuellos de botella en el traslado de energía desde los recursos basales a los depredadores tope (Jordán *et al.*, 2006; Allesina *et al.*, 2006). Esta definición de especie clave es distinta a la propuesta inicialmente por Power *et al.*, (1996), debido principalmente a que bajo un enfoque topológico, se enfatiza el hecho de que algunas especies son puentes clave en el paso de energía (Jordán *et al.*, 2006; Allesina *et al.*, 2006), mientras que en la definición original, se enfatiza el hecho de que el impacto de algunas especies en el ecosistema no depende necesariamente de su abundancia (Power *et al.*, 1996).

Los resultados obtenidos sobre la extinción dirigida de especies, corroboran desde un punto de vista teórico que las especies con indicador de importancia relativa más altos son importantes para el mantenimiento de la red trófica (Fig. 17). Las principales características de las especies clave ($IIR > 1$) son: 1) que se encuentran ubicadas en el segundo nivel trófico y 2) son representantes de la capa de agua dulce. De este grupo, específicamente las especies que obtuvieron los valores más altos ($IIR = 3$) fueron aquellas con la capacidad de ocupar ambas capas de agua (dulce y salada).

Estos resultados reflejan el papel y la importancia que tienen las especies en el traslado de energía desde la superficie a la parte más interna de las cuevas inundadas.

Debido a que gran parte de los recursos se obtienen de forma alóctona desde la parte superficial (Pohlman *et al.*, 1997), éstos deben viajar un largo trayecto a través de los pasajes subterráneos. Los consumidores primarios presentes en la capa de agua dulce son capaces de transportar la energía desde la parte superficial del sistema a las partes más internas (Polis *et al.*, 1997). Gracias a lo anterior, la energía puede hacerse disponible para otros organismos que están restringidos a la capa de agua salada y a otras zonas de difícil acceso, por lo tanto es lógico que especies que sean capaces de habitar ambas capas de agua (dulce y salada) como lo son los camarones átydos *Typhlatya* spp., el termosbanáceo *T. unidens* y el isópodo *C. anops* obtuvieran los valores *IIR* más altos.

La capa de agua dulce de los sistemas anquihalinos es vulnerable debido al crecimiento urbano, el cambio de uso de suelo y la contaminación (Escobar-Briones y Torres-Talamante, 2005). Según los resultados obtenidos en este estudio, la alteración de la funcionalidad de la capa de agua dulce afectaría directamente a toda la red trófica; la extinción de las especies de esta capa condujo generalmente a la pérdida total de la red (Fig.17). En este sentido es posible que si se alterara el transporte de material orgánico, disminuyera el nivel del acuífero o llegasen a modificarse las condiciones físico-químicas de esta parte, los efectos pudieran expandirse verticalmente y ser observables al menos a un nivel local.

Otro detalle interesante que hay que hacer notar es que las especies con los valores *IIR* más altos son también algunos de los grupos más abundantes del sistema Ox Bel Ha (Benítez-León, 2014). Se tiene la hipótesis de que la estructura de las comunidades de los sistemas subterráneos de la península de Yucatán es directamente afectada por la proporción de MOPS/MOPA ya que posiblemente determina la dominancia de alguno de los camarones filtradores *T. mitchelli* o *A. cenotensis* (Pohlman *et al.*, 2000). Debido a que estas dos especies suelen ser muy abundantes y a que son fuertemente depredadas por una gran variedad de organismos, se ha hipotetizado que son de gran importancia para las comunidades en las que habitan (Chávez-Solís, 2015). Si bien en este estudio no se tomaron en cuenta los datos de la abundancia de las especies, los resultados obtenidos son concordantes y complementarios a lo discutido en la literatura.

8.4. Robustez y riqueza de especies

Las tramas tróficas de los cenotes son consideradas como frágiles y fácilmente alterables en los niveles tróficos superiores (Schmitter-Soto *et al.*, 2002b). Sin embargo, debido a que los valores de robustez calculados en las redes tróficas del sistema Ox Bel Ha fueron cercanos al máximo (entre 0.46 y 0.5) y a que los modelos generalista y especialista no mostraron diferencias significativas entre los valores de resistencia, se muestra que el número de extinciones secundarias es bajo y no significativo al perder el 50% de la diversidad inicial.

Los factores que determinan la fragilidad de las redes tróficas en los ecosistemas son diversos y aún no están completamente comprendidos (Dell *et al.*, 2006). Desde el punto de vista estructural, los patrones no aleatorios de la estructura de las redes tróficas se forman cuando las combinaciones de especies inestables fallan en persistir, creando un limitado grupo de combinaciones que pueden ser concebidas en la naturaleza (Lawton, 1989). La robustez es una medida estandarizada que permite comparar redes de diferentes tamaños ya que se expresa en términos de proporciones de especies extintas (Dunne *et al.*, 2002). Desde un enfoque topológico, este concepto describe como la arquitectura de las redes determina su capacidad de persistir a perturbaciones mediadas por fuerzas ascendentes (Dunne *et al.*, 2002; Dobson *et al.*, 2009).

Un estudio realizado por Dunne *et al.*, (2004), calculó la robustez de 19 redes tróficas pertenecientes a diferentes ambientes. Según lo encontrado, la mayoría de los valores oscilaron entre 0.36 y 4.7. Al compararlas con las redes tróficas del sistema Ox Bel Ha, se muestra que teóricamente las redes son bastante robustas, al menos desde un enfoque topológico.

Es posible que la arquitectura de las redes del sistema Ox Bel Ha sea más robusta debido principalmente a que en sistemas subterráneos puede llegar a existir un alto grado de redundancia funcional. Según Gibert y Deharveng (2002), la tendencia a las estrategias oportunistas y generalistas impuesta por la irregularidad y la escasez de alimento, promueve la evolución de características directamente relacionadas al mejoramiento de la detección de alimento, la resistencia a la inanición y en la ampliación de la dieta. Como resultado, aumenta la redundancia funcional entre especies y en las comunidades subterráneas es posible observar varios taxa que juegan un mismo papel en el mantenimiento y la regulación de los procesos ecosistémicos.

En sistemas subterráneos, la baja disponibilidad de recursos incrementa el traslape en su uso por parte de las especies, como resultado se restringe directamente el número de niveles tróficos y de esta forma, sí el número de especies se incrementa es más probable que se incremente la redundancia funcional (Gibert y Deharveng, 2002; Post, 2002). En este sentido, sí una especie se pierde es más fácil que los depredadores puedan suplirla con otra y de esta manera se preserve la integridad de la estructura de la red trófica gracias.

Según se observó, la variación en los valores de robustez de las redes del sistema Ox Bel Ha es poca ($\bar{x} = 0.949$, $s = 0.01$) (Fig. 14) por lo que se consideró que en general las redes tienden a ser igual de robustas estructuralmente. Debido a este hecho, se infiere que la rapidez con la que una red tiende a perderse llega a depender más de la riqueza de especies (Fig. 16) que de la estructura.

A la fecha, existe una discusión sobre qué componentes de la diversidad generan un mayor impacto sobre el funcionamiento de procesos ecológicos (p. ej. el movimiento de nutrientes y de materia orgánica que mantiene a los ecosistemas funcionando) (Huston, 1997; Huston y McBride, 2001). Desde las últimas dos décadas, se ha generalizado que la riqueza por sí sola puede influenciar significativamente la funcionalidad de los ecosistemas (Worm y Duffy, 2003). Sin embargo, también se ha encontrado que la composición de especies es factor de igual importancia, especialmente en procesos relacionados a la productividad de los ecosistemas (Wardle *et al.*, 1999; Wardle, 2002).

En general, se considera que ambos componentes determinan conjuntamente la estructura, la función y la estabilidad de los ecosistemas (Worm y Duffy, 2003). Es posible que la composición de especies tenga un efecto debido a que ciertos grupos de especies han mostrado fungir como pilares funcionales en el mantenimiento de los procesos ecológicos (especies clave), mientras que el efecto observado de la riqueza de especies resulte principalmente por la facilitación y la complementariedad del nicho entre especies (Mulder *et al.*, 2001; Loreau y Hector, 2001; Loreau *et al.*, 2003).

Según lo encontrado en estos resultados, es posible que la redundancia funcional y la riqueza de especies sean los factores más determinantes en el mantenimiento de la red trófica desde un punto de vista estructural. A pesar de esto, debido a que la red “Muknal”

presentó un valor de robustez menor al de otras con el mismo número de especies (Fig. 15), se muestra que la composición también puede llegar a ser muy relevante, especialmente si el número de especies es bajo a nivel local y existe poca dispersión a lo largo de todo el ramal. Debido a todo lo anterior, se considera que la riqueza podría ayudar a evitar que ocurran extinciones secundarias y se mantenga la estructura de la red trófica, aunque se observó que este efecto se pierde si se remueven directamente ciertas especies (Fig. 17).

8.5. Importancia de la conectividad hidrológica y la dispersión

Es posible que una de las causas de que exista poca variación en los valores de robustez ($\bar{X} = 0.949$, $s = 0.0102$) sea debido a que la alta dispersión de las especies entre localidades provoque que la diversidad tienda a ser homogénea a lo largo de todo el ramal y por tanto las redes tiendan a compartir propiedades funcionales. De esta manera, la conectividad hidrológica podría estar jugando un papel importante en el mantenimiento de la red trófica y la conservación de especies del sistema anquihalino Ox Bel Ha.

Las redes tróficas en la naturaleza se desarrollan a través de un proceso estructuración y acoplamiento dinámico, es decir que conforme se añaden nuevas especies a la comunidad, se generan nuevas interacciones tróficas que modifican directamente la conformación de las redes y por ende, estos cambios también modifican el monto y el flujo de energía (Fahimipour y Hein, 2014).

Estudios teóricos sobre el ensamble de comunidades biológicas sugieren que las características estructurales son fuertemente afectadas por la tasa de colonización (Yodzis, 1981; Post y Pimm, 1983). En el caso de las redes tróficas, este tipo de estudios muestran que la tasa de dispersión tiene una fuerte influencia en la conformación de la topología (Pillai *et al.*, 2011; Fahimipour y Hein, 2014), la distribución de las fuerzas de interacción de especies per cápita (Pawar, 2009) y la distribución de la abundancia de las especies (Solé *et al.*, 2002).

El arreglo estructural de las comunidades, se genera debido al proceso continuo y secuencial de como ocurren las invasiones y las extinciones de especies (Moyle y Light, 1996). Lo encontrado en estudios teóricos sugiere, que en las redes tróficas dicho arreglo es modificado en la medida que reciban especies inmigrantes de fuentes externas de

colonización y ocurran los ciclos de extinción (Steiner y Leibold, 2004; Pawar, 2009; Holt, 2010). Bajo este enfoque, las extinciones que pueden llegar a desacoplar las interacciones en una red trófica son capaces de compensarse por el arribo de nuevos individuos con los cuales se conforman otras nuevas (Rooney *et al.*, 2008; Holt, 2010).

En el caso de Ox Bel Ha, debido a que la conectividad hidrológica del sistema muestra ser alta (Benítez-León, 2014), es posible que el recambio constante de especies entre localidades ocasione que la funcionalidad de las redes sea poco variable a lo largo de todo el ramal y que por ende, esta tienda a comportarse como una metacomunidad. De forma general, una metacomunidad se define como un grupo de comunidades locales que se encuentran conectadas por la dispersión de las especies (Wilson, 1992; Holyoak *et al.*, 2005).

En una metacomunidad, la magnitud de la influencia de la dispersión y de la tasa de colonización en las interacciones depende de la escala espacial, de la variación ambiental y de las tasas relativas de dispersión de cada especie. Si las tasas de dispersión son muy altas, la diversidad y las interacciones tenderán a repartirse de manera homogénea, creando de así una comunidad espacialmente grande y bien distribuida (Karevia, 1990; Holt y Hoopes, 2005), similar a como parece ocurrir en el sistema anquihalino Ox Bel Ha (Benítez-León, 2014). De forma contraria, si la tasa de dispersión es muy baja las únicas especies que se esperarían encontrar son aquellas que pueden persistir basados en las condiciones ambientales locales, como lo son las condiciones abióticas y las interacciones interespecíficas (Karevia, 1990; Holt y Hoopes, 2005). En este sentido, si llegasen a ocurrir perturbaciones de forma ocasional y estocástica, la comunidad podría reestructurarse por el arribo sucesional de especies de localidades aledañas (Drake, 1990; Holt y Hoopes, 2005).

