



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

“ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE PECES EN CUERPOS ACUÁTICOS DE LA FRANJA
COSTERA DE LA RESERVA ESTATAL ‘EL PALMAR’, YUCATÁN”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

(L I M N O L O G Í A).

PRESENTA:

J O E L L O E R A P É R E Z

DIRECTOR DE TESIS: DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA, ENES MÉRIDA, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DR. JAVIER ALCO CER DURAND, FES IZTACALA, UNAM

DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ, INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DRA. MARÍA EUGENIA VEGA CENDEJAS, CINVESTAV, MÉRIDA, YUCATÁN

DR. JOSÉ LUIS HERNÁNDEZ STEFANONI, CICY, MÉRIDA, YUCATÁN.

SISAL, YUCATÁN.

MAYO DEL 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible gracias al apoyo económico de los siguientes proyectos

PAPIIT (IN213012 & IN219515), PAPIIME (PE204012), PROMEP (103.5/12/2122) y FOMIX-Yucatán (103 229).

Agradezco también el apoyo para el análisis estadístico de la M. en C. Carmen Galindo de Santiago. Por el apoyo técnico en diferentes fases de la investigación a la M. en C. Maribel Badillo Alemán, el M. en C. Alfredo Gallardo Torres, la M. en C. Korynthia López Aguiar y la M. en C. Carmen Galindo de Santiago.

En particular al CONACyT por la beca otorgada para hacer mis estudios doctorales y a la Universidad Autónoma Chapingo por el permiso otorgado para realizar dichos estudios.

Por supuesto a mi alma mater, la Universidad Nacional Autónoma de México por la formación recibida: Escuela Nacional Preparatoria # 2, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza y al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE FIGURAS.....	3
ÍNDICE DE TABLAS	5
RESUMEN.....	1
INTRODUCCION GENERAL	4
ANTECEDENTES	8
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	23
OBJETIVOS.....	24
HIPÓTESIS.....	25
CAPÍTULO I. SISTEMA INUNDADO TEMPORALMENTE	26
INTRODUCCIÓN.....	26
AREA DE ESTUDIO.....	31
MÉTODO	32
RESULTADOS	38
DISCUSIÓN	45
CONCLUSIONES	51
INTRODUCCIÓN.....	54
HIPÓTESIS.....	57
ÁREA DE ESTUDIO.....	57
RESULTADOS	64
DISCUSIÓN	75
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES.....	83
RECOMENDACIONES	87
LITERATURA CITADA.....	89
ANEXO I.	97

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. a) Nubosidad típica de los vientos alisios intensificada por una onda del este, correspondiente al 10 de junio de 1996. b) Huracán Roxana sobre la Península de Yucatán, 11 de octubre de 1995.	18
Figura 2. La imagen de satélite muestra un típico norte afectando la Península de Yucatán en febrero de 1996.....	19
Figura 3. Datos promedio de precipitación mínima y máxima (mm) tomados durante 50 años (1950-2000) para caracterizar las épocas del año en la península de Yucatán.	20
Figura 4. Temperatura promedio (°C) registrada durante 50 años (1950 – 2000) en la península de Yucatán.....	20
Figura 5. Zona de estudio (en azul) dentro de la Reserva Estatal “El Palmar”, Yucatán.	33
Figura 7. Diagrama de Venn que representa la partición de la variación de la respuesta Y (abundancia, biomasa o riqueza de especies) entre dos grupos de variables explicativas (ambientales y espaciales). El rectángulo representa el 100% de la variación en Y (modificado de Borcard et al., 2004)	38
Figura 8. Simulación de la inundación en la zona de estudio: a) noviembre de 2009, máxima inundación, b) abril de 2010 las zonas azul claro tenían menos de 10 cm de profundidad y no fue posible colocar las trampas. El color verde representa vegetación.....	40
Figura 9. Valores promedio (\pm desviación estándar) de las variables ambientales a lo largo del tiempo.	41
Figura 10. Características estructurales de la comunidad de peces (riqueza de especies, biomasa y abundancia) por mes. Los diferentes números (1, 2) indican diferencias significativas según la prueba de Tuckey HSD ($P < 0.05$).	42
Figura 11. Partición de la variación utilizando factores ambientales (A), factores espaciales (E) y la variabilidad común (AE). No hay datos en febrero.	45
Figura 12. Ubicación de los cenotes a cielo abierto o sistemas permanentes en estudio dentro de la reserva estatal “El Palmar”.	59
Figura 13. Comportamiento anual de las variables ambientales (promedio \pm desviación estándar) registradas en los tres cenotes a cielo abierto estudiados a) Profundidad (m); b) Conductividad ($mS\ cm^{-1}$); c) Temperatura ($^{\circ}C$); d) pH; e) Saturación de oxígeno disuelto (%),	66

Figura 14. Número de organismos totales capturados en los tres cenotes, por época del año.....	70
Figura 15. Número de individuos totales de la familia Cichlidae capturados por época del año en los tres sistemas estudiados.	71
Figura 16. Densidad (ind/ hora) de cíclidos por especie encontrada por época del año.	71
Figura 17. Número de individuos totales de especies de la familia de los Poeciliidae capturados por época del año en los tres sistemas estudiados.	72
Figura 18. Número de individuos totales de especies de las familias de Gobiidae (1), Characidae (2) y Heptapteridae (3) capturados por época del año en los tres sistemas estudiados.	72
Figura 19. Curvas de rarefacción de las especies de peces de los cenotes en estudio, las líneas punteadas representan los límites de confianza ($IC_{95\%}$) de cada curva.	74
Figura 20. Dinámica de la estructura de la comunidad de peces respecto al aumento y disminución del volumen en la zona de estudio. A. Niveles de agua durante la época inundada. B. Cuando el nivel de agua comienza a disminuir los peces grandes y luego los peces pequeños se trasladan a refugios de aguas más profundas (Modificado de De Angelis et al., 1997).	79
Figura 21. Dinámica de la estructura de la comunidad de peces respecto al aumento y disminución del volumen en la zona de estudio. C. Cuando el nivel de agua alcanza los niveles más bajos, los estanques profundos y los agujeros de solución pueden ser los únicos refugios que quedan. D. Al inicio de la época de lluvias y a medida que los niveles del agua vuelven a subir los peces pueden repoblar la zona inundada (Modificado de De Angelis et al., 1997).....	81

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Coeficientes de regresión estandarizados que relacionan la influencia de las variables ambientales sobre la estructura de la comunidad de peces. Variables incluidas en el modelo con * P<0.001, **P<0.05, ***P<0.1.	44
Tabla 2. Ubicación geográfica de los cenotes en estudio.	64
Tabla 3. Parámetros morfométricos de los sistemas en estudio (datos del muestreo de diciembre de 2008).	64
Tabla 4. Valores (promedio ± desviación estándar) de los parámetros fisicoquímicos de los cenotes estudiados.	68
Tabla 5. Especies de peces presentes en cada uno de los sistemas estudiados.	69
Tabla 6. Correlación entre la biomasa de peces y la matriz de distancias euclidianas de las variables abióticas.	75

RESUMEN

La península de Yucatán es una planicie cárstica en la que un vasto sistema dulceacuícola subterráneo fluye desde tierra adentro hacia la zona costera. La orografía costera permite que se forme una amplia región de humedales inundados o inundables periódicamente, así como lagunas costeras. Asimismo, en la superficie exokárstica resalta la presencia de dolinas de colapso, denominadas localmente cenotes. Dentro de estos sistemas, resulta de interés entender la relación de la comunidad de peces, a través de los cambios en su estructura, con las características del ambiente, la adecuación a las condiciones locales, los procesos competitivos derivados del uso del nicho, las interacciones tróficas y los efectos de otros factores estocásticos. Por ello, las preguntas que se responden en este trabajo, considerando las diferencias en el carácter temporal o permanente de los cuerpos de agua presentes en la zona de estudio, son: ¿Cuáles son los factores que determinan la distribución, abundancia y diversidad de especies de peces de la zona? ¿Existen diferencias en la estructura de la comunidad de peces asociadas a las épocas del año? De ser así ¿qué factores abióticos influyen de manera más importante en las variables ecológicas?

Este estudio se realizó en dos tipos particulares de sistemas acuáticos presentes en un área natural protegida a nivel estatal: la reserva “El Palmar”. Uno es un sistema que se inunda de forma temporal durante la época de lluvias, por lo que tiene una efímera presencia durante algunos meses. El otro tipo de sistema está formado por tres cenotes permanentes, nombrados localmente Peten Pila (PP),

Sirena 1(S1) y Kilómetro 13 (KM13). Estos cuerpos de agua permanentes juegan un papel fundamental en la dinámica de las poblaciones de peces puesto que funcionan como “reservorios” para aquellas especies que poblarán la zona inundada una vez que inicia la época de lluvias. La distribución, abundancia y riqueza de especies de peces de los cuerpos acuáticos temporales y permanentes en la Reserva estatal “El Palmar”, en la franja costera del Estado de Yucatán, están influenciadas por factores espaciales y ambientales de tal manera que, en los sistemas temporales, la variación en la estructura de la comunidad de peces depende principalmente de las variables espaciales. Ello significa que la principal limitante en la distribución y abundancia de la comunidad de peces es su propia capacidad para dispersarse en el ecosistema acuático. Para cuantificar los efectos de las variables ambientales (conductividad específica, saturación de oxígeno, temperatura y pH) y las espaciales (definidas por los vectores de las coordenadas principales de matrices vecinas, PCNM) sobre las variables de respuesta (abundancia, biomasa y riqueza de especies de peces) obtenidas a lo largo de un ciclo anual de observaciones, se utilizaron análisis de regresión múltiple y partición de la variación. *Gambusia yucatanana* es la especie que presentó la mejor estrategia de dispersión y reproductiva dada su condición de vivíparo, lo cual asegura una buena capacidad de sobrevivencia que le permite estar representada por más del 80 % de la abundancia de los peces que habitan en la zona temporalmente inundada. En menor medida, algunas variables ambientales como la conductividad, saturación de oxígeno, temperatura y profundidad tienen influencia en la estructura de la comunidad de peces.

En el caso de los sistemas permanentes, las características físicas y químicas del agua en los cenotes cercanos a la línea de costa resultaron muy homogéneas, y juegan un papel determinante en la dinámica de la estructura de la comunidad de peces. Las fluctuaciones en el nivel del agua en dos de los tres sistemas analizados (PP y S1), crean una conexión temporal entre ambos que permite el intercambio de agua y organismos. El sistema KM13, al formar parte de otra “cuenca” dada su lejanía a la costa, presentó características fisicoquímicas contrastantes respecto de los otros. Ello, a su vez, determinó diferencias en la composición y estructura de la comunidad de peces. La ictiofauna de los cenotes costeros es más diversa que la del cenote que se encuentra alejado de la costa. Todos estos factores modulan la estructura de la comunidad de peces dinámica que depende de las variaciones en los factores ambientales (temperatura, profundidad, pH y cobertura de macrofitas) que se registran entre las estaciones de lluvias y de secas.

Sin embargo, los cuerpos de agua permanentes no garantizan la sobrevivencia de los peces que llegan a ellos. El hacinamiento, por ejemplo, puede conducir a la falta de oxígeno, a limitar los recursos alimentarios disponibles, a incrementar la susceptibilidad de los organismos a las enfermedades y a incrementar las probabilidades de depredación por parte de peces de tallas mayores y otros depredadores. Por lo que la pequeña fracción de peces que sobrevivan hasta la siguiente época de lluvias será aquella que colonizará el humedal.

INTRODUCCION GENERAL

La dinámica física, química y biológica de los ecosistemas acuáticos en las zonas tropicales está influenciada en gran medida por el régimen de precipitación que caracteriza las temporadas de lluvias y secas. Ello contrasta con lo que ocurre en las zonas templadas, donde el factor climático que suele influir de manera más importante es la temperatura (Lewis W. M., 1987). Las condiciones hidrológicas impuestas por las diferencias propias de las épocas de lluvias y de estiaje son determinantes en sitios con características tan particulares como la península de Yucatán (PY), donde no existen flujos de agua superficiales debido al tipo de suelo calcáreo que predomina en la región (Duch, 1988). Ello permite la existencia de una enorme red cavernosa subterránea por la que escurre el agua, que se descarga en el mar.

La monotonía orográfica permite que en la confluencia del mar con el continente se forme una amplia región de zonas inundadas o inundables periódicamente, así como lagunas costeras que ocupan un área de aproximadamente 1,404.7 km². Es probable que el origen y evolución de dicha región esté vinculado a movimientos geotectónicos de magnitud baja. Lo anterior se refleja en lo poco diseccionado de su relieve, en el cual predominan fundamentalmente llanuras de distintos génesis con poca diferencia altitudinal. El rasgo más notorio que presentan es la existencia de una zona con una abundancia extraordinaria de depresiones dulceacuícolas epigeas llamadas “cenotes” que son alimentadas con emanaciones de agua subterránea a través de (Wilkins, 1982).

Estas formas se encuentran en una llanura baja y pantanosa en cuyas inmediaciones se establece un tipo particular de formación vegetal, conocida como “Petén” (Vega-Cendejas, Los Peces de la Reserva de la Biosfera de Celestún. , 1997).

Una de las consecuencias de los ciclos de lluvias y estiaje que marcan la dinámica ambiental de la península de Yucatán es la fluctuación drástica de la extensión de los humedales costeros (Sánchez-Santillán. N., Análisis de la climatología dinámica en el NE de la península de Yucatán, México., 2012). Durante la época de lluvias, buena parte de la llanura costera se inunda formando un sistema más o menos continuo a lo largo de toda la línea de costa. No sólo cambia la extensión de estos cuerpos acuáticos, sino que se presentan diferencias en las características fisicoquímicas del agua (Cejudo, 2021).

En el mismo sentido, las diferencias dadas por la radiación solar marcan un régimen térmico diferente para las épocas antes mencionadas ((Emery, 1978); (Sánchez-Santillán. N., Análisis de la climatología dinámica en el NE de la península de Yucatán, México. , 2012). Muchos cenotes, aguadas y petenes, en cambio, se mantienen inundados de forma permanente gracias a los aportes que reciben del manto freático tanto en forma difusa a través de fracturas de la roca o puntuales a través de manantiales (Lamas Cosío, 2021).

En consecuencia, los ciclos de vida de los organismos acuáticos característicos de esta región se rigen por esta dinámica estacional y despliegan adaptaciones fisiológicas y conductuales que responden a estos cambios. En general, durante la época de secas, la fauna acuática se encuentra circunscrita a los cuerpos acuáticos

permanentes que sirven como hábitat y refugio. En cambio, varias especies ícticas tienen la capacidad de colonizar la zona inundada durante la época de lluvias mediante procesos de dispersión, lo que conlleva a fluctuaciones periódicas en el tamaño de las poblaciones (Vázquez-Domínguez, 2009).

Debido a que los cambios en la estructura de la comunidad de peces se relacionan con el régimen hídrico (Jordan, 1998); (Aguilar-Medrano, 2020), justo antes de la época de lluvias, por ejemplo, la reproducción y la dispersión juegan un papel preponderante. En cambio, en la época de secas se manifiestan interacciones competitivas más intensas entre los organismos que utilizan los sistemas permanentes como refugios para sobrevivir (Trexler, 2000).

Si bien en la actualidad se tiene más información sobre la dinámica de las poblaciones en lagos cársticos tropicales y el tipo de variables que la determinan, ésta sigue siendo escasa en comparación con el conocimiento que se tiene de los lagos templados.

A la fecha, la mayoría de los trabajos realizados en los cenotes se orientan a estudios limnológicos y morfométricos, como los de (Navarro-Mendoza, 1988) y (Schmitter-Soto, 2002). Existen algunos estudios sobre la influencia de la estacionalidad y los factores ambientales sobre la estructura de la comunidad en sistemas permanentes y temporales en Sian Ka'an (Escalera-Vázquez, 2010), así como de la diversidad funcional en comunidades, como el de (Cordova-Tapia, 2016). Otros estudios están enfocados al manejo y conservación (Navarro-Mendoza M. y.-C., 1990). Destacan los estudios realizados por Vega-Cendejas y colaboradores en

varios de estos sistemas en la península de Yucatán (Vega-Cendejas M. H., 2013); (Vega-Cendejas M.E., 2017), entre otros.

En la presente investigación se analizaron los factores que determinan la estructura de la comunidad de peces en dos tipos de cuerpos acuáticos presentes en la Reserva estatal de “El Palmar”: el humedal costero, cuya extensión depende de las fluctuaciones estacionales que impone el régimen de precipitación característico de la península de Yucatán y tres cenotes de aguas permanentes, dispuestos en un gradiente perpendicular a la línea de costa.

La conectividad que ocurre durante la época de lluvias entre ambos tipos de sistemas, como consecuencia del hidropериodo, implica condiciones contrastantes de profundidad, salinidad, temperatura y los impactos que esto genera a nivel de la comunidad de peces, son una incomparable combinación para el análisis de los factores tanto determinísticos como estocásticos que influyen sobre los atributos de dicha comunidad. El hacinamiento que se presenta durante la época de secas, con la consiguiente presión ambiental e intensa competencia que se da en los sobrepoblados sistemas permanentes. El inicio de la época de lluvias, que al aumento de la superficie inundada da oportunidad para el despliegue de las estrategias, tanto reproductivas como de dispersión y de repoblamiento de las especies que han sido capaces de desarrollarlas, y que les permiten ocupar el humedal completo una vez iniciada dicha temporada. Todas estas variables tanto ambientales como biológicas y espaciales influyen para modificar la estructura de la

comunidad de peces a lo largo del año en estos sistemas tan contrastantes como dinámicos.

ANTECEDENTES

La península de Yucatán

La PY es una de las quince provincias fisiográficas de la República Mexicana (Lamas Cosío, 2021). La altitud promedio es de menos de 10 msnm, el 90% de su superficie está a menos de 200 msnm y la Sierrita de Ticul es la única elevación prominente (Beddows, 2008). Se compone principalmente de rocas calcáreas y evaporitas surgidas durante el Cenozoico (Escobar-Nava, 1986). Por su composición geológica se caracteriza por ser una sólida masa calcárea, producida por la consolidación de sedimentos fósiles conformados por residuos de conchas marinas lo que le da una constitución de carbonatos de calcio y magnesio en forma de calcita, dolomita y aragonita (Duch G. J., 1991). Debido a la permeabilidad del suelo no se presentan flujos de agua superficiales, el agua de lluvia fluye de manera vertical hasta que llega al manto freático. Una vez ahí y por su carácter ligeramente ácido, actúa disolviendo las rocas carbonatadas de la superficie formando una trama de cavidades subterráneas como grutas y cenotes con o sin comunicación con el exterior (Batllori-Sampedro, 2006). Además, se presentan algunos otros procesos que incrementan su tendencia al resquebrajamiento y la fragmentación, tanto por efecto de cambios de temperatura como por la acción mecánica de raíces de árboles (Duch G. J., 1988).

Los flujos de agua subsuperficial se mueven horizontalmente en forma radial desde la porción SE del estado de Yucatán, con dirección N-NW y tienen su destino final en la costa (Sánchez y Pinto I, 2021). Por ello, la porción del litoral que ocupa el humedal costero, o ciénaga, recibe aportes *quasi*-permanentes de agua subterránea presentándose descargas tanto en forma difusa a través de fracturas de la roca o puntuales a través de manantiales (Bauer-Gottwein, 2011).

La extensión del sistema de humedales costeros depende del régimen de lluvias y, en los meses de mayor precipitación, se establece un sistema de conexiones temporales entre cuerpos de agua que, en época de estiaje, están aislados. Este fenómeno facilita los eventos de dispersión de las poblaciones de peces dentro del humedal (Snoodgrass, 1996) (Aguilar-Medrano, 2020). La distribución y abundancia de las poblaciones de peces se encuentran determinadas por el tamaño de los sistemas acuáticos sobre todo en la zona de inundación temporal de la franja costera la cual presenta, además de la extensión fluctuaciones estacionales en la profundidad (Aguilar-Medrano, 2020).

Durante la temporada de secas, que suele extenderse desde el equinoccio de invierno hasta el solsticio de verano, la relación entre la precipitación y la evaporación genera, en el medio acuático, condiciones de alta salinidad. En cambio, durante las temporadas de lluvias y “nortes” la salinidad disminuye por efectos de dilución. Las máximas elevaciones del nivel del agua ocurren durante septiembre y octubre; las aguas son más salobres y de menor temperatura. En cambio, las

profundidades menores se registran al final de la época de “nortes” y durante las secas, con aguas más saladas y cálidas (Batllori-Sampedro, 2006).

En suma, la extensión y la profundidad de los sistemas acuáticos costeros aumenta paulatinamente a lo largo de la temporada de lluvias (típicamente de junio a octubre), se mantiene en la temporada de “nortes” (de noviembre a febrero) y disminuye durante la temporada de “secas” (de marzo a mayo). Vastas extensiones del humedal costero llegan a secarse completamente (Batllori-Sampedro, 2006), exceptuando los cuerpos acuáticos permanentes, como los cenotes, en los que el volumen de agua se mantiene más o menos estable gracias a los aportes del acuífero.

Características físicas y químicas de los sistemas acuáticos

Por la naturaleza geológica de las rocas dominantes en la PY, los iones más abundantes en el agua de los cenotes provienen de la disolución de la roca caliza y generalmente se encuentran presentes sodio, bicarbonatos, cloruros y sulfatos (Cejudo, 2021). Estos elementos químicos se diluyen con el agua de lluvia que, además, transporta ácidos húmicos y, en la zona costera, taninos que los neutralizan (Alcocer, 1998). Así, se presentan conductividades que suelen ser mayores de 600 $\mu\text{S}/\text{cm}$, la alcalinidad es muy variable debido a las variaciones en los flujos de agua proveniente del manto freático, que es rica en carbonatos y bicarbonatos hasta 696 mg/l de CaCO_3 (Alcocer J. E., 1996).

En las zonas temporalmente inundadas se presentan características físicas y químicas extremas en función de la época del año (Ortega-Mayagoitia, 2002). De

acuerdo con (Vega-Cendejas M. a., 2004), la morfología y el tamaño de los sistemas acuáticos repercuten en los valores de los factores fisicoquímicos y, en algunos casos, la presencia de sustancias tóxicas limita la distribución y la abundancia de los peces ((Wootton, 1992); (Rodríguez-Fuentes, 2021). De igual manera se ha reportado que la cantidad de sedimento tiene influencia sobre la productividad primaria y que la vegetación circundante regula parte de la producción secundaria debido a que forma sitios de refugio contra depredadores y controla el ingreso de materia orgánica y luz (Ricklefs, 1999).

De acuerdo con (Van der Kamp, 1995), algunos de los rasgos más característicos de los cenotes son el contenido de sólidos totales disueltos (STD), oxígeno disuelto y *detritus*, entre otros. Los STD se incrementan debido a que las sales acarreadas por la lluvia se concentran por evaporación y a éstas se suman las sales presentes en el suelo. En términos generales, la salinidad del agua subterránea de la península de Yucatán es de 0.4 a 2.9 g/L ((Doehring, 1974). Sin embargo, la intrusión de la masa de agua marina por debajo de la lente de agua dulce hacia el interior de la península, fenómeno favorecido por la extracción de agua dulce, provoca una elevación del contenido de STD.

Es necesario destacar la importancia que tiene el hecho de que los cenotes tengan flujo abierto (sistemas lóticos) o cerrado (sistemas lénticos) ya que existen marcadas diferencias entre los procesos que en ellos ocurren (Schmitter-Soto, 2002). En los medios lénticos, las tasas de dilución y mezcla son menores que en los lóticos y la aireación no es tan eficiente, lo que puede causar condiciones anóxicas en el

cenote (Schmitter-Soto, 2002). La temperatura se mantiene estable en los cenotes lóticos y controlada por la geometría del sistema de flujo. La estabilidad térmica refleja la constancia de la temperatura del agua a profundidades cercanas a los 10 m (Van der Kamp, 1995). En cenotes lénticos hay variaciones horizontales y verticales a lo largo del año. La media de la temperatura del agua en los cenotes, de 24 a 29° C, es similar a la temperatura media del aire (Alcocer J. L., 1998). Durante el flujo del agua de la superficie al manto freático, se presentan los cambios más importantes en la química del agua. En este proceso el agua adquiere CO₂ proveniente del suelo, de la oxidación de la materia orgánica y de la oxidación química de algunos minerales, todo ello tiende a disminuir la presión parcial del oxígeno disuelto e incrementar la acidez, la cual es neutralizada por la disolución de la roca caliza (Schmitter-Soto, 2002).

El pH también tiende a ser homogéneo y estable en los cenotes de flujo abierto, generalmente con valores ligeramente ácidos (pH < 7), debido a que el agua subterránea emergente es rica en CO₂ disuelto, el cual se transforma en ácido carbónico. Sin embargo, en los cenotes cerrados, que presentan estratificación, se presenta un gradiente de pH a lo largo de la columna de agua. En consecuencia, se ha observado que el pH de los cenotes se encuentra en el intervalo de $6.7 \leq \text{pH} \leq 8.0$ en cenotes cercanos a la zona costera y hasta de 8.6 en cenotes continentales (Schmitter-Soto, 2002).

