

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

**Distribución de la familia Poeciliidae
a nivel regional en la reserva de la
Biosfera de Sian Ka'an.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

DANIEL GARCÍA BEDOYA

DIRECTOR DE TESIS: DR. **LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ**

MÉXICO, D.F.



COORDINACIÓN

OCTUBRE, 2004



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.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MEXICO

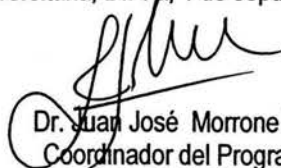
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 6 de septiembre del 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) **Daniel García Bedoya**, con número de cuenta 96576669 con la tesis titulada: "**Distribución de la familia Poeciliidae a nivel regional en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an**", bajo la dirección del(a) **Dr. Luis Zambrano González** .

Presidente:	Dr. Héctor T. Arita Watanabe
Vocal:	Dr. Fernando Alvarez Noguera
Secretario:	Dr. Luis Zambrano González
Suplente:	Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia
Suplente:	Dra. Ella Gloria Vázquez Domínguez

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 1 de septiembre del 2004


Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Luis Zambrano por haber dirigido esta tesis.

Gracias a los miembros del comité tutorial: Dr. Hector Arita, Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia, Dra. Ella Vazquez y al Dr. Fernando Alvarez, por la revisión del escrito y sus útiles sugerencias.

Agradezco al CONACyT, ya que sin la beca que me otorgó hubiera sido mas difícil la culminación de este proyecto.

De la misma manera agradezco al proyecto de SEMARNAT-CONACyT con la clave C01-2002-0082, "Estructura y dinámica de la comunidad de peces en cenotes y humedales de dos selvas inundables de Quintana Roo." y al proyecto de Texas A&M University – CONACyT titulado "Biodiversity assessment and community ecology of Yucatán wetland fish assemblage."

Agradezco a mis compañeros de laboratorio: Hugo, Sandra, Vicky, Teo, Joel, Noemí, Elsa, y Lupita.

Gracias a mis amigos de la facultad y del Instituto de Biología: Lulú, Felipe, Verónica, Norberto, Tere, Alejandro, Rocio, Yazmín y Toño.

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.
NOMBRE: Daniel García Berbera
FECHA: 6 de Octubre de 2001
FIRMA: D. García

DEDICATORIA

Dedico Este trabajo a mis padres Daniel y Ana María por todo su apoyo que me han brindado desde el día en que nací.

A mi hermana Mariana por ayudarme y creer en mí.

A mis tíos Chavo y Caro por su incondicional ayuda.

A mi tía Conchita y a toda mi familia por ayudar a mi formación.

A mi mejor amiga Lulú porque ha estado a mi lado en todo momento.

A Felipe porque nuestra amistad ha perdurado a pesar de los años.

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	3
HIPÓTESIS	11
OBJETIVOS	11
ÁREA DE ESTUDIO	12
MATERIAL Y MÉTODOS	13
ANÁLISIS DE DATOS	15
RESULTADOS	17
DISCUSIÓN	37
CONCLUSIONES	48
LITERATURA CITADA	49

RESUMEN

La distribución de los organismos dentro de los cuerpos de agua está ligada a factores locales (como las condiciones de un lago) y regionales (como el clima de la zona en la que se encuentra el lago). En grandes escalas en espacio y tiempo (mesoescala) (Duran et al. 2002 y Ricklefs, 2004) las especies tienden a distribuirse de manera heterogénea, ya que el sistema puede estar dividido en regiones con características ambientales diferentes (Angermeier y Winston, 1998). Mientras que a una escala más pequeña, la distribución de los organismos tiene que ver con: 1) la disponibilidad de los recursos y las interacciones bióticas y 2) los cambios drásticos en las características químicas del agua como la temperatura, la turbidez y el oxígeno disuelto. Los cambios a nivel local son más rápidos y en un área menor (microescala) (Duran et al. 2002, Baber et al. 2002; Angermeier y Winston, 1998). En conjunto, los procesos regionales y locales determinan la composición de los ensambles de especies (grupo de organismos taxonómicamente relacionados que habitan en una misma zona geográfica) dentro de una región en particular (Allen y Star, 1982; Naveh y Lieberman, 1984; Ricklefs y Miller, 1999 y Ricklefs, 2004). Los humedales y los cenotes del sureste mexicano son sistemas ideales para comprender las relaciones entre los diferentes procesos regionales y locales de un sistema. Esto se debe a que los humedales están sujetos a la temporalidad de la región en la que se encuentran. Pero, al igual que los cenotes, los humedales están influenciados por factores de carácter histórico como puede ser su formación y la biogeografía de las especies que los habitan. En estos sistemas se encuentran una gran variedad de taxas que comparten y compiten por condiciones y recursos. Dentro de los organismos que cohabitan estos sistemas acuáticos, la comunidad de peces es de particular interés, ya que es capaz de responder de manera casi inmediata a cambios en las condiciones y en la disponibilidad de los recursos. Existen grupos de peces que son más tolerantes a las condiciones físicas y químicas extremas (mínimas condiciones necesarias para la sobrevivencia de un organismo) y otros que son menos susceptibles a los cambios drásticos en las condiciones. La mayoría de las especies son muy sensibles a cambios pequeños y por lo tanto su distribución está limitada a aquellos cuerpos de agua que pueden mantener sus condiciones con poca variación entre temporadas (lluvias y secas) (Loftus y Eklund, 1994 y Jordan et al. 1997). Las especies que resisten a cambios drásticos en las condiciones de su hábitat pueden ser consideradas como especies pioneras (Meffe y Snelson, 1989): Un grupo de peces con estas características de soportar condiciones extremas “fringe habitats” son los poecílicos (Meffe y Snelson, 1989).

Las hipótesis del trabajo fueron que, debido a que la familia Poeciliidae es altamente resistente a las condiciones extremas del ambiente, estaría presente en todos los cuerpos de agua de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an. Debido a que los poecílicos dependen del alimento y refugio que brinda la vegetación sumergida, en los sistemas inundables con vegetación como los humedales, su riqueza sería más alta y estarían mejor representados. Y por último, que los peces pertenecientes a la familia Poeciliidae debido a que son altamente resistentes a cambios bruscos y a la mala calidad del agua, se esperaría que en aquellos cuerpos de agua con una perturbación más alta, la proporción de poecílicos sería mayor a las demás familias encontradas.

A lo largo del trabajo se registró un total de 30 especies de peces para reserva de la biósfera de Sian ka'an, contrastando con trabajos anteriores en la zona los cuales mencionan que la

riqueza es menor. En trabajos hechos durante el 2002 se registraron solo 30 especies en total para dos reservas en Quintana Roo (Maya, 1998, Fabry, 2002 y Bakker y Jong, 2002).

Los cuerpos de agua que presentaron una mayor diversidad fueron los humedales, a pesar de los altos niveles de amonio y los elevados valores de turbidez. Por otra parte, la diversidad no estuvo relacionada con factores como nutrimentos, oxígeno disuelto ó salinidad. Esto puede deberse a que los ensambles de peces pueden estar asociados a fuentes de alimento permanentes (como el perifiton) mas que a condiciones abióticas favorables y a que estas variables no son limitantes. Esto puede deberse a que las condiciones tan cambiantes dentro de los cuerpos de agua hagan a los peces más resistentes o que estos adopten estrategias más convenientes para enfrentar dichos cambios. Se ha observado que la estructura de la comunidad de peces en cuerpos de agua con regímenes hídricos muy marcados se puede asociar mas a factores históricos que a las condiciones que existen en los sistemas (Magoulik, 2000).

Los poecilidos en Sian Ka'an se distribuyen en todos los cuerpos de agua de la reserva y en grandes abundancias, sobre todo los pertenecientes al género *Gambusia*, su mayor número y diversidad se presenta en los humedales por lo que se refleja su preferencia por cuerpos de agua someros y con una vegetación abundante, ya que les provee de refugio y alimento. Es probable que existan pequeñas pozas perennes en las cuales los peces pertenecientes a esta familia se resguarden durante la temporada de secas para así poder colonizar los sistemas cuando comience la temporada de lluvias. Su gran abundancia y diversidad los convierten en presas para peces de mayor tamaño como pueden ser los pertenecientes a las familias Cichlidae y Synbranchidae. A futuro puede ser una buena opción estudiar las relaciones tróficas de la familia Poeciliidae con las otras familias de peces presentes en la reserva con la finalidad de corroborar este último punto, además de tratar de observar los patrones de colonización de los humedales cuando apenas comienza la temporada de lluvias.

ABSTRACT

Poecilids are widely distributed in The Americas. This family is tolerant to fringe habitats that suffer continuous changes of the water conditions (temperature, pH, dissolved oxygen). Sian Ka'an Biosphere Reserve in Yucatan Peninsula host 11 poecilids species. Fish populations of these species survive in sinkholes, wetlands and temporal pools. The wetlands and the temporal pools have a strong dynamic in their water conditions, this make difficult the establishment of many fish families that can not colonize these systems. This thesis looked for the distribution of fish of the Poeciliidae family in all these water bodies and related this distribution with physicals variables and the presence and absence of other families. In Sian Ka'an Biosphere Reserve, poecilids were present in all types of water bodies including fresh and brackish water systems. Also this family was the most abundant and one of the most rich in species number. This suggest that poecilids could be the pioneers species when the wet season begins, poecilids could be food for other families as the predators Cichlidae, Pimelodidae and Synbranchidae.

INTRODUCCIÓN

La distribución de los organismos dentro de los cuerpos de agua está íntimamente ligada a factores locales (como las condiciones de un lago) y regionales (como el clima de la zona en la que se encuentra el lago). A grandes escalas de espacio y tiempo (mesoescala) (Duran et al., 2002; Ricklefs, 2004) las especies tienden a distribuirse de manera heterogénea, ya que el sistema puede estar dividido en regiones con características ambientales diferentes (Angermeier y Winston, 1998). Un ejemplo de las fronteras que se pueden generar a esta escala es la imposibilidad de los peces dulceacuícolas para invadir sistemas salobres o marinos. Por lo tanto, estos sistemas rara vez comparten su fauna. Mientras que a una escala más pequeña, la distribución de los organismos tiene que ver con: 1) la disponibilidad de los recursos y las interacciones bióticas (*i.e.*, depredación o competencia) y 2) los cambios drásticos en las características químicas del agua como la temperatura, la turbidez y el oxígeno disuelto. Los cambios a nivel local son más rápidos y en un área menor (microescala). Por ejemplo, los peces en un humedal con diferentes tipos de vegetación y diferentes profundidades se distribuyen de acuerdo a sus necesidades de alimentación, condiciones para el apareamiento y refugio contra depredadores (Duran et al., 2002, Baber et al., 2002; Angermeier y Winston, 1998). En conjunto, los procesos regionales y locales determinan la composición de los ensambles de especies (grupo de organismos taxonómicamente relacionados que habitan en una misma zona geográfica) dentro de una región en particular (Allen y Star, 1982; Naveh y Lieberman, 1984; Ricklefs y Miller, 1999; Ricklefs, 2004).

La distribución de los organismos dentro de una zona es el resultado de los procesos regionales y locales, los cuales propician el arreglo espacial de los organismos. Este arreglo puede ser de tipo regular, es decir la distribución de los organismos puede ser homogénea respondiendo la poca variación espacial de las condiciones y los recursos de la zona. Otro tipo de arreglo es el agregado, en éste, los recursos y las condiciones no son las mismas en todas las zonas de una región en particular. Los organismos estarán distribuidos en aquellas zonas donde se encuentren las condiciones apropiadas así como

la disponibilidad de los recursos para su sobrevivencia, mientras que estarán ausentes donde las condiciones sean adversas o no existan suficientes recursos (Begon et al., 1990; Pianka 1994).