Sin embargo, aunque no parece haber fragmentación en el sistema Ox Bel Ha, es necesario considerar que la importancia de la conectividad entre localidades de sistemas subterráneos puede llegar a ser cuestionable debido al nivel de oligotrofia (Gibert y Deharveng, 2002). En general, a pesar de que en sistemas subterráneos (especialmente terrestres) se puedan sostener grandes poblaciones de invertebrados debido a que el aporte de energía puede ser relativamente permanente a nivel local (p. ej. guano de murciélago, acarreamiento de material por inundaciones), los recursos se encuentran desigualmente

distribuidos. Estas “islas” de recursos actúan como parches que suelen ser rodeadas por desiertos que limitan severamente la vida. La mayor parte del espacio subterráneo es oligotrófico y las poblaciones espaciadas (Gibert y Deharveng, 2002).

A pesar de lo anterior, el ensamble de comunidades de crustáceos ha sido reportado previamente en ríos subterráneos donde se ha observado la gran importancia que tiene el arribo secuencial de las especies sobre la dinámica de las interacciones (Bechler, 1985). Los resultados obtenidos por Benítez-León (2014), sugieren que las especies encontradas a lo largo de todo el ramal pertenecen realmente a un mismo conjunto y que por eso es muy probable que estén interactuando entre sí. Debido a esto, se considera que el aislamiento generado por la oligotrofia no restringe completamente la dispersión entre localidades y que por ende, ésta puede llegar a ser junto con la conectividad del hábitat una determinante de gran impacto en el mantenimiento de la red trófica y de importancia para la conservación de las especies.

La conservación de la biodiversidad compromete a proteger especies, áreas geográficas, ecosistemas, funciones y procesos (Simberloff, 1998). La conectividad y el tamaño del hábitat se relacionan con la vulnerabilidad de las especies en diferentes aspectos ecológicos y genéticos (Meffe y Carroll, 1997). Desde el punto de vista demográfico, entre más pequeña y menos continua sea la distribución de una especie, es más vulnerable a las variaciones estocásticas en su demografía y a la destrucción intencional de su hábitat, especialmente si es una especie que es poco abundante a nivel local (Meffe y Carroll, 1997), tal como suele ocurrir en especies estigobiontes de sistemas anquihalinos (Sket, 1996; Escobar-Briones y Torres-Talamante, 2005) y en otros organismos restringidos a hábitats subterráneos (Reed y Blackwell, 2014). Además a nivel comunitario, se ha observado que a mayor tamaño del ecosistema se incrementa el tamaño de las cadenas tróficas (Post *et al.*, 2000; Post, 2002), por lo que la dimensión espacial se consideran como un factor importante que en muchos casos determina la supervivencia de las especies pertenecientes a niveles tróficos superiores (Rooney *et al.*, 2008).

El sistema kárstico y los cenotes de la península de Yucatán se encuentran limitados por fronteras espaciales y temporales, lo cual genera interacción entre las especies y un continuo reemplazo y sucesión, donde los pulsos de reclutamiento provienen de las aguas

subterráneas (Schmitter-Soto *et al.*, 2002b). La migración de especies puede llegar a permitir el intercambio de energía a lo largo del sistema donde por ejemplo, especies como los camarones filtradores puedan trasladarse a hábitats adyacentes y de esta manera hacerse disponibles para los depredadores de diferentes localidades o que en su defecto, ellos mismos migren en busca de presas (Polis *et al.*, 1997; Rooney *et al.*, 2008). En este sentido, si se pierde la continuidad del sistema anquihalino Ox Bel Ha es posible que se interrumpa el flujo de energía horizontal por parte de las especies y esto finalmente haga más vulnerable a los niveles tróficos superiores, siendo limitado aún más el tamaño de las cadenas y el número de niveles tróficos (Cohen y Newman, 1991; Post, 2000; Post, 2002).

Las especies que se encuentran a lo largo de todo el ramal del sistema Ox Bel Ha son: *S. holthuisi*, *C.anops*, *T.cernua*, *T. mitchelli* y *T. unidens* (Benítez-León, 2014), lo cual muestra que la dispersión entre localidades no está restringida necesariamente a un solo nivel trófico. Sin embargo se ha observado que la restructuración de redes tróficas y de ecosistemas tiende a ser desde los niveles tróficos basales hacia arriba debido a que las especies en niveles tróficos superiores, suelen ser más limitados por disponibilidad de recursos y por ende suelen ser más susceptibles al arribo sucesional (Thornton *et al.*, 1988, Thornton, 1996).

Con base en todo lo mencionado anteriormente, se considera que la conectividad y la dispersión de especies entre las localidades del sistema anquihalio Ox Bel Ha, podría aminorar los efectos de la ausencia de los recursos disponibles y esto a su vez permita el buen funcionamiento de los procesos ecológicos.

8.6. Consideraciones de los enfoques topológicos

El analizar solamente la topología de una red tiene virtudes y defectos (Eklöf y Ebenman, 2006). Desde una perspectiva de redes, la principal ventaja es que se basa en el uso de índices fáciles de interpretar que ayudan a definir, cuantificar y a entender cómo están conectados los subsistemas unos a otros, o dicho en otras palabras, determinar cómo se combinan las partes para formar un todo (Bodini *et al.*, 2009). El riesgo y alcance de las extinciones secundarias se aborda directamente con el análisis de las características estructurales y cómo se ven afectadas por la pérdida de diversidad (Dunne *et al.*, 2002;

Dunne *et al.*, 2004; Gilbert, 2009).

En cuanto a las desventajas, la principal es que no se toman en cuenta las interacciones derivadas de las fuerzas descendentes de la comunidad (Eklöf y Ebenman, 2006). Las extinciones secundarias reveladas por los análisis topológicos son de especies consumidoras que se desconectan completamente de los productores primarios o los recursos basales (extinción por fuerzas ascendentes) (Eklöf y Ebenman, 2006). En consecuencia, las posibles extinciones derivadas de las interacciones indirectas como por ejemplo cascada trófica, competencia aparente o coexistencia mediada por un depredador (Anexo 4) no se consideran y en este sentido el riesgo de extinción se subestima (Eklöf y Ebenman, 2006; Dunne y Williams, 2009). Otros problemas potenciales son que no toman en cuenta la fuerza de interacción ni la dinámica de la comunidad. En el caso que una especie pueda consumir dos recursos, se asume que ambos son consumidos en iguales proporciones y que son igual de importantes para el consumidor; si bien hay especies capaces de consumir muchas presas distintas, no necesariamente todas ocasionan el mismo efecto demográfico sobre el consumidor ni se asimilan de la misma forma (Williams y Martínez, 2004; Muñoz *et al.*, 2009).

En general, lo aplicable de los estudios de teoría de redes complejas a los de redes tróficas depende de si las descripciones topológicas capturan aspectos clave de las comunidades y ecosistemas tales como el flujo de energía, así como factores que regulan las poblaciones (Borer, 2002). Los enfoques topológicos pueden llegar a ser una buena opción debido a que cambian un tipo de “realismo” ecológico por otro. A pesar de ignorar la fuerza de interacción, la dinámica de la comunidad y las interacciones indirectas, se puede incluir un mayor número de especies, por lo que es posible generar estructuras más complejas y por ende topologías más realistas que simulen el flujo de energía, algo de lo que carecen los modelos dinámicos (Dunne y Williams, 2009).

Una pregunta central en la literatura referente a dinámica trófica es la naturaleza del control y la regulación de los recursos y la producción (Power, 1992). La ventaja de analizar la topología de las redes tróficas para estudiar sistemas anquihalinos, es que algunas de las características del sistema concuerdan en cierta medida con los supuestos. Según Gibert y Deharveng (2002) el estudio de los sistemas subterráneos ofrece pistas

únicas en el entendimiento del impacto relativo de las fuerzas ascendentes en otros sistemas debido a que la disponibilidad de recursos llega a ser muy limitante. Existe evidencia de que la escasez de alimento y la ausencia de productores primarios pueden ocasionar la pérdida o disminución de los depredadores (Gibert y Deharveng, 2002); en muchos de estos hábitats, los depredadores grandes (p.ej. peces y salamandras) están ausentes y los que predominan tienden a ser del tamaño de sus presas (Culver, 1994).

Con un alto grado de generalismo y debido a la escasez de los recursos, es muy probable que en la mayoría de los casos las especies presenten la misma dependencia a todos los recursos que utilicen (Gibert y Deharveng, 2002). Tal como se menciona en un aforismo hecho por Racovitza (1950), “los animales subterráneos son carnívoros por predilección, saprófagos por necesidad”. Al tratar lidiar con la escasez de alimento, las especies entran en un conflicto evolutivo donde la especialización en la obtención o el uso de algún un tipo particular de recurso (p.ej., presas vivas) puede ocasionar una reducción en la habilidad de utilizar otros. Paralelamente, ampliar la dieta puede reducir la eficiencia al tratar de obtener un tipo particular de alimento (Culver, 1994). Esta relación costo-beneficio finalmente termina por reducir la depredación y como consecuencia, las fuerzas ascendentes (en este caso, la dependencia al material orgánico alóctono o la disponibilidad de presas) tienen un mayor impacto sobre la diversidad de especies que las fuerzas descendentes (p. ej. competencia mediada por depredación), las cuales llegan a tener un papel subsidiario o nulo (Gibert y Deharveng, 2002).

Debido al carácter extremo del hábitat, el número de especies y los tamaños poblacionales se ven reducidos, lo que en principio disminuye la competencia (Sket 1996) y finalmente también ayuda a que se cumplan los supuestos de un enfoque topológico (Eklöf y Ebenman, 2006). A pesar de esto, la competencia interespecífica se encuentra bien representada en comunidades de crustáceos presentes en arroyos de algunos sistemas subterráneos (Culver, 1970; Culver, 1973; Bechler, 1985; Culver *et al.*, 1991; Culver, 1994) y es probable que juegue un papel importante en la conformación de las comunidades (Culver, 1976).

8.7. Comentarios finales

Los cenotes y los sistemas subterráneos tienen una gran importancia debido no sólo por su diversidad biológica (Álvarez e Iliffe, 2008; Benítez-León, 2014) sino además por la dependencia al lente de agua dulce para consumo humano (Doehring y Butler, 1974; Schmitter-Soto *et al.*, 2002b; Marín, 2008). Desde esta perspectiva, los enfoques teóricos son herramientas de análisis que ayudan a contribuir con información que puede llegar a ser útil para el manejo de los recursos naturales y la conservación (Crouse *et al.*, 1987).

Para evaluar el efecto de la disponibilidad de recursos sobre las especies, se sugiere que para estudios futuros se trate de medir la dinámica estacional de recursos como el material orgánico particulado y se relacione con la dinámica poblacional de las especies consumidoras. Se sugiere además que se analicen los posibles factores que alteren la dispersión, la conectividad y la calidad del hábitat del sistema Ox Bel Ha; a manera de síntesis, las dudas que surgen en este trabajo se resumen en las siguientes preguntas: ¿qué tanto es afectada la dispersión por el nivel de oligotrofia comparado con otros ambientes subterráneos?, ¿cómo afectan las presiones antropogénicas al transporte vertical y horizontal de la energía?, ¿cuánto es el aporte de material orgánico que se filtra desde la parte superficial y como es afectado a nivel local por el cambio de uso de suelo?, ¿cómo afectan los contaminantes a la demografía de las especies y como se asimilan a lo largo de la trama trófica?

Este trabajo es pionero en el estudio de la estructura trófica de sistemas anquihalinos y es útil debido a que muestra ser complementario y concordante con la información presente en la literatura. Con base en lo observado en los niveles tróficos y a otros aspectos mencionados previamente, se considera que los modelos generados en este trabajo logran representar adecuadamente las características de sistemas subterráneos tales como el sistema anquihalino Ox Bel Ha.

IX. CONCLUSIONES

Dados los resultados obtenidos y la discusión formulada se concluye lo siguiente:

- 1) El número de niveles tróficos calculado oscila entre 2 y 3 diferentes, lo cual es concordante y complementario a los estudios realizados por Pohlman *et al.*, (1997) y Torres-Talamante (2009).
- 2) Las especies claves (con indicador de importancia relativa ≥ 2) son principalmente especies representantes de la capa de agua dulce, por lo que se considera que esta última es crucial para el mantenimiento de la diversidad, la funcionalidad del sistema y para la red trófica. Debido a lo anterior, se sugiere que estas especies sean de carácter prioritario para la conservación.
- 3) Los valores de robustez calculados para las redes tróficas del sistema Ox Bel Ha sugieren que comparada a otros ambientes (Dunne *et al.*, 2004), contrario a lo que podríamos suponer (Schmitter-Soto *et al.*, 2002b), la trama trófica parece ser bastante robusta al menos desde el punto de vista estructural.
- 4) Debido a que las redes tienden a ser igual de robustas estructuralmente, se infiere que la rapidez con la que una red tiende a perderse llega a depender más de la riqueza de especies que de la estructura.
- 5) Se considera que la riqueza y la redundancia funcional podría ayudar a evitar que ocurran extinciones secundarias y a que se mantenga la estructura de la red trófica, aunque se observó que este efecto se pierde si se remueven directamente ciertas especies en específico.