En un estudio realizado en zonas de humedales en el centro de Florida se encontró que los cuerpos de agua permanentes a lo largo de la zona costera

representan sitios de refugio potenciales para muchas especies acuáticas y que las condiciones físicas y químicas del agua (oxígeno disuelto, pH, conductividad, temperatura) de estos sitios, presentan un amplio intervalo de variación a lo largo del año (Baber, 2002).

En sistemas similares, pero en la Reserva de Sian Ka’an, Quintana Roo, México, (Zambrano, 2006) realizaron un análisis de discriminantes basado en características físicas tales como turbidez, temperatura, profundidad y oxígeno disuelto, encontrando diferencias entre los distintos hábitats estudiados y dichas diferencias determinan la estructura de la comunidad de peces. En los cenotes con vegetación litoral desarrollada y los humedales temporales encontraron mayores índices de diversidad y riqueza de especies.

Escalas

Por “escala” nos referimos a las dimensiones espaciales y temporales de las entidades o fenómenos que observamos, lo que involucra (al menos implícitamente) mediciones y unidades de medición. Las escalas geográficas involucran medidas de proporción entre la distancia real entre dos puntos en el terreno y su representación esquemática en un plano. Son fundamentales para realizar un mapa o plano de un territorio, ya que no puede dibujarse a tamaño real (Cueto, 2006). El interés de los ecólogos por el efecto de la escala en sus trabajos de investigación ha aumentado notablemente en los últimos tiempos. Antes de la década de 1980, en pocos trabajos se mencionaba explícitamente la escala del estudio, pero desde mediados de esa década se produjo un rápido incremento en las publicaciones que tienen en

cuenta los problemas de la escala (Cueto, 2006). Además, la literatura ecológica de décadas pasadas está colmada de estudios con datos a escala de una hectárea o menos y se extrapolaban las conclusiones a escalas mucho más amplias (incluso a todo el planeta). El resultado de tales extrapolaciones puede o no ser válido, pero es razonable reconocer que es posible que frente a esos cambios de escala las fuentes de error y variación involucradas se modifiquen o que cambien las relaciones con los factores ambientales (Peterson, 1998).

No obstante, el hecho de que tanto la forma de los patrones como el funcionamiento de los procesos ecológicos dependen de la escala ha atraído el interés de los ecólogos (Schneider, 2001). Esta mayor atención al “problema de la escala” obedece a que un mismo proceso ecológico puede generar patrones diferentes a distintas escalas espaciales, al estar regulado por mecanismos distintos en cada una de ellas (Wiens, 1989); (Levin, 1992).

De esta manera, la escala espaciotemporal de observación en un estudio ecológico tiene dos componentes: la extensión y el “grano” (Allen, 1982). Desde una perspectiva espacial, la extensión es el área total donde realizamos las observaciones durante un estudio, este componente de la escala muchas veces es erróneamente considerado como la “escala del trabajo”. El “grano” es el área (o tamaño) de nuestra unidad de observación, el cual suele coincidir con la unidad de muestreo de los estadísticos. La extensión y el grano definen los límites superior e inferior de resolución de un estudio, respectivamente.

Variables espaciales

Dentro del análisis ecológico acerca de los factores que determinan la distribución y abundancia de los organismos, además de las variables ambientales y las interacciones biológicas, se ha considerado la importancia de las estructuras ecológicas espaciales lo cual es ahora ampliamente reconocido en la teoría ecológica (Fortin., 1989); (Legendre, 1993). Las interacciones entre las comunidades vivas y su entorno físico, y entre los propios organismos de dicha comunidad, ocurren en escalas espaciales y temporales definidas, y dan lugar a patrones espaciales que necesitan ser evaluados para desenredar los procesos que estructuran a dichas comunidades.

Esta evaluación no es trivial cuando el objetivo es incluir en el modelo todas las escalas percibidas en un conjunto de datos dado, por lo que se ha propuesto un método de partición de variación, donde la variación ecológica se descompone en cuatro fracciones utilizando métodos de ordenación o regresión restringida parcial (Borcard, 1992); (Borcard D. y., 1994).

(Borcard D. y., 2002) propusieron un enfoque ideado para identificar patrones espaciales en todo el rango de escalas perceptibles con un conjunto de datos dado, este método se basa en el cálculo de las coordenadas principales de una matriz de vecinos geográficos entre los sitios de muestreo (PCNM, acrónimo de coordenadas principales de matrices vecinas). Este análisis se aplica a datos ecológicos reales observados utilizando varios diseños espaciales: lineal (transecto) y bidimensional

(superficie), esquemas de muestreo regulares o irregulares, y presenta varias formas de obtener nuevos conocimientos ecológicos a partir de los resultados.

En términos generales el método crea un conjunto de variables explicativas espaciales que tienen estructura en todas las escalas abarcadas por la matriz de datos (similar a la serie de senos y cosenos utilizados en el análisis de Fourier), y determina a cuál de estas variables los datos de respuesta (univariante o multivariante) están respondiendo estadísticamente (Borcard D. y., 2002).

Climatología dinámica de la península de Yucatán

La PY tiene un clima cálido seco y semi seco: BSI (h) w (i'), la temperatura anual promedio es 26.5 °C, siendo el gradiente de pluviosidad descendente hacia el norte y ascendente hacia el sur con precipitaciones del orden de 700-800 mm anuales (Lamas-Cosío *et al.*, 2021). La lluvia es provocada por la penetración de las masas de aire que arrastran nubosidad producida en la superficie de océano Atlántico y mar Caribe y que son movidas tanto por los vientos alisios como por las depresiones tropicales y las masas de aire polar modificadas. Durante el año se presentan tres temporadas climáticas: secas, lluvias y nortes (Sánchez-Santillán. N., 2012).

Temporada de secas

La época de secas suele abarcar de marzo a mayo, presenta mínimas precipitaciones (de 0 a 30 mm promedio mensual) y las más altas temperaturas (de 36 a 38 ° C, en promedio).

Temporada de lluvias

La época de lluvias se presenta de junio a octubre, siendo septiembre el mes con mayor precipitación (125 mm al mes en promedio). Las lluvias son provocadas por la masa de aire húmedo proveniente de la celda anticiclónica o de alta presión Bermuda-Azores, localizada en la porción centro - norte del océano Atlántico. A su paso por la porción central del Atlántico y del mar Caribe, la masa de aire arrastrada por los vientos alisios se carga de humedad y se enfría al chocar con la masa continental de la PY, provocando las lluvias de verano. Los vientos alisios penetran con fuerza entre los meses de junio a octubre (Fig. 1a) y durante este periodo se presentan también ondas del este que son perturbaciones tropicales que viajan dentro de la corriente alisia que incrementan la nubosidad y la cantidad de lluvia (UADY., 1999). Durante los dos últimos meses de la temporada de lluvias es común el arribo de huracanes que traen como consecuencia precipitaciones altas (hasta 350 mm al mes) con rachas de vientos de hasta 250 km/h. Estos fenómenos son ocasionados por inestabilidades de baja presión que dan lugar a tormentas tropicales, y dependiendo de la energía acumulada se puede llegar a formar un ciclón o huracán. Las tormentas tropicales y huracanes se desplazan en el hemisferio norte en sentido contrario al de las manecillas del reloj con una trayectoria este a oeste y posteriormente hacia el norte (Fig. 1b).

Temporada de nortes

Se presenta durante los meses de noviembre a febrero y es caracterizada por la influencia de los vientos polares, acompañados por bajas presiones atmosféricas,

bajas temperaturas y lluvias; la temperatura promedio es de 23 ° C y las precipitaciones de unos 40 mm en promedio ocurren cuando las masas de aire frío provenientes de Estados Unidos y el sur de Canadá chocan con el aire tropical asentado sobre México.

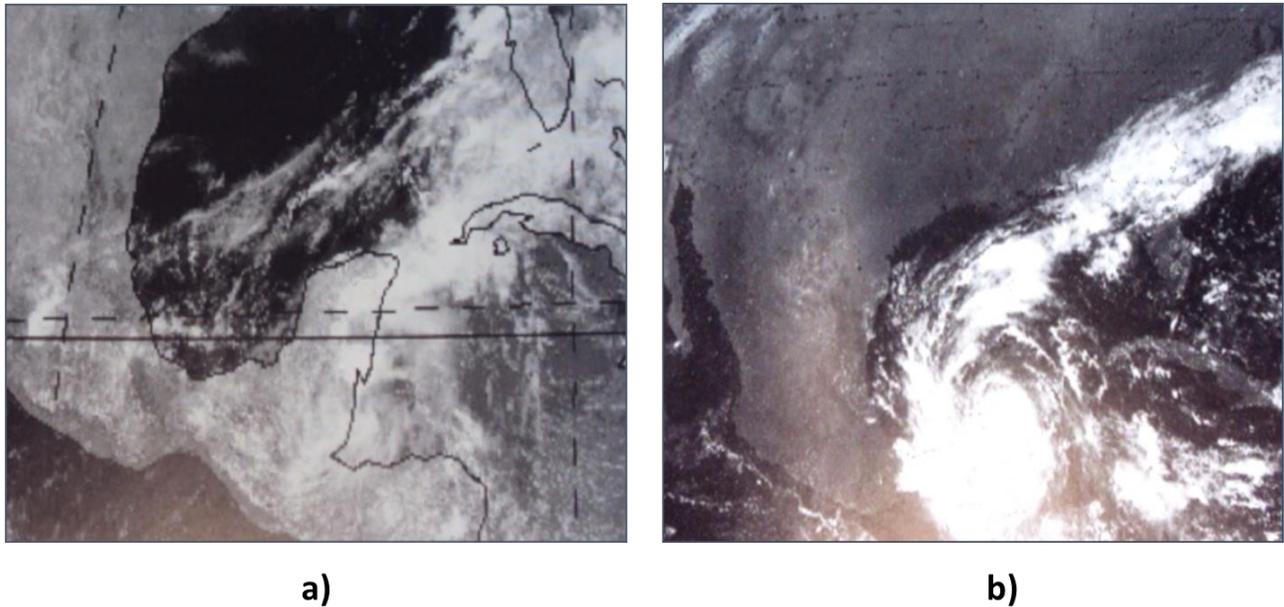


Figura 1. *a) Nubosidad típica de los vientos alisios intensificada por una onda del este, correspondiente al 10 de junio de 1996. b) Huracán Roxana sobre la Península de Yucatán, 11 de octubre de 1995.*

Se originan así frentes que al pasar por el mar de las Antillas y Golfo de México se saturan de agua en forma de nubosidad que se deposita como lluvia (Fig. 2). Los nortes ocasionan la lluvia invernal que en algunos años llega a ser tan elevada que abarca más del 15% del total anual. La duración del efecto de cada norte puede ser en promedio de tres días en los que cubre su trayectoria total (UADY., 1999).

En las figuras 3 y 4, construidas con datos de precipitación y temperatura registradas en la PY considerando la serie temporal de 1950 hasta el 2000, con

información que se encuentra disponible en la página web del Centro de Ciencias de la Atmosfera de la UNAM (2), se diferencian claramente el andar mensual de dichos parámetros que caracterizan las tres épocas climáticas.

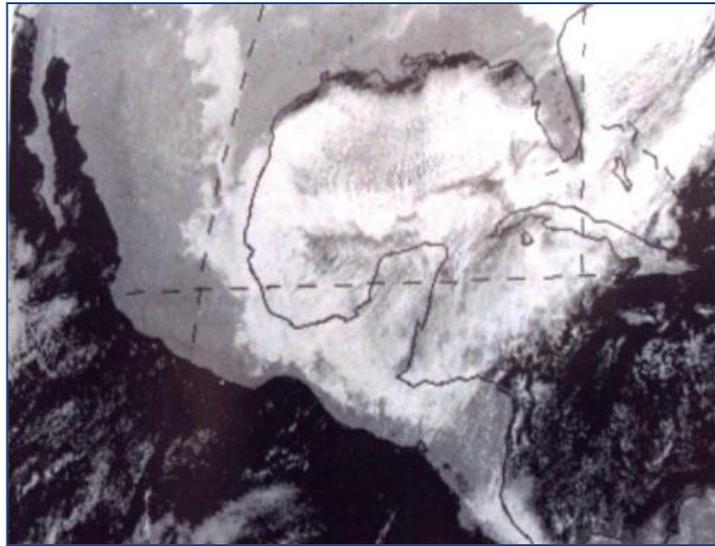
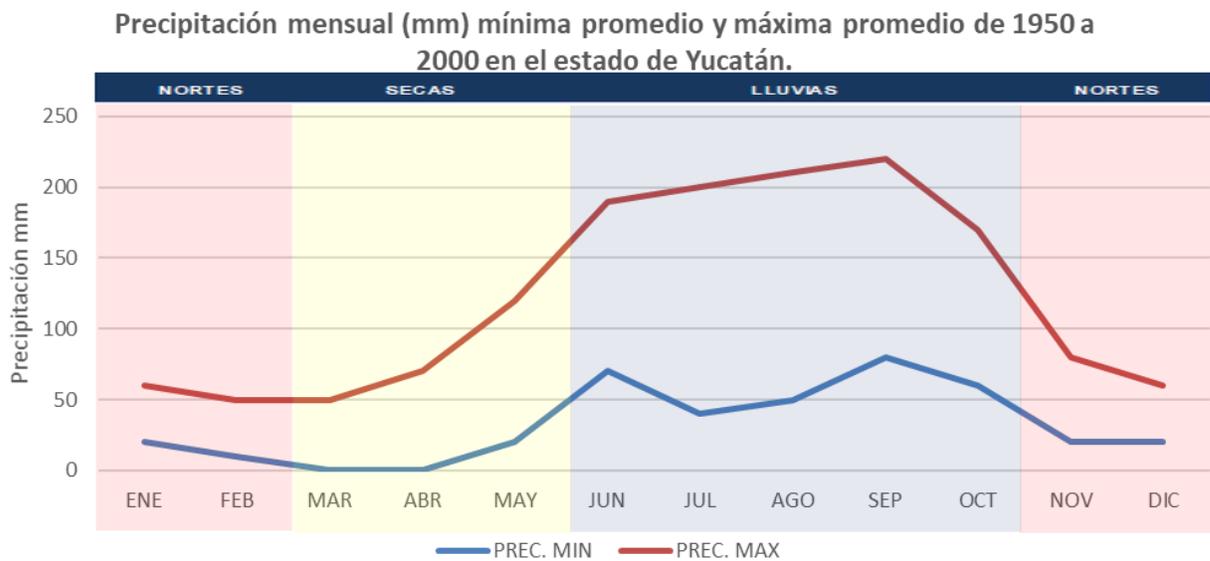
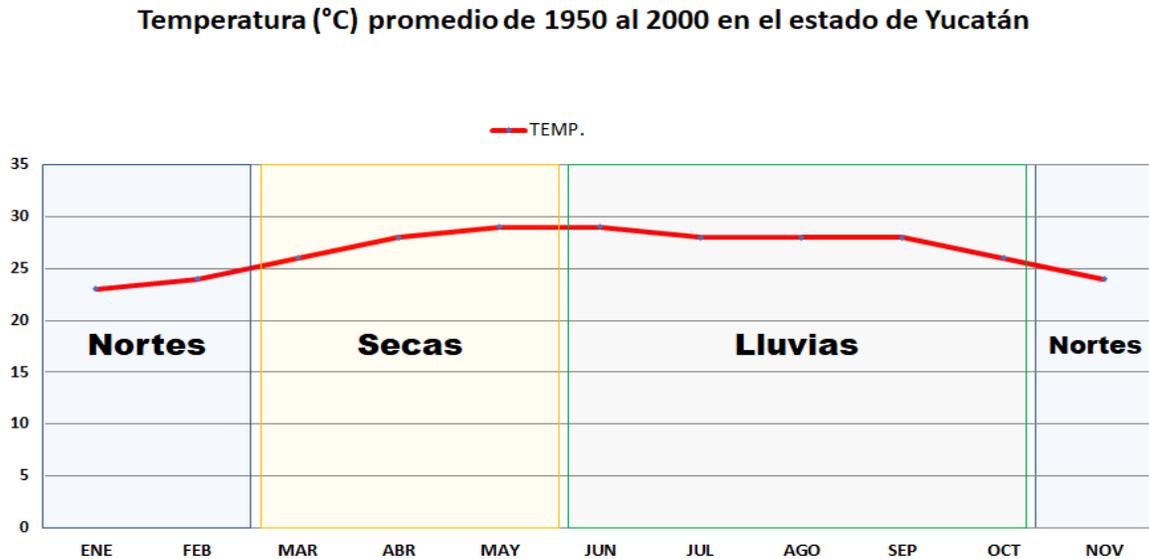


Figura 2. La imagen de satélite muestra un típico norte afectando la Península de Yucatán en febrero de 1996.



FUENTE: (<http://www.atmosfera.unam.mx/uniatmos/atlas/yuc/yuc.html>, s.f.)

Figura 3. Datos promedio de precipitación mínima y máxima (mm) tomados durante 50 años (1950-2000) para caracterizar las épocas del año en la península de Yucatán.



FUENTE: <http://www.atmosfera.unam.mx/uniatmos/atlas/yuc/yuc.html>

Figura 4. Temperatura promedio (°C) registrada durante 50 años (1950 - 2000) en la península de Yucatán.

Comunidad de peces del humedal costero

Se ha establecido que durante la época de lluvias suele haber conexiones entre los cuerpos de agua que habían permanecido aislados, lo que facilita la dispersión de las poblaciones de peces dentro del humedal (Snoodgrass, 1996). Durante la temporada de secas, los cuerpos de agua se reducen a grietas, petenes y cenotes perennes, y representan el único hábitat disponible para los peces en esta época (DeAngelis, 1997). Un ejemplo de este fenómeno se observa en la zona central y sur de la península de Florida, USA, donde los humedales son afectados por las

variaciones estacionales y no tienen aportes permanentes de agua, por lo que su existencia y tiempo de desecación dependen del régimen de lluvias. Durante esa temporada los sistemas acuáticos permanentes juegan un papel central en la permanencia de las especies que ahí se refugian (Sedell, 1990) y en el mantenimiento de los procesos ecológicos del humedal, debido a que representan centros de dispersión que suministran organismos de distintas especies que recolonizan la zona temporal cuando el nivel de agua restaura la conectividad hídrica en el humedal (Trexler, 2000). Así, los cambios en la estructura de las comunidades de peces se producen en diferentes escalas espaciales y/o temporales.

(Baber, 2002) encontraron que el número de especies de peces se incrementa significativamente con respecto al tiempo involucrado en el proceso de inundación de un humedal en la zona central de Florida. Sin embargo, la tasa a la que se incrementa el número de especies disminuye después de 6 a 8 semanas del comienzo de las lluvias. De manera similar, el número de individuos de las especies más abundantes se incrementa conforme aumenta la extensión de la zona temporal hasta las 10 - 12 semanas, para luego decrecer paulatinamente.

También las observaciones de (Ruetz, 2005) muestran que las densidades de los peces difieren cuando se consideran distintas escalas espaciotemporales. Para la mayoría de las especies de peces, parte importante de esa variación espaciotemporal puede ser explicada por los

eventos de secas. (Wellborn, 1996) propusieron que en la época de secas la estructura de la comunidad puede cambiar, actuando como un filtro del medio ambiente con la eliminación de las especies que no pueden sobrevivir a las duras condiciones. Por lo tanto, las estaciones secas son capaces de reducir la variabilidad de las comunidades de peces entre los sitios que tienen hidroperiodos similares (Chase, 2007).

En el humedal costero de la Reserva de la biósfera de Sian Ka'an, se ha evaluado la relación entre las variables abióticas y la estructura de la comunidad de peces en charcos variables (temporales) y estables (permanentes) interconectados en un humedal tropical con estaciones secas y húmedas anuales marcadas. En dichos estudios se encontró una correlación positiva de la estructura de la comunidad de peces con la temperatura, transparencia, pH, oxígeno disuelto, profundidad, clorofila a, abundancia de perifiton, cobertura de macrofitas y zooplancton (Escalera-Vázquez, 2010); (Camargo-Guerra, 2013). En la misma reserva, (Córdova-Tapia, 2018) encontraron, que las condiciones ambientales funcionan como un filtro en la estructuración de comunidades de peces en condiciones ambientales severas.

En resumen, los peces que habitan en los sistemas acuáticos costeros de la península de Yucatán enfrentan periódicamente situaciones ambientales fluctuantes impuestas por la dinámica local. Durante la época de lluvias, cuando se presenta la mayor extensión del hábitat potencial se

puede facilitar la colonización a la vez que se podrían incrementar las fuentes de alimentación (Jordan, 1998) y se presenta una variación de factores abióticos principalmente algunas características físicas y químicas. En cambio, el período de estiaje restringe el hábitat a los cuerpos de agua permanentes que pueden servir como refugios; en esta época pueden disminuir las fuentes alimenticias y ocurre un cambio drástico de las características físicas y químicas del agua respecto a la época de lluvias.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

En la región norte de la península de Yucatán se ubican cuerpos acuáticos permanentes y una extensa zona de humedales cuya extensión y características ambientales varían temporalmente y difieren dependiendo de la época del año. Resulta de interés entender la manera en la que la estructura de la comunidad depende de las características del ambiente, [llamadas “fuerzas externas” por (Waller, 2018)] y de su adecuación a las condiciones locales. Por ello, las preguntas que se responden en este trabajo, considerando las diferencias en el carácter temporal o permanente de los cuerpos de agua presentes en la zona de estudio, son:

¿Cuáles son las variables ambientales que determinan la distribución, abundancia y diversidad de especies de peces de cada zona? ¿Existen diferencias en la estructura de la comunidad de peces asociadas a la época del año? De ser así ¿qué factores abióticos influyen de manera más importante para ello?

¿Cuáles son los factores que determinan la distribución, abundancia y diversidad de especies de peces en sistemas temporales y en sistemas permanentes?
¿Existen diferencias en la estructura de la comunidad de peces asociadas a la época del año? De ser así ¿qué factores abióticos influyen de manera más importante para ello?

OBJETIVOS

Objetivo general

Caracterizar la estructura de la comunidad de peces durante las épocas de lluvias y de estiaje en cuerpos acuáticos temporales y permanentes en la franja costera de la Reserva Estatal "El Palmar", Yucatán. México.

Objetivos específicos

1) Evaluar la estructura de la comunidad de peces en términos de la abundancia, biomasa y riqueza de especies presente en el sistema acuático temporal en función de la extensión del hábitat disponible, la variación espacial y de los factores abióticos.

2) Evaluar la influencia de las variables abióticas en los cuerpos acuáticos permanentes sobre la comunidad de peces durante las épocas de lluvias y estiaje.

HIPÓTESIS

En sistemas acuáticos cársticos temporales y permanentes de la Península de Yucatán, la estructura de la comunidad de peces se ve modificada por factores ambientales, resultado de las fluctuantes condiciones físicas y químicas que prevalecen en dichos ecosistemas y determinadas en gran medida por el hidroperiodo a lo largo del año resultante de las diferencias entre las épocas de lluvia y de estiaje, que determinan en gran medida los marcados contrastes temporales.

CAPÍTULO I. SISTEMA INUNDADO TEMPORALMENTE

(Este capítulo fue publicado en el Latin American Journal of Aquatic Research, 48(2): 268-279, 2020. DOI: 10.3856/vol48-issue2-fulltext-2420)

INTRODUCCIÓN

Los sistemas cársticos inundados temporalmente son entornos muy dinámicos, su comportamiento está determinado por las condiciones de contraste entre la estación lluviosa y la de estiaje, lo que resulta en una alta variabilidad de las condiciones físicas, químicas y ecológicas (Ortega-Mayagoitia, 2002); (DeAngelis D. J., 2010); (Escalera-Vázquez, 2010); (Gaiser, 2015). Los cambios estacionales que ocurren en la zona inundada de estos hábitats puede ser el principal desafío para la vida acuática, debido a que los cambios en la extensión y profundidad de los cuerpos de agua determinan no sólo la disponibilidad de espacio para la comunidad de peces, sino también el acceso a otros recursos del medio ambiente (Baber, 2002); (Ruetz, 2005).

Se han identificado dos grupos de variables que influyen en la estructura de la comunidad de peces en estos ecosistemas. El primero incluye a las condiciones ambientales, que están espacialmente estructuradas y son responsables de los patrones de distribución de las especies por medio de asociaciones especie-hábitat (Legendre, 1993). El segundo grupo, está formado por las variables espacio-dependientes, que se asocian comúnmente en la dispersión de los individuos y la agregación de las poblaciones (Cottenie, 2005); (Aguilar-Medrano, 2020). Dado que

la organización espacial de las comunidades de peces se encuentra influenciada por estas variables, las observaciones *in situ* indican que, en general, sitios espacialmente vecinos, tienen abundancias, biomاسas y riquezas de especies que se asemejan más a las de sitios más distantes (Morlon, 2008). Por lo tanto, el análisis de la estructura de la comunidad de peces debe tener en cuenta el efecto de los factores ambientales y espaciales (Fortin., 1989); (Legendre, 1993).