Por otra parte, no todas las especies tienen el mismo patrón de resistencia sobre una misma región. Hay especies que son más susceptibles a cambios en las condiciones (especies sensibles) mientras que hay otras que soportan grandes modificaciones en las condiciones (especies resistentes). Por lo tanto, las variaciones a nivel local pueden llegar a crear condiciones extremas limitando la presencia de organismos sensibles, siendo colonizados únicamente por especies resistentes (Snoodgras et al., 1996; Brezonic et al., 1993; Taylor, 1997; Dunson, 1997; Jordan et al., 1997). Como resultado, las comunidades de peces varían en los diferentes tipos de cuerpos de agua (Kobza et al., 2004; Snoodgras et al., 1996).

Ahora bien, la definición de comunidad sugiere que a éstas solo se puede considerar desde una perspectiva regional. Una localidad es únicamente un sitio donde convergen las especies y por lo tanto no podría ser considerada una comunidad, sino sólo como un componente de la distribución regional de las especies. Sin embargo, los cuerpos de agua constituyen un sistema con límites físicos y ambientales bien definidos. Estos límites hacen que las posibilidades de migración y establecimiento de especies sean muy bajas entre cuerpos de agua. Por tanto, es posible considerar a los lagos como sistemas individuales que pueden presentar condiciones y fauna única y por lo tanto, que pueden contener comunidades (Ricklefs, 2004; Magoulick, 2000).

Los humedales y los cenotes del sureste mexicano son sistemas ideales para comprender las relaciones entre los diferentes procesos regionales y locales de un sistema. Esto se debe a que los humedales están sujetos a la temporalidad de la región en la que se encuentran. Pero, al igual que los cenotes, los humedales están influenciados por factores de carácter histórico como puede ser su formación y la biogeografía de las especies que los habitan. En estos sistemas (cenotes y humedales) se encuentra una gran variedad de

taxones que comparten y compiten por condiciones y recursos. Dentro de los organismos que cohabitan estos sistemas acuáticos, la comunidad de peces es de particular interés, ya que es capaz de responder de manera casi inmediata a cambios en las condiciones y en la disponibilidad de los recursos. Por ejemplo, a nivel regional, es posible proponer una división de peces en cuatro grandes grupos de acuerdo a las condiciones ambientales necesarias para su osmorregulación: primarios, secundarios, periféricos y marinos. Los peces primarios están restringidos a sistemas dulceacuícolas y no soportan una salinidad elevada, un ejemplo de estos peces son los pertenecientes a la familia Pimelodidae. Los peces secundarios son los que pueden soportar concentraciones altas de sal, es decir son eurihalinos y por lo tanto pueden vivir tanto en sistemas de agua dulce como sistemas salobres, por ejemplo, algunas especies pertenecientes a la familia Poeciliidae. Los peces periféricos son aquellos que tienen un origen marino, pero pueden vivir en agua dulce, por ejemplo los peces de la familia Signathidae. Por último están los peces marinos, que son los que viven en agua con 35 ‰ de salinidad o más y que no pueden incursionar en sistemas dulceacuícolas, tal es el caso de la familia Scorpaenidae (Schmitter-Soto, 1998; Castro-Aguirre et al., 1999).

Existen grupos de peces que son más tolerantes a las condiciones físicas y químicas extremas (mínimas condiciones necesarias para la sobrevivencia de un organismo) y otros que son menos susceptibles a los cambios drásticos en las condiciones. La mayoría de las especies son muy sensibles a cambios pequeños y por lo tanto su distribución está limitada a aquellos cuerpos de agua que pueden mantener sus condiciones con poca variación entre temporadas (lluvias y secas) (Loftus y Eklund, 1994; Jordan et al., 1997). Las especies que resisten a cambios drásticos en las condiciones de su hábitat pueden ser consideradas como especies pioneras (Meffe y Snelson, 1989). Un grupo de peces con estas características de soportar condiciones extremas “fringe habitats” son los poecílicos (Meffe y Snelson, 1989). Los poecílicos han tenido éxito como colonizadores y por lo tanto son útiles para comprender la dinámica espacial de los humedales, ya que son los primeros que arriban y sobreviven prácticamente todo el año en los cuerpos de agua.

La familia Poeciliidae comprende 190 especies distribuidas en 22 géneros y 12 subgéneros. Generalmente son peces pequeños y suelen encontrarse en arroyos, charcas, estanques etc. en agua dulce y salobre. Su distribución va desde el sur del Río de la Plata en Argentina hasta el Sur de los Estados Unidos (Meffe y Snelson, 1989; Parenti y Rauchenberger, 1989), su origen es neotropical y su máxima diversificación la tienen entre el istmo de Tehuantepec y el canal de Panamá (Parenti y Rauchenberger, 1989). Estos peces se encuentran generalmente en cuerpos de agua someros y con cubierta vegetal, a la que usan como fuente de alimento y protección contra los depredadores. La gran mayoría de los miembros de esta familia son omnívoros, aunque muestran preferencia por el zooplancton y algunas especies como *Belonesox belizanus* son completamente ictiófagas (Meffe y Snelson, 1989). El estudio de las comunidades de poecílidos puede ir desde lo más sencillo hasta lo más complejo, en ocasiones una sola especie de poecílidos puede ser la única de en el ensamble de peces dentro de un cuerpo de agua, como suele suceder en ambientes desérticos o en algunos arroyos u ojos de agua (Meffe et al., 1983). En contraste, en muchos cuerpos de agua lóticos y lénticos, los poecílidos son miembros de comunidades de peces formadas por muchas familias más (Harrington y Harrington, 1961; Zaret y Rand, 1971). Los poecílidos tienen fertilización interna y el desarrollo embrionario de los organismos se lleva a cabo dentro de la madre en los folículos ováricos (Liley y Stacey, 1983), además en algunas especies de esta familia, la madre puede llevar dentro huevos en diferentes etapas de desarrollo (huevos fecundados en tiempos diferentes), lo que se conoce como superfecundación (Wourms, 1981). Por estas características, los poecílidos son útiles para comprender los cambios poblacionales en espacio y tiempo dentro de los cuerpos de agua. Esto se debe a que pueden habitar sistemas cuyas condiciones son extremas ("fringe habitats"), son altamente eurihalinos y muy resistentes a la mala calidad del agua (Meffe y Snelson, 1989).

Para el sureste mexicano y particularmente para el estado de Quintana Roo, se han reportado 16 especies de poecílidos, estas especies pertenecen a los géneros *Belonesox*, *Gambusia*, *Poecilia*, *Xiphophorus*, *Heterandria*, *Phallichthys*, *Carlhubbsia* y *Heterandria*

(Schmitter-Soto, 1998). Muchos de estos géneros son eurihalinos y pueden soportar concentraciones de sal similares a la del agua marina (Meffe y Snelson, 1989; Parenti y Rauchenberger, 1989).

Para comprender la dinámica de los sistemas con base en un grupo de peces como son los poecílidos es necesario también considerar el funcionamiento de los procesos regionales y locales. La dinámica de estos procesos, así como la manera en que influyen en la composición de los ensambles de peces son hasta la fecha poco claros (Snoodgrass et al., 1996). Una escala apropiada para estudiar la distribución de las especies y la influencia de los procesos regionales y locales, es aquella en la cual se encuentran presentes los ensambles de interés y estos estén sujetos a procesos regionales (Ricklefs y Schluter, 1993).

La familia Poeciliidae esta ampliamente distribuida en México por ser de origen neotropical (Rosen, 1973), particularmente el sureste de México es rico en especies pertenecientes a esta familia. Los poecílidos pueden ocupar casi cualquier cuerpo de agua, para el sureste mexicano, los cuerpos de agua donde se pueden encontrar los peces pertenecientes a esta familia son: los cenotes, los humedales y los cuerpos de agua temporales.

Los cenotes son cuerpos de agua dulce o salobre dependiendo de su cercanía con la costa, aunque la mayoría de los cenotes son sistemas de agua dulce. Los cenotes se forman al colapsarse el suelo por la erosión de algún río subterráneo. Los cenotes por lo general son profundos y de diámetros mayores a los 10 metros. Estas características hacen que los cenotes mantengan constantes sus condiciones entre las temporadas de lluvias y de secas (Pearse et al., 1936).

Los humedales son cuerpos de agua someros y sujetos a la temporalidad. La formación de estos sistemas depende de factores tales como: el sedimento, la temporalidad de la zona, la vegetación y las extremas condiciones físicas y químicas del agua (bajos niveles de

oxígeno, baja conductividad, temperaturas extremas, desecación) (Ortega-Mayagoitia et al., 2002). Los humedales no tienen aporte de agua de alguna fuente permanente, por lo que su existencia y tiempo de desecación dependen totalmente del régimen de lluvias. Durante la temporada de lluvias, estos cuerpos de agua pueden llegar a desbordarse invadiendo a otras pozas de agua estableciendo conexiones temporales entre los sistemas que antes estaban aislados. Estas conexiones aparecen en la época de lluvias. Esto facilita la dispersión de las poblaciones de peces dentro del humedal. (Snoodgrass et al., 1996).

Los humedales se pueden clasificar con base en el aporte de agua en cuatro tipos:

1) Los humedales que se llenan por desborde de un río, que son comunes en la parte norte del continente americano, principalmente en la costa del Atlántico. Este tipo de humedal dependen de una fuerte temporada de lluvias capaz de desbordar los ríos. Por lo tanto, estos humedales no siempre tienen peces ya que su temporalidad no es periódica y también son los que están mayormente sujetos a una fuente de población que generalmente son los mismos ríos que los inundan (Snoodgrass et al., 1996).

2) Similares a los primeros, estos humedales se llenan por mareas. Estos humedales pueden ser perennes dependiendo de su cercanía a la costa. Las condiciones de estos humedales son más constantes a lo largo del año aunque en la temporada de secas algunas variables como la salinidad se pueden incrementar por la evaporación y la disminución del aporte de agua dulce (Baber et al., 2002; Ortega-Mayagoitia et al., 2002).

3) Los humedales que se llenan directamente por las lluvias, característico de la Península de Yucatán. Estos humedales generalmente tienen periodicidad en sus temporadas ya que cada año se llenan y se vacían total o parcialmente. Los humedales son más sensibles a la cantidad de insolación durante las secas ya que son muy someros y no tienen una fuente constante de agua (Schmitter-Soto, 1998; Ortega-Mayagoitia et al., 2002).

4) El humedal que depende de otros cuerpos de agua vecinos ya establecidos. Por lo tanto, se llena dependiendo del volumen de agua de otros sistemas. Estos humedales no

son periódicos y pueden pasar algunas temporadas sin que se llenen o con un nivel mínimo de agua. Estos humedales están también supeditados a una fuente de poblaciones como lo pudiesen ser los cenotes y otros humedales ya que pueden pasar una o arias temporadas vacíos (Baber et al., 2002).

En México, un sistema apropiado para esta clase de estudios es el sureste mexicano ya que tiene muchos cuerpos de agua y una gran riqueza ictiofaunística al concentrar el 25% del total de especies de peces para México. En el sureste, particularmente en Quintana Roo, se agrupan diversos ambientes acuáticos que presentan diferentes condiciones locales dependiendo de la temporalidad, la cobertura vegetal y la influencia marina.

El estado de Quintana Roo posee una riqueza ictiofaunística estimada en 125 especies de peces de aguas continentales. Estos registros incluyen también registros lagunares. Para la familia Poeciliidae se han registrado 17 especies, una de las cuales (*Poecilia velifera*) esta amenazada según la NOM-059-ECOL-2000, (Schmitter-Soto, 1998). Puesto que los registros incluyen sistemas salobres, las especies reportadas se pueden clasificar en: primarias, secundarias y periféricas (Schmitter-Soto, 1998). En los registros del estado de Quintana Roo están reportadas pocas especies primarias, la mayoría de los registros que se tienen son de especies secundarias (Castro-Aguirre, 1978). Esto se explica porque la salinidad de los sistemas continentales, es en algunas ocasiones alta debido a su cercanía a la costa (Gamboa-Perez, 1992). La distribución espacial de los peces en un solo cuerpo de agua o en una región depende de las características de cada especie para colonizar ambientes y su capacidad de adecuación a los mismos (Wien, 1989). Y una vez en el humedal, la probabilidad de establecerse depende de la densidad de los colonizadores y de la extensión de sus necesidades ecológicas (Loftus y Kushlan, 1987).