La identificación de los componentes que modulan la estructura de las redes tróficas en la naturaleza es determinante para la conservación de especies y para afrontar el problema de la pérdida de diversidad a nivel global. Este trabajo es un paso adelante entre la transición de ciencia básica y aplicada, además de que es importante porque forma parte de un marco de referencia para el estudio de la extinción de especies en sistemas anquihalinos y sus consecuencias sobre la redes tróficas.

REFERENCIAS

- Abarca-Arenas, L.G. y E. Valero-Pacheco. 2007. Ecología trófica de la comunidad íctica de las lagunas arrecifales de Sacrificios y Enmedio. En: A. Granados-Barba, L. G. Abarca-Arenas y J. M. Vargas-Hernández, eds. Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano. Campeche, Universidad Autónoma de Campeche. 197–208.
- Adams, S.M., Kimmel, B.L. y G.R. Ploskey. 1983. Sources of organic matter for reservoir fish production: a trophic-dynamics analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40, 1480–1495.
- Alcocer, J., A. Lugo, L. E. Marín y E. Escobar-Briones. 1998. Hydrochemistry of waters from five cenotes and evaluation of their suitability for drinking-water supplies, northeastern Yucatan, Mexico. *Hydrogeology Journal*, 6(2), 293–301.
- Allesina, S. y A. Bodini. 2004. Who dominates whom in the ecosystem? Energy flow bottlenecks and cascading extinctions. *Journal of Theoretical Biology*, 230, 351–358.
- Allesina, S., A., Bodini y C., Bondavalli. 2006. Secondary extinctions in ecological networks: Bottlenecks unveiled. *Ecological Modelling*, 194, 150–161.
- Álvarez, F., E. Escobar-Briones y J. Alcocer. 2000. Sistemas anquihalinos en México. *Ciencia y Desarrollo*, 26(155): 36-45.
- Álvarez, F. y T., Iliffe. 2008. Fauna anquihalina de Yucatán. En: F. Álvarez y G. Rodríguez-Almaraz, eds. *Crustáceos de México y su estado actual de su conocimiento*. Monterrey: Universidad Autónoma de Nuevo León. 397–436.
- Appeltans, W., P. Bouchet, G.A. Boxshall, C. De Broyer, N.J. de Voogd, D.P. Gordon, B.W. Hoeksema, T. Horton, M. Kennedy, J. Mees, G.C.B., Poore, G. Read, S. Stohr, T.C. Walter y M.J. Costello, eds. 2012. *World Register of Marine Species*. Disponible en: (<http://www.marinespecies.org/>), última consulta: 10/09/2012
- Arashkevich, E.G., 1977. A relationship between the daily feeding rhythm and the vertical migration of *Cypridina sinuosa* (Ostracoda, Crustacea) in the western part of the equatorial Pacific. *Okeanologiya*, 17: 707–712.
- Baird, D. y R.E. Ulanowicz. 1989. The Seasonal Dynamics of The Chesapeake Bay Ecosystem. *Ecological Monographs*, 59: 329–364.

- Bar, J.T.C., 1968. Cave ecology and the evolution of troglobites. En: Dobzhansky, T., M.K. Hetch y W.C. Steere. ed. *Evolutionary Biology*, vol II. New York: Plenum Press, 35–101.
- Bayona-Miramontes, A., 2012. *De Chichankanab a Kantemó, entre la Luz y la Oscuridad Perpetua*, México: Instituto Tecnológico Felipe Carrillo.
- Bechler, E.L., 1985. Structure and foraging behavior in hypogean crustacean assemblages. *Hydrobiologia*, 127: 203–211.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Oxford: Blackwell Publishing.
- Benítez-León, S.A. 2014. Variación en la estructura y composición de la fauna anquihalina del sistema Ox Bel Ha (península de Yucatán) a través de un gradiente de distancia desde la zona litoral. Tesis de maestría. México: Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.
- Bengtsson, Janne, y Neo D. Martinez. 1996. Causes and effects in food webs: Do generalities exist? En: G.A. Polis y K.O. Winemiller eds. *Food Webs: Inegration of Patterns and Dynamics*. Boston: Kluwer Academic Publishers, 179-184.
- Bersier, L., Banasek-Richter, C., y Cattin, M. F. 2002. Quantitative Descriptors of Food-Web Matrices. *Ecology*, 83(9): 2394–2407.
- Bodini, A., M. Bellingeri, S. Allesina, y C. Bondavalli. 2009. Using food web dominator trees to catch secondary extinctions in action. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364: 1725–31.
- Boege, K. y D. Carmona. 2012. Interacciones entre múltiples especies. En: K. Boege y E. Del-Val, eds. *Ecología y Evolución de las Interacciones Bióticas*. México: Fondo de Cultura Económica y Ediciones Científicas Universitarias, UNAM. 180 pp.
- Borer, E.T. 2002. Topological approaches to food web analyses: a few modifications may improve our insights. *Oikos*, 99: 397–401.
- Borer, E.T., E.W. Seabloom, J.B. Shurin, E.K. Anderson, C.A. Blanchette, B. Broitman, S.D. Cooper y B.S. Halpern. 2005. What determines the strength of a trophic cascade? *Ecology*, 86: 528-537.
- Bowman, T. 1987. *Bahalana mayana*, a new troglobitic cirolanid isopod from Cozumel Island and the Yucatan Peninsula, México. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 100:

659–663.

Bowman, T.E., 1977. A review of the genus *Antromysis*, including new species from Jamaica and Oaxaca, México and redescription and new records for *A. cenotensis*. Studies on the Caves and Cave Fauna of the Yucatán Peninsula. Asociaton Mexican Cave Studies Bulletin, (6): 27–38.

Bowman, T.E. y T.M. Iliffe. 1988. *Tulumella unidens*, a new genus and species of thermosbaenacean crustacean from the Yucatan peninsula, Mexico. Proceedings of the Biological Society Washington, 101: 221–226.

Briand, F. y J.E. Cohen. 1987. Environmental Correlates of Food Chain Length. Science, 238(4829): 956–960.

Bright, M. y O. Giere, 2005. Microbial symbiosis in Annelida. Environments, 38: 1–45.

Brigmon, R.L., H.W.Martin, T. Morris, S. Zam y G. Bitton, 1994. Biogeochemical ecology of *Thiothrix spp.* in underwater limestone caves. Geomicrobiology Journal, 12:141–159.

Camilleri, J. C. y G. Ribi. 1986. Leaching of dissolved organic carbon (DOC) from dead leaves, formation of flakes from DOC, and feeding on flakes by crustaceans in mangroves. Mar. Biol., 91: 337-344.

Carpenter, J., 1999. Behavior and ecology of *Speleonectes epilimnius* (Remipedia, Speleonectidae) from surface water of an anchialine cave on San Salvador Island, Bahamas. Crustaceana, 72: 979–991.

Carpenter, S.R. y J.F. Kitchell. eds. 1996. The trophic cascade in lakes. New York, Cambridge University Press.

Cervantes-Martínez, A., M. Elías-Gutiérrez, y E. Suárez-Morales. 2002. Limnological and morphometrical data of eight karstic systems “cenotes” of the Yucatan Peninsula, México, during the dry season (February-May, 2001). Hydrobiologia, 482:167–177.

Chávez-Solís, E.M., 2015. Aspectos ecológicos y etológicos de decápodos estigobios (*Creaseria morleyi* y *Typhlatya spp.*) En cenotes de Yucatán: Utilización espacio-temporal, cambios anuales y relaciones interespecíficas. Tesis de maestría. México: Posgrado de Ciencias Biológicas, UNAM.

- Christianou, M. y B. Ebenman. 2005. Keystone species and vulnerable species in ecological communities: Strong or weak interactors? *Journal of Theoretical Biology*, 235: 95–103.
- Chumba-Segura, L., 1984. Synbranchidae: *Ophisternon infernale*. *Fauna Cenotes Yucatán*, (6): 1–9.
- Cohen, J.E., F. Briand y C.M. Newman. 1990. Community food webs: data and theory. *Biomathematics*, 20.
- Cohen, J. E., y C. M. Newman. 1991. Community area and food-chain length: theoretical predictions. *American Naturalist*, 138: 1542–1554.
- Cohen, J.E., T. Jonsson y S.R. Carpenter. 2003. Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, (4): 1781–1786.
- Creaser, E.P., 1936. Crustaceans from Yucatan. En: A. Pearse, E. P. Creaser, y F. G. Hall, eds. *The Cenotes of Yucatan*. Carnegie Institution, Washington Publications.
- Crouse, D., L. Crowder y H. Caswell. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology*, 68(5): 1412–1423.
- Cruz-de La Garza, I. 2008. Dieta y adaptaciones de la especie *Typhlatya mitchelli* y de los sistemas anquihalinos de la Península de Yucatán. Tesis de licenciatura. México: Facultad de Ciencias, UNAM.
- Csárdi, G. y T. Nepusz. 2006. The igraph software package for complex network research. *InterJournal Complex Systems*, 1695.
- Culver, D.C. 1970. Analysis of Simple Cave Communities: Niche Separation and Species Packing. *Ecology*, 51.949–958.
- Culver, D.C. 1973. Competition in Spatially Heterogeneous Systems: An Analysis of Simple Cave Communities. *Ecology*, 54 (1): 102–110.
- Culver, D.C. 1994. Species Interactions. En: J. Gilbert, D. L. Danielopol, y J. A. Stanford, eds. *Groundwater Ecology*, 271–284.
- Culver, D.C. 1976. The Evolution of Aquatic Cave Communities. *The American naturalist*, 110(976): 945–957.

- Culver, D.C. 1985. Trophic relationships in aquatic cave environments. *Stygologia*, 1:43–53
- Culver, D.C., D.W. Fong y R.W. Jernigan. 1991. Species Interactions in Cave Stream Communities: Experimental Results and Microdistribution Effects. *American Midland Naturalist*, 126(2): 364–379.
- Cunliffe, S., 1985. The flora and fauna of Sagittarius an anchialine cave and lake in Gran Bahama. *Cave Sci.*, 12: 103–109.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of the Species*.
- Dattagupta, S., I. Schaperdoth, A. Montanari. 2009. A novel symbiosis between chemoautotrophic bacteria and a freshwater cave amphipod. *The ISME journal*, 3(8): 935–943.
- Dickinson, E.C., ed. 2003. *The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world*, Christopher Helm, London, third edition.
- Dickson, A.G. y C. Goyet. 1994. *Handbook of Methods for the Analysis of the Various Parameters of the Carbon Dioxide System in Sea Water*. ORNL/CDIAC-74, 1994:1–187.
- Dickson, G.W. y J.P.W. Kirk. 1975. Distribution of heterotrophic microorganisms in relation to detritivores in Virginia caves (with supplemental bibliography on cave mycology and microbiology) En: B. C. Parker y M. K. Roane, eds. *The Distributional History of the Biota of the Southern Appalachians*. Part IV: Algae and Fungi. Univ. Press of Virginia.
- Dobson, A., D. Lodge, J. Alder, G.S. Cumming, J. Keymer, J. McGlade, H. Mooney, J.A. Rusak, O. Sala, V. Wolters, D. Wall, R. Winfree y M.A. Xenopoulos. 2006. Habitat loss, trophic collapse, and the decline of ecosystem services. *Ecology*, 87: 1915–1924.
- Dobson, A., Allesina, S., Lafferty, K. y Pascual, M. 2009. The assembly, collapse and restoration of food webs. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 364: 1803–1806
- Doehring, D.O. y J.H. Butler. 1974. Hydrogeologic Constraints on Yucatan's Development. *Science*, 186:591–595.
- Drake, J. A. 1990. The mechanics of community assembly and succession. *J. Theoret. Biol.*, 147, 213-33.
- Dubilier, N., C. Bergin y C. Lott, 2008. Symbiotic diversity in marine animals: the art of harnessing chemosynthesis. *Nature reviews. Microbiology*, 6(10): 725–40.