De los trabajos realizados en este sentido resaltan los que se han hecho en la Reserva de la biósfera de Sian Ka'an; (Escalera-Vázquez, 2010) evaluaron la relación entre las variables abióticas y la estructura de la comunidad de peces en charcos variables (temporales) y estables (permanentes) que estaban interconectados en un humedal tropical con estaciones secas y húmedas anuales marcadas. La estructura de la comunidad se relacionó con la temperatura, la profundidad, el pH y la cobertura de macrófitas. La abundancia total de peces en el humedal se relacionó negativamente con la profundidad del agua y positivamente con la cobertura de macrófitas. Por otro lado, (Camargo-Guerra, 2013) en la misma reserva, describieron la estructura de la comunidad de peces en cuatro cenotes durante las temporadas de lluvias y secas durante cuatro años y lo relacionaron con su dinámica. No encontraron diferencias en las variables fisicoquímicas entre temporadas, pero sí entre años y entre sistemas, sin variación interanual o temporal en la riqueza de especies, pero con diferencias en la abundancia y riqueza entre cenotes. La estructura de la comunidad de peces está correlacionada con temperatura, transparencia, pH, oxígeno disuelto, clorofila a, abundancia de perifiton y

zooplancton. Finalmente, (Córdova-Tapia, 2018) encontraron, también en Sian Kaán que las condiciones ambientales funcionan como un filtro en la estructuración de comunidades de peces a lo largo de un gradiente ambiental en estanques permanentes, durante tres etapas consecutivas de la estación seca. Dado que, si bien la concentración de oxígeno disuelto se mantuvo baja durante toda la temporada, la profundidad y la temperatura mostraron un gradiente a medida que esta avanzaba. Por lo que este estudio apoya la hipótesis de que los filtros ambientales tienen un papel importante en la estructura de la comunidad en condiciones ambientales severas.

En ecosistemas dinámicos, otro factor determinante es el tiempo entre perturbaciones. Las respuestas de la comunidad a la estacionalidad y el tiempo necesario para recuperarse de las sequías estacionales están fundamentalmente vinculadas a la física, química, profundidad, área y volumen de los hábitats a los que están sometidos los organismos acuáticos en las regiones kársticas del Caribe (Trexler J. C., 2002). Se han propuesto varios modelos para explicar los factores que regulan la estructura y dinámica de las comunidades de peces (Núñez-Lara. E., 2012). Algunos de ellos describen las comunidades como sistemas biológicos estables regulados por la competencia o la depredación (Sale, 1980); (Soto-Ortiz, 2015). Otros han sugerido que no hay tal equilibrio, pero que la variación espacial y temporal está influenciada principalmente por procesos estocásticos, tales como el reclutamiento larval (Doherty, 1991); (Carr, 2006). Sin embargo, otros autores han sugerido un efecto complementario de reclutamiento y posterior al reclutamiento,

que incluye la respuesta al hábitat, los factores ambientales y las interacciones biológicas (Sale P. &, 1984); (Choat, 1985); (Menge, 2011). Ahora se sabe que diversos factores y procesos, tanto estocásticos como deterministas, gobiernan la estructura de la comunidad de peces, y que estos dependen estrictamente de la escala espacial de observación (Waltho, 1996); (Alexander, 2012). Por lo tanto, considerar procesos en múltiples escalas permite explicar los patrones que se observan a “escala local” (sitio) y, de acuerdo con (Jones, 2008) ésta es la razón por la cual existe un interés cada vez mayor por evaluar la influencia relativa de la dependencia espacial y los factores ambientales sobre la estructura y composición de las comunidades biológicas. Sin embargo, hay diferentes argumentos para explicar la variación en la estructura de una comunidad (Condit, 2002); (Tuomisto, 2003). Entre otros, la teoría del nicho (Hutchinson, 1957); (Leibold, 2008); (Peterson T. S.-M., 2011) afirma que la estructura de una comunidad está determinada principalmente por la variabilidad de los factores ambientales. Por lo tanto, la abundancia es un indicador de la idoneidad de los factores ambientales para la supervivencia, el crecimiento y la reproducción de una población (Yañez-Arenas, 2020). Por otro lado, la teoría neutral establece que todas las especies son igualmente competitivas y capaces de hacer frente a una serie de factores ambientales, y que la composición de especies varía en respuesta a la capacidad de dispersión de cada especie. Finalmente, el modelo de “efecto de masa” indica que la dispersión y la heterogeneidad del medio ambiente interactúan para determinar la estructura de la comunidad (Condit, 2002) puesto que, en sitios conectados gracias

a la capacidad de dispersión de los organismos, la dinámica local es afectada por los "efectos de masa" en relación con la ocupación y abundancia que cada especie tiene en una escala regional. (Shmida, 1985) señalan que los efectos de masa ocurren cuando las especies se establecen en sitios poco propicios y cuando los individuos migran de áreas favorables a sitios menos favorables, lo que refleja la importancia de los procesos estocásticos que ocurren dentro y entre sitios.

Por lo tanto, es de gran interés entender la contribución relativa de los procesos relacionados con la heterogeneidad ambiental y la limitación de la dispersión (López-Martínez, 2013) para comprender la manera en la que la estructura de la comunidad depende de las presiones ambientales.

Por lo que el objetivo de esta investigación es analizar en qué grado los factores ambientales y la dependencia espacial se correlacionan con la variación de la estructura de la comunidad de peces en un sistema kárstico temporalmente inundado en el Estado de Yucatán. Si bien en toda la cuenca del Caribe se encuentran ecosistemas similares, estos han sido poco estudiados (Schwartz, 2000) a pesar de que representan excelentes modelos para entender su dinámica ya que varían en escalas espaciales y temporales pequeñas y las condiciones contrastantes que los caracterizan afectan a la estructura de la comunidad a través de la interacción de los atributos de las especies, las variables ambientales y la estructura espacial del hábitat.

AREA DE ESTUDIO

El área de estudio es un complejo ecosistema de humedal que tiene una extensión de 26.28 km² presente a lo largo de la franja costera de la reserva estatal “El Palmar” localizada en el noroeste de la península de Yucatán (Fig. 5). Es una planicie costera que se inunda durante la estación lluviosa local (junio a octubre), hay pequeños manantiales de agua dulce permanentes en el paisaje que sirven como refugios para los peces durante la estación seca. Los niveles de agua aumentan en la época de lluvias, inundando el sistema, favoreciendo la conectividad entre sitios y permitiendo que los peces colonicen el resto de dicho sistema.

El clima es tropical semiseco, la temperatura media anual es de 26.5 °C y una precipitación media anual entre 700 y 800 mm, concentrada entre junio y octubre, con una estación seca que va de marzo a mayo. La estación seca se caracteriza por leves precipitaciones (0-30 mm) y altas temperaturas (36-38 °C en promedio). Septiembre es el mes más lluvioso con una precipitación promedio de 125 mm. También hay un período de transición entre las dos estaciones descritas, que va de noviembre a febrero que se distingue por la influencia de los vientos polares, acompañados de presiones atmosféricas bajas. La temperatura media de este periodo es de 23 °C, mientras que la precipitación media es de alrededor de 40 mm (UADY., 1999).

MÉTODO

Caracterización ambiental y obtención del material biológico

Los datos de campo fueron registrados mensualmente de noviembre de 2009 hasta abril de 2010; tiempo durante el cual estuvo inundada la zona de estudio. El área fue dividida en 45 hexágonos (Fig. 6) de 340 m de radio y mensualmente fueron seleccionados al azar 40 hexágonos asegurando que cada hexágono tuviera la misma probabilidad de ser muestreado cada mes (Fourqurean, 2003). En cada sitio muestreado mensualmente también se registró la posición geográfica con un GPS marca Garmin eTrex 20.

El tamaño de muestra final fue de 142 sitios distribuidos de la siguiente manera: 37 fueron muestreados en noviembre, 31 en diciembre, 28 en enero, 8 en febrero (las condiciones de viento impidieron un muestreo efectivo por la presencia de un “norte”, no se tomaron muestras de peces), 25 sitios en marzo, y 13 sitios en abril (el humedal se encontraba casi seco; Fig. 8b).

Los peces se obtuvieron utilizando trampas plegables tipo minnow Gee (con abertura de malla de 2 mm y entradas en forma de embudo de 5 cm de diámetro), siguiendo las recomendaciones de (Kobza, 2004). Los registros previos de la ictiofauna en la zona permiten asegurar que es poco probable encontrar peces más grandes (Vega-Cendejas M. , 2005); (Gallardo-Torres, 2014). Las trampas fueron dejadas en cada estación de muestreo durante 2 horas de acuerdo con las recomendaciones de (Obaza, 2011).

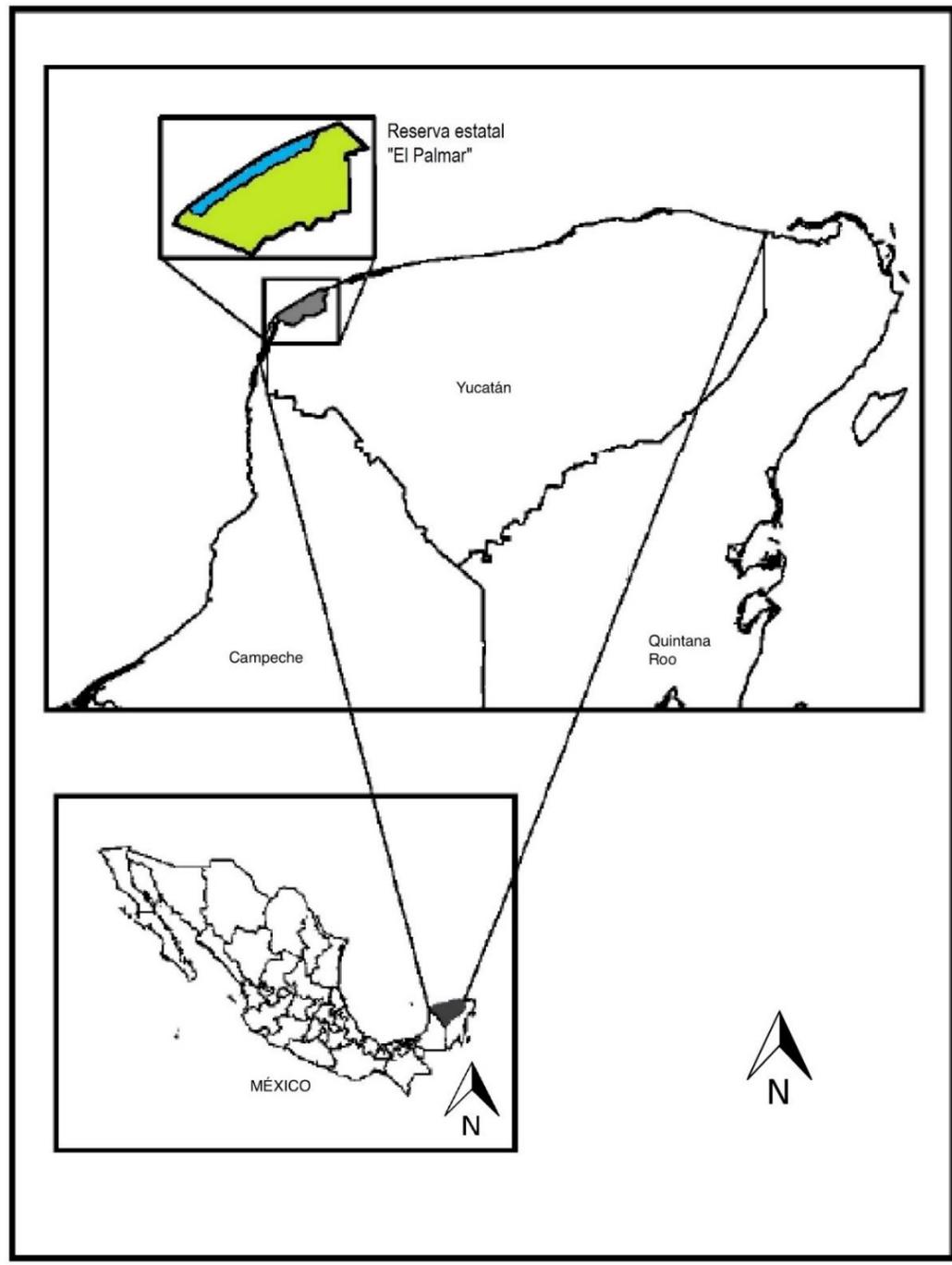


Figura 5. Zona de estudio (en azul) dentro de la Reserva Estatal "El Palmar", Yucatán.

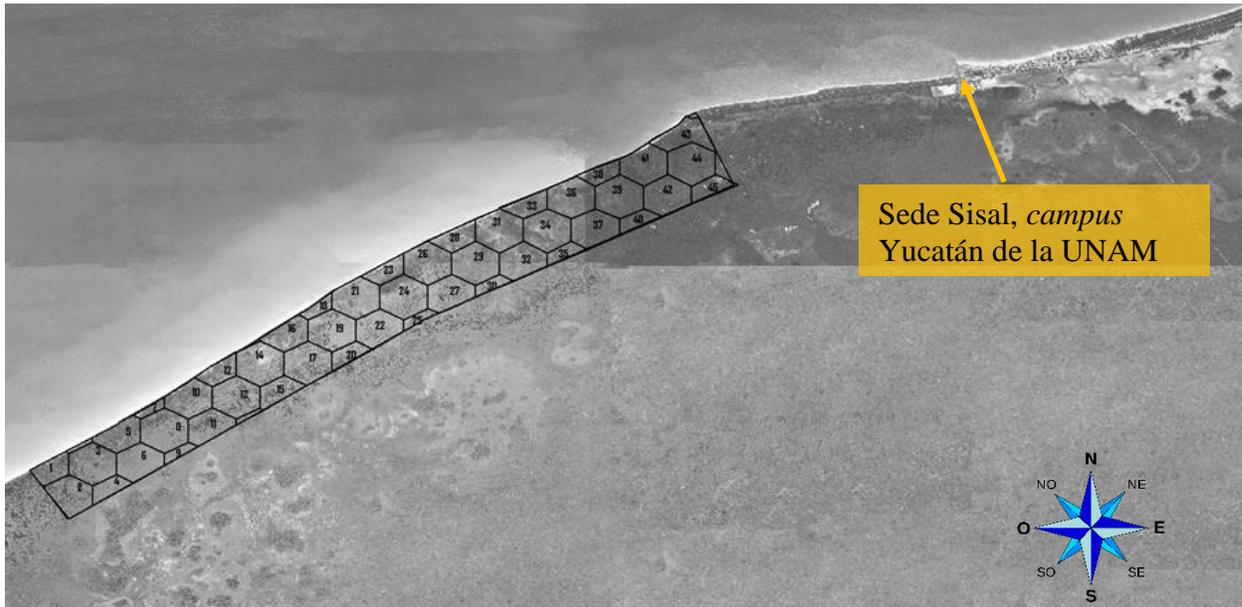


Figura 6. Disposición de la malla de muestreo en la zona de estudio, compuesta por 45 hexágonos.

Los peces colectados fueron identificados a nivel de especie utilizando claves taxonómicas especializadas del sureste de México y Centroamérica (Greenfield, 1997); (Schmitter-Soto J. J., 1998). Se registró la longitud patrón ($LP \pm 0.1$ cm) con vernier y el peso ($P \pm 0.01$ g) con una balanza digital (OHAUS) de todos los ejemplares capturados. La abundancia y biomasa se reportaron como captura por unidad de esfuerzo (CPUE) para estandarizar y hacer comparable la información (Kobza, 2004). El número de especies capturadas en cada sitio fue utilizado como una medida de la riqueza de especies.

Al mismo tiempo que el muestreo de peces, en cada sitio se obtuvieron mensualmente las siguientes variables ambientales con un YSI EC300 portátil (YSI Inc., Yellow Springs, Ohio, EE. UU.): conductividad específica ($m S cm^{-1}$), saturación de oxígeno (%), temperatura ($^{\circ} C$) y pH. La profundidad (m) se obtuvo con una

sondaleza. Los datos de precipitación se obtuvieron de la estación meteorológica ubicada en 21° 09.78 'N, 90° 02.88' W (operada por el Sistema Meteorológico Nacional).

Datos espaciales

Como ya se mencionó, los componentes a escala espaciotemporal de observación en un estudio ecológico son: la extensión y el “grano” (Allen, 1982). En la presente investigación se puede considera como el “grano” a cada trampa donde se colectaron los peces, los datos ambientales y la ubicación geográfica; y la “extensión” al área total muestreada, es decir la superficie de 26.28 km² dividida en 45 hexágonos.

Se generó un conjunto de variables espaciales a partir de las coordenadas geográficas de cada sitio de muestreo, utilizando un análisis de coordenadas principales de matrices vecinas (PCNM) (Borcard D. P.-J., 2004). Este conjunto de variables (vectores PCNM) representa una descomposición espectral de las relaciones espaciales entre los puntos de muestreo que corresponden a todas las escalas espaciales que pueden ser percibidas por los datos (Borcard D. P.-J., 2004). Los vectores PCNM también son variables no correlacionadas que se pueden utilizar como predictores en el análisis de regresión para describir las relaciones espaciales en los datos de la comunidad, debido a que no están sujetos a problemas de multicolinealidad (Borcard D. y., 2002).

El conjunto de variables espaciales se obtuvo siguiendo los siguientes pasos:

(a) El cálculo de una matriz de distancias euclidianas que consiste en distancias

geográficas entre las ubicaciones de los sitios, **(b)** La modificación de la matriz de distancias euclidianas mediante la sustitución de distancias mayores que las distancias más grandes entre los sitios adyacentes con un gran número arbitrario, como sugieren (Borcard D. P.-J., 2004), **(c)** El análisis de coordenadas principales en la matriz de distancia modificada y **(d)** La obtención de los principales ejes de coordenadas que corresponden a los valores propios positivos y significativos. Para obtener el conjunto de variables explicativas PCNM, se utilizó la función de la biblioteca de PCNM en el software 'SpaceMaker' en R (Dray, 2006). Del análisis PCNM se obtuvieron los eigenvectores (vectores PCNM), entre los que se tomaron sólo los vectores propios que tenían valores positivos y una autocorrelación significativa ($P < 0.001$) de acuerdo con la prueba de Moran I (Borcard D. P.-J., 2004).

Análisis estadístico

Se evaluaron las diferencias temporales (meses) en abundancia (CPUE), biomasa y riqueza de especies, mediante un ANOVA de una vía usando el promedio mensual de todas las estaciones, y se realizó una comparación *post-hoc* utilizando una prueba de Tukey. La biomasa y abundancia fueron transformadas [$\log_{10} X$, o $\log_{10} (X + 1)$] para cumplir con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas (Zar, 1999).

Para cuantificar los efectos de las variables ambientales (conductividad específica, saturación de oxígeno, temperatura y pH) y las variables espaciales (vectores PCNM) sobre las variables de respuesta (abundancia, biomasa y riqueza de especies de peces) obtenidas en cada uno de los meses estudiados, se utilizaron

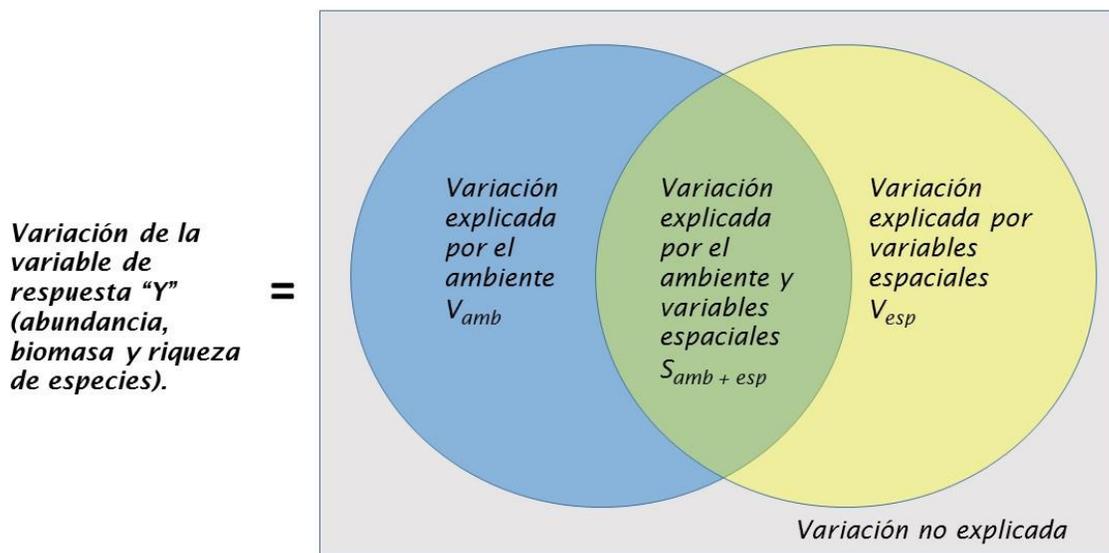
análisis de regresión múltiple y partición de la variación (Borcard D. P.-J., 2004). El procedimiento general consiste en los siguientes pasos.

En primer lugar, se utilizó un análisis de regresión múltiple para ajustar un modelo con las variables ambientales y las variables de respuesta. Este modelo representa la variabilidad explicada por los datos ambientales y la variación explicada en forma conjunta por los datos ambientales y la estructura espacial ($V_{amb} + S_{amb-esp}$). Se realizaron pruebas formales de normalidad y homogeneidad de los residuos de las variables de respuesta (abundancia, biomasa y riqueza de especies) (Zar, 1999). Fue necesario transformar la biomasa y abundancia como el $\log_{10}(X+1)$ para cumplir con los supuestos de linealidad (Zar, 1999).

En segundo lugar, mediante el análisis de regresión múltiple se ajustó un modelo utilizando las variables espaciales (los vectores PCNM significativos) y las variables de respuesta. Este segundo modelo representa la variación que depende del espacio más la variación explicada en forma conjunta por la estructura de datos ambientales y espaciales ($V_{esp} + S_{amb-esp}$). En tercer lugar, el total de la variación explicada ($V_{amb} + V_{esp} + S_{amb-esp}$) se calculó mediante la combinación de los dos anteriores modelos de regresión múltiple en un modelo de regresión general considerando exclusivamente las variables más significativas de cada uno de los modelos anteriores. Dichos modelos se llevaron a cabo utilizando la selección “forward”.

Por último, la partición de variación se realizó para determinar la importancia relativa de las variables ambientales [$V_{amb} = (V_{amb} + V_{esp} + S_{amb-esp}) - (V_{esp} + S_{amb-esp})$], la

estructura espacial ($V_{esp} = (V_{amb} + V_{esp} + S_{amb-esp}) - (V_{esp} + S_{amb-esp})$) y variación compartida [$S_{amb-esp} = (V_{amb} + V_{esp} + S_{amb-esp}) - (V_{amb}) - (V_{esp})$] sobre la abundancia, biomasa y riqueza de especies de peces (Borcard D. P.-J., 2004) (Fig. 7).



Borcard et al., 2004

Figura 7. Diagrama de Venn que representa la partición de la variación de la respuesta Y (abundancia, biomasa o riqueza de especies) entre dos grupos de variables explicativas (ambientales y espaciales). El rectángulo representa el 100% de la variación en Y (modificado de (Borcard D. P.-J., 2004).

RESULTADOS

La precipitación máxima se presentó hacia finales de octubre de 2009 y, como consecuencia de ello, los valores máximos de profundidad en el sistema estudiado se registraron en noviembre de 2009 (Fig. 8a), con un promedio de 0.5 ± 0.08 m (Fig. 9a). La profundidad disminuyó en diciembre por la evaporación del agua del humedal y, con ello, se redujo la extensión del área inundada (Fig.8b). La

consecuente reducción en el volumen de la masa de agua produjo cambios en las variables ambientales. La conductividad aumentó gradualmente a través del tiempo; fue menor en el periodo diciembre-enero con promedio de 22.6 mS cm^{-1} , y la más alta en abril, con un valor promedio de 51.5 mS cm^{-1} (Fig. 9b). El promedio de la temperatura del agua fue de 26.9° C , el valor más bajo se registró en febrero con 22.7° C . Los valores aumentaron hasta llegar a 30.6° C para el final del período de estudio en abril (Fig. 9c). El porcentaje de saturación de oxígeno tuvo un promedio de 100.5% , con una tendencia a aumentar con el tiempo, por lo que cuando el estudio comenzó en noviembre fue de 56.2% y para el final en abril de 2010 registró una saturación de 162.7% (Fig. 9d).

Fueron capturados un total de 9508 peces, incluidos en 6 especies pertenecientes a 3 familias, *Cyprinodon artifrons* y *Garmanella pulchra* (Fam. Cyprinodontidae); *Belonesox belizanus*, *Gambusia yucatanana* y *Poecilia velifera* (Fam. Poeciliidae) y *Mayaheros urophthalmus* (Fam. Cichlidae). La especie más abundante fue el poecílido endémico *G. yucatanana* que representó el 89.3% de las capturas totales. Así mismo, las especies *G. yucatanana* y *P. velifera* alcanzaron los valores más elevados en biomasa 72.4 y 14.9% , respectivamente.