En México, la zona que presenta la mayor concentración de terrenos de humedales es el sureste, el cual está caracterizado por tener pocos cuerpos de agua de carácter perenne. Sin embargo es una región con una cantidad de precipitación que puede acumular hasta 1200 mm de agua durante la temporada de lluvias, la cual puede formar grandes

extensiones de humedales (CONABIO, 1998). Por último, las pozas temporales son pequeñas depresiones que capturan el agua en temporadas de lluvias pero por sus pequeñas dimensiones no pueden conservarla durante la temporada de secas. Estos sistemas pueden conectarse entre sí o con otro tipo de cuerpos de agua, la fauna presente en estos sistemas puede provenir de esas fuentes de agua. Puesto que las pozas temporales son muy pequeñas y efímeras se han realizado muy pocos estudios sobre este tipo de sistema.

HIPÓTESIS

De acuerdo con todo lo anteriormente dicho, se plantean las siguientes hipótesis.

Debido a que la familia Poeciliidae es altamente resistente a las condiciones extremas del ambiente, estará presente en todos los cuerpos de agua de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an.

Debido a que los poecílicos dependen del alimento y refugio que brinda la vegetación sumergida, en los sistemas inundables con vegetación como los humedales, su riqueza será más alta y estarán mejor representados.

Debido a que los peces pertenecientes a la familia Poeciliidae son altamente tolerantes a cambios bruscos en las condiciones y a la mala calidad del agua, se espera que en aquellos cuerpos de agua con una perturbación más alta, la proporción de poecílicos deberá de ser mayor a las demás familias encontradas.

OBJETIVOS

General

- Determinar la distribución espacial de las especies pertenecientes a la familia Poeciliidae en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an.

Particulares

- Determinar las especies de peces de la reserva de la Biosfera de Sian Ka'an.
- Determinar la abundancia relativa de la familia Poeciliidae con relación a las demás familias encontradas.
- Determinar la representación de la familia Poeciliidae en sitios perturbados con respecto a otras familias de peces presentes.

ÁREA DE ESTUDIO

La Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, se encuentra ubicada en el estado de Quintana Roo, municipio de Felipe Carrillo Puerto, entre los 20°07'48'' y 18°54'00'' de latitud norte y entre los 88°12'12'' y 87°24'36'' de longitud oeste (Fig. 1). Cuenta con una extensión de 5, 517.5 km² (CONABIO, 1998) y se asienta sobre la placa Maya este, que esta conformada por rocas sedimentarias. En este lugar la plataforma es estrecha y cuenta con 4 tipos de suelo que son: Gleysol, Zolonchak, Litosol y Rendzinas.

El clima es cálido sub-húmedo con lluvias en verano, una temperatura promedio anual de 26°C. La precipitación total anual es de entre 1,100 y 1,200 mm, de los cuales el 70% se registra entre mayo y octubre y el 30% restante durante el periodo de secas que va de noviembre a abril. El clima tiene una distribución irregular en espacio y tiempo con una temporada de ciclones que va de junio a noviembre.

En Sian Ka'an se pueden encontrar cenotes, humedales y cuerpos de agua temporales debido a que tiene una marcada temporalidad en su ciclo hídrico, por lo que el agua acumulada tiende a evaporarse en la temporada de secas, mientras que en la época de lluvias gran parte del terreno esta inundado. Es posible encontrar cenotes con vegetación o sin vegetación. Los cenotes sin vegetación son aquellos cuerpos de agua con poca o nula influencia de vegetación acuática, una pared alta sin sedimentos provenientes de los sistemas terrestres, con pendiente cercana a los 90° y poca o nula cantidad de perifiton. Los cenotes con vegetación en cambio, son aquellos cuya pared se ha erosionado y por lo tanto sus orillas han sido invadidas por vegetación acuática. Los sedimentos de los ecosistemas terrestres tienen una influencia sobre las orillas, haciendo que sean fangosas y la columna de agua en esa zona es muy turbia. Esta clasificación es la misma que hace Pearse (1936) para los cenotes de Yucatán, donde los cenotes con vegetación son los que el llama "Cenotes viejos" y los cenotes sin vegetación corresponden a los llamados "Cenotes jóvenes".

MATERIAL Y MÉTODOS

Se realizaron cuatro colectas en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, entre octubre del 2001 y abril del 2003, trabajando en un total de 12 cuerpos de agua, cinco temporales y seis perennes. Los sitios de colecta se ubicaron a lo largo del camino que va del ejido de Felipe Carrillo Puerto a Vigía Chico y de la bifurcación de este último a Punta Allen. Nueve de los cuerpos de agua trabajados estuvieron dentro de la Reserva y cuatro se localizaron en los límites entre el Ejido y la Reserva (zona de amortiguamiento)(Fig. 2). Dos colectas fueron en la temporada de lluvias (octubre-noviembre) y dos en la temporada de secas (abril-mayo).

A partir de las características mencionadas se agruparon los cuerpos de agua de acuerdo a su morfología, profundidad y régimen hidrológico con base en la clasificación de Pearse et al. (1936) en: cenotes con vegetación (cenotes viejos), cenotes sin vegetación (cenotes jóvenes), pozas temporales (aguadas) y humedales (tabla 1). Los nombres que dan Pearse et al. (1936) no se utilizaron, ya que para la descripción y análisis de los datos del presente trabajo fue mejor llamarles de otra manera con la finalidad de evidenciar más los cambios en las condiciones bióticas y abióticas que presentan.

A todos los cuerpos de agua se les registraron las siguientes variables limnéticas básicas: Profundidad, temperatura, oxígeno disuelto, salinidad, turbidez, las cuales fueron registradas por medio de sensores de la marca *Hydrolab*, cuya sensibilidad es la siguiente: Temperatura $\pm 0.15^{\circ}\text{C}$, oxígeno $\pm 0.2 \text{ mg/L}$, conductancia $\pm 1\%$ de lectura 4 dígitos, pH ± 0.2 unidades, profundidad $\pm 0.1 \text{ m}$, salinidad $\pm 1\%$ de lectura, turbidez $\pm 5\%$ de lectura 0.1. También se registró la concentración de nutrientes (NO_3 , NH_4 y PO_4) por medio de un colorímetro modelo *Smart* de la marca *LaMotte* siguiendo las técnicas proporcionadas en el manual (*Hydrolab* manual; *LaMotte* manual).

Para colectar los peces se utilizaron diferentes artes de pesca que se mencionan a continuación, cabe mencionar que la captura por unidad de esfuerzo solo es comparable entre cada una de las artes de pesca:

Nasas: Las nasas son trampas de alambre o nylon con dos orificios a los lados por los cuales puede entrar el pez, pero le es prácticamente imposible salir. Se dejaron estas trampas durante 24 horas en el cuerpo de agua, con el fin de capturar los peces que tienen diferentes hábitos durante todo el día. Las trampas se dejaron en lugares someros, puesto que son ideales para colectar peces en lugares con vegetación. Con este tipo de trampas se puede estandarizar el tipo de colecta y proporcionan datos que se pueden expresar en captura por unidad de esfuerzo (CPUE) (DeAngelis et al., 1997).

Anzuelos: Se usaron anzuelos para capturar las especies de tallas superiores para los que no son útiles las nasas (Schlosser y Kallemeyn, 2000). Esta arte de pesca no proporciona unidades de biomasa o CPUE.

Chinchorro: Esta arte de pesca tampoco proporciona datos de CPUE ni medidas estándar para calcular la biomasa. Este tipo de arte de pesca se utilizó principalmente para asegurarse de que no se estaba dejando alguna especie sin colectar (Schlosser y Kallemeyn, 2000).

Los peces capturados fueron pesados en una balanza electrónica con precisión de 0.01 gramos con el fin de relacionar los pesos a las variables limnéticas registradas. También se les registró la longitud patrón que es aquella que va de la punta del hocico hasta donde termina el pedúnculo caudal. Esta medición se llevó a cabo con un vernier. Todos los peces colectados fueron identificados en campo y laboratorio siguiendo las claves taxonómicas especializadas en peces del sureste mexicano y de Centroamérica de Schmitter-Soto (1998) y Greenfield y Thomerson (1997). Por último, los peces colectados se fijaron en formaldehído al 70% para su traslado al laboratorio y posteriormente se lavaron en agua y se preservaron en alcohol al 70% para su posterior ingreso a la Colección Nacional de Peces (CNPE) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

ANÁLISIS DE DATOS

La diversidad se obtuvo por medio del índice Alpha de Fisher, ya que este método es el más recomendado por el origen de los datos (Condit et al., 1998; Magurran, 2004). Los valores del índice Alpha de Fisher tienen dos supuestos: (1) la abundancia de las especies está distribuida en series logarítmicas y (2) la comunidad está homogéneamente mezclada en el espacio (Fisher et al., 1943; Rosenzweig, 1995).

La Alpha de Fisher puede ser calculada para cualquier muestra con la fórmula:

$$\alpha = \frac{N(1-x)}{x}$$

Donde el valor de x se obtiene de la solución iterativa de la siguiente ecuación:

$$S/N = [(1-x)/x] \cdot [-\ln(1-x)]$$

Donde: S es el número de especies en la muestra y N es el número de organismos colectados.

En la práctica común, el valor de x es siempre superior a 0.9 y nunca mayor a 1. Los valores de x se pueden obtener de tablas, teniendo sólo el valor de S/N (Magurran, 2004 y Krebs, 1999).

Con la finalidad de estimar si se colectaron todas las especies de peces que habitan los cuerpos de agua de la reserva, se calculó un índice de rarefacción. Este índice da un valor que expresa la riqueza de especies esperada en una muestra al azar de la comunidad (Magurran, 2004 y McAleece, 1997).

$$E(S) = \sum_{i=1}^s \left\{ \frac{\binom{M-M_i}{m}}{\binom{M}{m}} \right\}$$

Donde: E(S) es igual al número de especies esperadas en el número de organismos colectados, m es igual a la muestra estandarizada, M es el total de especies colectadas y M_i es el total de individuos por especie i.

La expresión M/m se refiere al número de posibles combinaciones entre las especies y se calcula de la siguiente manera:

$$\left[\begin{matrix} M \\ m \end{matrix} \right] = \frac{M!}{m!(M-m)!}$$

También se elaboró un índice de perturbación asignando una calificación cualitativa del uno al diez y multiplicándola por el porcentaje asignado a cada variable, de manera que un cuerpo con el 100% de perturbación obtenga un 10 en el índice y un cuerpo sin perturbar obtenga un 0.

Las variables de perturbación tomadas en cuenta fueron la cercanía a Felipe Carrillo Puerto, la cantidad de basura observada y la cantidad de gente observada que tiene una interacción directa con el cuerpo de agua (recreativa o productiva). Los porcentajes asignados a cada variable son cualitativos y corresponden al peso que afecta más en la perturbación de los cuerpos de agua dulce. Se le asignó un 35% a la distancia a la población más cercana, ya que esto hace que el número de visitantes potenciales sea mayor, así como la extracción de agua para las comunidades y su posible uso como fuente de alimento. No se le asignó un porcentaje mayor ya que al ser una fuente de alimento potencial tendría un control sobre su contaminación por uso recreativo. A la cantidad de basura se le asignó el 50% porque el acúmulo de materia orgánica e inorgánica proveniente de los desechos antropogénicos puede aumentar el valor de los nutrientes, además de tener el potencial para modificar el hábitat. A la cantidad de personas observadas durante las colectas se le asignó el 15% ya que muchas veces solo se utilizan los cuerpos de agua para refrescarse y no presentan algún tipo de actividad que pueda dañar al sistema. Cabe notar que no siempre se realizaron las observaciones el mismo día ni a la misma hora.