- Duffy, J.E. 2003. Biodiversity loss, trophic skew and ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 6: 680–687.
- Dunne, J. A., R.J. Williams y N.D. Martinez. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increase with connectance. *Ecology Letters*, 5:558–567.
- Dunne, J. y R. Williams. 2009. Cascading extinctions and community collapse in model food webs. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 364: 1711–1723.
- Dunne, J., R.J.Williams y N.D. Martinez. 2004. Network structure and robustness of marine food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 273: 291–302.
- Ebenman, B., R. Law y C. Borrvall. 2004. Community viability analysis: The response of ecological communities to species loss. *Ecology*, 85: 2591–2600.
- Eidler, C. y W.K. Dodds. 1996. The ecology of a subterranean isopod, *Caecidotea tridentata*. *Freshwater Biology*, 35(2): 249–259.
- Eklöf, A. y B. Ebenman. 2006. Species loss and secondary extinctions in simple and complex model communities. *Journal of Animal Ecology*, 75:239–246.
- Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. Nueva York. Mc Millan Co.
- Emmerson, M.C. y D. Raffaelli. 2004. Predator-prey body size, interaction strength and the stability of a real food web. *Journal of Animal Ecology* 73, 3: 399–409.
- Engel, A.S. 2011. Karst Ecosystems. En: *Encyclopedia of Geobiology*, 1–911.
- Escobar-Briones, E., E.M. Camacho y J. Alcocer. 1997. *Calliasmata nohochi*, new species (Decapoda: Caridea: Hyppolytidae), from anchialine cave systems in continental Quintana Roo, México. *Journal of Crustacean Biology*, 17: 733–744.
- Escobar-Briones, E. y O. Torres-Talamante. 2005. Propuesta de inclusión de *Speleonectes tulumensis* en la Norma Oficial Mexicana. En: Documento técnico. SEMARNAT-INE-UNAM, 20.
- Estes, J.A. y J.F. Palmisano. 1974. Sea otters: their role in structuring nearshore communities. *Science*, 185.1058–1060.

- Estrada, E., 2007. Characterization of topological keystone species. Local, global and “meso-scale” centralities in food webs. *Ecological Complexity*, 4, 48–57.
- Fahimipour, A.K. y A.M. Hein. 2014. The dynamics of assembling food webs. *Ecol. Lett.* 17, 606–613.
- Felgenhauer, B.E., G.L. Abele y D.L. Felder. 1992. Remipedia. En: F. Harrison y A. Humes, eds. *Microscopic Anatomy of invertebrates*. Wiley-Liss, Inc: 225–247.
- Fiers, F., J.W. Reid, T.M. Iliffe, E. Suárez-Morales. 1996. New hypogean cyclopoid copepods (Crustacea) from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Contributions to Zoology*, 66: 65–102.
- Fosshagen, A. y T.M. Iliffe, 2004. A new species of cave-dwelling calanoid copepod from Gran Bahama. *Sarsia*, 89: 346–354.
- Fosshagen, A. y T.M. Iliffe. 1994. A new species of *Erebonectes* (Copepoda, Calanoida) from marine caves on Caicos Islads, West Indies. *Hydrobiologia*, 292-293: 17–22.
- Fosshagen, A. y T.M. Iliffe. 2007. New species of epacteriscids (Copepoda, Calanoida) from anchialine caves in the Caicos Islands and Bahamas. *Marine Biology Research*, 3: 73–92.
- Fosshagen, A. y T.M. Iliffe. 1985. Two new genera of Calanoida and a new order of Copepoda, Platycopioida, from marine caves on Bermuda. *Sarsia*, 70: 345–358.
- Freeman, L.C., 1978. Centrality in social networks conceptual clarification. *Social Networks*, 1(3): 215–239.
- Froese, R. y D. Pauly. eds. 2012. FishBase. World Wide Web electronic publication. disponible en: www.fishbase.org, version (última revisión: 08/2012).
- Fryer, G., 1997. The horse-trough ostracod *Heterocypris incongruens*. *Naturalist*, 122: 121–135.
- Gaona-Viscayno, S., T. Gordillo de Anda y M. Villasuso-Pino. 1980. Cenotes, karst característico: mecanismo de formación. *Revista del Instituto de Geología, UNAM*, 4: 32–36.
- Gibert, J., M.J. Dole-Olivier, P. Marmonier y P. Vervier. 1990. Surface water groundwater ecotones. En: "The Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones" (R. J. Naiman and H. Decamps, eds.), *Man And Biosphere Ser.*, Vol. 4: 199-226. UNESCO, Paris.
- Gibert, J. y L. Deharveng. 2002. *Subterranean Ecosystems: A Truncated Functional Biodiversity*.

- BioScience, 52(6): 473.
- Gilbert, A.J., 2009. Connectance indicates the robustness of foodwebs when subjected to species loss. *Ecol. Indic.*, 9: 72–80.
- Gillieson, D. 1996. *Caves: Processes, Development and Management*, Cambridge: Blackwell Publishers.
- Gordon, I. 1958. A new subterranean crustacean from the West Indies. *Nature*, 181: 1552–1553.
- Greenwood, S.R. 1987. The role of insects in tropical forest foodwebs. *Mar. Biol.*, (16): 267–271.
- Gulden, B. 2013. World's longest cave. Geo2 Committee on Long and Deep Caves. NSS. Retrieved October 4, 2013.
- Guiry, M.D. y G.M. Guiry. 2012. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Disponible en: <http://www.algaebase.org> (última revisión: 20/09/2012).
- Hall, S.J. y D.G. Raffaelli. 1991. Food-web patterns: lessons from a species-rich web. *Journal of Animal Ecology*. 60, 3: 823–841.
- Hall, S.J. y D.G. Raffaelli. 1993. Food webs – theory and reality. *Advances in Ecological Research*, (24): 187–239.
- Hall, F. 1936. Physical and chemical survey of cenotes of Yucatán. Carnegie Institution of Washington Publications, 457: 5–16.
- Hannon, B. 1973. The structure of ecosystems. *J. theor. Biol.*, 41: 535–546.
- Harary, F. 1961. Who eats whom? *Gen. Syst.*, (6): 41–44.
- Hardy, A.C. 1924. *The Herring in Relation to its Animate Environment*, Part 1, London: Ministry of Agriculture and Fisheries.
- Hobbs, H.H. 1979. Additional notes on cave shrimps (Crustacea: Atyidae and Palaemonidae) from the Yucatan Peninsula México. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 92(3): 618–633.
- Hobbs, H.H. y H.H. Hobbs. 1976. On the Troglotic Shrimps of the Yucatan Peninsula, México (Decapoda: Atyidae and Palaemonidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*: 1–23.

- Holsinger, J.R., 1990. *Tuluweckelia cernua*, a new genus and species of stygobiont amphipod crustacean (Hadziidae) from anchialine caves on the Yucatan Peninsula in México. *Beaufortia*, 41: 97–107.
- Holt, R.D. y M.F. Hoopes. 2005. Food web dynamics in a metacommunity context. En: Holyoak, M., Leibold, M.A. y Holt, R.D, eds. *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago and London: 68–93
- Holt, R.D. 2010. Towards a trophic island biogeography: reflections on the interface of island biogeography and food web ecology. En: J.B. Losos y R.E. Ricklefs, eds. *The Theory of Island Biogeography Revisited*. Princeton University Press, Princeton, 143–185.
- Holthuis, 1952. A general revision of the Palemonidae (Crustacea Decapoda Natantia) of the Americas II: The Subfamily Palemonidae. Allen Hancock Found. Occ. Pap., 12: 1–396.
- Holthuis, L., 1973. Caridean Shrimps Found in Land-locked Saltwater Pools at Four Indo-West Pacific Localities (Sinai Peninsula, Funafuti Atoll, Maui and Hawaii Islands): With. *Zoologische Verhandelingen*, 128: 3–48.
- Holyoak M., M.A. Leibold, N. Mouquet, R.D. Holt y M.F. Hoopes. 2005. *Metacommunities: a framework for large-scale community ecology*. En: M. Holyoak, M.A. Leibold y R.D. Holt. eds. *Metacommunities, Spatial Dynamics and Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago, 1-32.
- Hubbs, C. 1938. *Fishes from caves of Yucatan Peninsula.*, Carnegie Inst. Wash Publ.
- Hudson, L. N., R. Emerson, G. B. Jenkins, K. Layer, M. E. Ledger, D. E. Pichler, y M. S. A. Thompson. 2013. Cheddar: Analysis and visualisation of ecological communities in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(1): 99–104.
- Huston, M.A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110,449–460
- Huston, M.A. y A.C. McBride. 2002. Evaluating the relativestrengths of biotic versus abiotic controls on ecosystem processes. En: M. Loreau, S. Naeem y P. Inchausti, eds. *Biodiversity and Ecosystem Functioning. Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press: 147–154,
- Liffe, T.M., 1992. An annotated list of the troglobitic anchialine and freshwater cave fauna of Quintana Roo D. Navarro y E. Suárez-Morales, eds., Chetumal, Q.R., Mexico.

- Illiffe, T.M., 2002. Conservation of Anchialine Cave Biodiversity. En: J. B. Martin, C. M. Wicks y I. D. Sasowsky eds. *Hydrogeology and Biology of Post-Paleozoic Carbonate Aquifers*, Spec. Publ. 7. Charles Town, WV: Karst Waters Institute: 99–102.
- Illiffe, T.M. y R.E. Bishop. 2007. Adaptations To Life in Marine Caves. *Encyclopedia of Life Support Systems*, 1–26.
- Illiffe, T.M. y C. Bowen. 2001. Scientific cave diving. *Marine Technology Society Journal*, 35(2): 36–41.
- Ings, T.C., J.M Montoya, J. Bascompte, N. Blüthgen, L. Brown, C.F. Dormann, F. Edwards, D. Figueroa, U. Jacob, J.I. Jones, R.B. Lauridsen, M.E. Ledger, H.M. Lewis, J.M. Olesen, F.J.F. van Veen, P.H. Warren y G. Woodward. 2009. Ecological networks - Beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*, 78: 253–269.
- Jasinska, E.J., B. Knott, A.J. McComb. 1996: Root Mats in Ground Water: A Fauna-Rich Cave Habitat.- *Journal of the North American Benthological Society*, 15: 508–519.
- Jaume, D., G.A. Boxshall y W.F. Humphreys. 2001. New stygobiont copepods (Calanoida; Misophrioida) from Bundera Sinkhole, an anchialine cenote in north- western Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 133: 1–24.
- Jiang, L. y W. Zhang. 2015. Determination of keystone species in CSM food web: A topological analysis of network structure. *Network Biology*, 5: 13–33.
- Jonsson, T., J.E. Cohen y S.R. Carpenter. 2005. Food webs, body size, and species abundance En: ecological community description. *Advances Ecological Research* 36, 1–84.
- Jordán, F., 2009. Keystone species and food webs. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 364(November),1733–1741.
- Jordán, F., W.C. Liu y A.J Davis. 2006. Topological keystone species: Measures of positional importance in food webs. *Oikos*, 112: 535–546.
- Jordán, F., Z. Benedek y J. Podani. 2007. Quantifying positional importance in food webs: A comparison of centrality indices. *Ecological Modelling*, 205: 270-275.
- Jordán, F., A. Takács-Santa y I. Molnár. 1999. A reliability Theoretical Quest for Keystones. *Oikos*, 86:453–462.

- Jorgensen, B.B., 1983. The microbial sulphur cycle. En: W. E. Krumberlein, ed. *Microbial Geochemistry*. Boston: Blackwell, 91–124.
- Kallmeyer, D.E. y J.H. Carpenter. 1996. *Stygiomysis cokei*, new species, a troglobitic mysid from Quintana Roo, Mexico (Mysidacea: Stygiomysidae). *Journal of Crustacean Biology*, (16): 418–427.
- Kareiva, P. 1990. Population dynamics in spatially complex environments: Theory and data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 330:175-190.
- Kareiva, P.M. y S.A. Levin. 2003. *The importance of species*, Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Kaushik, N.,K. y B.N. Hynes. 1971. The fate of dead leaves that fall into streams. *Arch. Hydrobiol.* 68: 465-5 15
- Koenemann, S., F.R. Schram, T.M. Iliffe, L.M. Hinderstein y A. Bloechl. 2007. Behavior of Remipedia in the laboratory, with supporting field observations. *Journal of Crustacean Biology*, 27(4): 534–542.
- Kornicker, L.S. y T.M. Iliffe. 1989. Ostracoda (Myodocopina, Cladocopina, Halocypridina) from anchialine caves of Bermuda. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 475: 1–88.
- Kornicker, L.S. y T.M. Iliffe. 1998. Myodocopid Ostracoda (Halocypridina, Cladocopina) from anchialine caves in the Bahamas, Canary Islands, and Mexico. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 599: 1–93.
- Kornicker, L.S. y T.M. Iliffe. 1989. New Ostracoda (Halocyprida: Thaumocyprididae and Halocyprididae) from Anchialine Caves in the Bahamas, Palau y México. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 1–47.
- Kornicker, S. y T.M. Iliffe. 1975. Antarctic Ostracoda (Myodocopina). Part I. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 568: 1–32.
- Kornicker, S. y T.M. Iliffe. 1996. The troglobitic halocyprid Ostracoda of anchialine caves in Cuba. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 580: 1–16.
- Kornicker, S. y T.M. Iliffe. 1989. Troglobitic Ostracoda (Myodocopa: Thaumocyprididae) from anchialine pools on Santa Cruz Island. Galapagos Islands. *Smithsonian Contributions to*