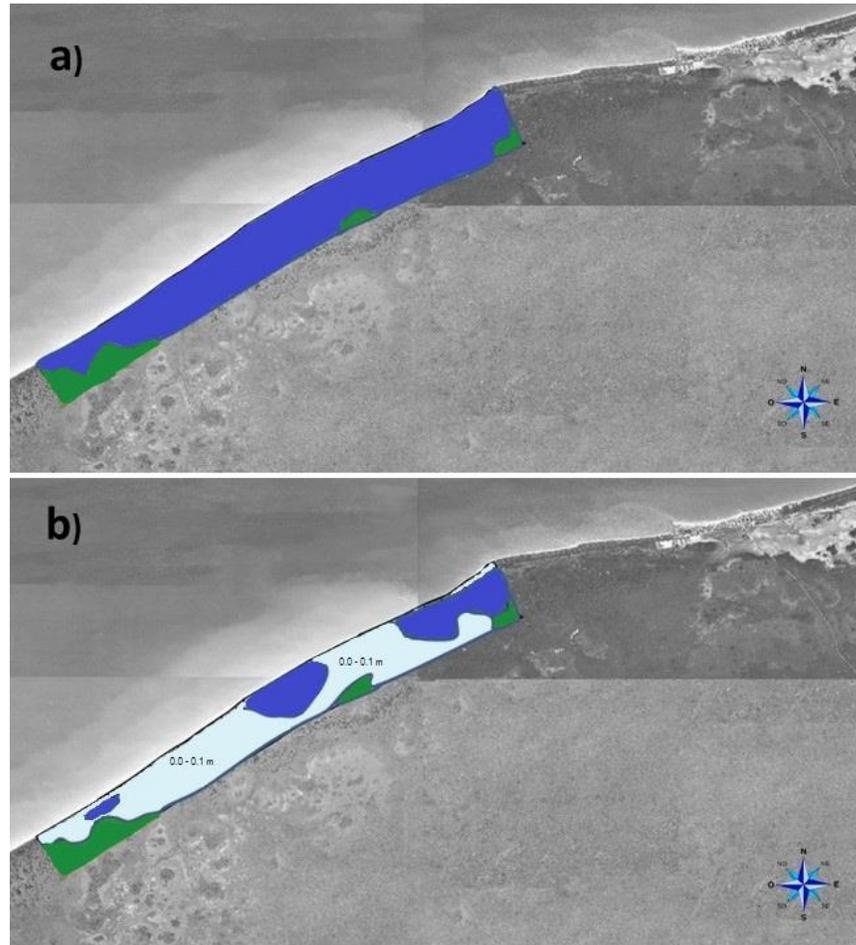


Figura 8. Simulación de la inundación en la zona de estudio: a) noviembre de 2009, máxima inundación, b) abril de 2010 las zonas azul claro tenían menos de 10 cm de profundidad y no fue posible colocar las trampas. El color verde representa vegetación.

La estructura de la comunidad de peces cambió significativamente con respecto al tiempo. La abundancia, biomasa y riqueza de especies formaron al menos dos grupos (prueba *post hoc* de Tukey) con respecto al tiempo, uno durante la temporada de “nortes” (noviembre a febrero) y el otro durante la temporada de secas (marzo-abril) (Fig. 10). En febrero, no se obtuvieron datos debido a las condiciones meteorológicas.

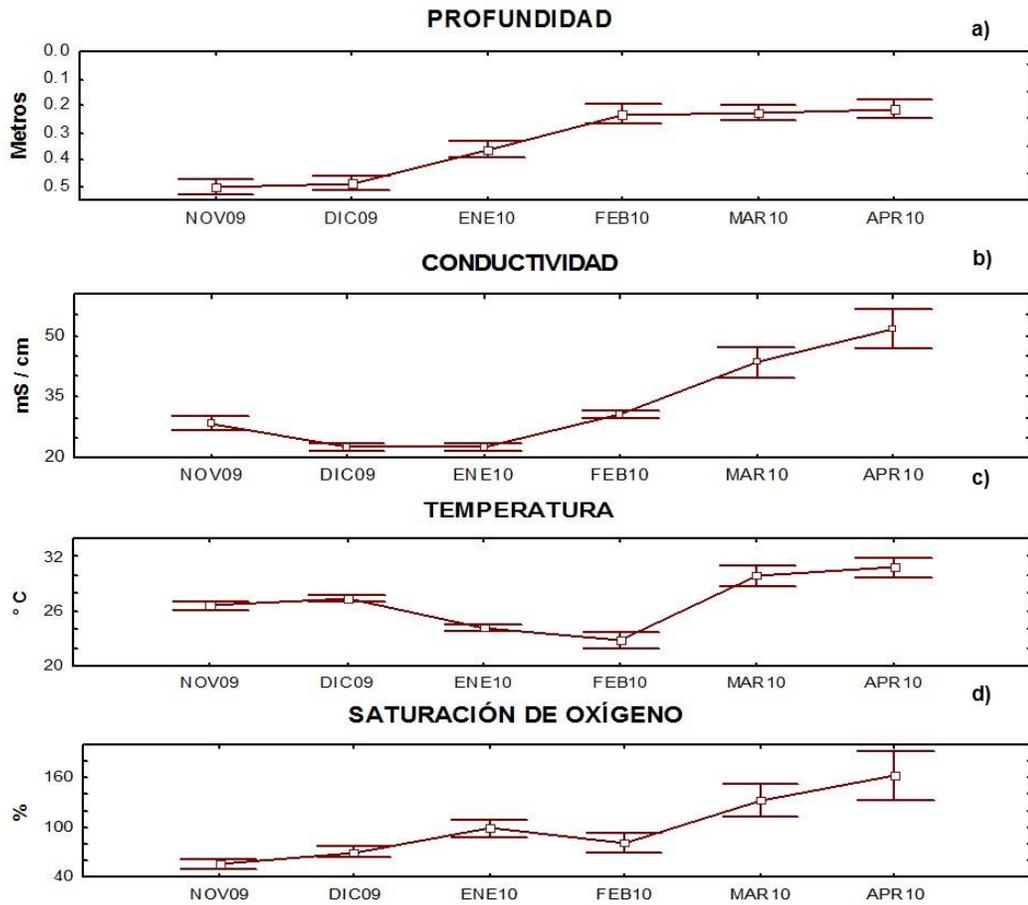


Figura 9. Valores promedio (\pm desviación estándar) de las variables ambientales a lo largo del tiempo.

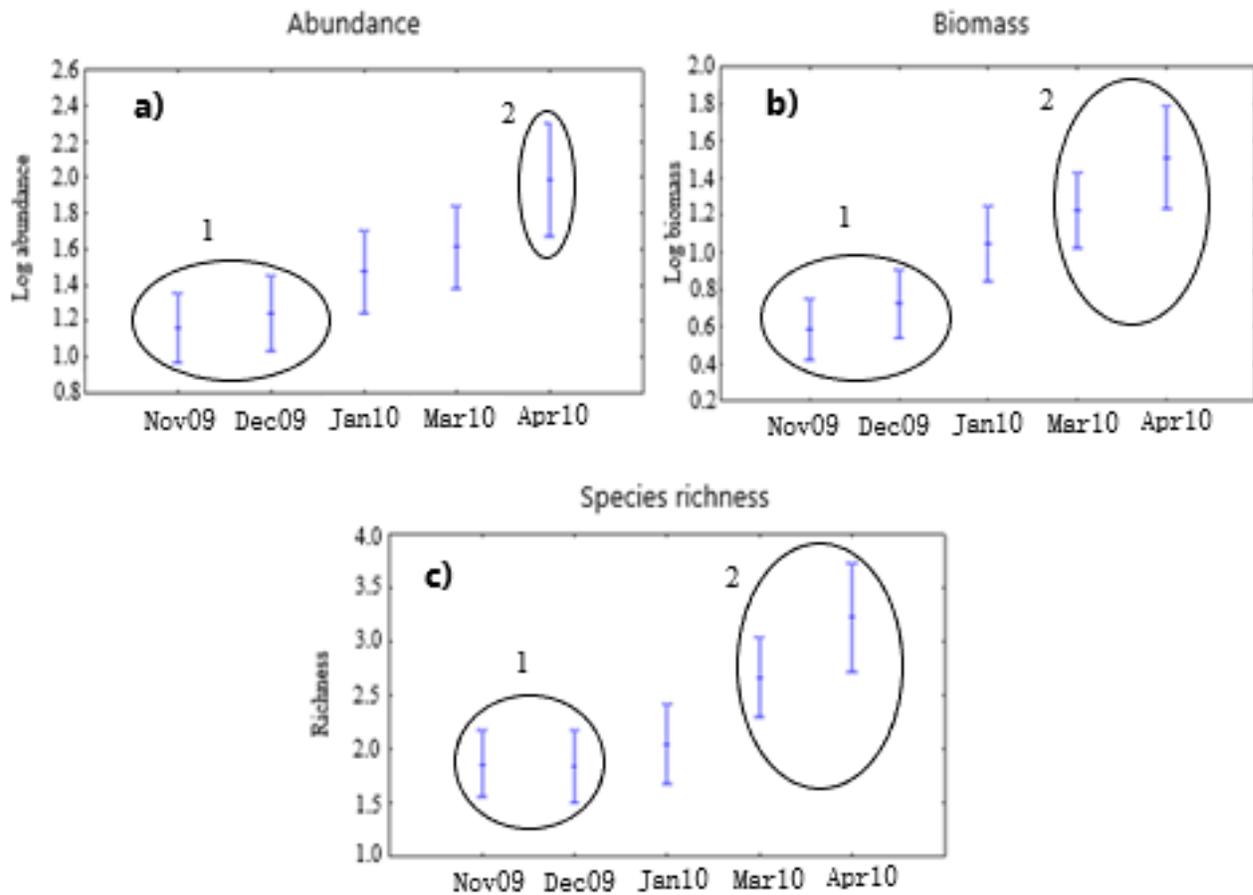


Figura 10. Características estructurales de la comunidad de peces (riqueza de especies, biomasa y abundancia) por mes. Los diferentes números (1, 2) indican diferencias significativas según la prueba de Tuckey HSD ($P < 0.05$).

Correlaciones ambientales

De acuerdo con los análisis de regresión múltiple, se encontró una relación significativa entre la estructura de la comunidad (abundancia, biomasa y riqueza de especies) con la conductividad, profundidad, temperatura del agua y porcentaje de saturación de oxígeno en la mayoría de los meses (Tabla 1). El modelo indica que la relación entre la biomasa y la conductividad obtenida en marzo de 2010 presentó el

más alto porcentaje de varianza explicada ($R^2 = 0.41$, $Sr^2 = 0.41$, $P < 0.001$), seguido por el obtenido entre abundancia y conductividad durante diciembre de 2009 ($R^2 = 0.35$, $Sr^2 = 0.35$, $P < 0.1$). El modelo que relaciona la riqueza de especies con el porcentaje de saturación de oxígeno y la temperatura durante marzo 2010 explicó el 32% de su variación, pero la saturación de oxígeno presentaba mayor relación con la respuesta de la comunidad en comparación con la temperatura de acuerdo con los coeficientes de correlación semiparciales ($Sr^2 = 0.12$ y $Sr^2 = 0.10$, respectivamente) (Tabla 1). En la mayoría de los casos la conductividad estuvo positivamente relacionada con todas las variables de respuesta (abundancia, biomasa y riqueza de especies), con excepción de la biomasa en marzo cuando se encontró una asociación negativa.

La abundancia fue la variable que presentó los menores valores de asociación con las variables ambientales. De acuerdo con los coeficientes de regresión estandarizados las variables ambientales con los valores más altos de asociación con la estructura de la comunidad fueron, en orden de importancia, la conductividad, el porcentaje de saturación de oxígeno, la profundidad y la temperatura (Tabla I).

Partición de la varianza

La variación espacial (E), los factores ambientales (A) y la combinación de ambos (AE) influyeron sobre la variación de la estructura de la comunidad de peces (abundancia, biomasa y riqueza de especies), interactuando con diferente intensidad a lo largo del tiempo (Fig. 11). La variación en abundancia fue influenciada principalmente por las variables espaciales (E) pero también por la combinación de

las variables espaciales y ambientales (AE). La mayor cantidad de variación explicada en abundancia fue en marzo por las variables espaciales (E: 25.2%) y en diciembre para las variables espaciales y ambientales combinadas (AE: 30.3%).

Tabla 1. Coeficientes de regresión estandarizados que relacionan la influencia de las variables ambientales sobre la estructura de la comunidad de peces. Variables incluidas en el modelo con * $P < 0.001$, ** $P < 0.05$, *** $P < 0.1$.

Variable dependiente	Variable de predicción	Nov-09	Dic-09	Ene-10	Mar-10	Abr-10
			($R^2=0.347$)	($R^2=0.273$)		
Abundancia	Conductividad		0.589***			
	Profundidad			-0.523**		
	Temperatura					
	% Saturación O ₂					
		($R^2=0.144$)	($R^2=0.274$)	($R^2=0.228$)	($R^2=0.406$)	
Biomasa	Conductividad		0.523**			-0.637*
	Profundidad			-0.478**		
	Temperatura					
	% Saturación O ₂	-0.380**				
			($R^2=0.211$)	($R^2=0.196$)	($R^2=0.321$)	
Riqueza de especies	Conductividad		0.459**			
	Profundidad					
	Temperatura					-0.404**
	% Saturación O ₂			0.442**	0.498**	

En el caso de la biomasa, la variación fue influenciado principalmente por las variables espaciales (E) y, en menor medida, la combinación de variables (AE). El modelo que mejor explica la variación de la biomasa es el que se presentó en diciembre, donde las variables espaciales (E) explican el 26.8% de la variación y la combinación de variables (AE) explican el 38.9%. Por último, las variables espaciales

y ambientales (AE) proporcionan la mayor explicación de la variación en la riqueza de especies en marzo (26.3%; Fig. 11).

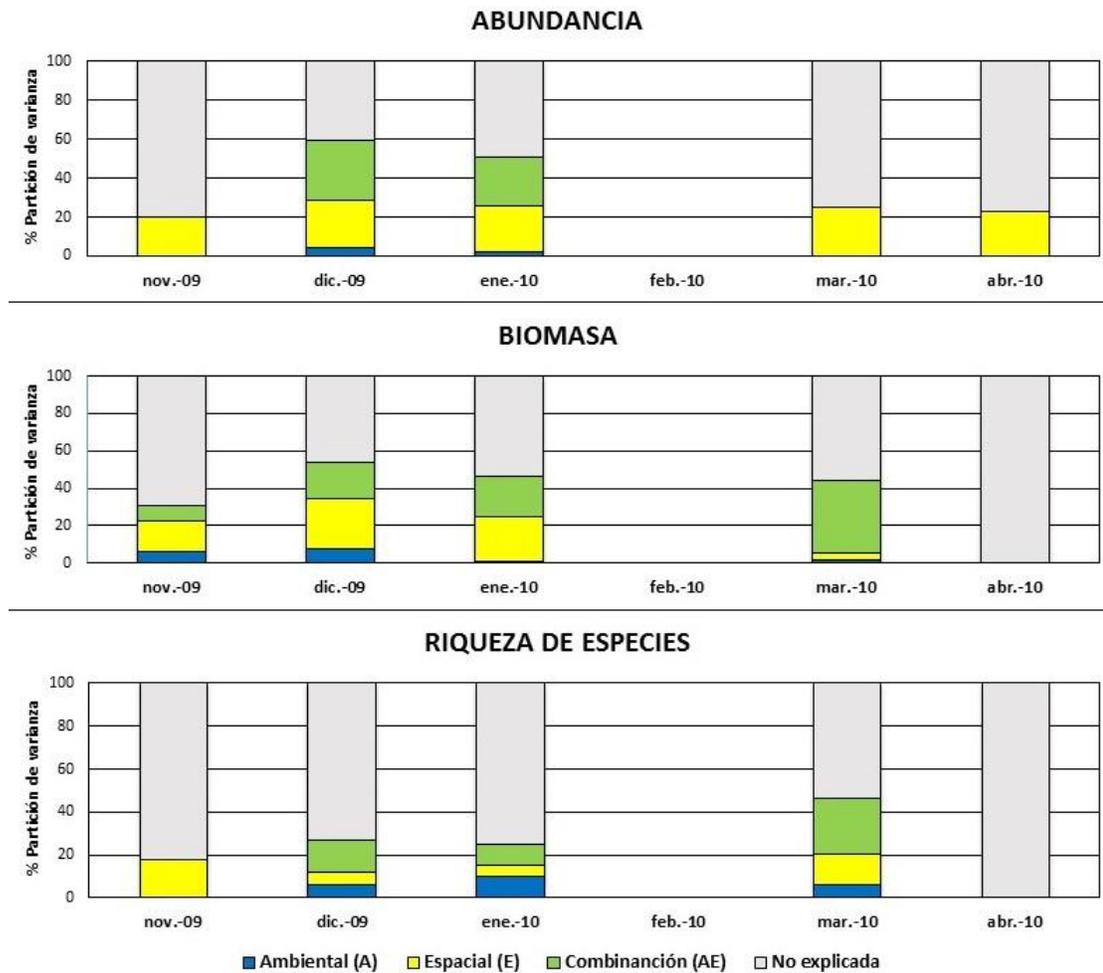


Figura 11. Partición de la variación utilizando factores ambientales (A), factores espaciales (E) y la variabilidad común (AE). No hay datos en febrero.

DISCUSIÓN

A pesar de que las condiciones ambientales (A) cambiaron significativamente a lo largo del periodo de estudio, la variación espacial (E) explica el 49% de la variación total de la estructura de la comunidad de peces, mientras que la variación

compartida entre las variables espaciales y ambientales (AE) explica el 42%; las variables ambientales explican solo el 9%. Estos resultados permiten señalar que las variables espaciales juegan un papel importante en las variaciones de la comunidad, lo que sugiere que la distribución y la abundancia local de cada población depende en mayor grado en sus mecanismos de dispersión y estrategias reproductivas que de las restricciones de distribución impuestas por factores ambientales (Jones, 2008).

Las especies con alta capacidad de dispersión frecuentemente muestran estrategias reproductivas oportunistas, que se caracterizan por la producción de una gran cantidad de crías (Winemiller, 1992). La especie más abundante y ampliamente distribuida en el área de estudio fue *G. yucatanana* (89.3% de abundancia relativa), y se puede caracterizar como una especie oportunista (Greenfield D. G., 1983); (Vázquez-Domínguez, 2009). Su reproducción vivípara es muy eficaz en sistemas donde las variables ambientales son fluctuantes (como es este caso) puesto que el desarrollo inicial se lleva a cabo dentro de la madre por lo que tolera la exposición a los cambios ambientales durante esa etapa. Esta estrategia también permite reducir la susceptibilidad a la depredación en comparación con otras especies de peces que se encuentran libres durante esta fase vulnerable; esto asegura una alta supervivencia temprana (Greenfield D. W., 1997). Una vez que nacen y debido a que se han desarrollado dentro de su madre en las etapas iniciales, los vivíparos pueden ser más resistentes a las variaciones ambientales en comparación con las larvas de los peces ovíparos (Trexler J. D., 2011).

El aumento gradual de la extensión del cuerpo de agua al inicio de la temporada de lluvias proporciona una ventaja para las especies con un potencial alto de dispersión; un colonizador rápido como *G. yucatanana* puede poblar los hábitats conforme devienen disponibles antes que las otras especies, lo que minimiza la competencia que puede tener lugar cuando otras especies menos exitosas llegan a colonizar la zona (De Angelis, 2005).

La extensión y la velocidad con la que se inundan las áreas temporales son factores importantes para el análisis de algunos atributos de la comunidad de peces, especialmente las especies pequeñas que se mueven de los sitios permanentemente inundados en los humedales, como las zonas de pantanos y canales, hacia los sistemas temporales, al inicio de la inundación (Kushlan, 1975); (Goss, 2014). La abundancia y biomasa de estas especies oportunistas aumentan rápidamente durante el período de inundación y son capaces de seguir la progresión de la inundación con capacidades de desplazamiento aproximadamente iguales a la velocidad a la que se expande la zona inundada. El crecimiento de la población es tan rápido que produce gran parte de la nueva biomasa durante la época de lluvias (Trexler J. C., 2002); (Gawlik, 2002); (Russell, 2002). Esta capacidad de colonización rápida es la clave que asegura el éxito de las especies que tienen la posibilidad de moverse rápidamente en aguas de poca profundidad, lo que les confiere una ventaja dado que pueden encontrar hábitats adecuados desde los albores de la inundación conforme se extiende el sistema inundado temporalmente, antes que las otras especies (DeAngelis D. J., 2010); (Hoch, 2015).

En estudios realizados en los Everglades se ha encontrado que los peces pequeños que sobreviven tienden a congregarse en pequeñas pozas de agua cuando los niveles de agua disminuyen durante la estación seca, de tal forma que representan biomasa disponible para organismos de niveles tróficos superiores que se alimentan de ellos (Loftus, 1987); (Trexler J. C., 2002); (Camargo-Guerra, 2013) en la Reserva de la biosfera de Sian Ka’an plantean a la densidad de plantas en el borde de los cenotes como un factor determinante para que sobrevivan diferentes tipos de peces lo que aumenta la heterogeneidad del hábitat, aumentando la cantidad de refugios contra la depredación y proporcionando más alimento para la comunidad, aunque ellos mismos concluyen que es necesario muestrear más cenotes para analizar esta relación. Dado que las características ambientales de la reserva “El Palmar” son similares a las de la Reserva de Sian Ka’an, es muy probable que los sitios permanentemente inundados funjan como reservorios de algunas especies y así se facilite la dispersión en la nueva temporada de inundación. Esta estrategia beneficia a las especies pequeñas de la zona, tales como *G. yucatanana* y *C. artifrons*, que son las especies más pequeñas encontradas en “El Palmar” con una longitud máxima reportada de 40 mm en cada caso. *M. urophthalmus* es también una especie con una alta capacidad de dispersión y es capaz de viajar largas distancias entre los sistemas naturales y artificiales en los Everglades en Florida (Parkos, 2014).

(Loftus W. J., 1992) propusieron que las pequeñas pozas formadas en las oquedades producidas por la disolución del material kárstico funcionan como

refugios que mantienen pequeñas poblaciones de peces pequeños durante la estación seca. (Capone, 1991) sugirieron que los peces pequeños tienen una ventaja en los sistemas propensos a la sequía al tener mayor acceso a los refugios hidrológicos. Cuando los niveles de agua aumentan gradualmente a consecuencia de las lluvias, las poblaciones que se refugiaron en esas pozas representan "semilleros" para el crecimiento de la población tan pronto como el nuevo espacio se hace disponible. La posible importancia de este tipo de refugios de peces ha sido reconocida tanto en los Everglades (Gaff, 2000) y en arroyos con flujos de agua intermitentes tanto en Australia (Perry, 2009) como en Costa Rica (Chapman, 1991).

Por otro lado, las especies de peces que se encuentran en los humedales costeros de la costa norte de la península de Yucatán son precisamente las que pueden tolerar las condiciones ambientales cambiantes impuesta por la dinámica temporal. A pesar de que las condiciones son extremadamente variables en el espacio y el tiempo, las especies de peces que utilizan el sistema de humedales han desarrollado adaptaciones para hacerles frente ya que, de acuerdo con (Pulliam, 2000), una especie se presentará en los sitios donde las condiciones bióticas y abióticas le permitan mantener o incrementar su abundancia. Como lo mencionan (Córdova-Tapia, 2018) en Sian Ka'an, si bien la concentración de oxígeno disuelto se mantuvo baja durante toda la temporada, la profundidad y la temperatura mostraron un gradiente a medida que esta avanzaba. Por lo que este estudio apoya la hipótesis de que los filtros ambientales tienen un papel importante en la estructura de la comunidad en condiciones ambientales severas.

De ahí que el área de distribución de cada especie se restringe dada su tolerancia ambiental, producto de distintos procesos evolutivos que han moldeado a los organismos y que, en consecuencia, han determinado su presencia a ciertos espacios (Wiens J. J., 2005); (Peterson T. S.-M., 2011).

Los resultados de este estudio muestran que las variables ambientales que influyen la estructura de la comunidad de peces fueron, en orden de importancia, la conductividad, la saturación de oxígeno, la temperatura y la profundidad. En estudios desarrollados en sistemas similares se ha encontrado que las variables ambientales que regulan la variación en la estructura de la comunidad de peces son la profundidad, la *persistencia* del cuerpo acuático y el pH (Capone, 1991); la profundidad, el tamaño del sistema, la concentración de oxígeno, y la heterogeneidad del hábitat (Magoulick, 2000); temperatura, profundidad, pH, y la cobertura de macrofitas (Escalera-Vázquez, 2010). En este mismo estudio se propuso que, para la mayoría de las especies, una parte importante de la variación espacial y temporal puede ser explicada como un efecto de la estación seca (Escalera-Vázquez, 2010). (Wellborn, 1996) propusieron que las estaciones secas pueden cambiar la estructura de la comunidad, actuando como un filtro del medio ambiente y la eliminación de las especies que no pueden sobrevivir a las condiciones adversas. Por lo tanto, las estaciones secas son capaces de reducir la variabilidad de las comunidades de peces entre los sitios que tienen hidroperiodos similares (Chase, 2007).