La forma de calcular el índice de perturbación es asignando una calificación del 1 al 10 a cada una de las variables, después se multiplica el resultado por el porcentaje asignado y al final se suman las tres variables. Esto hace que se obtenga un valor que va del 1 al 10 siendo 10 lo más perturbado y 1 lo menos perturbado.

RESULTADOS

Los 14 cuerpos de agua continentales en los que se colectó en la reserva se pudieron dividir de acuerdo a sus características físicas como temporalidad y presencia de vegetación sumergida. La clasificación arrojó 4 tipos de cuerpos de agua diferentes (Tabla 1) y su posición geográfica se muestra en la figura 1.

Tabla 1. Cuerpos de agua trabajados en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an

NÚMERO	Clave	Tipo	Coordenadas	
			Oeste	Norte
1	LEN	Cenote con vegetación	87° 60' 00.40"	19° 36' 17.20"
2	LES	Cenote con vegetación	87° 59' 17.20"	19° 36' 23.30"
3	LL	Cenote con vegetación	87° 52' 51.47"	19° 40' 04.30"
4	C3R	Cenote sin vegetación	87° 52' 38.50"	19° 41' 29.90"
5	CST	Cenote sin vegetación	87° 48' 46.00"	19° 43' 23.77"
6	SST sabana	Poza temporal	87° 44' 58.61"	19° 46' 07.86"
7	SST crack	Poza temporal	87° 44' 58.61"	19° 46' 07.86"
8	SST preferida	Poza temporal	87° 44' 58.61"	19° 46' 07.86"
9	Sabana	Poza temporal	87° 44' 75.28"	19° 46' 05.82"
10	Selva Manglar	Poza temporal	87° 34' 52.09"	19° 48' 59.89"
11	CP	Humedal	87° 41' 83.00"	19° 46' 23.00"
12	Lirios	Humedal	87° 37' 19.33"	19° 47' 08.95"
13	PM	Humedal	87° 30' 39.90"	19° 49' 38.40"
14	M	Humedal	87° 30' 39.90"	19° 49' 38.40"

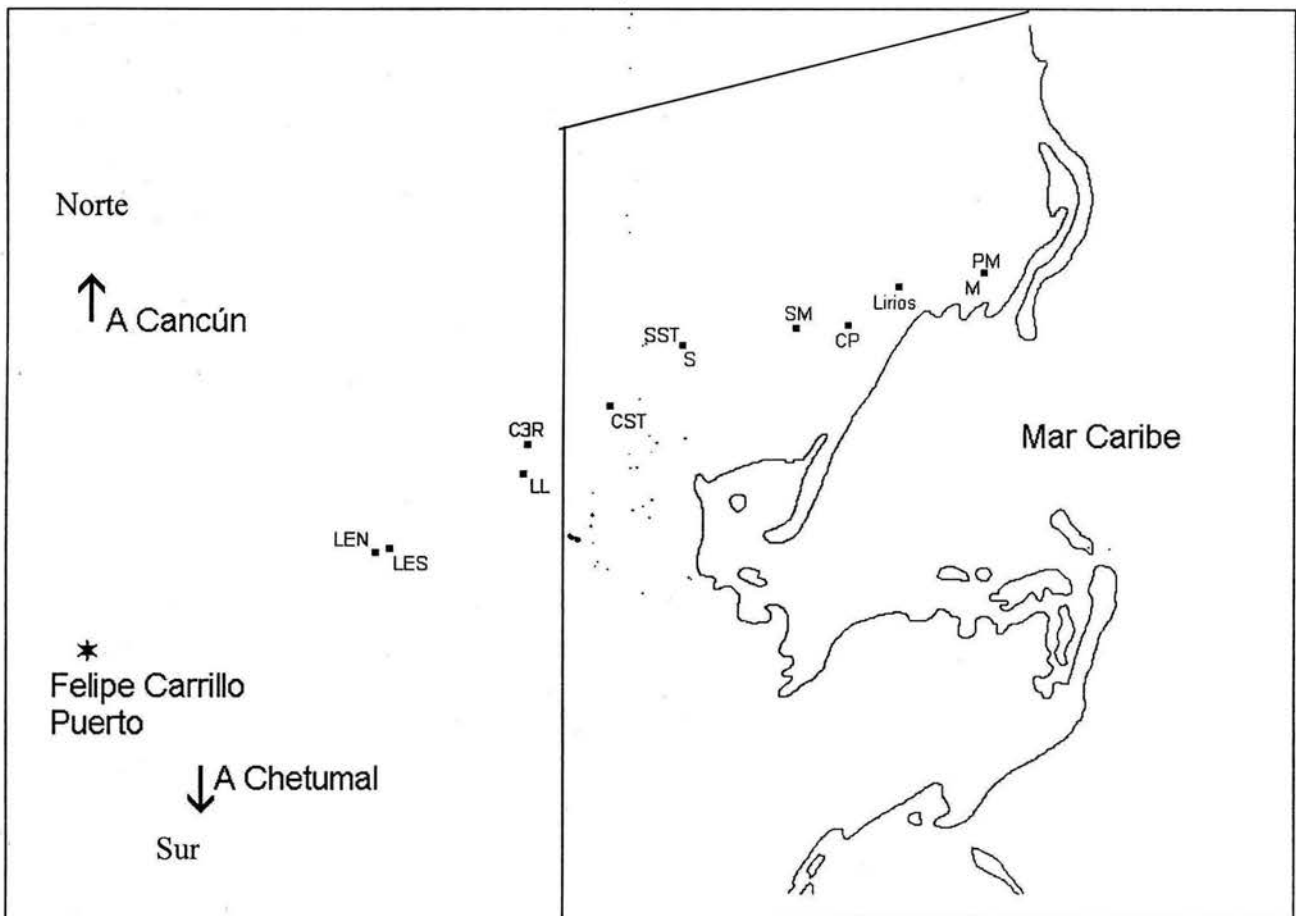
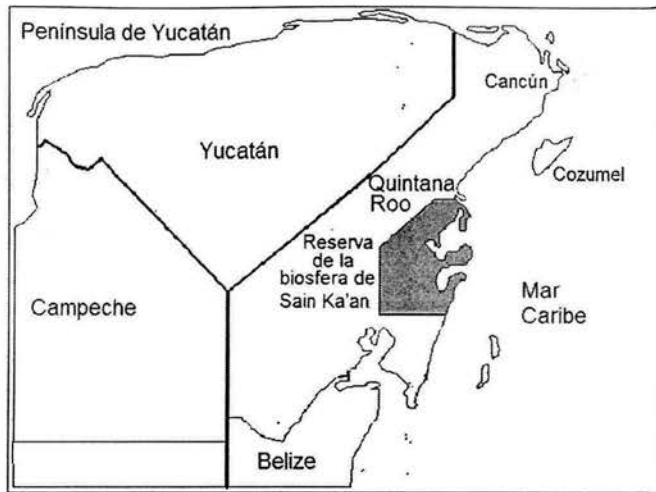


Fig. 1. Localización de los cuerpos de agua colectados en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an. LEN=Lago exterior norte, LES=Lago exterior sur, LL=Lago limite, C3R=Cenote 3 reyes, CST=Cenote Sta. Teresa, SST=Sistema sabana torre, S=Sabana, SM=Selva manglar, CP=Cenote petén, M=Marisma y PM=Premarisma.

El oxígeno disuelto es una variable que distingue a los tipos de cuerpos de agua perennes y temporales. En cenotes los valores son más altos y menos variables, mientras que en humedales y pozas temporales los valores son más bajos con variaciones mayores (tabla 2). El oxígeno disuelto fue una de las variables que más cambió entre temporadas y entre cuerpos de agua. El oxígeno es una variable que está ligada a factores como la temperatura y la cantidad de materia orgánica, por lo que los valores fueron menores en aquellos cuerpos de agua someros y con un aporte de materia orgánica elevado como en los humedales y las pozas temporales, en promedio los valores de oxígeno se mantuvieron entre 2 y 8 mg/l¹(Fig. 2 y 3).

La salinidad no varió entre sistemas alejados de la costa (típicos cuerpos de agua dulce) (tabla 2). Los únicos cuerpos de agua con alta salinidad son aquellos humedales cercanos a la costa, ya que sus fluctuaciones dependen en gran medida de la laguna costera de Vigía Chico. Mención aparte merece el cenote Tres Reyes (C3R) ubicado en la zona de amortiguamiento de la reserva se registró un valor alto en la temporada de secas (Fig. 2 y 3).

Los valores de la turbidez son casi nulos en los cuerpos de agua profundos con sustratos duros como lagos, cenotes y humedales de fondo rocoso. En los cuerpos de agua con sustratos lodosos la turbidez llega a ser muy alta (tabla 2). Lo anterior refleja que estos cuerpos de agua tienen sólidos en suspensión provenientes del sustrato y de la materia orgánica que deja la vegetación sumergible. Sin embargo la turbidez del agua en los sistemas es poco variable entre temporadas (Fig. 2 y 3).

Tabla 2. Variables Limnéticas Básicas para los cuerpos de agua de la reserva de la Biosfera de Sian Ka'an. CCV=Cenotes con vegetación, CSV=Cenotes sin vegetación, PT=Pozas temporales, H=Humedales, S=Secas, Sdst=Desviación estándar de secas, Ll=Lluvias, Lldst=Desviación estándar de lluvias y Nd=no hay datos.

	Oxígeno disuelto				Temperatura				pH				Amonio			
	Secas	Dvest	lluvias	Dvest	Secas	Dvest	lluvias	Dvest	Secas	Dvest	lluvias	Dvest	Secas	Dvest	lluvias	Dvest
1	7.2	0.02	7.3	0	26.45	0.64	28.5	0.71	9.05	0.21	7.1	0.14	2.2	0.3	0.7	0.7
2	7.8	0.28	8.15	0.21	26	0	25.74	0.37	7.9	0.14	6.6	0.14	5	0.14	1	0.37
3	6.9	0.14	5	0.28	29.65	0.49	27.85	0.21	7.8	0.28	6.9	0.14	0.17	0.25	0.76	0.21
4	1.75	0.35	4.4	0.28	24.5	2.12	25.95	0.21	7.75	0.35	7	0	1.38	0.2	1.5	0.21
5	2	1.41	6.68	0.73	25.15	0.21	25.06	0.23	8.15	0.21	7.18	0.04	5	0.21	3	0.3
6	Nd	Nd	2.15	0.21	Nd	Nd	34	1.41	Nd	Nd	7	0	-	Nd	0.56	1.41
7	Nd	Nd	6.2	0.14	Nd	Nd	30.68	0.74	Nd	Nd	7.01	0.3	-	Nd	2.89	0.74
8	Nd	Nd	4.84	0.66	Nd	Nd	25.81	0.56	Nd	Nd	7.19	0.27	-	Nd	2.32	0.56
9	Nd	Nd	2.6	0.85	Nd	Nd	34.5	0.71	Nd	Nd	7.6	0.85	-	Nd	3	0.4
10	Nd	Nd	4.1	0.14	Nd	Nd	26.5	0.71	Nd	Nd	8.05	0.07	-	Nd	1.3	0.32
11	2.1	1.56	5.8	0.7	26.35	0.21	28.31	0.06	7.9	0.14	7.24	0.34	5	0.25	1.1	0.2
12	3.9	0.42	2.9	0.42	27	0	27.02	0.03	8.2	0.14	7.18	0.03	1.05	0.16	1.35	0.1
13	Nd	Nd	3.18	0.03	Nd	Nd	26.25	0.07	Nd	Nd	7.77	0.33	-	Nd	1.27	0.2
14	1.65	0.64	4	0.71	30	0	27.94	0.19	8.5	0.14	7.96	0.06	7.4	0.3	0.82	0.19