- Zoology, 483: 1–38.
- Kornicker, S.L. y J. Yager. 1996. The troglobitic halocyprid Ostracoda of anchialine caves in Cuba. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 580:1–50.
- Krause, A. E., K.A. Frank, D. Mason, M., R.E. Ulanowicz y W.W. Taylor. 2003. Compartments revealed in food-web structure. *Nature*, 426: 282–285.
- Lawton, J. H., 1989. Food webs. En: J. M. Cherrett, ed. *Ecological Concepts: the Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World*. Oxford, U.K, Blackwell Scientific, 43–78.
- Lawton, J.H. y C.G. Jones. 1995. Linking species and ecosystems: organisms as ecosystem engineers. *Linking species ecosystems*, 141–150.
- Lawton, P. y J. Warren. 1989. Patterns in food webs- Reply. *Trends in Ecology and Evolution*, 4(2): 50–50.
- Levine, S. 1980. Several measures of trophic structure applicable to complex food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 83: 195–207.
- Libralato, S., V. Christensen y D. Pauly. 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling*, 195: 153–171.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic dynamics aspect of ecology. *Ecology*, 23: 399–418.
- Lindeman, R.L. 1991. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Bulletin of Mathematical Biology*, 53: 167–191.
- Liperovskaya, E.S., 1948. On the feeding of freshwater ostracods. *Zoologicheskii Zhurnal*, 27: 125–136.
- Loreau, M., S. Naeem, y P. Inchausti, 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294: 804–808
- Loreau, M. y A. Hector. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412: 72–76
- Maderey, R.L.E. 1967. *Aguas subterráneas en México*. Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Mann, K.H. 1988. Production and use of detritus in various freshwater, estuarine, and marine

- coastal ecosystems. *Limnology and Oceanography*, 33: 910-930.
- Margalef, R., 1983. *Limnología*, Barcelona: Ediciones Omega.
- Marín, L., 2008. Hidrogeología De La Península De Yucatán. *Panínsula de Yucatán*. 159–176.
- Marín, L.E., 1990. Field investigations and numerical simulation of groundwater flow in the karstic aquifer of northwestern Yucatan, Mexico. Tesis de doctorado, EU: Northern Illinois University, DeKalb, IL, 176.
- Marín, L.E. y E.C. Perry. 1994. The hydrogeology and contamination potential of northwestern Yucatan, Mexico. *Geofísica Internacional*, 33: 619–623.
- Martin, H.W., R.L. Brigmon y T.L. Morris. 1995. Diving protocol for sterile sampling of aquifer bacteria in underwater caves. *Nat. Speleol. Soc. Bull*, 57: 24–30.
- Martinez, N.D. 1991. Artifacts or attributes? effects of resolution on the Little Rock Lake food web. *Ecological Monographs*, 61: 367-392
- Mauchline, J. 1980. Part I. The Biology of Mysids. En: *The Biology of Mysids and Euphausiids*. London: Academic Press.
- May, R.M. 1972. Will a large complex system be stable? *Nature*, 238: 413–414.
- Medina-González, R., G. Proudlove, L. Chumba-Segura y T.M. Iliffe. 2001. Threatened fishes of the world: *Ophisternon infernale* (Hubbs, 1938)(Synbranchiadae). *Environmental Biology of Fishes*, 62:170.
- Meffe, G.K., y C.R. Carroll. 1997. *Principles of Conservation Biology*. Massachusetts: Sinauer Associates
- Melián, C.J. y J. Bascompte. 2002. Complex networks: Two ways to be robust? *Ecology Letters*: 705–708.
- Melián, C.J. y J. Bascompte. 2004. Food web cohesion. *Ecology*, 85: 352–358.
- Mendoza-Navarro, M., 1988. Inventario íctico y estudios ecológicos preliminares en los cuerpos de agua continentales en la reserva de la Biosfera de Sian Káan y áreas circunvecindas en Quintana Roo México. *Inf. Téc., Centro Invest. Quintana Roo/Cons. Nac. Cienc.Tecnol./U.S. Fish Wildl. Serv., Chetumal*.

- Mendoza-Navarro, M. y C. Casillas-Valdés. 1990. Peces cavernícolas de la península de Yucatán en peligro de extinción, con nuevos registros para Quintana Roo. En: J. L. Comorillo y F. Rivera, eds. Áreas naturales protegidas en México y especies en extinción. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México, 218–241.
- Menge, B., A.E.L. Berlow, C.A. Blanchette, S.A. Navarrete, y S. B. Yamada. 1994. The keystone species concept: Variation in interaction strength in a Rocky Intertidal Habitat. *Ecological Monographs*, 64: 249–286.
- Mills, L.S., M.E. Soulé y D.F. Doak. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience*, 43: 219–224.
- Modig, H., W.J. Van de Bund y E. Olafsson. 2000. Uptake of phytodetritus by three ostracod species from the Baltic Sea: Effects of amphipod disturbance and ostracod density. *Marine Ecology Progress Series*, 202: 125–134.
- Moore, Y.H., R.K. Stoessel y D.H. Easley. 1992. Fresh water/sea-water relationship within a groundwater system, northeastern coast of the Yucatán Peninsula. *Ground Wat.*, 30: 343–350.
- Moyle PB y T. Light. 1996. Biological invasions of fresh water: Empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation*. 78: 149–161.
- Mulder, C. P. H., D. D. Uliassi, y D. F. Doak. 2001. Physical stress and diversity-productivity relationships: the role of positive interactions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98, 6704–6708
- Mouquet, N., D. Gravel, F. Massol y V. Calcagno. 2013. Extending the concept of keystone species to communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 16: 1–8.
- Muñoz, I. Romani, A.; A. Rodridues-Cápitulo, J. González y E. Garcíaberthou. 2009. Relaciones tróficas en el ecosistema fluvial. En: A. Elozegi y S. Sabater, eds. *Conceptos y Técnicas en Ecología fluvial*. Fundación BBVA; España, 347–366.
- Navarro-Barranco, C., J.M. Tierno de Figueroa, J.M. Guerra-García, L. Sánchez Tocino y J.C. García-Gómez. 2013. Feeding habits of amphipods (Crustacea: Malacostraca) from shallow soft bottom communities: Comparison between marine caves and open habitats. *Journal of Sea Research*, 78: 1–7.
- Neiber, M.T., T.R. Hartke, T. Stemme, A. Bergmann, J. Rust, T.M. Iliffe y S. Koenemann. 2011. Global biodiversity and phylogenetic evaluation of remipedia (crustacea). *PLoS ONE*, 6(5).

- Newman, M.E.J., 2010. *Networks: An Introduction* O. U. Press., ed., Oxford, U.K.
- Nowak, R. y G. Frey. 1990. Danger in cave diving, En: *Versicherungsmedizin / herausgegeben von Verband der Lebensversicherungs-Unternehmen e.V. und Verband der Privaten Krankenversicherung e.V* 42(5):151-3.
- Odum, E.P., 1971. *Fundamentals of Ecology*, Saunders, Philadelphia.
- Odum, E. P., y A.A. De La Cruz. 1967. Particulate organic detritus in a Georgia salt-marsh estuarine system, En: G. H. Lauff ed., *Estuaries. Am. Assoc. Adv. Sci.*, 383-388.
- Paine, R.T., 1966. Food Web Complexity y Species Diversity. *The American Naturalist*, 100: 65–75.
- Pakes, M.J. y L.M. Mejía-Ortíz. 2014a. Arthropods host intracellular chemosynthetic symbionts, too: cave study reveals an unusual form of symbiosis. *Biology, Journal of Crustacean*, 34: 334–34.
- Pakes, M.J. y L.M. Mejía-Ortíz. 2014b. Chemosynthetic ectosymbiosis reported in the predatory anchialine cave endemic, *Xibalbanus tulumensis* (Yager, 1987) (Remipedia). *Crustaceana*, 87(14):1657–1667.
- Pascual, M., y J.A. Dunne. 2005. *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford Univ. Press.
- Pautly, D., V. Trites, E. Capuli, y V. Christensen. 1998. Diet composition and trophic levels of marine mammals. ICES (International Council for the Exploration of the sea). *Journal of Marine Science*, 55:467-481.
- Pauly, D., V. Christensen, S. Guénette, T.J. Pitcher, U.R. Sumalia, C.J. Walters, R. Watson, y D. Zeller. 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature*, 418: 689-695
- Pawar, S. 2009. Community assembly, stability and signatures of dynamical constraints on food web structure. *J. Theor. Biol.*, 259, 601–612
- Perry, E. C., L.E. Marín, J. MacLain y G. Velazquez. 1995. Ring of Cenotes (sinkholes), northwest Yucatan, Mexico: its hydrogeologic characteristics and possible association with the Chicxulub impact crater. *Geology*, 23(1): 7–20.
- Pesce, G.L. y T.M. Iliffe. 2002. New records of cave-dwelling mysids from the Bahamas and

- Mexico with description of *Palaumysis bahamensis* n. sp. (Crustacea: Mysidacea). *Journal of Natural History*, 36: 265–278.
- Pesce, G.L., L. Juberthie-Jupeau y F. Passelaigue. 1994. Mysidacea. En: V. Decu y C. Juberthie, eds. *Encyclopedia Bioespeologica*. Moulis, Bucarest: Societea de Biospeologie, 113–119.
- Peterson, D.E., K.L. Finger, S. Iepure, S. Mariani, A. Montanari y T. Namitoko. 2013. Ostracod assemblages in the Frasassi Caves and adjacent sulfidic spring and Sentino River in the northeastern Appennines of Italy. *Journal of Cave and Karst Studies*, 75: 11–27.
- Pimm, S.L. 1979. Complexity and stability: another look at MacArthur's original hypothesis. *Oikos*, 33: 351–357.
- Pimm, S.L. 1980. Food web design and the effect of species deletion. *Oikos*, 35: 139–149.
- Pimm, S.L. y J.H. Lawton. 1978. On feeding on more than one trophic level. *Nature*, 275(5680): 542–544.
- Pillai, P., A. Gonzalez y M. Loreau. 2011. Metacommunity theory explains the emergence of food web complexity. *Proc. Natl Acad. Sci.*, 108: 19293–19298.
- Pohlman, J.W. 2011. The biogeochemistry of anchialine caves: Progress and possibilities. *Hydrobiologia*, 677: 33–51.
- Pohlman, J.W., L.A. Cifuentes. y T.M. Iliffe. 2000. Food Web Dynamics and Biogeochemistry of Anchialine Caves: A Stable Isotope Approach. *Ecosystems of the World*. Subter., 351–363.
- Pohlman, J.W., T.M. Iliffe y L.A. Cifuentes. 1997. A stable isotope study of organic cycling and the ecology of an anchialine cave ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 155: 17–27.
- Polis, G. A., W.B. Anderson y R.D. Holt. 1997. Toward an Integration of Landscape and Food Web Ecology: The Dynamics of Spatially Subsidized Food Webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 289–316.
- Polis, G.A., 1991. Complex trophic interactions in deserts : an empirical critique of food-web theory. *The American Naturalist*, 138(1): 123.
- Polz, M. F., J.J. Robinson, C.M. Cavanaugh, C.L. Van Dover. 1998. Trophic ecology of massive shrimp aggregations at a Mid-Atlantic Ridge hydrothermal vent site. *Limnology and Oceanography*, 43(7): 1631–1638.

- Polz, M.F., J.A. Ott y C.M. Cavanaugh. 2000. When bacteria hitch a ride. *ASM News*, 66: 531–532.
- Porter, M.L., K. Meland y W. Price. 2008. Global diversity of mysids (Crustacea-Mysida) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1): 213–218.
- Post, D. M. 2002. The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology and Evolution* 17:2 69–277.
- Post, D. M., M.L. Pace y N.G. Hairston. 2000. Ecosystem Size Determines Food-Chain Length in Lakes. *Nature* 405: 1047–49.
- Power, M. E. 1992. Top-down and Bottom-up Forces in Food Webs: Do Plants Have Primacy? *Ecology* 73(3): 733–46.
- Power, M. E., D. Tilman, J. A. Estes, B. A. Menge, W. J. Bond, L. S. Mills, D. Gretchen, J. C. Castilla, J. Lubchenco y R. T. Paine. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience*, (46): 609–620.
- Proudlove, G., R. Medina-González, L. Chumba-Segura y T.M. Iliffe. 2001. Threatened fishes of the world: *Ogilbia pearsei* (Hubbs, 1938) (Bythitidae). *Environmental Biology of Fishes*, 62(1-3): 214.
- QRSS, 2014. List of Long Underwater Caves in Quintana Roo Mexico. National Speleological Society(NSS). February 11, 2014.
- R Core Team, 2014. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing Vienna Austria, 0, pp. {ISBN} 3–900051–07–0.
- Racovitza, E.G., 1950. Asellides: 1ère série: Stenasellus. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 87:1–94.
- Reddell, J.R. 1981. A review of the cavernicolous fauna of Mexico, Guatemala, and Belize, The University of Texas at Austin, Bulletin: Texas Memorial Museum.
- Reed J.M. y C. A. Stockwell (2014). Evaluating an icon of population persistence: the Devil's Hole pupfish, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281 (1794) 20141648-20141648.
- von Reumont BM, A. Blanke, S. Richter, F. Alvarez, C. Bleidorn y R.A. Jenner. 2014. The first venomous crustacean revealed by transcriptomics and functional morphology: Remipede venom glands express a unique toxin cocktail dominated by enzymes and a neurotoxin.