Algunas de las variables ambientales consideradas en este estudio tuvieron valores significativos de autocorrelación, por lo que es imposible separar sus efectos. Por ejemplo, a pesar de que la temperatura ha sido considerada como una variable ambiental relacionada con las condiciones climáticas, resultó estar estrechamente relacionada con la profundidad del agua. Debido al relieve plano, diferencias relativamente pequeñas en el nivel medio del agua generan grandes diferencias en el área superficial de las inundaciones. Esto, aunado a las variaciones en la duración del período de inundación produce cambios en la estructura de las comunidades de plantas y animales. En particular, varios parámetros poblacionales y comunitarios de los peces de talla pequeña que habitan en el humedal están influenciados por la variación hidrológica estacional, característica común a muchos otros humedales (Loftus W. F., 1987); (Trexler J. C., 2002); (Mitsch, 2007); (Aguilar-Medrano, 2020).

CONCLUSIONES

La variación en la estructura de la comunidad de peces en el sistema kárstico de inundación estacional presentó la mayor correlación con las variables espaciales, lo que se puede interpretar como que el factor que limita la distribución y abundancia de la comunidad de peces es la capacidad de dispersión y, por lo tanto, de colonización del sistema inundado. A pesar de que estas variables espaciales tuvieron mayor correlación con la comunidad de peces, los efectos de las variables ambientales también juegan un papel importante. Así, la conductividad, la saturación de oxígeno, la temperatura y la profundidad resultaron significativas.

En varios momentos a lo largo del estudio se observó una mayor correlación de la combinación de las variables (ES) que las variables espaciales (S) o ambientales (E) por sí solas. Esta variación y cambios a lo largo del tiempo demuestran el carácter dinámico de este tipo de sistemas.

El trabajo futuro debe incluir datos relacionados con las interacciones biológicas tales como la competencia y la depredación, ya que estos factores tienen influencia sobre la estructura de la comunidad de peces en este tipo de ecosistemas de inundación estacional. Además, sería interesante realizar una evaluación de la disponibilidad de recursos (por ejemplo, alimentos, refugio, etc.) y la movilidad / residencia de las especies estudiadas. También es necesario llevar a cabo el seguimiento en varios períodos de inundación para evaluar si la comunidad, como lo sugieren (Trexler J. L., 2005), se ve modificada por la intensidad y la frecuencia de las sequías. La morfología del cenote también está altamente relacionada con la estructura de la comunidad de peces (Camargo-Guerra, 2013) por lo que se plantea también como un punto a analizar con mayor profundidad. Este conjunto de observaciones aportaría información para probar la hipótesis que la comunidad de peces está estructurada principalmente por las capacidades de dispersión.

(Córdova-Tapia, 2018) En su estudio sobre estructura funcional plantean que las investigaciones adicionales deben buscar determinar si las reglas de reunión cambian con el comienzo de la temporada de lluvias, sugieren que el enfoque funcional utilizado en este estudio se puede aplicar a una amplia gama de

comunidades biológicas para comprender el papel de las reglas de montaje en la estructuración de las comunidades.

Asimismo, en los programas de conservación de estos ecosistemas debe considerarse la conectividad hídrica. Esto resulta un reto ya que las poblaciones humanas continúan invadiendo las zonas costeras demandando espacio y recursos, sin considerar que los humedales costeros son el hábitat de una gran diversidad de especies acuáticas, desde productores hasta depredadores tope que requieren de extensiones territoriales muy grandes para subsistir. Los esfuerzos para comprender mejor la manera en la que interactúan los sistemas hidrológicos (Sánchez y Pinto I, 2021) beneficiarán a los programas de conservación no sólo de la vida silvestre que depende de ellos sino permitirá asegurar el conjunto de servicios ecosistémicos que proveen (Cejudo, 2021).

CAPÍTULO II. SISTEMAS PERMANENTES

(Este capítulo en breve será publicado como parte de un capítulo del libro “Los Cenotes de Yucatán: Biodiversidad, Ecología y Conservación”, editado por la Universidad Autónoma de Yucatán)

INTRODUCCIÓN

A lo largo de la franja costera de la península de Yucatán, se presentan islas naturales de vegetación arbórea inmersas en el sistema inundable de ciénagas someras y pantanosas (Durán García, 1987); (Gallardo-Torres A. B.-A.-C., 2021). Una característica importante de estas islas de vegetación, o petenes, es la disponibilidad de agua dulce que tienen a lo largo del año, que, a través de manantiales, cuentan con un aporte continuo proveniente de las corrientes subterráneas (Sánchez y Pinto I, 2021). Dicho flujo juega un papel fundamental en el funcionamiento de estos sistemas por su aporte de agua y nutrientes (Torres Trejo, 1993); (Aguilar-Medrano, 2020).

De acuerdo con (Snoodgrass, 1996) y (Aguilar-Medrano, 2020), en la época de lluvias suelen establecerse conexiones entre cuerpos de agua que permanecen aislados durante el estiaje, con lo que se facilita la dispersión de las poblaciones de peces dentro del humedal. En contraste, durante la época de estiaje los únicos cuerpos de agua que permanecen se reducen a grietas, petenes y cenotes perennes, que representan el único refugio para los peces en esta época (DeAngelis D. L., 1997). Los peces presentes en estos refugios pueden sobrevivir a las sequías más severas, por lo que su persistencia resulta en una fuerza estructurante importante para estos ecosistemas (Loftus W. J., 1992); (DeAngelis D. L., 1997); (Kobza, 2004).

En diversas investigaciones realizadas a lo largo de varios años en la Reserva de biosfera de Sian Ka'an, se analiza la influencia de factores ambientales que determinan cambios en la estructura de la comunidad de peces en un humedal tropical y su relación con sistemas permanentes. Desde varios puntos de vista resulta interesante el planteamiento de estructura funcional considerado por (Córdova-Tapia, 2018) donde aseveran que los filtros ambientales tienen un papel importante en la estructura de la comunidad en condiciones ambientales severas. Hasta los que asocian el cambio de la estructura de la comunidad de peces a variaciones en factores como la interconexión de sistemas temporales con los permanentes, profundidad de los sistemas, con temperatura, transparencia, pH, oxígeno disuelto, clorofila a, abundancia de perifiton, cobertura de macrofitas y zooplancton (Escalera-Vázquez, 2010); (Camargo-Guerra, 2013).

Estos sistemas acuáticos permanentes, también conocidos en la península de Yucatán como cenotes a cielo abierto, juegan un papel central no sólo en la persistencia de las especies (Sedell, 1990), también en el mantenimiento de otros procesos ecológicos del humedal, por su importancia como centros de dispersión que suministran organismos de distintas especies que recolonizan la zona inundada cuando el nivel de agua restaura la conectividad hídrica en dicho ecotono (Trexler J. C., 2000).

Sin embargo, los cuerpos de agua permanentes no garantizan la sobrevivencia de los peces que llegan a ellos, ya que el hacinamiento puede conducir a la falta de oxígeno, a la escasez de alimento y a una mayor susceptibilidad a las enfermedades.

Además, una vez en el refugio son presa fácil de los peces de tallas mayores y otros depredadores. Por lo tanto, la fracción de peces que permanecerán hasta la siguiente época de lluvias será aquella de los que sobrevivan en estos refugios a las difíciles condiciones ambientales y a la depredación (DeAngelis D. L., 1997).

El estudio de las comunidades de peces dentro de estos sistemas, considerando los atributos de las diferentes especies, permite comprender aspectos importantes acerca de su funcionamiento (Soulé, 1990). Los cambios de dichas comunidades, además de estar representados por variaciones en la escala espacial y en la temporal del número y la composición de especies presentes en un cuerpo de agua, involucran modificaciones a los atributos poblacionales que, después, se reflejan como cambios en las relaciones interespecíficas del sistema (Lyons J, 2000); (Mercado-Silva N, 2006).

Por lo tanto, para entender cómo los diferentes mecanismos afectan la dinámica de los recursos ícticos es necesario, en primera instancia, obtener información acerca de las especies presentes, así como de los atributos de cada población y de la comunidad en su conjunto. Es, asimismo, importante conocer la estructura y funcionamiento de los sistemas costeros, entender la dinámica de poblacional de las especies de peces que habitan en estos cuerpos acuáticos y las características de las comunidades para proponer esquemas de manejo adecuado (Munguia, 2006).

Este estudio se realizó en tres sistemas permanentes dentro de la reserva estatal “El Palmar”, Yucatán, con el objetivo de caracterizar las condiciones físicas y

químicas que prevalecen en estos sistemas en cada época del año y su relación con la estructura de la comunidad de peces. La comunidad íctica es solo uno de los grupos que utilizan estos sistemas como refugio, pero analizar las condiciones ecológicas de dichos ambientes puede servir como marco para revisar el comportamiento de otros grupos de organismos que se encuentran en ese hábitat.

HIPÓTESIS

En los sistemas acuáticos cársticos permanentes de la Península de Yucatán, la estructura de la comunidad de peces se ve modificada por factores ambientales, resultado de las fluctuantes condiciones físicas y químicas que prevalecen en dichos ecosistemas y determinadas por la influencia entre las épocas de lluvia y de estiaje.

ÁREA DE ESTUDIO

La reserva estatal “El Palmar” se encuentra en el noroeste del Estado de Yucatán (Fig. 1), colinda al norte con el golfo de México, al oeste con la reserva de la Biosfera “Ría Celestún” (que incluye al puerto del mismo nombre), al este con el puerto de Sisal, y al sureste por una zona ejidal de selva baja y henequenales abandonados que la aíslan de impactos antrópicos (Secretaría de Ecología, Yucatán, 2006).

Se ubica entre las coordenadas 90°00'00" y 90°22'30" longitud oeste y 20°55'00" y 21°11'00" latitud norte (Secretaría de Ecología, Yucatán, 2006). La superficie de la *Zona Núcleo* es de 33,804.16 hectáreas y la superficie de la *Zona de Amortiguamiento* de 15,801.22 hectáreas (Secretaría de Ecología; Yucatán., 2006). La reserva está prácticamente incomunicada y se puede recorrer sólo en el tramo de Celestún al faro de El Palmar por una brecha costera en malas condiciones. El acceso

por tierra a través de la selva, desde Hunucmá, Tetiz o Kinchil, es prácticamente imposible, pues sólo existe una brecha que une a pequeños ranchos temporalmente ocupados. La principal vía de acceso es por el puerto de Sisal, por la carretera Hunucmá – Sisal, que tiene una longitud de 28 km (Secretaría de Ecología; Yucatán., 2006).

El área de la reserva cubre una superficie ocupada por plataforma costera con pastos marinos, dunas costeras; los manglares más vastos del estado; una gran cantidad de cenotes, petenes, pantanos y tulares. Los cenotes Peten Pila (PP) que se encuentra a 0.7 km de la costa y Sirena 1 (S1) a 1.9 km de la costa, que forman parte de los sistemas estudiados, se encuentran en este entorno. Así mismo, se pueden observar dos diferentes tipos de selvas bajas y algunas áreas de vegetación secundaria. De hecho, el cenote Kilómetro 13 (Km13), que es el tercer cuerpo de agua permanente estudiado, se encuentra a 10.9 km alejado de la línea de costa, muy cerca de la carretera y bordeado de selva baja (Fig. 12).

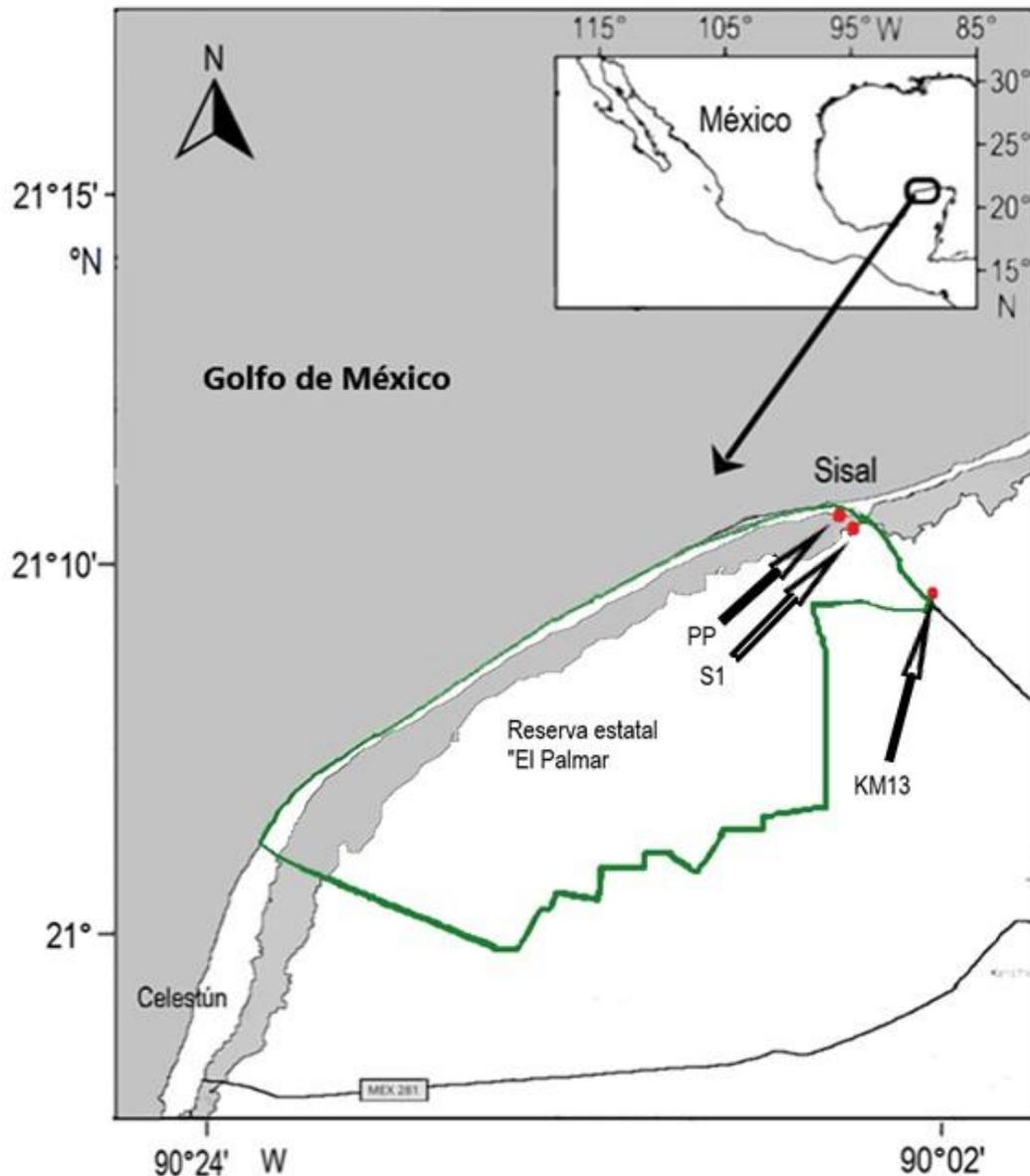


Figura 12. Ubicación de los cenotes a cielo abierto o sistemas permanentes en estudio dentro de la reserva estatal “El Palmar”.

La reserva alberga grandes poblaciones de aves acuáticas migratorias de interés cinegético para cazadores nacionales y extranjeros, lo que representa una derrama económica importante para las comunidades que se encuentran en la zona de influencia. Junto con la reserva de la biosfera “Ría Celestún” y la reserva de la

biosfera “Los Petenes”, se forma un corredor costero de humedales de importancia internacional (Secretaría de Ecología; Yucatán., 2006).

El área de la reserva estatal “El Palmar” es una zona de transición climática, correspondiente al subtipo BSi (h’) W, cálido - seco con un régimen de lluvias de verano y una precipitación invernal entre el 5% y 10% (Duch G. J., 1988). El suelo en la región es de características calizo - cársticas de gran permeabilidad y sujetas a constante erosión, con terrenos pobres para las actividades agrícolas debido a la poca profundidad de éstos y su exceso de sales (Duch G. J., 1988). A excepción de los suelos arenosos profundos o regosoles, los demás presentan un drenaje deficiente y excesiva salinidad, predominando los terrenos planos, bajos e inundables (Duch G. J., 1988).

En los tres cuerpos acuáticos permanentes seleccionados dentro de la reserva estatal “El Palmar” (Fig. 12) se realizaron muestreos mensuales durante el periodo de octubre de 2008 a octubre de 2010. De acuerdo con la nomenclatura propuesta por (Pearse, 1936), los cenotes en los que se llevó a cabo la investigación se encuentran en una fase avanzada de la *tercera etapa*. Presentan profundidades bajas, la pendiente de las orillas no es tan pronunciada y están rodeados de vegetación ya sea terrestre o acuática, escasa o poca entrada de agua desde el fondo debido a la gran cantidad de materia orgánica acumulada y el techo completamente caído.

MÉTODO

Muestreo de la ictiofauna. Los peces se obtuvieron utilizando trampas plegables, o nazas, tipo *Gee's® minnow trap* (con abertura de malla de 2 mm

y entradas en forma de embudo de 5 cm de diámetro), descritas por (Kobza, 2004). Se colocaron 5 trampas en cada cenote mismas que, de acuerdo con las recomendaciones de (Obaza, 2011), se dejaron durante 2 horas. Además del uso de las nasas, en cada muestreo se realizaron 3 lances con una atarraya de 1.5 m de diámetro para asegurar que todas las especies de peces presentes en el cuerpo acuático hubieran sido capturadas.

Los peces capturados fueron fijados empleando una solución de formol al 10 % neutralizado con bórax. Para su revisión en el laboratorio, los peces fueron almacenados en frascos con su correspondiente etiqueta con los siguientes datos: localidad, fecha y número de colecta (Schreck, 1990).

Caracterización del ambiente. En cada uno de los cuerpos acuáticos permanentes se obtuvieron los registros mensuales de las siguientes variables: profundidad (m), concentración de oxígeno disuelto ($\text{mg O}_2 \text{ L}^{-1}$ y % saturación), temperatura ($^{\circ}\text{C}$), conductividad específica a temperatura ambiente (mS cm^{-1}) y pH, con la ayuda de un equipo Hydrolab (Quanta Water Quality Monitoring) (Lorenzen, 1967). Se registró la ubicación de cada cuerpo acuático con un GPS marca GARMIN Etrex.

Se obtuvieron algunas variables para describir morfométricamente cada cuerpo acuático. Utilizando el método del *punto visado* (Hakanson, 1981) y se registró la longitud de la línea de costa, área superficial, profundidad máxima, longitud y ancho máximo.

Análisis de la ictiofauna. Para la identificación de los organismos recolectados se utilizaron las claves taxonómicas especializadas en peces del sureste mexicano y de Centroamérica de (Schmitter-Soto J. J., 1998) y (Greenfield D. W., 1997).

Se registraron los datos biométricos de los peces capturados; la longitud patrón ($LP \pm 0.1$ cm) con un vernier y el peso ($P \pm 0.01$ g) con una balanza digital marca OHAUS Adventure. Los datos fueron expresados en gramos capturados por hora de muestreo (g/h) y número de peces capturados por hora de muestreo (ind/h) como una medida de la captura por unidad de esfuerzo (CPUE), que representa la captura de peces en número o biomasa por una unidad definida de esfuerzo de pesca (DeAngelis D. L., 1997). En todos los casos, los datos abundancia y biomasa se expresaron de forma relativa. Las variaciones espaciales y temporales de la abundancia fueron comparadas a través de análisis de varianza (ANOVA) para probar diferencias significativas en los valores de la CPUE por especies y mes de muestreo, así como entre los diferentes cuerpos acuáticos (Kobza, 2004).

Análisis de la riqueza de especies, diversidad y abundancia. Se obtuvieron las curvas de rarefacción, que permiten comparar la riqueza de especies entre comunidades, aun cuando el tamaño de muestras no es igual. Dado que se calcula el número esperado de especies de cada muestra si todas las muestras fueran reducidas a un tamaño estándar, es decir, si la muestra fuera considerada de N individuos ($n < N$), es posible conocer cuántas especies se podrían haber registrado $[E(S)]$ de la siguiente manera:

$$E(S) = \sum_{i=1}^s \left[1 - \frac{(N - N_i) / n}{N / n} \right]$$

$E(S)$ = número esperado de especies
 N = número total de individuos en la muestra
 N_i = número de individuos de la i ésima especie
 n = tamaño de la muestra estandarizado

Con ayuda del programa EstimateS (Colwell, 2004); (Colwell R. K., 2005), se generaron gráficos de rarefacción contruidos a partir de 1,000 remuestreos lo que permitió comparar entre los diferentes sistemas acuáticos a lo largo del tiempo. Asimismo, se analizó la tendencia de las curvas de rarefacción como una medida de la diversidad de cada sistema.

Utilizando el programa PRIMER-e versión 7 (Clarke, 2014), se analizó la relación que existe entre las variables ambientales y las expresiones de la estructura de la comunidad mediante una prueba de BIOENV. Esta función encuentra el mejor subconjunto de variables ambientales, de modo que las distancias euclidianas entre estas variables escaladas tengan la máxima correlación (rango) con los valores de similitud de la comunidad. Así, se selecciona la combinación que mejor representa o correlaciona la matriz de similitudes de las especies con la matriz de distancias (euclidianas) de las variables abióticas para detectar el conjunto de variables que “explica” un patrón biótico que, para este caso fue la biomasa. Asimismo, se analizó si las variables que BIOENV detecta como las más influyentes fueron significativas.

El análisis de agrupación basado en la similitud de los muestreos con respecto a la biomasa se realizó mediante un Análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS), también con el programa PRIMER-e Versión 7, con una transformación de raíz cuarta y una medida de similitud de Bray -Curtis.

RESULTADOS

Los cenotes en los que se llevó a cabo el presente estudio se encuentran a diferentes distancias de la costa, dos de ellos cercanos a la costa y entre sí (Tabla 2 y Fig. 12). El que tiene mayor área superficial y profundidad es el cenote llamado Km13, después el PP y el menos extenso y somero es S1 (Tabla 3).

Tabla 2. Ubicación geográfica de los cenotes en estudio.

Cenote	Ubicación	Distancia de la costa (km)
Peten Pila (PP)	21° 09' 31.9" N - 90° 02' 22.5" W	0.7
Sirena 1 (S1)	21° 09' 09.4" N - 90° 01' 23" W	1.9
Km 13	21° 05' 29.5" N - 89° 58' 04.1" W	10.9

Los resultados muestran que los cenotes analizados son, en general, sistemas muy someros (Tabla 3), lo cual indica que se trata de sistemas maduros con características lénticas más que lóxicas.

Tabla 3. Parámetros morfométricos de los sistemas en estudio (datos del muestreo de diciembre de 2008).

Cenote	Prof. Máx. (m)	Área superficial (m ²)	Perímetro (m)	Longitud máxima (m)	Ancho máximo (m)
Peten Pila	1.3	155.6	62.6	16.0	12.8

Sirena 1	1.1	81.6	35.7	11.8	10.8
Km 13	2.5	435.3	88.8	44.4	16.0

Características fisicoquímicas de los cenotes. A pesar de las fluctuaciones temporales en la profundidad promedio, el cenote Km13 resultó ser el más profundo, mientras que S1 es el más somero (Fig. 13a). Los valores de los parámetros de la temperatura y pH (Fig. 13c, y 13d) no presentaron diferencias significativas entre los tres sistemas; en los tres casos, la temperatura disminuye hacia finales del invierno y las máximas ocurren en el verano. En el caso de la conductividad (Fig. 13b), los tres cenotes presentaron la misma tendencia durante la mayor parte del tiempo, pero con diferentes valores.