	Profundidad				Salinidad				Turbidez			
	Secas	Dvest	lluvias	Dvest	Secas	Dvest	lluvias	Dvest	Secas	Dvest	lluvias	Dvest
1	13	0	13	0	0.24	0.06	0.2	0	3.1	0.14	3.6	0.42
2	10	0	10	0	0.5	0	0.48	0.04	0.76	0.01	0.71	0.02
3	10	0	10	0	0.11	0.01	0.11	0.01	2.2	0.14	1.85	0.07
4	20	0	20	0	0.48	0.03	0.5	0	1.25	0.07	1.09	0.13
5	1.2	0	1.2	0	3.45	0.35	0.28	0.03	5	0	5.05	0.07
6	Nd	Nd	0.4	0	Nd	Nd	0	0	Nd	Nd	3	0
7	Nd	Nd	0.25	0.07	Nd	Nd	0.25	0.07	Nd	Nd	39	1.41
8	Nd	Nd	1.05	0.07	Nd	Nd	0.33	0.04	Nd	Nd	41	1.41
9	Nd	Nd	1.2	0	Nd	Nd	0.2	0.01	Nd	Nd	4.5	3.54
10	Nd	Nd	0.23	0.04	Nd	Nd	0	0	Nd	Nd	3	1.41
11	0.55	0.07	1.25	0.35	0.23	0.04	0.22	0.03	273	24.04	298.5	2.12
12	0.63	0.04	0.18	0.04	0	0	0.29	0.04	441.5	153.4	454.2	154.5
13	Nd	Nd	0.5	0	Nd	Nd	2.17	0.08	Nd	Nd	464.7	49.92
14	0.4	0	0.5	0	5.51	0.7	5.57	0.24	164	79.2	179.3	99.98

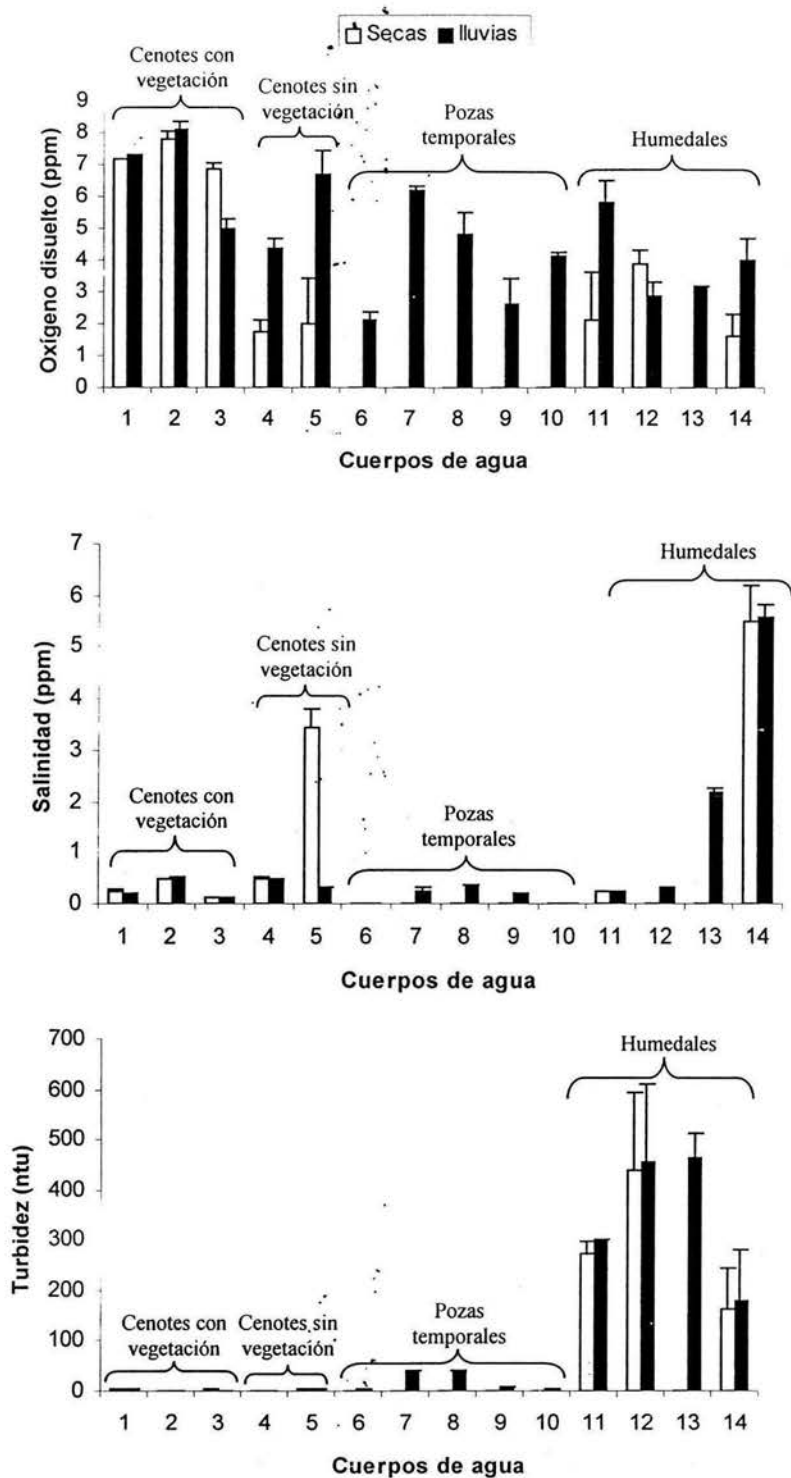


Fig. 2. Valores de las variables fisicoquímicas en los diferentes cuerpos de agua de la reserva de la biósfera de Sian Ka'an, se presentan valores promedio y errores estándar asociados para las temporadas de lluvias y secas.

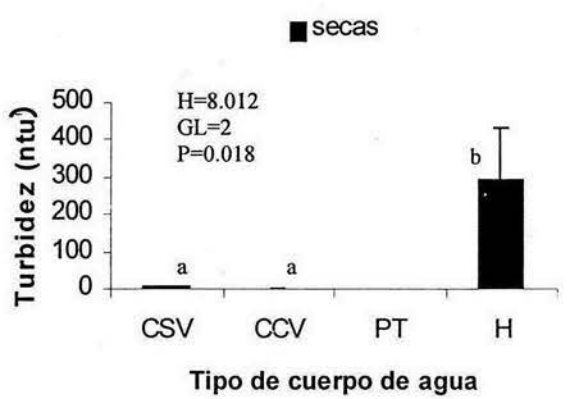
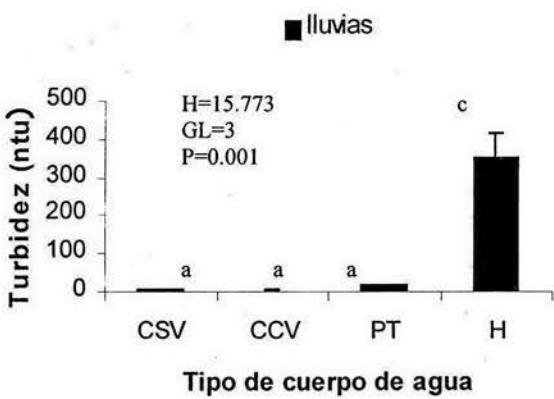
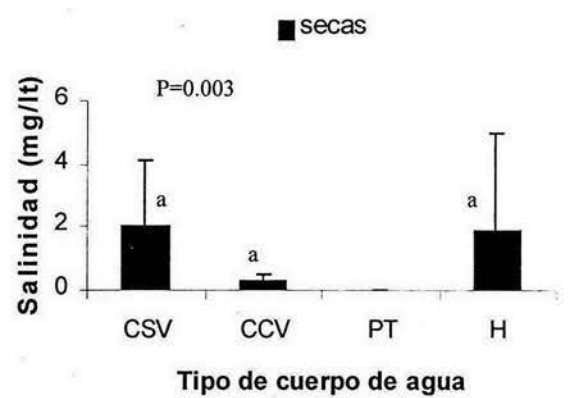
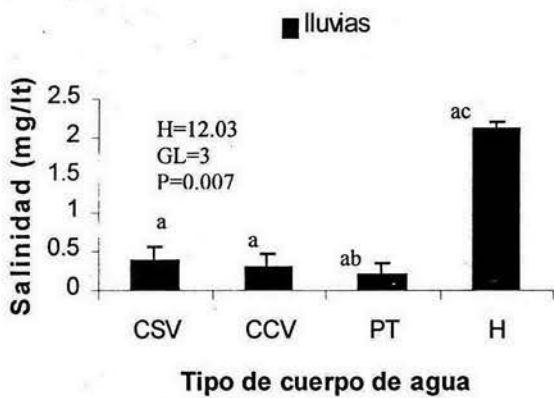
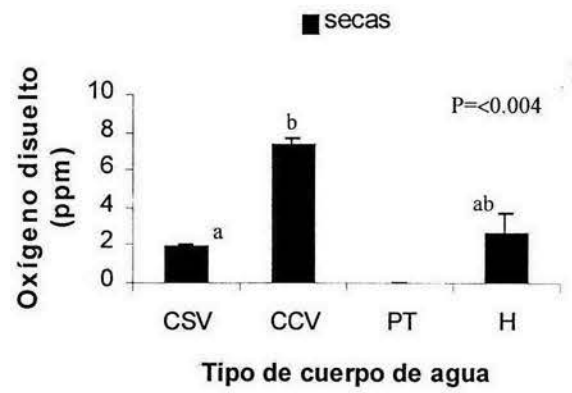
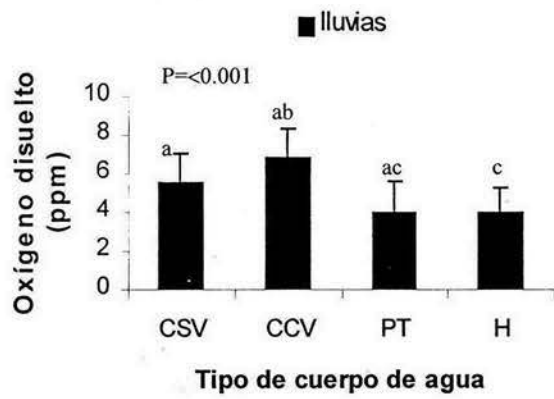


Fig. 3. Valores de Oxígeno disuelto, salinidad y turbidez por tipo de cuerpo de agua para las temporadas de lluvias y secas. Cada letra diferente dentro de los graficos muestra diferencias significativas entre los valores. CSV=Cenotes sin vegetación, CCV=Cenotes con vegetación, PT=Pozas temporales y H=Humedales.

Las concentraciones de amonio en los cuerpos de agua en Sian Ka'an estuvieron por encima de 1mg/l^{-1} (tabla 2). Esta variable también cambió entre temporadas, siendo mayor de los 5mg/l^{-1} en la temporada de secas y menor para la temporada de lluvias con valores de 3mg/l^{-1} o inferiores (Fig. 4 y 5). Los nitratos no sobrepasaron 1mg/l^{-1} (tabla 2) y se mantuvieron similares entre temporadas. Sólo un cuerpo de agua (una poza temporal) presentó un valor alto en la temporada de lluvias alcanzando los 6mg/l^{-1} (fig. 4 y 5). Los fosfatos no tuvieron un comportamiento que ayudara a distinguir a los diferentes tipos de pozas (tabla 2). Sin embargo, la concentración de fosfatos en el agua cambia entre temporadas con un comportamiento inverso al amonio. Los fosfatos tuvieron una concentración más alta en la temporada de lluvias y más baja durante las secas. Incluso en la temporada de secas hubo cuerpos de agua, los cuales no presentaron fosfatos disueltos en el agua (fig. 4 y 5).

El índice de rarefacción utilizado para las colectas de peces muestra una curva asintótica para prácticamente todos los cuerpos de agua, con excepción de la marisma (M). Por lo tanto es posible que la recolecta contenga prácticamente a todas las especies que se encuentran en estos sistemas (Fig. 6). Es posible que las especies no colectadas en M sean periféricas ya que este sistema es un humedal con gran influencia de una laguna costera.