- Molecular Biology and Evolution, 31(1): 48–58.
- Ricklefs, R.E., 1973. Ecology. Chiron Press, Newton, Massachusetts, 861 pp.
- Rocha, C.E.F., T. M. Iliffe, J. W. Reid y E. Suárez Morales. 2000. Prehendocyclops a new genus of the subfamily Halicyclopinae (Copepoda: Cyclopoida, Cyclopidae) from cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico. Sarsia, (85): 119–140.
- Rocha, C.E.F.. y T.M. Iliffe, J.W.Reid.y E.S.Morales. 1998. A new species of Halicyclops (Copepoda: Cyclopoida, Cyclopidae) from cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico, with and identification key for the species of the genus from the Caribbean region and adjacent areas. Sorsia, (83): 287–399.
- Rooney, N., K.S. McCann y J.C. Moore. 2008. A landscape theory for food web architecture. Ecology Letters, 11(8): 867–881.
- Rossi, V., G. Benassi, F. Belletti y P. Menozzi. 2011. Colonization, population dynamics, predatory behaviour and cannibalism in *Heterocypris incongruens* (Crustacea: Ostracoda). Journal of Limnology, 70(1):102–108.
- Roughgarden, J.1974. Niche width: Biogeographic patterns amog *Anolis* lizar population. Am.Nat., 108: 429–442.
- Ruíz-Cancino, G. 2010. Aspectos de la biología y ecología poblacional de *Creaseriella anops* (Creaser, 1936)(Isopoda: Cirolanidae) en cenotes del norte de Quintana Roo. Tesis de maestría. México: Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.
- Saiz-Jimenez, C. 2012. Microbiological and environmental issues in show caves. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 28: 2453–2464.
- Sánchez, M., J. Alcocer, E. Escobar-Briones y A. Lugo. 2002. Phytoplankton of cenotes and anchialine caves along a distance gradient from the northeastern coast of Quintana Roo, Yucatan Peninsula. Hydrobiologia, 467: 79–89.
- Sánchez-Rodríguez, G., 2008. Distribución de la abundancia del isópodo *Creaseriella anops* (Creaser, 1936) en sistemas anquihalinos de Quintana Roo, México. Tesis de licenciatura. México: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Sarbu, S. M. y R. Popa. 1992. A unique chemoautotrophically based cave ecosystem. En: A.I.

- Camacho, ed. *The Natural History of Biospeleology*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Sarbu, S. M., T. C. Kane y B. K. Kinkle, 1996. A chemoautotrophically based cave ecosystem. *Science* 272: 1953–1955.
- Schmitter-Soto, J. 1998. *Catálogo de peces continentales de Quintana Roo, San Cristóbal, Chiapas*. El Colegio de la Frontera Sur.
- Schmitter-Soto, J.J., 2006. Ficha técnica de *Ophisternon infernale*. In *Evaluación del riesgo de extinción de los cíclidos mexicanos y de los peces de la frontera sur incluidos en la NOM-59*.
- Schmitter-Soto JJ, F.A. Comin, E. Escobar-Briones, J. Herrera-Silveira, J. Alcocer, E. Suarez-Morales, M. Elias-Gutierrez, V. Diaz-Arce, L.E. Marin y B. Steinich. 2002a. Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatan Peninsula (SE Mexico). *Hydrobiologia*, 467: .215–228.
- Schmitter-Soto, J. J., E. Escobar-Briones, J. Alcocer, E. Suárez-Morales, M. Elías-Gutiérrez y L. E. Marín. 2002b. Los cenotes de la península de Yucatán. En: G. De la Lanza y J. L. García-Calderón, eds. *Lagos y presas de México*.
- Schram, F.R., 1986. *Crustacea*, Oxford: Oxford University Press.
- Schram, F.R., Yager, J. y Emerson, M.J., 1986. Remipedia. *Systematics-Mem. San Diego Soc. Nat.*, 15, 1–60.
- SEMARNAT, 2010. Norma Oficial Mexicana. NOM-059-SEMARNAT-2010. *Diario Oficial*.
- Shurin, J.B., E.T. Borer, E.W. Seabloom, K. Anderson, C.A. Blanchette, B. Broitman, S.D. Cooper, y B.S. Halpern. 2002. A cross-system comparison of the strength of trophic cascades. *Ecol. Lett.* 5: 785-791.
- Sieburth, J. McN. 1969. Studies of algal substances in the sea. 3. The production of extra-cellular organic matter by littoral marine algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 3: 290-309.
- Simberloff, D., 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passe in the landscape era? En: *Biological Conservation*, 247–257.
- Simon, K.S., 2000. *Organic Matter Dynamics and Trophic Structure in Karst Groundwater*. Ph.D. Dissertation, Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, VA, 95.

- Simon, K.S., E. Benfield, E.F. y S.A. Macko. 2003. Food web structure and the role of epilithic biofilms in cave streams. *Ecology*, 84(9): 2395–2406.
- Simon, K.S., T. Pipan y D.C. Culver. 2007. A conceptual model of the flow and distribution of organic carbon in caves. *Journal of Cave and Karst Studies*, 69: 279–284.
- Sket, B. 1996. The Ecology of the Anchialine Caves. *Trends in Ecology and Evolution*, (11): 221–225.
- Smart P. L., P.A. Beddows, J. Coke, S. Doerr, A. Smith y F. Whitaker. 2006. Cave Development on the Caribbean coast of the Yucatan Peninsula, Quintana Roo, Mexico. *Geological Society of America*, 2404 (10): 105–128.
- Smith, D.G. 2001. Pennak's Freshwater Invertebrates of the United States: Porifera to Crustacea, John Wiley and Sons, 4th Edition.
- Smith, A.J. y L.D. Delorme. 2010. Ostracoda. En: J. Thorp y A. Covich, eds. *Ecology and Classification of North American Freshwater invertebrates*. London: Elsevier Publishing, 725–771.
- Solé, R. V y J.M. Montoya. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings. Biological sciences, The Royal Society*, 268: 2039–45.
- Souza-Silva, M., R. Parentoni-Martins y R. Lopes-Ferreira. 2011. Trophic Dynamics in a Neotropical Limestone Cave. *Subterranean Biology*, 9: 127–138.
- Spencer, C.N., B.R. McClelland y A.J. Stanford. 1991. Shrimp stocking, salmon collapse, and eagle displacement. *BioScience*, 41: 14–21.
- Springer, A.M., J.A. Estes, G.B. van Vliet, T.M. Williams, D.F. Doak, E.M. Danner, K.A. Forney, y B. Pfister. 2003. Sequential megafaunal collapse in the North Pacific Ocean: an ongoing legacy of industrial whaling? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100: 12223–12228.
- Steiner, C.F. y M.A. Leibold. 2004. Cyclic assembly trajectories and the generation of scale-dependent productivity-biodiversity relationships. *Ecology*, 85: 107–113.
- Steinich, B., G. Velázquez Oliman, L.E. Marin, y E.C. Perry. 1996. Determination of the ground water divide in the karst aquifer of Yucatán, México, combining geochemical and

- hydrogeological data. *Geofis. Internac*, 35(2):153–159.
- Stevens, M.H.H., 2009. *Primer in Ecology with R*, Springer-Verlag, Berlin.
- Stock, J.H., T.M. Iliffe y D. William. 1986. The concept of “anchialine” reconsidered. *Stygologia*, 2: 90–92.
- Stoessell, R.K., Y.H. Moore y J.G. Coke. 1993. The occurrence and effect of sulfate reduction and sulfide oxidation on coastal limestone dissolution in Yucatan cenotes. *Ground Water*, 31: 566–575.
- Strayer, D., 1985. The benthic micrometazoans of Mirror Lake. *Hydrobiologia Suppl*, 72, 287–426.
- Suárez-Morales, E., F.D. Ferrari y T.M. Iliffe. 2006. A new epacteriscid copepod (Calanoida: Epacteriscidae) from the Yucatan Peninsula, Mexico, with comments on the biogeography of the family. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 119, 222–238.
- Suárez-Morales, E. y Iliffe, T.M., 2005. A new *Exumella* (Crustacea: Copepoda: Ridgewayiidae) from anchialine waters of the western Caribbean, with comments on regional biogeography. *Bulletin of Marine Science*, 77, 409–423.
- Tasaki, S., 2006. The presence of stygobitic macroinvertebrates in karstic aquifers: a case study in the Cradle of Humankind World Heritage Site. Tesis de Maestría, Johannesburgo: University of Johannesburg, South Africa.
- Thornton, I. 1996. *Krakatau. The destruction and reassembly of an island ecosystem*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Thornton, I., W., R.A. Zann, P.A. Rawlinson, C.R. Tidemann, A.S. Adikerana y A. H. Widjaya. 1988. Colonization of the Krakatau Islands by vertebrates: equilibrium, succession, and possible delayed extinction. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences (USA)*, 85: 515–518.
- Tilly, L.J., 1968. The structure and dynamics of Cone Spring. *Ecol. Monogr*, 169–197.
- Torres-Talamante, O. 2009. Hábitat y dieta de *Speleonectes tulumensis* (Crustacea: Remipedia) (Yager, 1987) en el ecosistema anquihalino “Crustacea”, Quintana Roo, México. Tesis de maestría, México: Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.
- Tylianakis, J. M., E. Laliberté, A. Nielsen, y J. Bascompte. 2010. Conservation of species

- interaction networks. *Biological Conservation*, 143: 2270–2279.
- Vannier, J., K. Abe, K. Ikuta. 1998. Feeding in myodocopid ostracods; functional morphology and laboratory observations from videos. *Marine Biology*, 132: 391–408.
- Wagner, H.P., 1992. *Stygiomysis aemete n. sp.*, a New Subterranean Mysid (Crustacea, Mysidacea, Stygiomysidae) from the Dominican-Republic, Hispaniola - Amsterdam Expeditions to the West-Indian Islands, Report 72. *Bijdragen Tot De Dierkunde*, 62(2): 71–79.
- Ward, B.B., 1986. *Nitrification in marine environments* J. J. Prosser, ed., Oxford: IRL Press.
- Wardle, D. A., K. I. Bonner, G. M. Barker, G. W. Yeates, K.S. Nicholson, R. D. Bardgett, R. N. Watson, y A. Ghani. 1999. Plant removals in perennial grasslands: vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties. *Ecol. Monogr.* 69, 535–568
- Wardle, D.A. 2002. *Communities and Ecosystems: Linking the Aboveground and Belowground Components*, Princeton University Press
- Warren, P.H. 1989. Spatial and temporal variation in the structure of a freshwater food web. *Oikos* 55, 299–311.
- Wasserman, S. y K. Faust. 1994. *Social network analysis: Methods and applications*. Cambridge University Press, 1, 116.
- White, W.B. y D.C. Culver. 2012. *Encyclopedia of Caves*, San Diego: Elsevier Academic Press.
- Williams, R.J. y N.D. Martinez. 2004. Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs: theory and data. *The American naturalist*, 163(3): 458–68.
- Williams, R.J. y N.D. Martinez. 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404 (6774): 180–3.
- Wilson, E.M., 1980. Physical Geography of the Yucatan Peninsula. In *Yucatan : A World Apart*, 5–40.
- Wilson, D. S. 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* 73: 1984 – 2000.
- Wilson, D.E. y D.M. Reeder. eds. 2005. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. third edition. Johns Hopkins University Press.

- Winemiller, K.O. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecological Monographs* 60: 331-367
- Woodward, G. y A.G. Hildrew. 2001. Invasion of a stream food web by a new top predator. *J. Ani. Ecol.* 70, 273–288.
- Woodward, G., D.C. Speirs y A.G. Hildrew. 2005. Quantification and resolution of a complex, size-structured food web. *Advances in Ecological Research* 36, 85–135.
- Worm, B. y J.E. Duffy. (2003). Biodiversity, productivity, and stability in real food webs. *Trends Ecol. Evol.*, 18, 628–632.
- Yager, J., 2013. *Speleonectes cokei*, new species of Remipedia (Crustacea: Speleonectidae) from a submerged ocean cave near Caye Chapel, Belize. *Zootaxa*, 3710(4): 354–362.
- Yager, J. 1987. *Speleonectes tulumensis*, n. sp. (Crustacea, Remipedia) from two anchialine cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Stygologia*, (3): 160–167.
- Yodzis, P. 1981. The structure of assembled communities. *J. Theor. Biol.*, 92, 103–117.
- Yodzis, P. 1988. Local trophodynamics and the interaction of marine mammals and fisheries in the Benguela ecosystem. *Journal of Animal Ecology* 67, 4, 635–658.