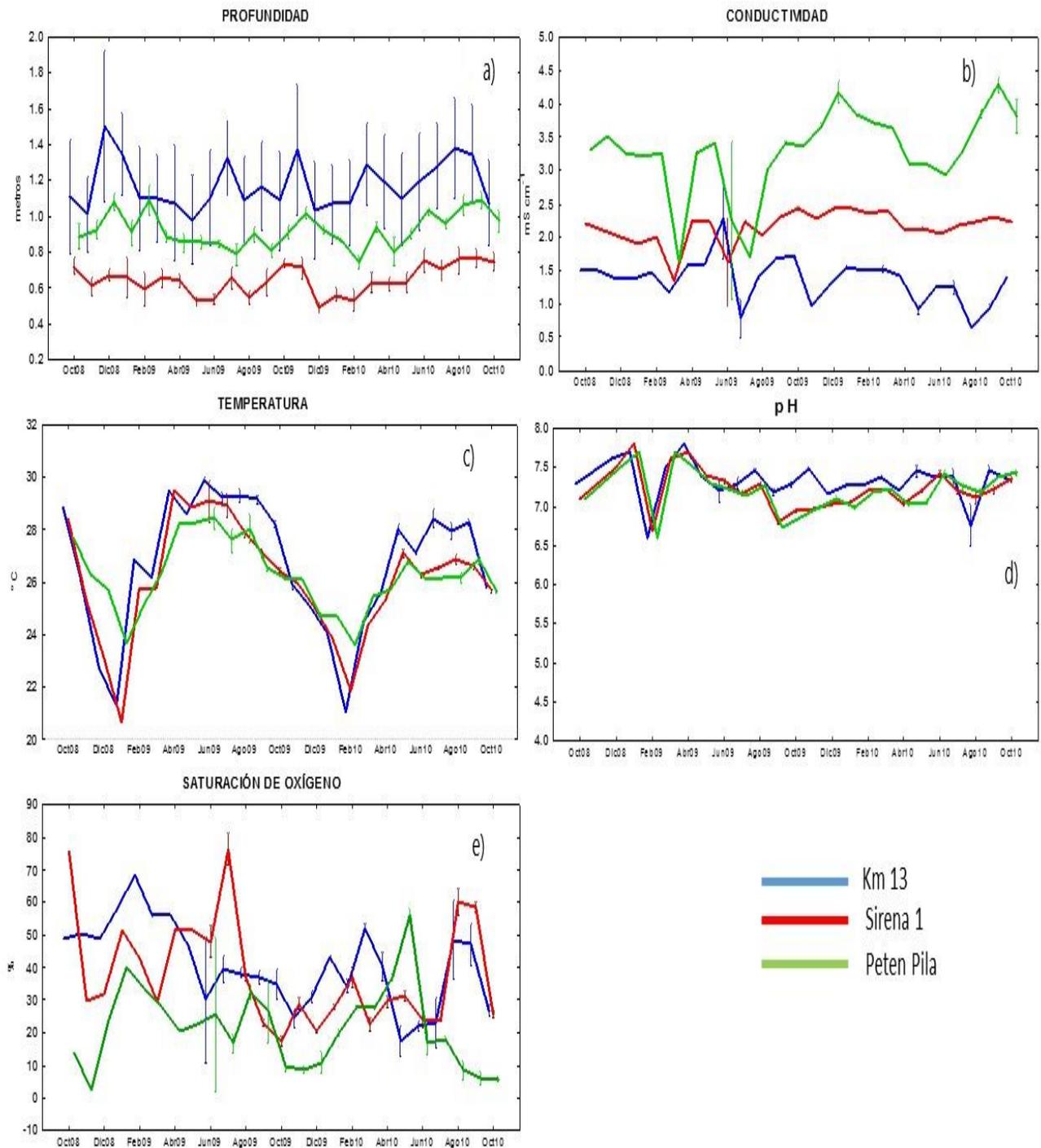


Figura 13. Comportamiento anual de las variables ambientales (promedio \pm desviación estándar) registradas en los tres cenotes a cielo abierto estudiados a) Profundidad (m); b) Conductividad (mS cm⁻¹); c) Temperatura (°C); d) pH; e) Saturación de oxígeno disuelto (%),

Algunas diferencias pueden explicarse en relación con la distancia del cenote a la línea costa; es decir, el cenote más cercano a la costa tiene mayor conductividad (salinidad) y va disminuyendo conforme se aleja de la costa. Respecto a la saturación porcentual del oxígeno disuelto, no se observaron tendencias temporales o espaciales (Fig. 13e). El cenote que en promedio presentó una mayor saturación y concentración de oxígeno fue Km 13, seguido por S1 y luego PP. No obstante, el oxígeno disuelto es un elemento muy dinámico y su concentración y saturación depende de factores tan cambiantes como, la incidencia solar, la velocidad del viento, la turbidez del agua, entre otros. En términos generales y considerando todos los parámetros físicos y químicos, los resultados sugieren que existe una relación directa entre la conductividad con respecto a la cercanía con la costa (Tabla 4).

Comunidad íctica. Se encontraron diez especies de peces, agrupadas en cinco familias. Nueve de las diez especies fueron encontradas en el cenote PP, ocho de las diez en el S1 y cinco de las diez en el Km 13 (Tabla 5). Cuatro de las diez especies presentes se encuentran en todos los sistemas: *Astyanax altior*, *Mayaheros urophthalmus*, *Poecilia mexicana* y *P. velifera*. Dos especies se encontraron en un solo sistema: *Gambusia yucatanana* en el Km13 y un solo ejemplar de *E. lyricus* en el PP; las otras cuatro especies, *Rocio octofasciata*, *Thorichthys meeki*, *Rhamdia guatemalensis* y *Belonesox belizanus*, estuvieron presentes en al menos dos de los tres sistemas estudiados (Tabla 5). En el cenote Km13 se encontraron solamente cinco especies, fue en el que se presentó el menor número. Sin embargo, en él se

encontró la mayor cantidad de organismos de una misma especie, lo que ocurrió en octubre de 2008 con la captura de 693 organismos de *A. altior* (Fig. 14).

Tabla 4. Valores (promedio \pm desviación estándar) de los parámetros fisicoquímicos de los cenotes estudiados.

	Km13	Sirena 1	Peten Pila
Prof. Máx. (m)	2.0 ± 0.3	0.8 ± 0.1	1.0 ± 0.1
Temperatura (°C)	26.6 ± 2.8	26.1 ± 2.6	26.4 ± 1.6
O₂ (mg L⁻¹)	3.5 ± 0.7	2.7 ± 1.0	2.0 ± 1.0
% Sat. O₂	45.1 ± 12.8	38.7 ± 17.5	26.9 ± 13.7
Conductividad (mS/cm)	1.45 ± 0.23	2.22 ± 0.16	3.4 ± 0.3
pH	7.3 ± 0.3	7.2 ± 0.3	7.2 ± 0.3

Considerando el número total de organismos, independientemente de la especie, se puede observar que la mayor parte de los individuos se capturó durante la época de lluvias (Fig. 14). Cabe mencionar que, de los 758 organismos capturados en dicha época, 695 son de la especie *A. altior* (Fig. 14), lo cual provoca una marcada anomalía en la tendencia. Durante la época de lluvias la densidad de captura fue más regular y en mayor cantidad, en contraste con el número de organismos durante la época de estiaje, donde se capturó una menor cantidad

(marzo – mayo). La segunda mayor cantidad se obtuvo durante la época de nortes, en la que se registraron 304 individuos de *A. altior* (Fig. 14).

Tabla 5. Especies de peces presentes en cada uno de los sistemas estudiados.

Familia	Especie	Km 13	Sirena1	P. Pila
Cichlidae	<i>Mayaheros urophthalmus</i> (Günther, 1862)	*	*	*
	<i>Rocio octofasciata</i> (Reagan, 1903)		*	*
	<i>Thorichthys meeki</i> Brind, 1918		*	*
Characidae	<i>Astyanax altior</i> Hubbs, 1936	*	*	*
Gobiidae	<i>Evorthodus lyricus</i> (Girard, 1858)			*
Heptapteridae	<i>Rhamdia guatemalensis</i> (Günther, 1864)		*	*
Poeciliidae	<i>Belonesox belizanus</i> Kner, 1860		*	*
	<i>Gambusia yucatanana</i> Reagan, 1914	*		
	<i>Poecilia mexicana</i> Steindachner, 1863	*	*	*
	<i>Poecilia velifera</i> (Reagan, 1914)	*	*	*

Respecto al análisis por familias se puede decir que, en general, los cíclidos tienen presencia regular a lo largo del año (Fig. 15). Especies como *M. urophthalmus* presentan algunos altibajos en el número de organismos capturados, la mayor cantidad de individuos de esta especie se encontró entre enero y febrero durante la época de nortes. Por otro lado, *Rocio octofasciata* se encontró principalmente en la época de lluvias, un poco menos durante nortes y mucho menos durante secas. En el caso de *Thorichthys meeki* también fue capturada de forma muy regular con dos máximos durante lluvias y en mucho menor cantidad en nortes y secas. Al colocar en una misma gráfica las densidades (ind/hora) de las tres especies de cíclidos encontradas (Fig. 16), se observa que en cada época predomina una especie diferente.

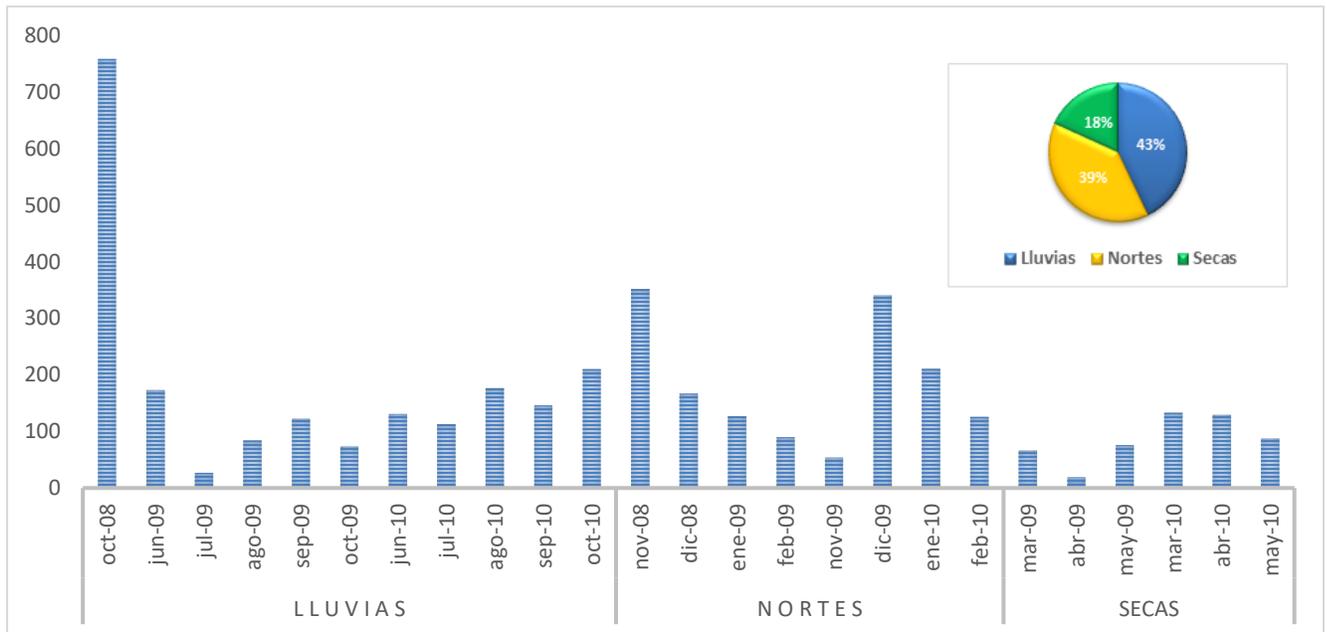


Figura 14. Número de organismos totales capturados en los tres cenotes, por época del año.

En lluvias hay un máximo de *R. octofasciata*, aunque hubo una presencia más regular de *T. meeki*. Durante nortes y secas *M. urophthalmus* predomina, aunque en la época de estiaje se presentó con bajas densidades. Los organismos de esta familia son ictiófagos y juegan el papel de depredadores por lo que resulta interesante ver cómo hay un “relevo” de dicha función a lo largo del tiempo, evitando en alguna medida la competencia o, tal vez, que sus poblaciones se vean disminuidas por falta de presas.

Otra familia bien representada durante el muestreo es Poeciliidae (Fig. 17). Las especies que la conforman se encontraron durante todas las épocas, la mejor representada es *G. yucatanana* cuyas mayores densidades se encontraron durante la

época de lluvias, seguido de las capturas en nortes y finalmente en secas, esta especie fue capturada de manera muy regular pero solamente en el cenote Km13.

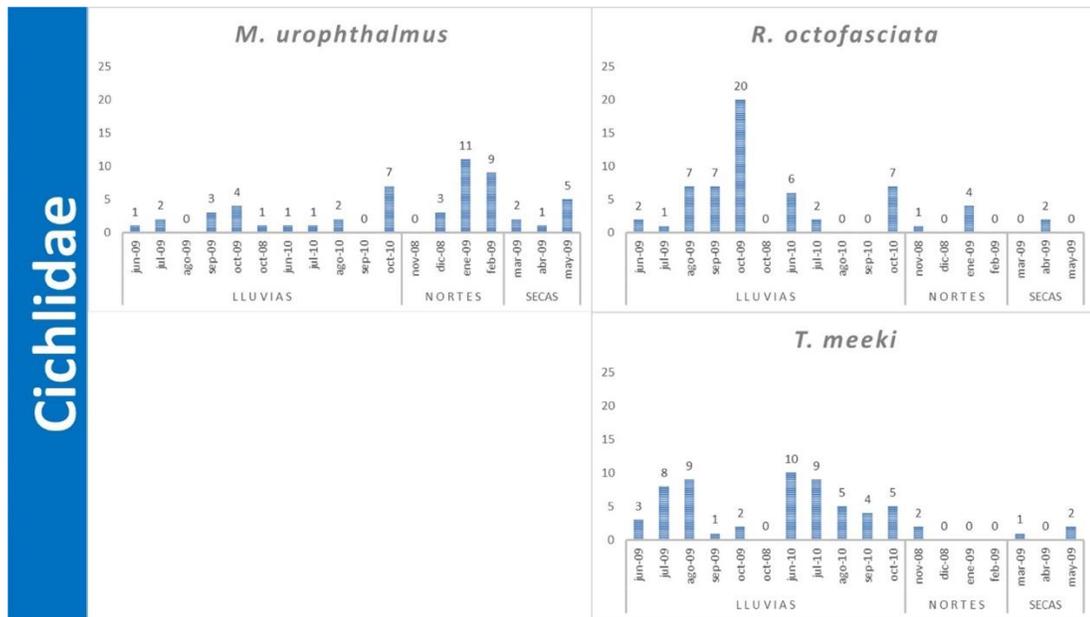


Figura 15. Número de individuos totales de la familia Cichlidae capturados por época del año en los tres sistemas estudiados.

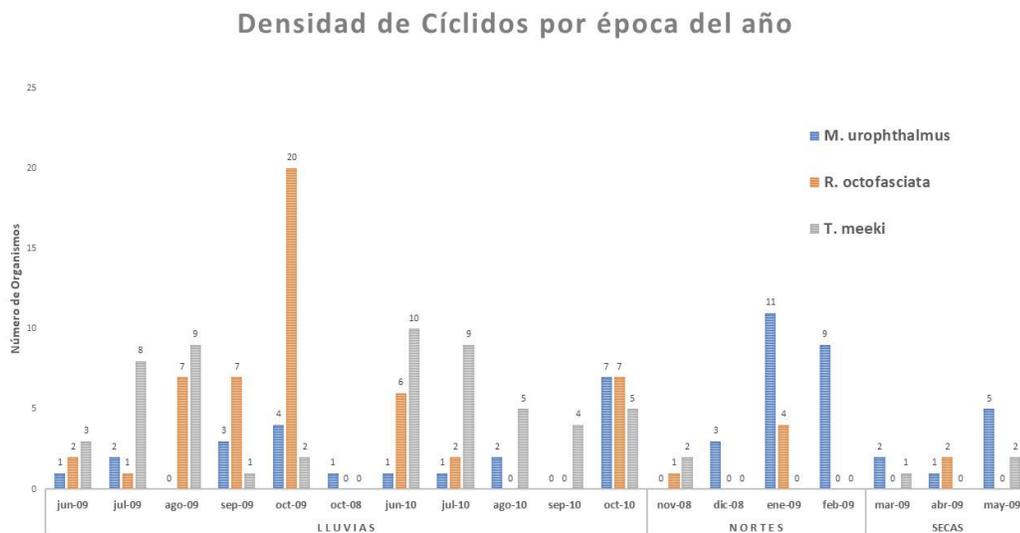


Figura 16. Densidad (ind/hora) de cíclidos por especie encontrada por época del año.

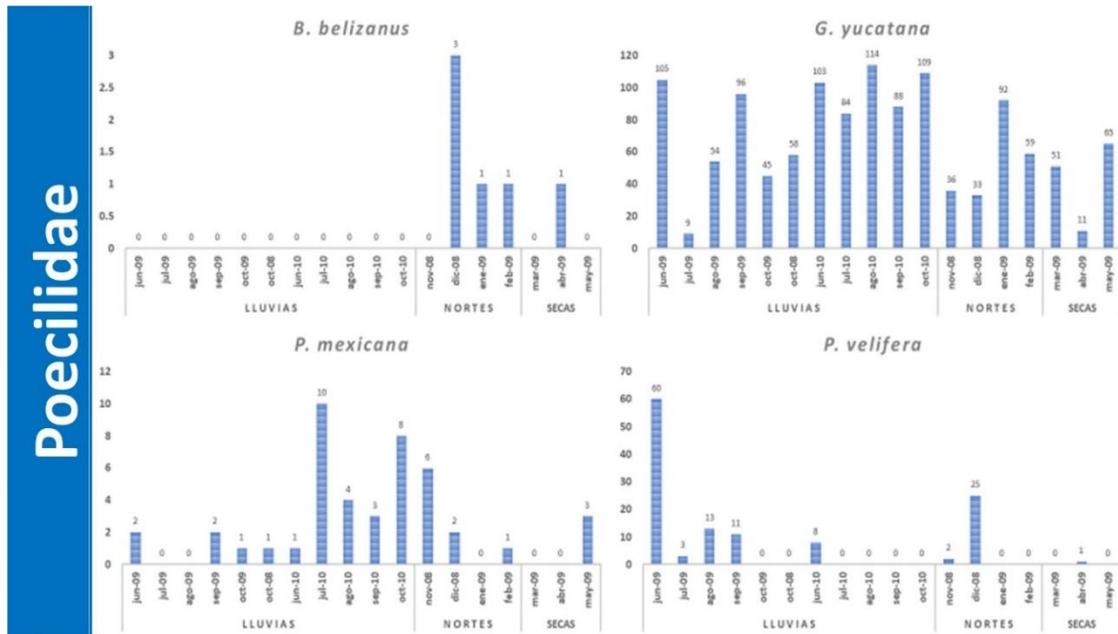


Figura 17. Número de individuos totales de especies de la familia de los Poeciliidae capturados por época del año en los tres sistemas estudiados.

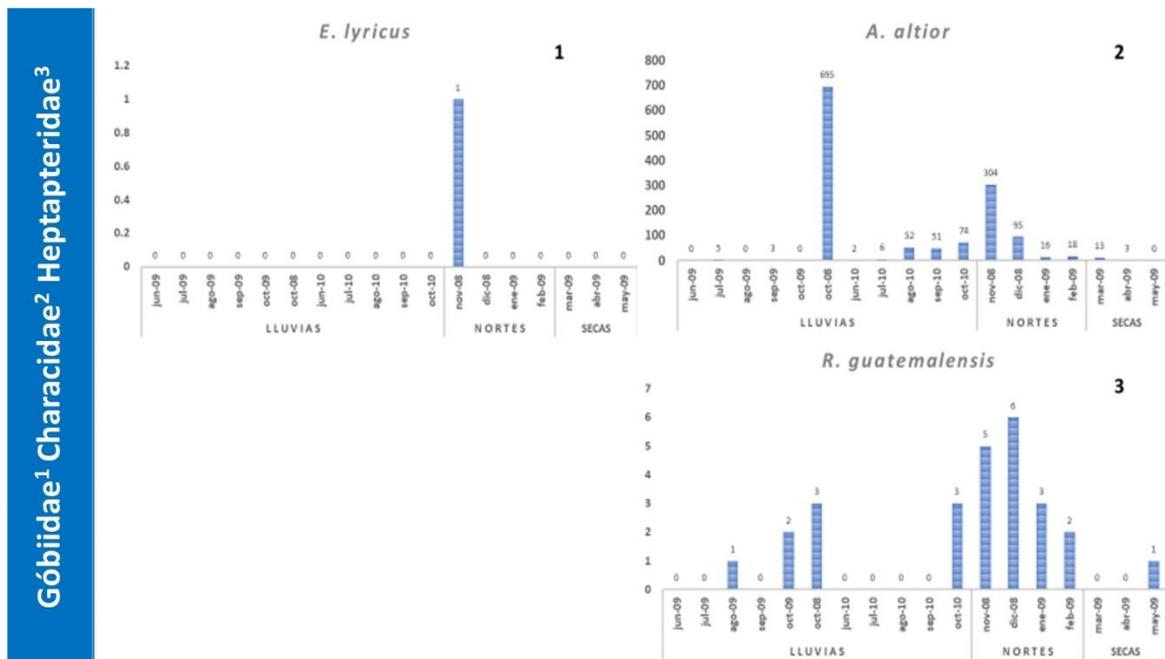


Figura 18. Número de individuos totales de especies de las familias de Gobiidae (1), Characidae (2) y Heptapteridae (3) capturados por época del año en los tres sistemas estudiados.

Después de *G. yucatanana*, el poecílido que se presentó con más frecuencia en las capturas fue *P. mexicana*, cuyas mayores capturas también se registraron durante la época de lluvias, seguido por la época de nortes y finalmente en secas además de estar presente en los tres sistemas. *Belonesox belizanus* y *P. velifera* fueron menos regulares en cuanto a capturas, la primera se encontró principalmente durante la época de nortes, algunas capturas durante secas y ninguna durante la época de lluvias. Esta especie se registró en los dos sistemas cercanos a la costa, mientras que *P. mexicana* en los tres sistemas (Fig. 17). En contraste *P. velifera* fue encontrada particularmente durante la época de lluvias, con menores abundancias en nortes y un solo organismo capturado en época de secas (Fig. 17). Una especie que se encontró de forma considerablemente regular durante las tres épocas fue *Rhamdia guatemalensis* (Heptapteridae), que se capturó principalmente durante la época de nortes, después en lluvias y solo un organismo en secas. Estuvo presente solamente en los dos sistemas más cercanos a la costa. Finalmente, se observa que de la especie *Evorthodus lyricus*, de la familia de los góbidos, se capturó un solo organismo en una sola ocasión en el cenote PP (Fig. 18).

Las curvas de rarefacción que representan la riqueza de especies de los sistemas PP y S1 presentan una tendencia que aún no es totalmente asintótica, dicho comportamiento, evidenciado por la tendencia de los intervalos de confianza ($IC_{95\%}$) obtenidos para PP, indica que es probable encontrar nuevas especies (Fig. 19). En el caso del sistema S1, los límites de los $IC_{95\%}$ convergen con la línea de tendencia central hacia el muestreo 25, lo que significa que rebasando ese esfuerzo de

muestreo se puedan encontrar especies nuevas. El traslape de los $IC_{95\%}$ correspondientes a los datos obtenidos en los cenotes S1 y PP muestran que, con el esfuerzo de muestreo realizado, la riqueza de especies de ambos sistemas no difiere de manera significativa (Fig. 19).

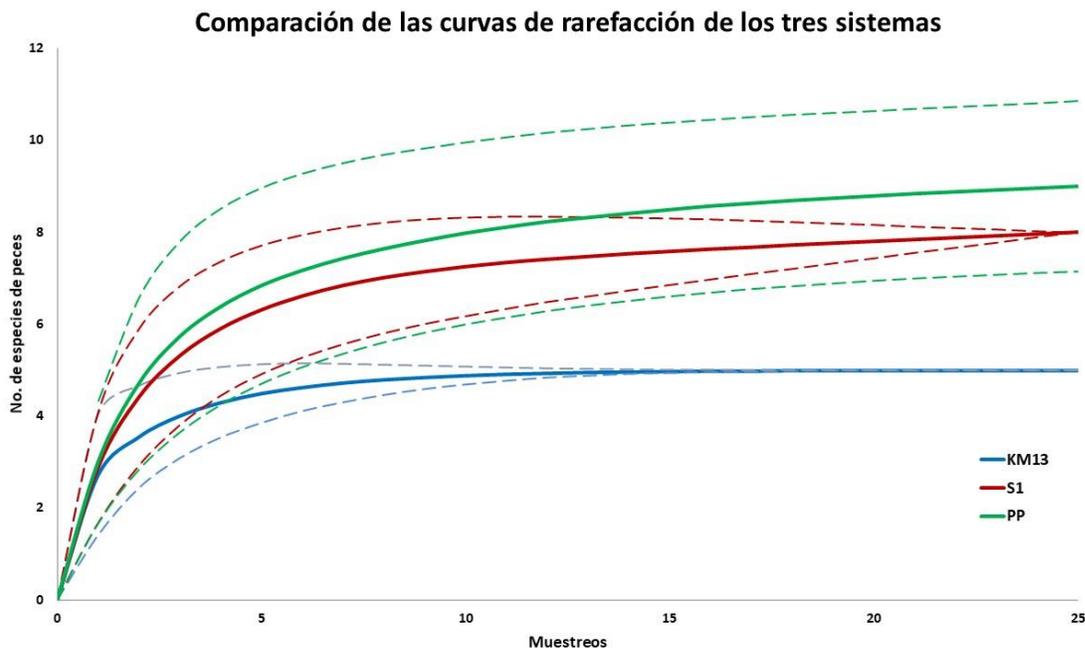


Figura 19. Curvas de rarefacción de las especies de peces de los cenotes en estudio, las líneas punteadas representan los límites de confianza ($IC_{95\%}$) de cada curva.