En el total de las colectas se registró la presencia de 30 especies, agrupadas en 7 familias (tabla 3). Los humedales cuentan con una mayor riqueza, mientras que las pozas temporales prácticamente son monoespecíficas (tabla 3). La familia mejor representada es la Poeciliidae, mientras que las familias como la Synbranchidae y la Characidae (ambas ictiófagos) únicamente cuentan con una especie.

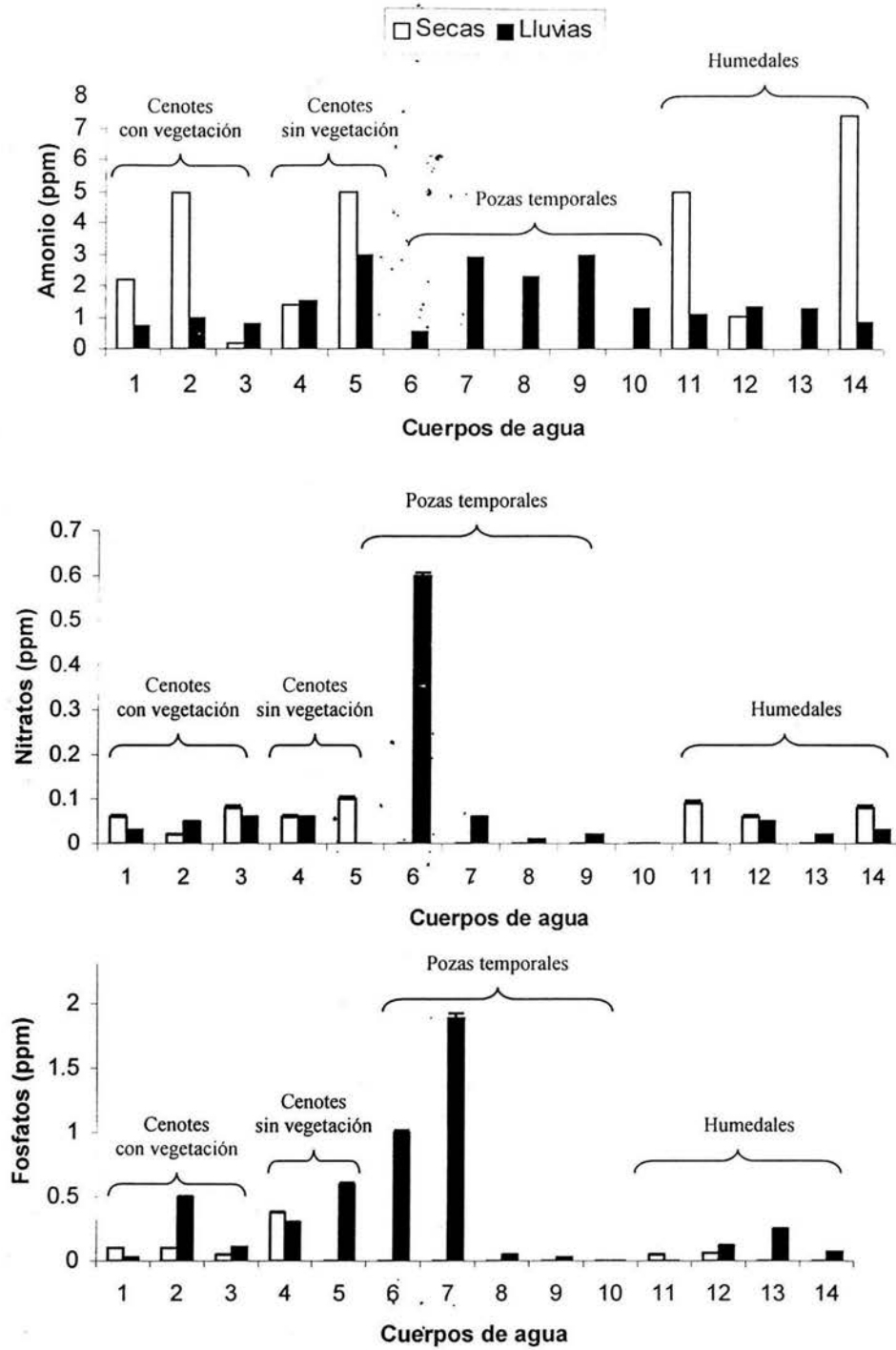


Fig. 4. Valores de nutrientes en los diferentes cuerpos de agua de la reserva de la biósfera de Sian Ka'an, se presentan valores promedio y errores estándar asociados para las temporadas de lluvias y secas.

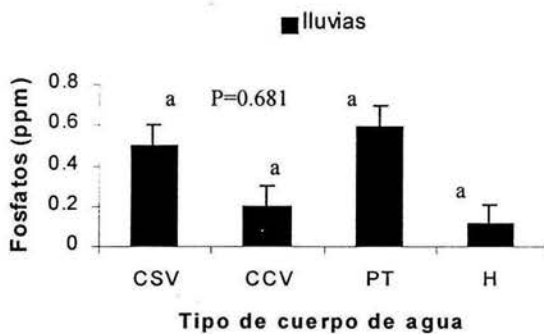
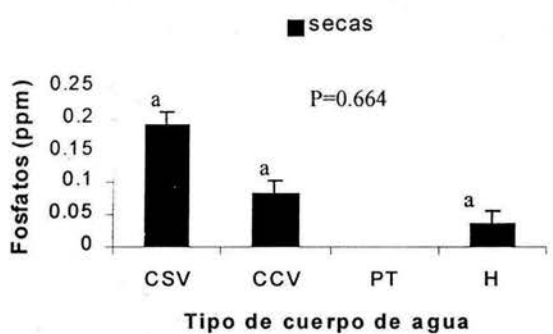
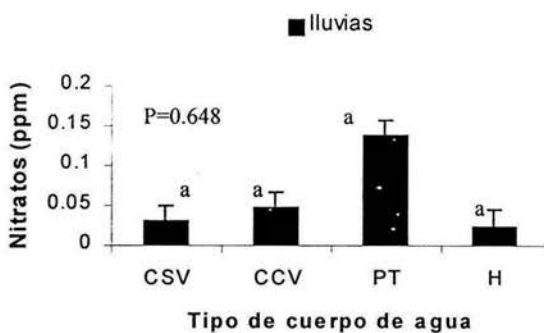
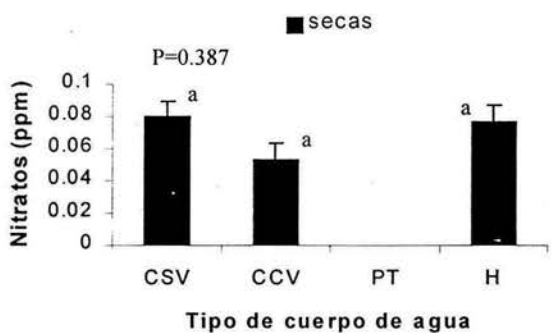
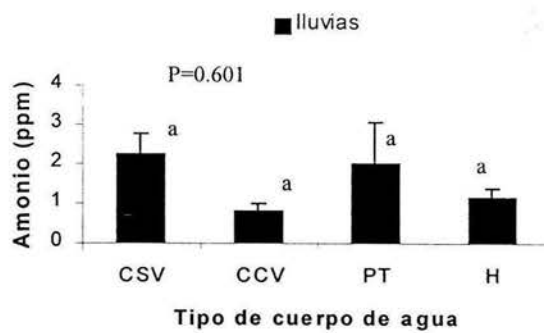
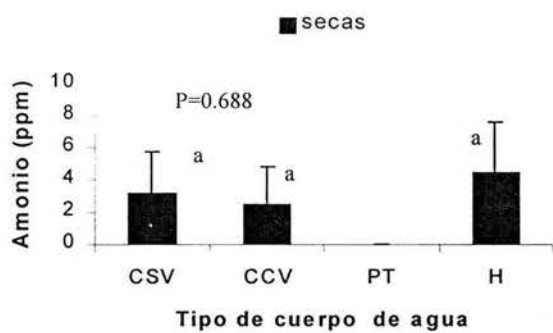


Fig. 5. Valores de amonio, nitratos y fosfatos por tipo de cuerpo de agua para las temporadas de lluvias y secas. Cada letra diferente dentro de los graficos muestra diferencias significativas entre los valores. CSV=Cenotes sin vegetación, CCV=Cenotes con vegetación, PT=Pozas temporales y H=Humedales.

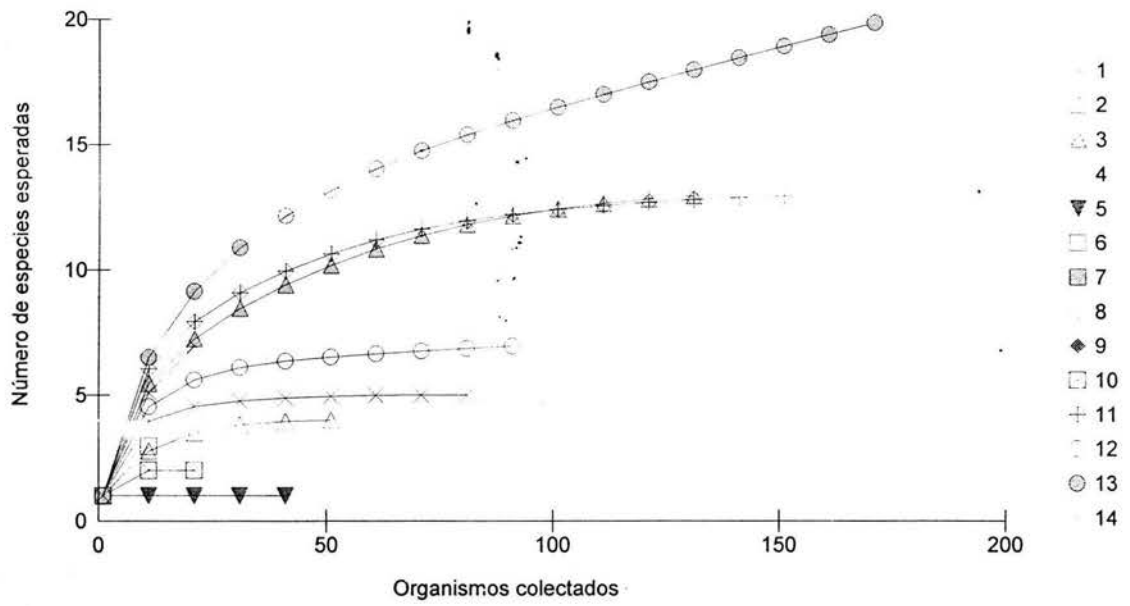


Fig. 6. Índices de rarefacción para los cuerpos de agua de la reserva de la Biosfera de Sian Ka'an.