Anexo 1. Información de las especies del sistema Ox Bel Ha, Q. Roo

| Grupo | Especie | Etiqueta | Abundancia relativa (Benítez-León, 2014) | Talla Máxima (mm) | Hábitat | Alimentación | Notas | Clasificación trófica | Literatura consultada |
|------------------------------------|------------------------------|----------|--|-------------------|-------------|---|---|---------------------------|--|
| Crustacea: Remipedia | <i>Xibalbanus tulumensis</i> | Xtu | Media | 30.02 | Agua salada | Capaces de alimentarse de microorganismos, tienen hábitos detritívoros y carnívoros. Son considerados depredadores y consumidores oportunistas de carroña disponible en el sistema. | <p>Ubicado en el segundo nivel trófico.</p> <p>Presentan glándulas de veneno que usan para la depredación.</p> <p>Esófago musculoso.</p> <p>Registro relaciones epibióticas con bacterias.</p> <p>Los remipedios son capaces de dominar y atrapar varios tipos de crustáceos diferentes. Especialmente camarones del género <i>Typhlatya</i>.</p> | Carnívoro | (Cunliffe, 1985; Schram, 1986; Schram <i>et al.</i> , 1986; Yager, 1987; Felgenhauer <i>et al.</i> , 1992; Pohlman <i>et al.</i> , 1997; Carpenter, 1999; Pohlman <i>et al.</i> , 2000; Koenemann <i>et al.</i> , 2007; Álvarez y Iliffe, 2008; Torres-Talamante, 2009; Neiber <i>et al.</i> , 2011; Benítez-León, 2014; Von Reumont <i>et al.</i> , 2014; Pakes y Mejía-Ortíz, 2014b) |
| Crustacea, Decapoda: Carídea | <i>Typhlatya mitchelli</i> | Tmi | Alta | 16 | Ambas | Las <i>Typhlatyas</i> son organismos detritívoros filtradores de pequeñas partículas suspendidas en el agua. Se alimentan tanto de | <i>T. mitchelli</i> está ubicada en el primer nivel trófico. | Filtrador/ Detritívoro | (Hall, 1936; Ward, 1986; Pohlman <i>et al.</i> , 1997; Álvarez y Iliffe, 2008; Cruz-de La Garza, 2008; |
| | <i>Typhlatya pearsei</i> | Tpe | Media | 17 | | | Presentan capacidad de dispersión a través de la haloclina. | | |
| | <i>Typhlatya</i> sp. | Tsp | Media | ----- | | | <i>T. mitchelli</i> presenta | | |

Anexo 1. Información de las especies del sistema Ox Bel Ha, Q. Roo (continúa)

| Grupo | Especie | Etiqueta | Abundancia relativa (Benítez-León, 2014) | Talla Máxima (mm) | Hábitat | Alimentación | Notas | Clasificación trófica | Literatura consultada |
|------------------------------|----------------------------|----------|--|-------------------|-------------|---|--|------------------------|---|
| Crustacea, Decapoda: Carídea | | | | | | materia orgánica como de bacterias suspendidas o de la biopelícula. | Relaciones endosimbióticas intracelulares con bacterias. Mecanismos de alimentación filtradora en su primer y segundo par de pereiópodos, que les permiten alimentarse de partículas de hasta 3µm. | | Benítez-León, 2014; Pakes y Mejía-Ortiz, 2014a; Chávez-Solís, 2015). |
| Crustacea: Thermosbaenacea | <i>Tulumella unidens</i> | Tun | Alta | 3 | Ambas | Filtrador de bacterias y material orgánico. | Se encuentra ubicada en el primer nivel trófico. Capacidad de dispersión a través de la haloclina. Maxílulas muy setosas. Aunque <i>T. unidens</i> presenta hábitos similares a <i>T. mitchelli</i> , no parece ser un filtrador tan eficiente como su contraparte. | Filtrador/ Detritívoro | (Schram, 1986; Bowman y Illife, 1988; Pohlman <i>et al.</i> , 1997; 2000; Benítez-León, 2014). |
| Crustacea: Isopoda | <i>Creaseriela anops</i> | Can | Alta | 22 | Ambas | Los isópodos de la familia Cirolanidae son considerados como omnívoros, detritívoros y carroñeros que obtienen su alimento únicamente de materiales depositados en el sedimento. Así mismo se ha observado que algunos isópodos pueden consumir directamente bacterias. | Los isópodos de la familia Cirolanidae de la Península de Yucatán se ubican entre el primer y segundo nivel trófico. <i>C. anops</i> , es considerada una de las especies dominantes, ya que reaccionan con rapidez a las trampas cebadas. <i>C. anops</i> es capaz de atravesar la haloclina. | Omnívoro | (Creaser, 1936; Cunliffe, 1985; Bowman, 1987; Edler y Dodds, 1996; Pohlman <i>et al.</i> , 1997; Álvarez y Illife, 2008; Sánchez-Rodríguez, 2008; Torres-Talamante, |
| | <i>Metacirolana mayana</i> | Mma | Baja | 4.5-10 | Agua salada | | | | |

Anexo 1. Información de las especies del sistema Ox Bel Ha, Q. Roo (continúa)

| Grupo | Especie | Etiqueta | Abundancia relativa (Benítez-León, 2014) | Talla Máxima (mm) | Hábitat | Alimentación | Notas | Clasificación trófica | Literatura consultada |
|---------------------------------------|---|----------|--|-------------------|------------|---|---|---------------------------|--|
| Crustacea: Isopoda | | | | | | | Se ha mostrado que las excretas de los isópodos tienden a ser componentes importantes que propician el crecimiento bacteriano sobre el bentos. | | 2009; Ruíz-Cancino, 2010; Benítez-León, 2014) |
| Crustacea Decapoda: Palemonidae | <i>Creaseria morleyi</i> | Cmo | Baja | 65.6 | Agua dulce | Depredador activo y carroñero oportunista. Capaz de alimentarse de material orgánico. | <p>Se ubica por encima del segundo nivel trófico.</p> <p>Se ha observado alimentándose de excretas de murciélago y aves.</p> <p>También se le ha observado depredando a camarones del género <i>Typhlatya</i>.</p> <p><i>C. morleyi</i> es un organismo bentónico que durante la noche tiende a migrar hacia la columna de agua y regresa a su posición original durante el día. Este comportamiento se ha asociado al de sus presas.</p> <p>Presentan canibalismo y comportamiento agresivo.</p> | Carnívoro | (Holthuis,1952; Hobbs, 1979; Pohlman et al., 1997; 2000; Álvarez y Iliffe, 2008; Benítez-León, 2014; Chávez-Solís, 2015) |
| Crustacea: Mysida | <i>Antromysis (Antromysis) cenotensis</i> | Ace | Media- Alta | 3-4 | Agua dulce | Se alimenta de material orgánico particulado. | <p>Se ubica en el primer nivel trófico.</p> <p>Es seguro que estén relacionados al guano de vertebrados como los murciélagos y las aves.</p> <p>Usualmente es muy</p> | Filtrador/ Detritívoro | (Mauchline, 1980; Schram, 1986; Pesce et al., 1994; Pohlman et al., 1997; 2000; Pesce y Iliffe, 2002; Álvarez y Iliffe, |

Anexo 1. Información de las especies del sistema Ox Bel Ha, Q. Roo (continúa)

| Grupo | Especie | Etiqueta | Abundancia relativa (Benítez-León, 2014) | Talla Máxima (mm) | Hábitat | Alimentación | Notas | Clasificación trófica | Literatura consultada |
|----------------------|----------------------------------|----------|--|-------------------|------------|--|---|-----------------------|---|
| Crustacea: Mysida | | | | | | | <p>abundante donde quiera que se presente.</p> <p>A pesar de ser más pequeño, se considera que puede consumir partículas de mayor tamaño que los camarones del género <i>Typhlatya</i> debido a su mecanismo de alimentación con sus endópodos torácicos "canasta alimentaria".</p> <p>En cenotes cercanos a Mérida se cree que es la presa preferida de depredadores como <i>C. morleyi</i>, <i>Typhliasina pearsei</i>, <i>O. infernale</i> y los bagres del género <i>Rhamdia</i>.</p> | | 2008; Porter et al., 2008; Benítez-León, 2014; Chávez-Solís, 2015) |
| | <i>Stygiomysis cf. holthuisi</i> | Sho | Media | 7.1 | Agua dulce | Es probable que presenten una alimentación carnívora y que cubran parte de su dieta en detritus y materia orgánica en suspensión cercana a la haloclina. | <p><i>S. cokei</i> siempre se ha observado en las zonas más remotas de la cueva con poca perturbación.</p> | Carnívoro | (Gordon, 1958; Mauchline, 1980; Wagner, 1992; Kallmeyer y Carpenter, 1996; Pesce y Iliffe, 2002; Álvarez y Iliffe, 2008; Porter et al., 2008; Benítez-León, 2014) |
| | <i>Stygiomysis cokei</i> | Sco | Baja | 15.3 | | | <p>Los endópodos en los toracópodos 2-4 de <i>S. holthuisi</i> son prensiles.</p> <p>Los stygiomísidos son nadadores rápidos.</p> <p>Debido a que estas especies están asociadas a la haloclina, es probable que cubran parte de su dieta en detritus y materia orgánica.</p> | | |

Anexo 1. Información de las especies del sistema Ox Bel Ha, Q. Roo (continúa)

| Grupo | Especie | Etiqueta | Abundancia relativa (Benítez-León, 2014) | Talla Máxima (mm) | Hábitat | Alimentación | Notas | Clasificación trófica | Literatura consultada |
|--|----------------------------|----------|--|-------------------|-------------|---|---|-----------------------|--|
| Crustacea: Mysida | | | | | | | <p>O en su defecto consuman otros organismos que ocupen esa parte del hábitat.</p> <p>En otro caso de otra especie, <i>Stygiomysis aemete</i>, se le descubrió, consumiendo una hormiga que había caído al cuerpo de agua.</p> | | |
| Crustacea Decapoda: Hippolytidae | <i>Calliasmata nohochi</i> | Cno | Baja | 33.5 | Agua salada | Es probable que <i>C. nohochi</i> consuma a otros organismos de forma oportunista. Así mismo que sea consumidor de detrito y material orgánico al igual que otras especies del sistema. | <p>Hay pocos registros de esta especie y no se cuenta con datos de la alimentación.</p> <p>Otra especie afín <i>Calliasmata pholidota</i> puede consumir presas de forma oportunista, tomándola viva o como carroña. Se ha observado que esta especie puede alimentarse de diferentes organismos como lo son poliquetos y otros camarones.</p> <p>La talla <i>C. nohochi</i> es similar a la de <i>C. pholidota</i> (entre 15 y 30mm).</p> <p>En cuanto al hábitat, <i>C. pholidota</i> es un organismo de hábitos creviculares mientras que <i>C. nohochi</i> es más asociada a los pasajes de las cuevas.</p> | Carnívoro | (Holthuis, 1973; Escobar-Briones <i>et al.</i> , 1997; Benítez-León, 2014) |

Anexo 1. Información de las especies del sistema Ox Bel Ha, Q. Roo (continúa)

| Grupo | Especie | Etiqueta | Abundancia relativa (Benítez-León, 2014) | Talla Máxima (mm) | Hábitat | Alimentación | Notas | Clasificación trófica | Literatura consultada |
|-------------------------|-------------------------------|----------|--|-------------------|------------|---|--|-----------------------|--|
| Crustacea: Amphipoda | <i>Tuluweckelia cernua</i> | Tce | Alta | 5-8 | Agua dulce | Se consideran carroñeras o depredadoras; complementan parte de su dieta con material orgánico particulado. | <p>Los anfípodos de la familia Hadziidae de la Península de Yucatán han sido ubicados generalmente por encima del segundo nivel trófico.</p> <p>Se ha observado que los anfípodos de estos sistemas se consumen las exuvias de otros crustáceos.</p> <p>En general, los anfípodos presentes en cuevas tienden a ser omnívoros o carnívoros. En la mayoría de los casos suelen ser carnívoros.</p> | Carnívoro | (Holsinger, 1990; Pohlman <i>et al.</i> , 1997; Pohlman <i>et al.</i> , 2000; Álvarez y Ilyffe, 2008; Torres-Talamante, 2009; White y Culver, 2012; Navarro-Barranco <i>et al.</i> , 2013; Benítez-León, 2014) |
| | <i>Mayaweckelia cenitcola</i> | Mce | Baja | 4-6 | | | | | |
| Crustacea: Ostracoda | <i>Humpheysella mexicana</i> | Hme | Baja | 0.81 | Agua dulce | Es probable que este ostrácodo sea carroñero, capaz de alimentarse de materia orgánica particulado y bacterias. | <p>Se considera que la mayoría de los ostrácodos de vida libre son de hábitos filtradores; en los ostrácodos cavernícolas, el detrito es aparentemente una fuente de alimentación importante, aunque también existen casos que sugieren una alimentación complementada con carroña.</p> <p>Los ostrácodos cavernícolas pueden consumir bacterias quimioautótrofas, incluidas las bacterias sulfuro-reductoras.</p> | Omnívoro | (Liperovskaya, 1948; Kornicker y Ilyffe, 1975; Arashkevich, 1977; Cunliffe, 1985; Strayer, 1985; Kornicker y Ilyffe, 1989b; L. S. Kornicker y Ilyffe, 1989c; Kornicker y Ilyffe, 1996; Kornicker y Yager, 1996; Fryer, 1997; Vannier <i>et al.</i> , |