La curva correspondiente a los datos obtenidos en el cenote Km13 presenta una asintota a partir del muestreo número 10, las líneas punteadas en torno a la línea central representan el $IC_{95\%}$. Dado que el $IC_{95\%}$ se reduce a partir de los muestreos 12 o 13, puede suponerse que se obtuvo el total de especie presentes en ese cenote (Bush, 2004).

Finalmente, y considerando las curvas de los tres sistemas se puede afirmar que el cenote Km13 tiene una riqueza de especies significativamente diferente y en este caso menor, con un 95 % de confianza con respecto a los otros dos sistemas (Fig. 19).

Como resultado del análisis de correlación entre las variables ambientales y las relacionadas a la estructura de la comunidad, mediante la prueba de BIOENV, se encontró que las variables abióticas que influye de manera más importante y significativa sobre la estructura de la comunidad son la profundidad y la conductividad (Tabla 6).

Tabla 6. Correlación entre la biomasa de peces y la matriz de distancias euclidianas de las variables abióticas.

No. Variables	Correlación	Variables
2	0.387	1, 6
1	0.381	1
3	0.329	1, 5, 6
3	0.318	1, 4, 6
2	0.299	1, 5
3	0.291	1, 2, 6
1	0.287	6
2	0.284	1, 4
4	0.275	1, 4-6
4	0.275	1, 2, 5, 6

1 = Profundidad: 6 = Conductividad

DISCUSIÓN

El comportamiento de las variables ambientales en los tres sistemas estudiados es, en términos generales, muy semejante. Las principales diferencias se dan en la conductividad y la profundidad, las cuales pueden influir de manera importante sobre la estructura de la comunidad de peces, ya que de acuerdo con (Jordan,

1998), a escala regional los factores que pueden afectar a la comunidad de peces están relacionados con el régimen hídrico (en este caso la profundidad y la conductividad), el sustrato y su cercanía a la costa (Lorenz, 1999); (Aguilar-Medrano, 2020).

En sistemas similares, pero en Pantanal Brasil (Suárez Y.R., 2001); (Suárez, 2004) y en Sian Ka’an México (Zambrano, 2006); (Escalera-Vázquez, 2010), los principales factores abióticos relacionados con la estructura de la comunidad de peces son la temperatura del agua, la concentración de oxígeno disuelto, el tipo y disponibilidad de hábitat, profundidad, transparencia, pH, tipo de sustrato y conductividad y la cobertura de macrofitas.

Respecto a la riqueza de especies, comparada a través de las curvas de rarefacción en función del esfuerzo de muestreo, indican que el cenote Km 13 presenta un comportamiento asintótico lo que significa que es muy poco probable encontrar nuevas especies (Fig. 19). Es muy probable que este sistema no tiene conexión con PP y S1 durante la época de lluvias pues se encuentra a 10.9 kilómetros alejado de la costa y a 9 kilómetros de S1. Es posible que el sistema Km13 pertenezca a otra “cuenca” y probablemente tenga interacciones con otros sistemas, lo cual explicaría las diferencias significativas en términos de la riqueza de especies y composición de la comunidad de peces. (Gallardo-Torres A. B.-A.-C., 2021) señalan que en los cenotes más alejados de la costa habitan especies de peces netamente dulceacuícolas y por ello la diversidad íctica es menor a la que se ha registrado en los cenotes costeros. Los resultados de este trabajo muestran que

el cenote Km13 cuenta con solo 5 especies de peces de las cuales *G. yucatanana* es exclusiva de este ecosistema. Esta especie es endémica del norte de la península de Yucatán y habita normalmente zonas de canales y aguas someras cercanas a los manglares, es una especie omnívoro - planctófaga (Mondragón-Sánchez y Rodas-Regil, 2011), que tiene una importante función en estos ecosistemas al constituir un recurso alimenticio para varias especies que se alimentan de ella y como regulador de las poblaciones de otros organismos acuáticos como son larvas de insectos (Mondragón-Sánchez, 2011).

Las curvas de rarefacción correspondientes a los cenotes PP y S1 no muestran diferencias significativas. Es probable que durante la temporada de lluvias estos cuerpos de agua se encuentren conectados gracias a la inundación, que inclusive puede abarcar a otros sistemas cercanos. Estas conexiones que ocurren en la época de lluvias facilitan la dispersión de las poblaciones de peces (Snoodgrass, 1996); (Aguilar-Medrano, 2020).

(Escalera-Vázquez, 2010) en su trabajo en Sian Ka'an también mencionan que los cambios estacionales en la hidrología de los humedales están relacionados con la estructura de la comunidad de peces (Jordan, 1998). Como ya se mencionó, el incremento en el nivel de agua que ocurre durante la época de lluvias propicia conexiones entre los sistemas acuáticos permanentes en la región lo que incrementa la posibilidad de que los peces puedan moverse entre los sistemas PP y S1, permitiendo además todo tipo de interacciones entre ellos (Fig. 20A).

De esta manera, cuando inicia la época de estiaje y a medida que disminuyen los niveles del agua, los peces grandes, en este caso representados por los cíclidos *M. urophthalmus*, *R. octofasciata* y *T. meeki*, y luego los peces pequeños como *G. yucatanana* y los poecílidos *P. mexicana*, *P. velifera* y *B. belizanus* (no se menciona *G. yucatanana* ya que este solamente se encontró en KM13), se trasladan a refugios de aguas más profundas (Fig. 20B). Consecuentemente se reduce la extensión del hábitat hasta el punto en el que solamente quedan disponibles los sistemas permanentes (Fig. 21C). Ellos incluyen estanques, depresiones poco profundas y depresiones profundas (por ejemplo, orificios de solución) tales como PP, S1 y Km 13 (DeAngelis D. L., 1997).

Estas condiciones propician el hacinamiento de los individuos que logran llegar a los “refugios” (Fig. 21C). La gran densidad de organismos en estos sistemas trae como consecuencia la disminución de los niveles de oxígeno disuelto, además de que se incrementa la competencia por espacio y la depredación. Los peces pequeños que sobreviven tienden a concentrarse en sitios someros cuando los niveles de agua disminuyen durante la estación seca. Cuando la densidad en estas pozas aumenta, son presas más accesibles para los depredadores que pertenecen a niveles tróficos más altos, como las aves vadeadoras (Loftus W. F., 1987); (Trexler J. C., 2002).

En la época de secas se puede observar que se encuentran conviviendo en los sistemas permanentes las tres especies de cíclidos encontrados en la zona, aunque se encontraron en abundancias bajas (Fig. 16). Estos organismos piscívoros juegan el papel de depredadores tope en estos sistemas, consumiendo presas más

pequeñas como los poecílicos herbívoros (Fig. 17) y el carácido *A. aeneus* (Fig. 18). Como ya se mencionó, fue durante la época de secas cuando se observó la menor densidad de organismos, en general (Fig. 14). A pesar de ello, este tipo de sistemas acuáticos permanentes juegan un papel fundamental en la persistencia de estas especies (Sedell, 1990), ya que representan centros de “almacenamiento” y dispersión de dichos organismos que recolonizan la zona inundada cuando el nivel de agua restaura la conectividad hídrica (Fig. 21D) (Trexler J. C., 2000).

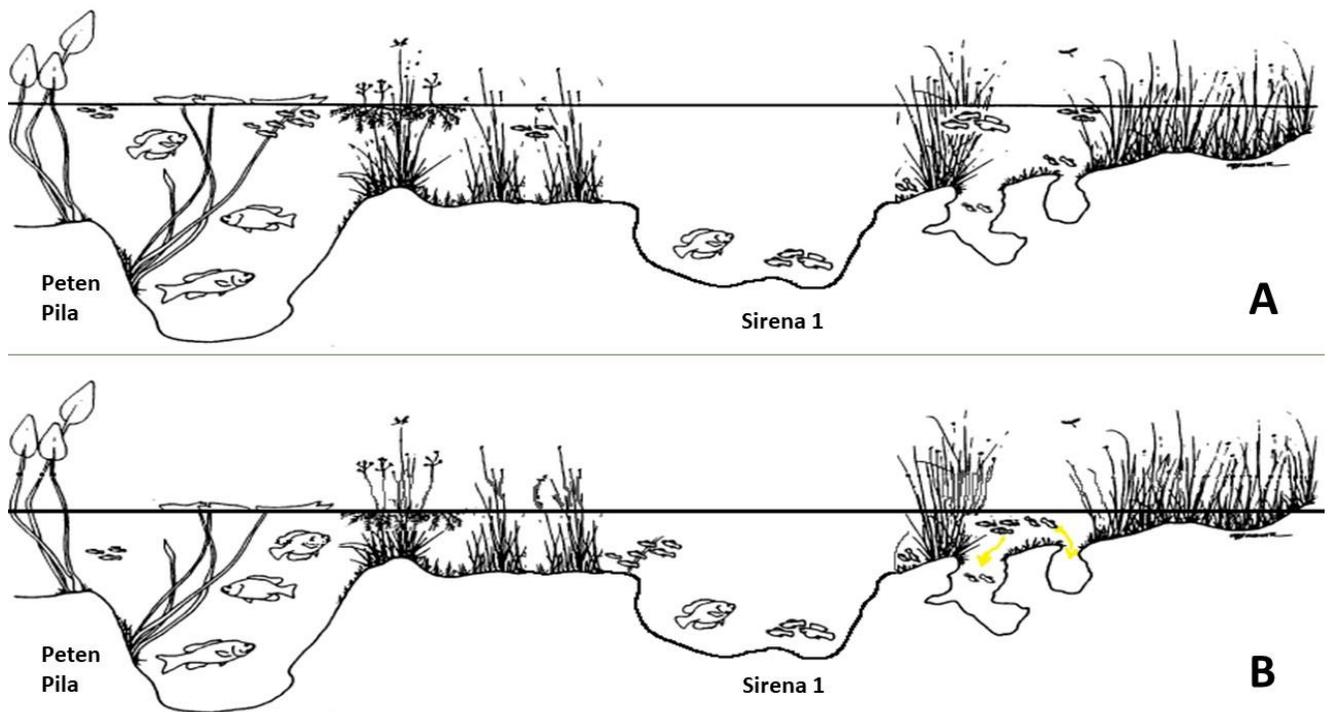


Figura 20. Dinámica de la estructura de la comunidad de peces respecto al aumento y disminución del volumen en la zona de estudio. **A.** Niveles de agua durante la época inundada. **B.** Cuando el nivel de agua comienza a disminuir los peces grandes y luego los peces pequeños se trasladan a refugios de aguas más profundas (Modificado de (DeAngelis D. L., 1997).

Al inicio de la temporada de lluvias, cuando el sistema comienza a inundarse (Fig. 21D), es muy probable que el aumento gradual del nivel freático contribuya a la inundación que ocurre desde la subsuperficie del suelo hacia arriba, en lugar de por un influjo de corriente (De Angelis *et al.*, 2010). En esta fase, se restablece la conexión entre los sistemas permanentes (Fig. 21D) y aún niveles bajos de la columna de agua permiten la dispersión de los organismos más pequeños, como los poecílicos y carácidos presentes en nuestra zona de estudio. Conforme la altura de la columna de agua se incrementa aumenta el espacio disponible y organismos de tallas mayores colonizan los nuevos hábitats que favorecen la presencia de recursos alimentarios en mayores cantidades (DeAngelis D. L., 1997).

Las estrategias de movimiento de los organismos sometidos a esta dinámica varían según la especie y difieren en el momento y las tasas de inmigración y emigración (Goss, 2014), lo que puede resultar en dinámicas de sucesión de comunidades (Winemiller K. , 1996).

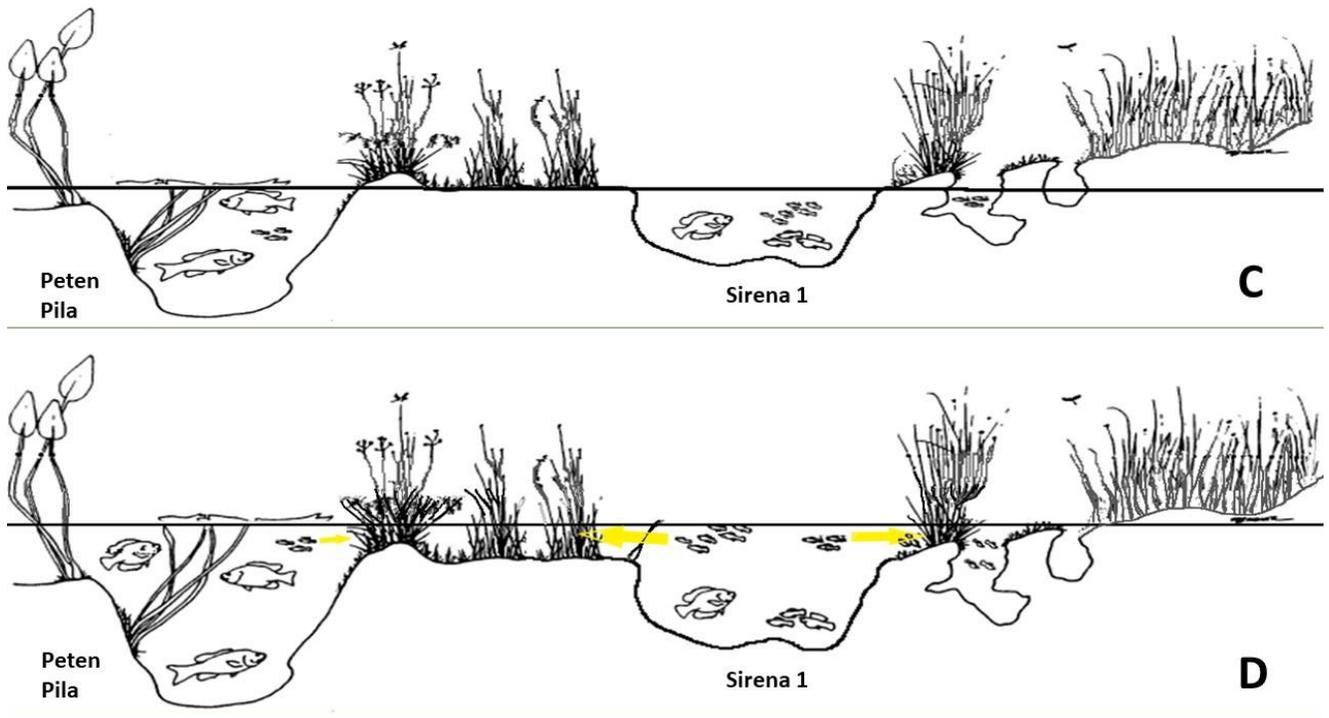


Figura 21. Dinámica de la estructura de la comunidad de peces respecto al aumento y disminución del volumen en la zona de estudio. **C.** Cuando el nivel de agua alcanza los niveles más bajos, los estanques profundos y los agujeros de solución pueden ser los únicos refugios que quedan. **D.** Al inicio de la época de lluvias y a medida que los niveles del agua vuelven a subir los peces pueden repoblar la zona inundada (Modificado (DeAngelis D. L., 1997).

En Sian Ka'an (Escalera-Vázquez, 2010), los peces más abundantes son los poecílidos como *Gambusia* spp., *Poecilia* spp. y *Xiphophorus maculatus*, así como cíclidos entre los que se encuentran *Cichlasoma friedrichsthalii* y *C. octofasciatum*. Otras especies comunes son el carácido *Astyanax aeneus* y dos de los principales depredadores en términos de biomasa, el heptaptérido (*Rhamdia guatemalensis*) y el synbranquido (*Ophisternon aenigmaticum*). Todas estas especies pueden sobrevivir en ambientes muy variables. Algunas de ellas, entre las que se encuentra la mayoría de los poecílidos, son consumidores primarios con la capacidad de colonizar nuevos

sistemas acuáticos durante la temporada de lluvias temprana. Todos estos factores crean una comunidad de peces dinámica que depende de las variaciones en los factores ambientales (es decir, temperatura, profundidad, pH y cobertura de macrofitas) que se registran entre las estaciones de lluvias y de secas.

Sin embargo, los cuerpos de agua permanentes no garantizan la sobrevivencia de los peces que llegan a ellos. Como se mencionó anteriormente, el hacinamiento puede conducir a la falta de oxígeno, a limitar los recursos alimentarios disponibles, a una mayor susceptibilidad a las enfermedades y a incrementar las probabilidades de depredación por parte de peces de tallas mayores y otros depredadores. Por lo que la pequeña fracción de peces que sobrevivan hasta la siguiente época de lluvias será aquella que colonizará el humedal (DeAngelis D. L., 1997).

En los humedales con este régimen hídrico estacional, durante la fase de inundación, se expande y los nutrientes terrestres quedan disponibles en el sistema acuático, favoreciendo la producción de biomasa primaria y secundaria. Esta biomasa posteriormente se concentra a medida que las aguas retroceden y el humedal se seca y se contrae (Yurek, 2016).

Finalmente, la estructura de la comunidad de peces no solamente está determinada por factores como los analizados en el presente estudio, por lo que es de gran relevancia incluir otras variables. (Vega-Cendejas M. H., 2013) asocian la estructura de la comunidad de peces a variables como conductividad eléctrica, oxígeno disuelto, pero también a la concentración de nutrientes y factores de calidad del hábitat como vegetación acuática y pasto circundante, que tuvieron un

efecto significativo en las especies de peces composición y abundancia en los ambientes kársticos que estudiaron. Otros estudios incluyen en el análisis de la estructura de la comunidad de peces a la clorofila a y abundancia de perifiton (Camargo-Guerra, 2013), por lo que es necesario continuar con el análisis de estos sistemas desde otras perspectivas, incluyendo parámetros asociados a la estructura trófica y los nutrientes e interacciones de depredador – presa y evaluaciones de la competencia. Además, son por supuesto es necesario la realización de muestreos que permitan obtener series largas de tiempo para identificar patrones interanuales de variación en la estructura de las comunidades de peces de estos ambientes únicos.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

Se pueden plantear dos grandes grupos de conclusiones, derivadas de los resultados obtenidos, respecto a los factores de los que depende la estructura de la comunidad de peces en los sistemas cársticos de la península de Yucatán estudiados en este trabajo. El primero corresponde al sistema inundado temporalmente y el segundo a los sistemas permanentes.

Resulta evidente, en primer término, que las diferencias entre las épocas de lluvia y estiaje determinan la estructura de las comunidades que habitan en ambos sistemas, que juegan un papel preponderante para mantener la diversidad biológica y los procesos ecológicos en este humedal tropical en la Reserva “El Palmar”. Durante la inundación temporal, las poblaciones de peces se dispersan y tienden a ocupar el mayor espacio disponible, de acuerdo con sus capacidades reproductivas y

capacidad de desplazamiento (Vázquez-Domínguez, 2009) y durante la época de estiaje los sistemas permanentes sirven de “refugio” para las especies que logran llegar y permanecer en ellos.

En particular, en el sistema inundado temporalmente, se encontró que la estructura de la comunidad de peces depende principalmente de las variables espaciales y la influencia combinada de variables espaciales y ambientales. Por lo que se puede decir que, en dicho sistema la distribución y abundancia de las poblaciones de peces presentes dependen en gran medida del espacio disponible y de la capacidad de dispersión de cada especie para ocupar dicho espacio.

Resalta el papel de *G. yucatanana* como especie que determina la estructura de la comunidad, gracias a las estrategias alimentaria al ser oportunista (Greenfield D. G., 1983); (Vázquez-Domínguez, 2009), reproductiva, al ser vivípara y de dispersión muy eficiente. Ello la hace la especie más abundante y ampliamente distribuida en el área de estudio (89.3% de abundancia relativa). Estas estrategias además le permiten colonizar el sistema cuando la zona se comienza a inundar en los inicios de la época de lluvias (Trexler J. D., 2011). Debido a estas características, *G. yucatanana* es un elemento fundamental en la dinámica ecológica de este sistema, ya que representa una fuente de alimento para aves, reptiles y otros peces que van poblando el sistema progresivamente.

A pesar de que las variables espaciales tuvieron la mayor influencia en la comunidad de peces en el sistema inundado temporalmente, los efectos de las variables ambientales también juegan un papel importante. Los resultados muestran

que los efectos significativos sobre las variables de la estructura de la comunidad se deben a la conductividad, la saturación de oxígeno, la temperatura y la profundidad.

Ello contrasta con las condiciones del sistema temporal que, durante la época de estiaje, cambian drásticamente (Sánchez-Santillán. N., 2012). En esta época, los sistemas permanentes representan refugios que, a pesar de lo difícil de las condiciones, son la única oportunidad para sobrevivir para los individuos que logran acceder a uno de estos espacios.

Aunque en términos generales el comportamiento de las variables ambientales en los tres sistemas estudiados es muy semejante, las principales diferencias se dan en la conductividad y la profundidad, las cuales influyen de manera significativa sobre la estructura de la comunidad de peces. De acuerdo con (Jordan, 1998), a escala regional los factores que afectan a las comunidades de peces están relacionados con el régimen hídrico (en este caso la profundidad y la conductividad), el sustrato y su cercanía a la costa (Lorenz, 1999); (Aguilar-Medrano, 2020).

Los cambios en la estructura de la comunidad de peces se pudieron analizar con mayor detalle en los sistemas permanentes debido a que, para estos sistemas, se cuenta con datos provenientes de 25 meses de muestreo. A lo largo de este tiempo se registraron 10 especies en los tres sistemas. Las mayores densidades de ictiofauna ocurrieron, de manera regular, en las épocas de lluvias. En cambio, fue en época de secas cuando se registraron los valores menores.

Los cíclidos, representados por *M. urophthalmus*, *Rocio octofasciata* y *Thorichthys meeki* tuvieron una alternancia en cuanto a densidad a lo largo del

tiempo, pues se observa que en cada época predomina una especie diferente. En lluvias, los valores de densidad de *R. octofasciata* se incrementan, junto con la presencia regular de *T. meeki*. Durante nortes y secas predomina *M. urophthalmus* que, si bien se presentó también en la época de estiaje los valores de densidad encontrados fueron significativamente menores. Los organismos de esta familia son ictiófagos y juegan el papel de depredadores por lo que resulta posible inferir que existe un “relevo” de dicha función a lo largo del tiempo. Hacen falta otros estudios para determinar si este comportamiento permitiría reducir la competencia o si la escasez de presas sea el factor que reduce las abundancias poblacionales.

Respecto a la riqueza de especies, resalta el hecho de que el cenote Km 13, se encontraron 5 de las 10 especies de peces registradas y que solo en este se encontró *G. yucatanana*. Por ello, es muy probable que este sistema no tenga conexión con PP y S1 durante la época de lluvias pues se encuentra a 9 kilómetros del más cercano que es S1. Por lo que se plantea que el sistema Km13 pertenece a otra “cuenca” y probablemente tenga interacciones con otros sistemas, lo cual explicaría las diferencias significativas en términos de la riqueza de especies y composición de la comunidad de peces. (Gallardo-Torres A. B.-A.-C., 2021) señalan que en los cenotes más alejados de la costa habitan especies de peces netamente dulceacuícolas y por ello la diversidad íctica es menor a la que se registró en los cenotes costeros.

RECOMENDACIONES

De la información anterior y proyectando el análisis futuro se hace necesario incluir datos relacionados con las interacciones biológicas tales como la competencia y la depredación ya que, como se mencionó, estos factores tienen influencia sobre la estructura de la comunidad de peces tanto en los sistemas que se inundan estacionalmente como en los permanentes. Además, sería interesante realizar una evaluación de la disponibilidad de recursos (por ejemplo, alimentos, refugio, etc.) y obtener datos sobre la capacidad de movimiento o ámbito hogareño de las especies estudiadas.

Por otro lado, y a manera de ampliar las series de datos temporales, es necesario llevar a cabo el seguimiento en varios períodos de inundación para evaluar si la comunidad se ve modificada por la intensidad y la frecuencia de las sequías (Trexler J. L., 2005); (Camargo-Guerra, 2013). Este conjunto de observaciones aportaría información para probar la hipótesis que la comunidad de peces está estructurada principalmente por las capacidades de dispersión.

Asimismo, en los programas de conservación de estos ecosistemas debe considerarse la conectividad hídrica. Esto resulta un reto ya que las poblaciones humanas continúan invadiendo las zonas costeras demandando espacio y recursos, sin considerar que los humedales costeros son el hábitat de una gran diversidad de especies acuáticas, desde productores hasta depredadores tope que requieren de grandes extensiones territoriales para subsistir. Los esfuerzos para comprender mejor la manera en la que interactúan los sistemas hidrológicos (Sánchez y Pinto I,

2021) beneficiarán a los programas de conservación no sólo de la vida silvestre que depende de ellos, sino también permitirá asegurar el conjunto de servicios ecosistémicos que proveen (Cejudo, 2021).