Tabla 3. Especies encontradas y su distribución en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an

Familias	Especies	Cenotes con Vegetación			Cenotes sin Vegetación			Pozas temporales				Humedales			
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Characidae	<i>Astyanax fasciatus</i> Cuvier 1819			X			X				X	X	X	X	
	<i>Hyphessobrycon compressus</i> Meek 1904			X											
Pimelodidae	<i>Rhamdia guatemalensis</i> Günther 1864				X							X			
Rivulidae	<i>Rivulus tenuis</i> Meek 1904														X
Poeciliidae	<i>Poecilia orri</i> Fowler 1943		X			X						X		X	X
	<i>P. mexicana</i> Steindachner 1863												X	X	X
	<i>P. sphenops</i> Valenciennes 1846			X											
	<i>P. velifera</i> Regan 1914														
	<i>P. petenensis</i> Günther 1866														
	<i>Heterandria bimaculata</i> Heckel 1848						X								
	<i>Belonesox belizanus</i> Kner 1860			X										X	X
	<i>Gambusia puncticulata yucatanana</i> Regan 1914	X	X	X				X				X	X	X	X
	<i>G. sexradiata</i> Hubbs 1936						X		X		X				
	<i>Xiphophorus maculatus</i> Günther 1866											X			
<i>Xiphophorus variatus</i> Meek 1904											X				
Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon artifrons</i> Hubbs 1936													X	X
	<i>C. variegatus</i> Hubbs 1936													X	
	<i>Floridichthys polyommus</i> Hubbs 1936													X	
	<i>Garmanella pulchra</i> Hubbs 1936													X	X
Synbranchidae	<i>Ophisternon aenigmaticum</i> Rosen & Greenwood 1976			X				X			X		X		
Cichlidae	<i>Cichlasoma salvini</i> Günther 1862			X					X			X	X	X	
	<i>C. urophthalmus</i> Günther 1862			X								X	X		
	<i>Parachromis friedrichsthalii</i> Heckel 1840			X	X						X	X			
	<i>Amphilophus robertsoni</i> Regan 1905										X				
	<i>Torichthys aureus</i> Günther 1862	X	X	X	X						X		X		
	<i>T. meeki</i> Brind 1918	X	X	X							X	X			
	<i>T. affinis</i> Günther 1862	X		X							X		X		
	<i>Petenia splendida</i> Günther 1862			X											
	<i>Archocentrus spilurus</i> Günther 1862	X													
<i>A. octofasciatus</i> Regan 1903			X								X	X	X	X	

En total se colectaron 1894 peces en los 14 cuerpos de agua. La especie más frecuente para los cuerpos de agua de la reserva fue *Gambusia puncticulata yucatanana*, registrándose en 8 de los 14 cuerpos de agua trabajados, es decir en el 57.14%. Otras especies frecuentes fueron *G. sexradiata* y *Astyanax fasciatus*, encontrándose en 6 cuerpos de agua. *G. puncticulata yucatanana* fue la especie más abundante para la temporada de lluvias y la de secas con una abundancia relativa del 28.29% (la abundancia relativa se obtiene dividiendo el número total de organismos entre 100 y su resultado se expresa en porcentajes), le siguió *Astyanax fasciatus* con el 12.78% y *Cichlasoma urophthalmus* con el 9.52% (Fig. 7 y 8). Las especies más abundantes pertenecen a las familias Poeciliidae, Cichlidae y Characidae (tabla 4), cabe mencionar que los datos para obtener frecuencia y abundancia relativa solo fueron los de los peces capturados en las nasas. Estos resultados difieren con los de Maya (1998) ya que en su trabajo, la familia más abundante fue la Cyprinodontidae.

La familia que tiene la mayor biomasa es la Synbranchidae con el 56.52% de la biomasa total, le sigue la familia Pimelodidae con un 22.04% y en tercer lugar se encuentra la familia Cichlidae con el 11.12%. La familia con el valor de biomasa mas pobre fue la Rivulidae (tabla 4).

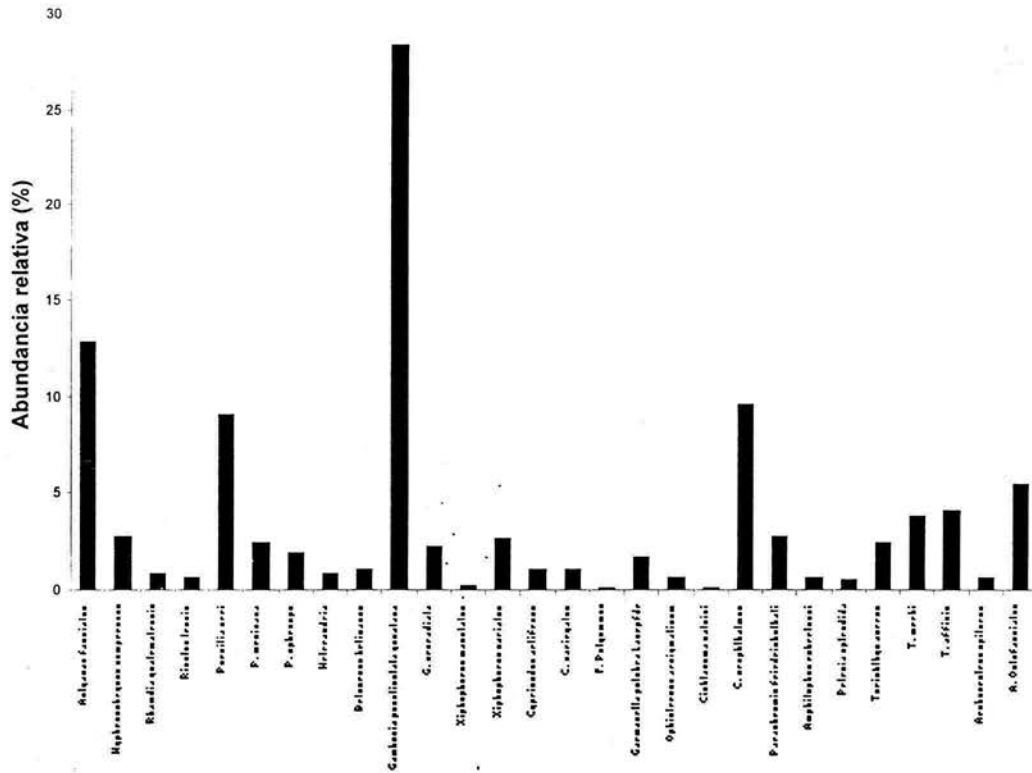


Fig. 7. Porcentajes de la abundancia por especie en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an.

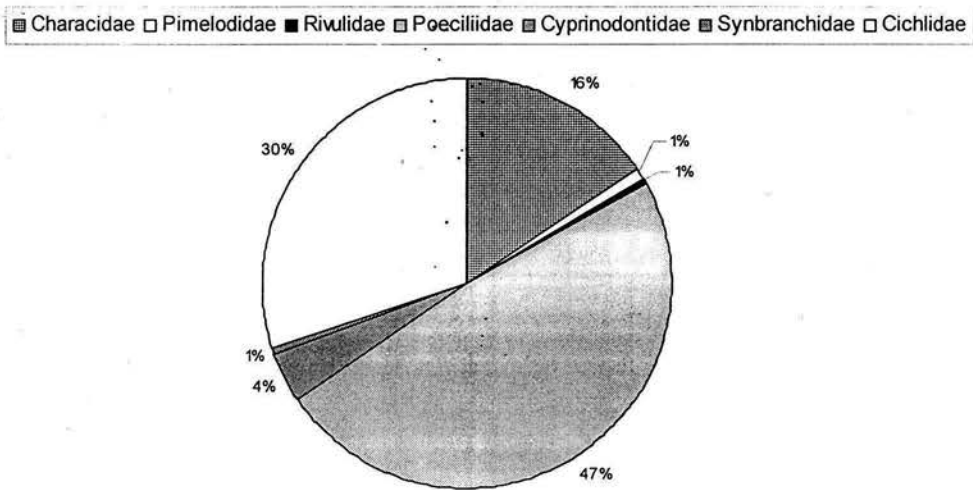


Fig. 8. Porcentajes de la abundancia por familias en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an.

Tabla 4. Abundancia relativa de especies y familias en los cuerpos de agua de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an

Familia	Especies	Abundancia relativa (%) Especies	Abundancia relativa (%) familias	Biomasa % familias
Characidae	<i>Astyanax fasciatus</i>	12.78	15.51	5.20921986
	<i>Hyphessobrycon compressus</i>	2.72		
Pimelodidae	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	0.81	0.81	22.0425532
Rivulidae	<i>Rivulus tenuis</i>	0.68	0.68	0.17730496
Poeciliidae	<i>Poecilia orri</i>	8.97	48.43	4.71631206
	<i>P. mexicana</i>	2.44		
	<i>P. sphenops</i>	1.9		
	<i>Heterandria bimaculata</i>	0.81		
	<i>Belonesox belizanus</i>	1.08		
	<i>Gambusia puncticulata yucatanana</i>	28.29		
	<i>G. sexradiata</i>	2.17		
	<i>Xiphophorus maculatus</i>	0.19		
	<i>Xiphophorus variatus</i>	2.58		
	Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon artifrons</i>		
<i>C. variegatus</i>		1.08		
<i>F. Polyommus</i>		0.13		
<i>Garmanella pulchra</i>		1.63		
Synbranchidae	<i>Ophisternon aenigmaticum</i>	0.68	0.68	56.5212766
Cichlidae	<i>Cichlasoma salvini</i>	0.13	29.83	11.1241135
	<i>C. urophthalmus</i>	9.52		
	<i>Parachromis friedrichsthalii</i>	2.72		
	<i>Amphilophus robertsoni</i>	0.6		
	<i>Petenia splendida</i>	0.5		
	<i>Torichthys aureus</i>	2.44		
	<i>T. meeki</i>	3.8		
	<i>T. affinis</i>	4.08		
	<i>Archocentrus spilurus</i>	0.6		
	<i>A. octofasciatus</i>	5.44		

Los sistemas con una mayor diversidad y riqueza específica fueron los humedales. Las pozas temporales fueron las menos diversas y las menos ricas dentro de la reserva, seguidos de los cenotes sin vegetación (tabla 5).

Cuerpo de Agua	Tipo de Cuerpo de Agua	Valor de Alpha-Fisher	Riqueza (# especies)
1	CCV	1.49	5
2		1.32	4
3		3.89	14
4	CSV	2.75	3
5		0.42	1
6	Pozas Temporales	1.34	3
7		1.12	2
8		0.62	1
9		0.63	1
10	Humedales	0.81	2
11		3.64	13
12		2.00	8
13		6.07	21
14		3.42	8

Si se observa la figura 9, se puede observar que existe una relación entre los cuerpos de agua con respecto a su riqueza y a su diversidad, siendo similares. En ambos casos, los humedales y los cenotes con vegetación son los sistemas con los valores más altos mientras que las pozas temporales son los que tienen los valores más pobres.

Los valores de diversidad no presentaron una correlación positiva clara con los niveles de turbidez y salinidad, aunque existe una ligera tendencia a aumentar conforme aumentan las variables. Aún cuando algunos sistemas podrían ser considerados como poco habitables (niveles de oxígeno disuelto bajos y concentraciones de amonio que se considerarían tóxicas) la diversidad tampoco está correlacionada positiva o negativamente con ninguna de las demás variables fisicoquímicas (Fig. 10).