Anexo 1. Información de las especies del sistema Ox Bel Ha, Q. Roo (continúa)

| Grupo | Especie | Etiqueta | Abundancia relativa (Benítez-León, 2014) | Talla Máxima (mm) | Hábitat | Alimentación | Notas | Clasificación trófica | Literatura consultada |
|-------------------------|-------------------------------|----------|--|-------------------|-------------|--|---|-----------------------|---|
| Crustacea: Ostracoda | | | | | | | En el caso específico de <i>H. mexicana</i> es probable que se alimente de carroña y detritus. | | 1998; Pohlman <i>et al.</i> , 2000; Modig <i>et al.</i> , 2000; Smith y Delorme, 2010; Rossi <i>et al.</i> , 2011; Peterson <i>et al.</i> , 2013; Benítez-León, 2014) |
| Crustacea: Copepoda | <i>Balinella yucatanensis</i> | Byu | Baja (Benítez 2015, comunicado personal) | 1.45 | Agua salada | Es probable que presente hábitos carnívoros, posiblemente depredadores o carroñeros, además de consumir material orgánico. | Los copépodos Epacteriscidos son considerados como depredadores especializados debido generalmente a las partes de la boca raptoriales y el hecho de que representantes de 12 géneros de excepto <i>Enantiosis</i> no parecen ser atraídos por las trampas de carnada. <i>B. yucatanensis</i> se caracteriza por la presencia de un palpo mandibular y una gnátobase con 7-9 dientes con forma bicúspide o tricúspide de base ancha, separada del diente distal largo; maxilas con espínulas en la base de los enditos, setas proximales y adyacentes al diente con espínulas. Estos caracteres difieren de los caracteres | Carnívoro | (Fosshagen y Iliffe, 1985; Fosshagen y Iliffe, 1994; Jaume <i>et al.</i> , 2001; Fosshagen y Iliffe, 2004; Suárez-Morales <i>et al.</i> , 2006; Fosshagen y Iliffe, 2007; Álvarez y Iliffe, 2008) |

Anexo 1. Información de las especies del sistema Ox Bel Ha, Q. Roo (continúa)

| Grupo | Especie | Etiqueta | Abundancia relativa (Benítez-León, 2014) | Talla Máxima (mm) | Hábitat | Alimentación | Notas | Clasificación trófica | Literatura consultada |
|-------------------------------|------------------------------|----------|--|-----------------------------------|------------|---|---|-----------------------|--|
| Crustacea: Copepoda | | | | | | | primitivos y no modificados característicos de los copépodos con hábitos suspensívoros. Estos incluyen una gnathobase de la mandíbula armada con dientes uniformes y pequeños, con setas de la maxila y maxilípedos plumosos poco modificados. | | |
| Chordata: Actinopterygii | <i>Typhlasina pearsei</i> | Typ | ----- | 90 | Agua dulce | <p>Consume varios tipos de crustáceos; presenta principalmente hábitos depredadores, aunque posiblemente también carroñeros.</p> <p>Es probable que complemente su dieta con material orgánico.</p> | <p><i>T. pearsei</i> es un depredador tope ubicado por encima del segundo nivel trófico</p> <p>Según observaciones por parte de buzos, <i>T. pearsei</i> no solo es capaz de alimentarse de varios tipos de crustáceos sino que es un depredador activo de hábitos nocturnos.</p> <p>Esta especie ha sido observada ocasionalmente en diferentes partes del sistema Ox Bel Ha (Benítez-León comunicado personal).</p> <p>En general se presenta en densidades poblacionales bajas, con pocos especímenes en cada cenote donde se la ha visto.</p> | Carnívoro | (Pohlman <i>et al.</i> , 1997; Schmitter-Soto, 1998; Proudlove <i>et al.</i> , 2001; Álvarez y Iliffe, 2008; Chávez-Solís, 2015) |
| Chordata: Synbranchiformes | <i>Ophisternon infernale</i> | Oin | ----- | 600, (aunque suele ser de tamaños | Agua dulce | Consume crustáceos bentónicos y posiblemente consuma detritus orgánico para complementar su dieta. | Parece presentarse en abundancias bajas, aún menores que las del pez <i>T. pearsei</i> , se han visto pocos especímenes (máximo dos especímenes al mismo | Carnívoro | (Chumba-Segura 1984; Navarro-Mendoza, 1988; |

Anexo 1. Información de las especies del sistema Ox Bel Ha, Q. Roo (continúa)

| Grupo | Especie | Etiqueta | Abundancia relativa (Benítez-León, 2014) | Talla Máxima (mm) | Hábitat | Alimentación | Notas | Clasificación trófica | Literatura consultada |
|-------------------------------|---------|----------|--|-------------------|---------|--------------|---|-----------------------|--|
| Chordata: Synbranchiformes | | | | menores). | | | <p>tiempo).</p> <p>Se ha observado que puede alimentarse del palemónido <i>C. morleyi</i> y que depreda camarones e isópodos de forma activa, acechando a su presa y capturando a manera de emboscada.</p> <p>Al igual que el pez <i>T. pearsei</i>, <i>O. infernale</i> presenta hábitos nocturnos.</p> <p>Suele co-ocurrir con el pez <i>T. pearsei</i> el 43% de las veces que se le ha encontrado.</p> <p><i>O. infernale</i> ha sido avistado en cenotes cercanos a Tulum.</p> | | Mendoza-Navarro y Casillas-Valdés, 1990; Schmitter-Soto, 1998; Medina-González <i>et al.</i> , 2001; Schmitter-Soto, 2006; Álvarez y Illiffe, 2008; Bayona-Miramontes, 2012; Chávez-Solís, 2015) |

Anexo 2. Matrices de adyacencia de las redes “Total”

A) Modelo generalista

| | Tmi | Tpe | Tsp | Tun | Ace | Hme | Can | Mma | Byu | Cmo | Mce | Tce | Sho | Sco | Xtu | Cno | Typ | Oin | Bac | MOPA | MOPS | MOPM | |
|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|---|
| Tmi | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Tpe | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Tsp | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Tun | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Ace | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Hme | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Can | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Mma | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Byu | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Cmo | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Mce | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Tce | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Sho | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Sco | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Xtu | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Cno | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Typ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Oin | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Bac | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| MOPA | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| MOPS | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| MOPM | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

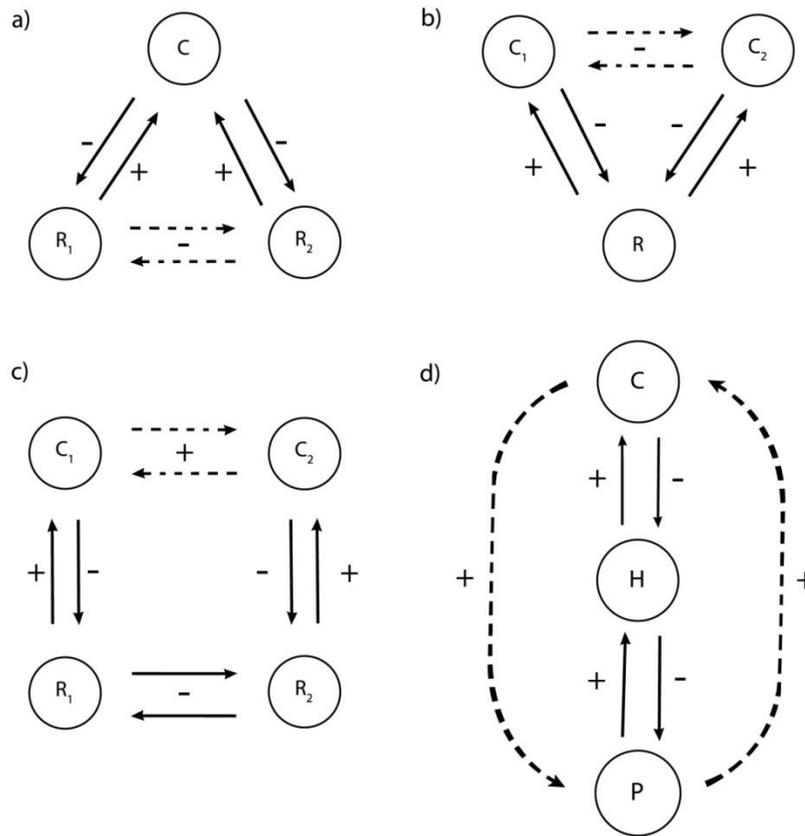
B) Modelo especialista

| | Tmi | Tpe | Tsp | Tun | Ace | Hme | Can | Mma | Byu | Cmo | Mce | Tce | Sho | Sco | Xtu | Cno | Typ | Oin | Bac | MOPA | MOPS | MOPM | |
|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|---|
| Tmi | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Tpe | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Tsp | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Tun | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Ace | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Hme | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Can | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Mma | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Byu | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Cmo | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Mce | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Tce | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Sho | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Sco | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Xtu | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Cno | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Typ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Oin | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Bac | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| MOPA | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| MOPS | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| MOPM | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Anexo 3. Características topológicas de otras redes tróficas

| Comunidad | Ambiente | Niveles tróficos | Omnivoría | Referencia |
|------------------|--|------------------|-------------------------------------|--|
| Sistema Bel Ha | Ox Alnquihalino (cuevas completamente inundadas) | 2-3 | 0.384 - 0.59 (G) 0.23 - 0.45 (E) | Aguilar-Sánchez (2016) |
| Cueva Galloha | Rio subterráneo | 3 | 0.0 | Culver (1982) |
| Manantial Cone | Manantial subterráneo | 3 | 0.214 | Tilly (1968) |
| Rio Broadstone | Rio | 2 | 0.243 | Woodward <i>et al.</i> , (2005) |
| Poza Skipwith | Posa | 3 | 0.513 | Warren (1989) |
| Lago Miércoles | Lago | 3 | 0.122-0.142 | Carpenter y Kitchell (1996); Smith (2001); Cohen <i>et al.</i> , (2003); Froese y Pauly (2012); Guiry y Guiry (2012); Jonsson <i>et al.</i> , (2005) |
| Estuario Ythan | Estuario | 4 | 0.456 | Hall y Raffaelli (1991); Dickinson (2003); Emmerson y Raffaelli, (2004); Wilson y Reeder (2005); Appeltans <i>et al.</i> , (2012); Froese y Pauly (2012); Guiry y Guiry (2012) |
| Bahía Chesapeake | Costero | 3 | 0.48 | Baird y Ulanowicz (1989); Bersier <i>et al.</i> , (2002) |
| Benguela | Costero | 5 | 0.689 | Yodzis (1988) |

Anexo 4. Tipos de interacciones indirectas



Las líneas continuas denotan efectos directos mientras que las líneas punteadas representan efectos indirectos. Los signos muestran la naturaleza del efecto que tiene una especie sobre otra en la dirección marcada por las flechas. **a) Competencia aparente**, donde dos presas (R_1 y R_2) comparten un depredador o consumidor (C). La disminución en R_1 incrementa la abundancia de R_2 . **b) Competencia por explotación**, cuando dos consumidores (C_1 y C_2) compiten por una misma especie como recurso (R) por lo que la relación negativa entre estos es mediada por una tercera especie. **c) Mutualismo indirecto**, donde la presencia del C_1 disminuye la abundancia del R_1 que compite por R_2 ; esto ocasiona un incremento en R_2 y beneficia a C_2 , que la consume. **d) Cascada trófica** de tres niveles, en este caso de una planta (P), un herbívoro (H) y un depredador (C). Los efectos negativos del depredador en la población del herbívoro promueven un mutualismo indirecto entre la planta y el depredador. Tomado de Boege y Carmona (2012).