LITERATURA CITADA

- Aguilar-Medrano, R. H.-C. (2020). Using fish assemblages to understand environmental connectivity and usage. A contribution to the conservation of the Yucatan Wetland. 239: 106. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 236. Obtenido de <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106766>
- Alcocer, J. E. (1996). Limnological regionalization of México. Lakes and Reservoirs. *Research and Management*, 2, 55-69.
- Alcocer, J. L. (1998). Hydrochemistry of waters from five cenotes and evaluation of their suitability for drinking-water supplies, northeastern Yucatan, Mexico. *Hydrogeology Journal*, 6, 293-301.
- Alcocer, J. L. (1998). Hydrochemistry of waters from five cenotes and evaluation of their suitability for drinking-water supplies, northeastern Yucatan, Mexico. *Hydrogeology Journal*, 6, 293-301.
- Alexander, H. F. (2012). Metapopulations and metacommunities: combining spatial and temporal perspectives in plant ecology. *Journal of Ecology*, 100, 88-103.
- Allen, T. S. (1982). *Hierarchy: perspectives for ecological complexity*. Chicago: University of Chicago Press.
- Allen, T. S. (1982). *Hierarchy: perspectives for ecological complexity*. . Chicago: University of Chicago Press.
- Baber, M. J. (2002). Controls on fish distribution and abundance in temporary wetlands. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59, 1441-1450.
- Batllore-Sampedro, E. J.-P.-S.-P. (2006). Caracterización hidrológica de la región costera noroccidental del estado de Yucatán, México. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*, 59, 74-92.
- Bauer-Gottwein, P. G.-V.-A. (2011). Review: The Yucatán Peninsula karst aquifer, Mexico. *Hydrogeology Journal*, 19, 507-524.
- Beddows, P. B.-T. (2008). Los cenotes de la península de Yucatán. *Arqueología Mexicana*, 14(83), 32-35.
- Borcard, D. L. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. . *Ecology*, 73, 1045-1055.
- Borcard, D. P.-J. (2004). Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology*, 85(7), 1826-1832.
- Borcard, D. y. (1994). Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid mites (Acari, Oribatei). *Environmental and Ecological Statistics*, 1, 37-53.
- Borcard, D. y. (2002). All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbor matrices. *Ecol Model*, 153, 51-68.
- Bush, A. M. (2004). Removing bias from diversity curves: the effects of spatially organized biodiversity on sampling standardization. *Paleobiology*, 30(4), 666-686.
- Camargo-Guerra, T. E.-V. (2013). Fish community structure dynamics in cenotes of the Biosphere Reserve of Sian Ka'an, Yucatán Peninsula, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(3), 901-911.
- Capone, T. &. (1991). Fish community structure in dry-season stream pools. . *Ecology*, 72, 983-992.
- Carr, M. &. (2006). Recruitment. . En L. P. Allen, *The ecology of marine fishes: California and adjacent waters*. . Berkeley: University of California Press.

- Cejudo, E. O.-C.-V.-A. (2021). Physical and biogeochemical characterization of a tropical karst marsh in the Yucatan Peninsula, Mexico. . *Wetlands Ecol Manage*. Obtenido de <https://doi.org/10.1007/s11273-021-09833-5>
- Chapman, L. J. (1991). Population dynamics of the fish *Poecilia gillii* (Poeciliidae) in pools of an intermittent tropical stream. *J Anim Ecol*, 60, 441-453.
- Chase, J. M. (2007). Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, 104, 17430-17434.
- Choat, J. &. (1985). Interactions among herbivores fish on a coral reef: influence of spatial variation. *Marine Biology*, 89, 221-231.
- Clarke, K. R. (2014). *Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth: PRIMER-E Ltd.3rd ed.
- Colwell, R. K. (2004). Interpolating, extrapolating and comparing incidence – based species accumulation curves. *Ecology*, 85, 2717-2727.
- Colwell, R. K. (2005). *EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 7.5*. user's Guide and application published at: . Obtenido de <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Condit, R. N.-L. (2002). 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295, 666–669.
- Córdova-Tapia, F. H.-M. (2018). The role of environmental filtering in the functional structure of fish communities in tropical wetlands. . *Ecology of Freshwater Fish.*, 27, 522-532. doi:DOI: 10.1111/eff.12366
- Cordova-Tapia, F. y. (2016). Fish functional groups in a tropical wetland of the Yucatán Peninsula, Mexico.150162, 2016. *Neotropical Ichthyology*. doi:DOI: 10.1590/1982-0224-20150162
- Cottenie, K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol Lett*, 8, 1175-1182.
- Cueto, V. R. (2006). Escalas en Ecología: su importancia para el estudio de la selección de hábitat en aves. Punto de vista. Ideas, opinión, revisión. . *Hornero*, 21(1), 1-13.
- De Angelis, D. T. (2005). Life-history trade-offs and community dynamics of small fishes in a seasonally pulsed wetland. *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Sciences*, 62, 781-790.
- DeAngelis, D. J. (2010). Fish population dynamics in a seasonally varying wetland. *Ecological Modelling*, 221, 1131–1137.
- DeAngelis, D. J. (2010). Fish population dynamics in a seasonally varying wetland. *Ecological Modelling*, 221, 1131-1137.
- DeAngelis, D. L. (1997). Modeling fish dynamics and effects of stress in a hydrologically pulsed ecosystem. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery*, 1, 1-13.
- Doehring, D. J. (1974). Hydrological constraints of Yucatan's development. *Science*, 186, 591-595.
- Doherty, P. (1991). Spatial and temporal patterns in recruitment. . En P. (. Sale, *The ecology of fishes on coral reef*. Berlin: Springer.
- Dray, S. P.-N. (2006). Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecol Model* , 196, 483-493.
- Duch, G. J. (1988). *La conformación territorial del Estado de Yucatán. Los componentes del medio físico*. Centro Regional de la Península de Yucatán. Universidad Autónoma de Chapingo. México. Mérida, Yucatán, México: Universidad Autonoma Chapingo.
- Duch, G. J. (1991). *Fisiografía del estado de Yucatán, su relación con la agricultura*. Universidad Autónoma de Chapingo. Centro regional de la península de Yucatán. México.

- Durán García, R. (1987). Descripción y análisis de la estructura y composición de la vegetación de los petenes del noroeste de Campeche. *Biótica*, 12(3), 181-198.
- Emery, A. R. (1978). The basis of fish community structure: marine and freshwater comparisons. *Environmental Biology of Fishes*, 3, 33-47.
- Escalera-Vázquez, L. y. (2010). The effect of seasonal variation in abiotic factors on fish community structure in temporary and permanent pools in a tropical wetland. *Freshwater Biol.* doi:doi:10.1111/j.1365-2427.2010.02486.x
- Escobar-Nava, A. (1986). *Geografía general del estado de Quintana Roo*. (2a. Ed. ed.). Gobierno del Estado de Quintana Roo. México.
- Fortin., L. P. (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80:107-138., 80, 107-138.
- Fortin., L. P. (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80, 107-138.
- Fourqurean, J. W. (2003). Competing goals of spatial and temporal resolution: Monitoring seagrass communities on a regional scale. En D. E. Busch, *Monitoring Ecosystems, Interdisciplinary approaches for evaluating ecoregional initiatives*. (págs. 257-288). Washington, D.C.: Island Press.
- Gaff, H. D. (2000). A dynamics landscape model for fish in the Everglades and its application to restoration. *Ecol Model*, 127, 33-52.
- Gaiser, E. G. (2015). The importance of species-based microbial assessment of water quality in freshwater Everglades wetlands. En J. G. Entry, *Microbiology of the Everglades ecosystem*. (págs. 115-130). Florida: CRC Press, Florida.
- Gallardo-Torres, A. B.-A.-C. (2021). Peces de los cenotes de Yucatán. En R. A. Árcaga Cabrera F, *Los ojos de Yucatán: una ventana al mundo subterráneo*. (págs. 220-225). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gallardo-Torres, A. B.-A.-F.-M.-P.-G.-C. (2014). *Catálogo de peces de la costa norte de Yucatán*. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gawlik, D. E. (2002). The effects of prey availability on the numerical response of wading birds. *Ecological Monographs*, 72, 329-346.
- Goss, C. L. (2014). Seasonal fish dispersal in ephemeral wetlands of the Florida Everglades. *Wetlands*, 34(1), 147-157.
- Greenfield, D. G. (1983). Spatial and trophic interactions between *Gambusia sexradiata* and *Gambusia puncticulata yucatanica* (Pisces, Poeciliidae) in Belize, Central America. *Copeia*, 598-607.
- Greenfield, D. W. (1997). *Fishes of the continental waters of Belize*. . Gainesville: University Press of Florida.
- Greenfield, D. W. (1997). *Fishes of the continental waters of Belize*. . Gainesville: University Press of Florida.
- Hakanson, L. (1981). *A manual of lake morphometry*. New York, N.Y.: Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg.
- Hoch, J. S. (2015). Migrations strategies vary in space, time, and among species in the small-fish metacommunity of the Everglades. *Copeia*, 103, 157-169.
<http://www.atmosfera.unam.mx/uniatmos/atlas/yuc/yuc.html>. (s.f.).
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-427.
- Jones, M. M. (2008). Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia*, 155, 593-604.

- Jordan, F. (1998). Fish studies in the Everglades Removal Project: Ecology, Density and Biomass Estimates, and Mercury Levels. *Final Report to SFWMD.*, 1-39.
- Kobza, R. M. (2004). Community structure of fishes inhabiting aquatic refuges in a threatened Karst wetland and its implications for ecosystem management. *Biological Conservation*, 116, 153-165.
- Kobza, R. M. (2004). Community structure of fishes inhabiting aquatic refuges in a threatened Karst wetland and its implications for ecosystem management. *Biological Conservation*, 116, 153-165.
- Kushlan, J. A. (1975). *Relation of Water Level and Fish Availability to Wood Stork Reproduction in the Southern Everglades*. Florida. Rep., US Geological Survey, Tallahassee, FL.
- Lamas Cosío, E. O. (2021). La península de Yucatán, una región entre dos mundos: superficial y subterráneo. En R. A. Árcega Cabrera F, *Los ojos de Yucatán: una ventana al mundo subterráneo*. (págs. 21-36). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Legendre, P. (1993). 1993. Spatial autocorrelation: Trouble or new paradigm? . *Ecology*, 74, 1659-1673.
- Leibold, M. A. (2008). Ecology: return of the niche. *Nature* 454: 39-41. Letters, 3(4), 349-361. *Nature*, 454, 39-41.
- Levin, S. (1992). 1992. The problem of pattern and scale in ecology. . *Ecology*, 73, 1943-1976.
- Lewis. (s.f.). *Limnology*.
- Lewis, W. M. (1987). Tropical limnology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 159 - 184.
- Loftus, W. F. (1987). Freshwater Fishes of Southern Florida. Bulletin of the Florida State Museum. *Biological Sciences*, 31, 147-344.
- Loftus, W. J. (1992). Ecological impacts of the reduction of groundwater levels in short-hydroperiod marshes of the Everglades. En J. &. Stanford, *Proceedings of the First International Conference on Ground Water Ecology*. (págs. 199-208). American Water Resources Association.
- López-Martínez, J. O.-S. (2013). Partitioning the variation of woody plant b-diversity in a landscape of secondary tropical dry forests across spatial scales. *J Veg Sci* , 24, 33-45.
- Lorenz, J. J. (1999). The response of fishes to physicochemical changes in the mangroves of northeast Florida Bay. *Estuaries*, 22, 500-517.
- Lorenzen, C. J. (1967). Determination of chlorophyll and phaeopigments spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.* , 12, 343-346.
- Lyons J, G.-H. A.-P.-G.-N. (2000). Development of a preliminary index of biotic integrity (IBI) based on fish assemblages to assess ecosystem condition in the lakes of Central Mexico. *Hydrobiologia*, 418, 57-72.
- Magoulick, D. D. (2000). Spatial and temporal variation in fish assemblages of drying stream pools: the role of abiotic and biotic factors. *Aquat Ecol*, 34, 29-41.
- Menge, B. G. (2011). Linking long-term, large-scale climatic and environmental variability to patterns of marine invertebrate recruitment: toward explaining "unexplained" variation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400, 236-249.
- Mercado-Silva N, L. J.-P.-H.-G.-L. (2006). Long-term changes in the fish assemblage of the Laja River, Guanajuato, central Mexico. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 16, 533-546.
- Mitsch, W. J. (2007). *Wetlands*. . Hoboken, N.J.: John Wiley & Sons.

- Mondragón-Sánchez, A. y.-R. (2011). Hábitos alimentarios de *Gambusia yucatanana*. *Kuxulkab' Revista de Divulgación*.(XVII), 43-48.
- Morlon, H. G. (2008). A general framework for the distance-decay of similarity in ecological communities. *Ecol Lett*, 11, 904–917.
- Munguía, P. G.-G. (2006). Seasonal community structure of macromycetes in Veracruz, Mexico. *Ecography*. , 29, 57-65.
- Navarro-Mendoza, M. (1988). *Inventario íctico y estudios ecológicos preliminares en los cuerpos de agua continentales en la reserva de la biósfera de Sian Ka'an y áreas circunvecinas en Quintana Roo, México*. (I. T. Wildl.Serv., Ed.) CHETUMAL, MÉXICO.
- Navarro-Mendoza, M. y.-C. (1990). Peces cavernícolas de la península de Yucatán en peligro de extinción, con nuevos registros para Quintana Roo. En J. C. (eds.), & U. ENEP Iztacala (Ed.), *Áreas naturales protegidas en México y especies en extinción*. (págs. 218-241).
- Núñez-Lara, E., C. F.-S.-G. (2012). Comunidades de peces de los arrecifes de cayo Arcas y Triángulos en el banco de Campeche: separación de la variación espacial y ambiental. En C.-C. X. Sánchez AJ, *Recursos acuáticos costeros del sureste. Vol II*. (págs. 69-90). CONCYTEY – UNAM.
- Obaza, A. D. (2011). Using data from an encounter sampler to model fish dispersal. *Journal Fish Biology*., 78(2), 495-513.
- Ortega-Mayagoitia, E. C. (2002). Factors Masking The Trophic Cascade. In Shallow Eutrophic Wetlands: Evidence From A Microcosm. Supplement band. Algological Studies. *Archiv fuer Hydrobiologie*., 155, 43-63.
- Parkos, J. &. (2014). Origins of functional connectivity in a human-modified wetland landscape. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71, 1-12. doi: doi: 10.1139/cjfas-2013-0553
- Pearse, A. S. (1936). *The cenotes of Yucatan. A zoology and hydrographic survey*. Washington: Carnegie Institution of Washington. .
- Perry, G. L. (2009). Spatially explicit modeling of habitat dynamics and fish population persistence in an intermittent lowland stream. *Ecol Appl*, 19, 731-746.
- Peterson, D. Y. (1998). *Ecological scale: theory and applications*. New York: Columbia University Press.
- Peterson, T. S.-M. (2011). *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Monographs in Population Biology, Princeton University Press.
- Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3, 349-361.
- Ricklefs, R. a. (1999). *Ecology. Fourth Edition*, W.H. . New York: Freeman and Company.
- Rodríguez-Fuentes, G. y.-B. (2021). Contaminación y su efecto en peces de cenotes de Yucatán. En R. A. En Árcega Cabrera F, *Los ojos de Yucatán: una ventana al mundo subterráneo*. (págs. 227-245). UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MÉXICO.
- Ruetz, C. R. (2005). Population dynamics of wetland fishes: spatio-temporal patterns synchronized by hydrological disturbance? . *J Anim Ecol*, 1-11.
- Russell, G. J. (2002). The effect of hydrological patterns and breeding-season flooding on the numbers and distribution of wading birds in Everglades National Park. *Animal Conservation*, 5, 185-199.
- Sale, P. &. (1984). Choice of microhabitats by coral reef fishes at settlement. *Coral Reefs*, 1, 91-99.

- Sale, P. (1980). The ecology of fishes on coral reefs. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 18, 367-421.
- Sánchez y Pinto I, G. H. (2021). Las singularidades hidrogeológicas e hidrodinámicas del acuífero yucateco. En R. A. Árcega Cabrera F, *Los ojos de Yucatán: una ventana al mundo subterráneo*. (págs. 75-112). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Sánchez y Pinto I, G. H. (2021). Las singularidades hidrogeológicas e hidrodinámicas del acuífero yucateco. En R. A. En Árcega Cabrera F, *Los ojos de Yucatán: una ventana al mundo subterráneo*. (págs. 75-112). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Sánchez-Santillán. N., d. I.-T. (2012). Análisis de la climatología dinámica en el NE de la península de Yucatán, México. En C.-C. X. Sánchez AJ, *Recursos acuáticos costeros del sureste. Vol II. YUCATÁN, MÉXICO*.
- Sánchez-Santillán. N., d. I.-T. (2012). Análisis de la climatología dinámica en el NE de la península de Yucatán, México. En C.-C. X. Sánchez AJ, *Recursos acuáticos costeros del sureste Vol II* (págs. 29-55). CONCYTEY – UNAM.
- Sánchez-Santillán. N., d. I.-T. (2012). Análisis de la climatología dinámica en el NE de la península de Yucatán, México. . En C.-C. X. Sánchez AJ, *Recursos acuáticos costeros del sureste. Vol II*.
- Sánchez-Santillán. N., d. I.-T. (2012). Análisis de la climatología dinámica en el NE de la península de Yucatán, México. . En C.-C. X. Sánchez AJ, *Recursos acuáticos costeros del sureste. Vol II*.
- Schmitter-Soto, J. J. (1998). *Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo*. Quintana Roo, México. : Ecosur.
- Schmitter-Soto, J. J. (1998). *Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo*. Quintana Roo, México.: Ecosur .
- Schmitter-Soto, J. J.-B.-S.-M.-G.-A. (2002). Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatan Peninsula (SE Mexico). *Hydrobiologia*, 467, 215–228.
- Schmitter-Soto, J. J.-B.-S.-M.-G.-A. (2002). Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatan Peninsula (SE México). *Hydrobiologia*, 467, 215-228.
- Schneider, D. (2001). The rise of the concept of scale in ecology. . *BioScience*, 51, 545-553.
- Schreck, C. B. (1990). Methods in Fish Biology. *American Fisheries Society, Bethesda, Md.*, 223-232.
- Schwartz, S. S. (2000). Temporary aquatic habitats: constraints and opportunities. *Aquat Ecol*, 34, 3-8.
- Secretaría de Ecología, Yucatán. (2006). *Reserva Estatal El Palmar*. Ficha técnica., Secretaría de Ecología. Gobierno del Estado de Yucatán., Dirección de Conservación y Manejo de Recursos Naturales.
- Secretaría de Ecología; Yucatán. (2006). *Reserva Estatal El Palmar*. . Ficha técnica. , Secretaría de Ecología. Gobierno del Estado de Yucatán., Dirección de Conservación y Manejo de Recursos Naturales. .
- Sedell, J. G. (1990). Role of refugia in recovery from disturbances: modern fragmented and disconnected river systems. *Environmental Management.*, 14(5), 711-724.
- Sedell, J. G. (1990). Role of refugia in recovery from disturbances: modern fragmented and disconnected river systems. . *Environmental Management.*, 14 (5), 711-724.
- Shmida, A. a. (1985). Biological determinants of species diversity. . *J. Biogeogr.*, 12, 1-20.
- Snoodgrass, J. W. (1996). Factors affecting the occurrence and structure of fish assemblages in isolated wetlands of the upper coastal plain, U.S.A. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53, 443-454.
- Snoodgrass, J. W. (1996). Factors affecting the occurrence and structure of fish assemblages in isolated wetlands of the upper coastal plain, U.S.A. . *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53, 443-454.

- Soto-Ortiz, L. (2015). The regulation of ecological communities through feedback loops: a review. *Research in Zoology*, 5(1), 1-15.
- Soulé, M. E. (1990). The onslaught of alien species, and other challenges in coming decades. *Conservation Biology*, 4, 14-21.
- Suárez Y.R., P. M. (2001). Factors determining the structure of fish communities in Pantanal lagoons (MS, Brazil). *Fisheries Management and Ecology*, 8, 173-186.
- Suárez, Y. R. (2004). Factors regulating diversity and abundance of fish communities in Pantanal lagoons, Brazil. *Fish Manag Ecol*, 11, 45-50.
- Torres Trejo, J. C. (1993). *Vegetación, suelo e hidrodinámica de los petenes de la reserva Dzilam, Yucatán*. (U. A. Yucatán, Ed.) Merida, Yucatan.: Tesis de Licenciatura. .
- Trexler, J. C. (2000). Empirical assessment of fish introductions in a subtropical wetland: an evaluation of contrasting views. *Biological Invasions.*, 2, 265-277.
- Trexler, J. C. (2002). Ecological scale and its implications for freshwater fishes in the Florida Everglades. En P. J. Porter., *The Everglades, Florida Bay, and coral reefs of the Florida Keys: an ecosystem sourcebook*. (págs. 153-181). Boca Raton, Fla: CRC Press.
- Trexler, J. D. (2011). Community assembly and mode of reproduction: predicting the distribution of livebearing fishes. En J. P. Evans, *Ecology and evolution of Poeciliid fishes*. (págs. 95-108). Chicago: University of Chicago Press.
- Trexler, J. L. (2005). Disturbance frequency and community structure in a twenty-five year intervention study. *Oecologia*, 145, 140-152.
- Tuomisto, H. K.-H. (2003). Dispersal, environment, and floristic variation of Western Amazonian forests. *Science*, 241, 241-244.
- UADY. (1999). *Atlas de procesos territoriales de Yucatán*. México: Universidad Autónoma de Yucatán.
- Van der Kamp, G. (1995). The hydrogeology of springs in relation to the biodiversity of spring fauna: a review. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 68, 4-17.
- Vázquez-Domínguez, E. H.-V.-S. (2009). Contrasting genetic structure in two codistributed freshwater fish species of highly seasonal systems. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, 181-192.
- Vázquez-Domínguez, E. H.-V.-S. (2009). Contrasting genetic structure in two codistributed freshwater fish species of highly seasonal systems. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, 181-192.
- Vega-Cendejas M.E., P.-M. M. (2017). Length–weight relations of fishes inhabiting a hyperhaline coastal lagoon in Yucatan, Mexico. *Acta Ichthyol. Piscat.*, 47(4), 411-415.
- Vega-Cendejas, E. H. (1997). *Los Peces de la Reserva de la Biosfera de Celestún*. (CINVESTAV, Ed.) PRONATURA.
- Vega-Cendejas, E. H. (1997). *Los Peces de la Reserva de la Biosfera de Celestún*. . (CINVESTAV, Ed.) YUCATÁN, MÉXICO: PRONATURA.
- Vega-Cendejas, M. (2005). *Evaluación de la ictiofauna en las áreas focales del corredor biológico costero-Yucatán*. Instituto Politécnico Nacional . Ciudad de México.: Informe Final SNIB-CONABIO.
- Vega-Cendejas, M. a. (2004). Fish community structure and dynamics in a coastal hypersaline lagoon: Rio Lagartos, Yucatan, Mexico. *Estuarine. Coastal and Shelf Science*, 60, 285-299.
- Vega-Cendejas, M. H. (2013). Habitat characteristics and environmental parameters influencing fish assemblages of karstic pools in southern Mexico. *Neotrop. ichthyol.*, 11(4). Obtenido de <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252013000400014>

- Waller, D. M. (2018). Do metacommunity mass effects predict changes in species incidence and abundance? . *Ecography* , 41, 11–23. doi:doi: 10.1111/ecog.02539
- Waltho, N. &. (1996). Stochastic determinants of assemblage patterns in coral reef fishes: a quantification by means of two models. *Environmental Biology of Fishes*, 47, 255-267.
- Wellborn, G. S. (1996). Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 27, 337-363.
- Wellborn, G. S. (1996). Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. . *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*,, 27, 337-363.
- Wiens, J. (1989). Spatial scaling in ecology. . *Functional Ecology*, 3, 385-397.
- Wiens, J. J. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36, 519-539. doi:doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431.
- Wilkins, H. (1982). Regressive evolution and phylogenetic age: the store of colonization of freshwaters of Yucatán by fish and crustacea. *Association of the Mexican Cave Studies Bulletin.Texas Memorial Museum Bulletin.*, 28, 237 - 243.
- Winemiller, K. &. (1992). Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49, 2196-2218.
- Winemiller, K. (1996). Factors driving spatial and temporal variation in aquatic floodplain food webs. . En G. W. Polis, *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*. (págs. 298-312). New York: Chapman & Hall, New York.
- Wootton, R. J. (1992). *Fish Ecology*. Nueva York: Chapman & Hall.
- Yañez-Arenas, C. M.-O.-L.-Q.-C.-M. (2020). The niche centrality hypothesis: key points about unfilled niches and the potential use of supraspecific modeling units niches and the potential use of supraspecific modeling units. . *Biodiversity Informatics*, 15, 92-102. Obtenido de <https://doi.org/10.17161/bi.v15i2.1>
- Yurek, S. D. (2016). Persistence and diversity of directional landscape connectivity improves biomass pulsing in simulations of expanding and contracting wetlands. *Ecological Complexity*, 28, 1-11.
- Zambrano, L. V.-D.-B. (2006). Fish community structure in freshwater karstic water bodies of the Sian Ka'an reserve in the Yucatan peninsula, Mexico. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 17(3), 193-206.
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical Analysis*. New York.: Prentice Hall.

ANEXO I.

Esquemas de los sistemas permanentes.