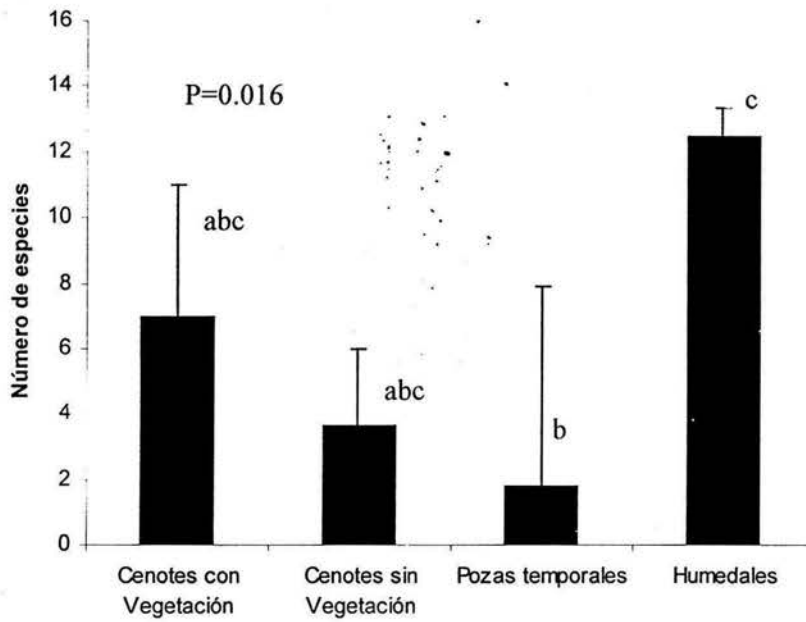
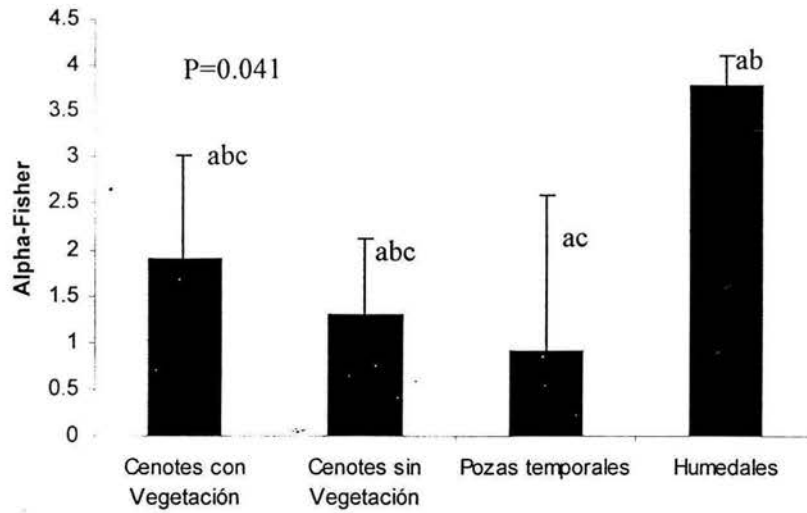


Fig. 9. Valores de diversidad y riqueza para los distintos tipos de cuerpos de agua de la reserva de la biosfera de Sian Ka'an.

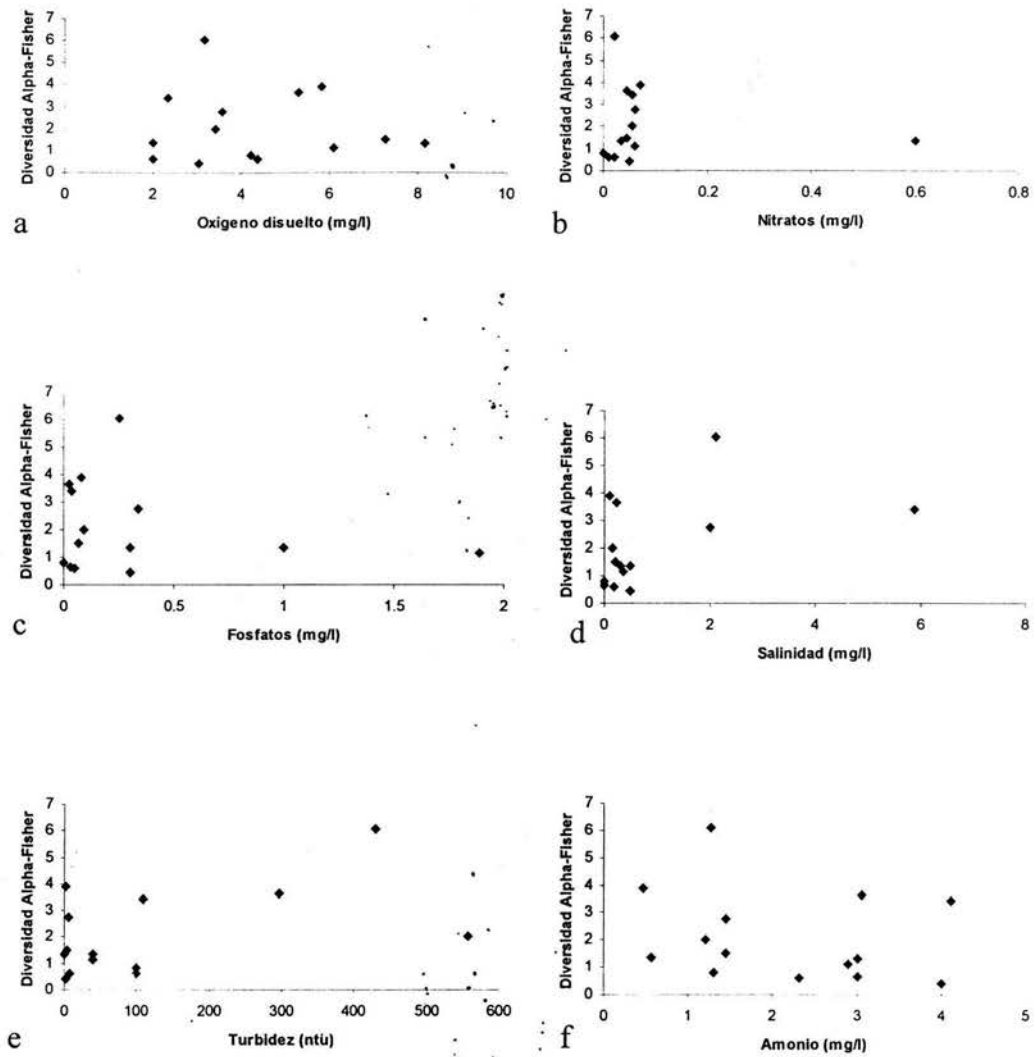


Fig. 10. Graficas de los valores de diversidad de Alpha-Fisher contra variables fisicoquímicas básicas (a. oxígeno disuelto, b. nitratos, c. fosfatos, d. salinidad, e. Turbidez y f. amonio).

La riqueza se comportó de manera similar a la diversidad, en los valores de riqueza (número de especies presentes) los cambios y los valores extremos en las variables físicas y químicas como el amonio y la turbidez fueron un poco más claros. En lugares con valores de oxígeno disuelto elevados se encuentra un mayor número de especies, aunque no es muy grande la diferencia contra los demás cuerpos de agua (Fig. 11).

Existe una temporalidad en las tallas de los poecilidos y ciclidos. Esta temporalidad sugiere una relación inversa entre las tallas de ambas familias. Cuando los poecilidos presentan sus tallas más pequeñas, los ciclidos presentan sus tallas más grandes y viceversa. Entre las demás familias no se presentan relaciones de este tipo, sus tallas son constantes a lo largo de las temporadas así como sus poblaciones y su presencia en las pozas (Fig. 12).

El índice de perturbación mostró que los cuerpos con menos condiciones favorables, posible efecto de esta perturbación por causas antropogénicas, son los que están más cercanos al poblado de Felipe Carrillo Puerto. También se observan valores de perturbación en los cuerpos de agua cercanos a la costa, posiblemente debidos a las mismas causas pero con el poblado de Punta Allen (Fig.13). Los cenotes con vegetación los que muestran valores mas altos, los humedales más cercanos a la costa, también tienen perturbación aunque en menor proporción, esto se debe a la importancia que puedan tener como fuente de alimentación a los pobladores ya que su influencia marina hace que tengan especies con alguna importancia económica.

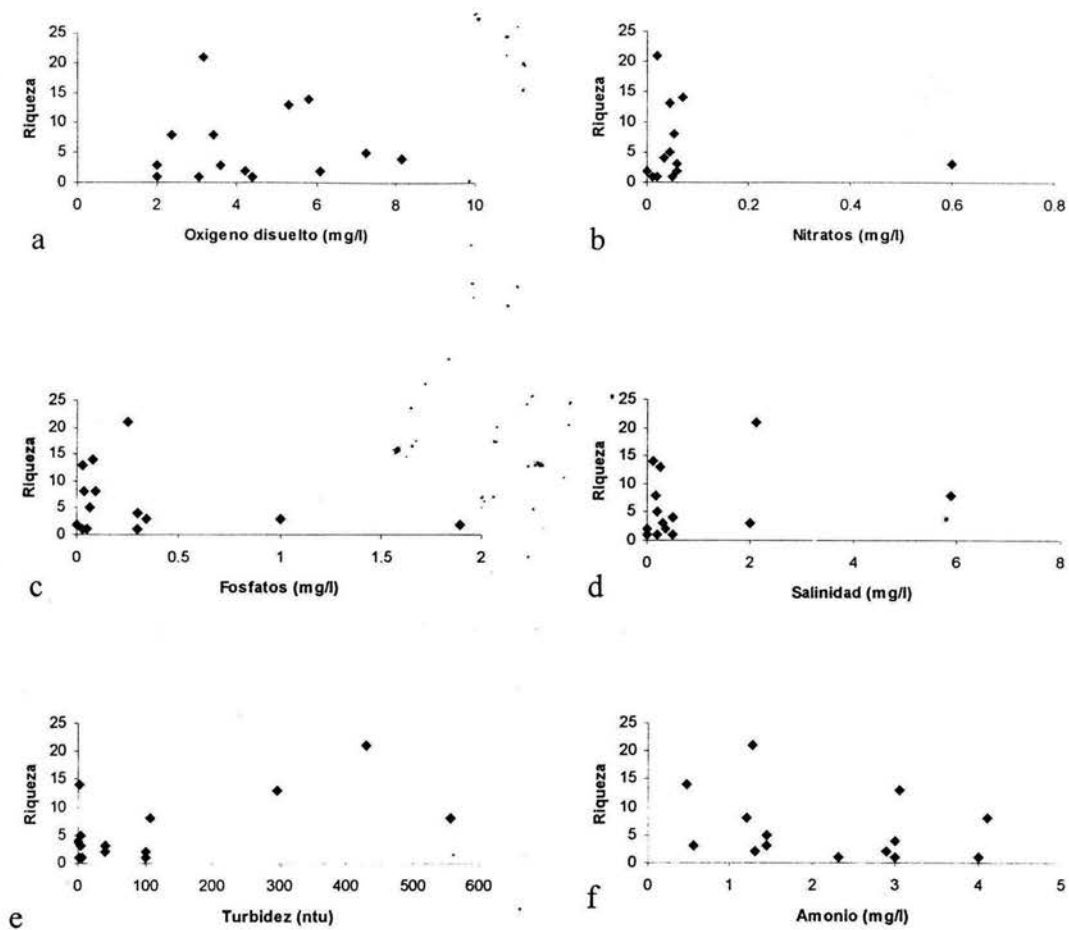


Fig. 11. Graficas de los valores de riqueza de especies contra variables fisicoquímicas básicas (a. oxígeno disuelto, b. nitratos, c. fosfatos, d. salinidad, e. turbidez y f. amonio).

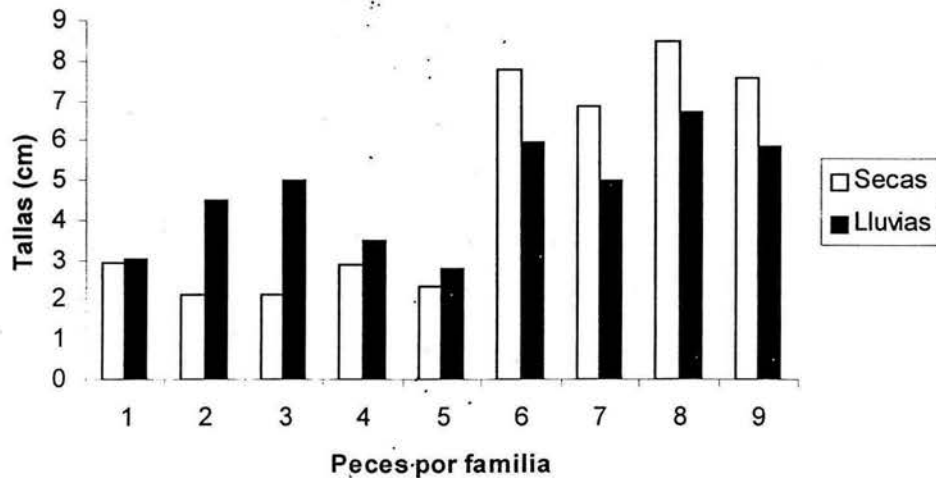


Fig. 12. Tallas de los organismos pertenecientes a las familias Poeciliidae (1-5) y Cichlidae (6-9) en las temporadas de lluvias y secas.

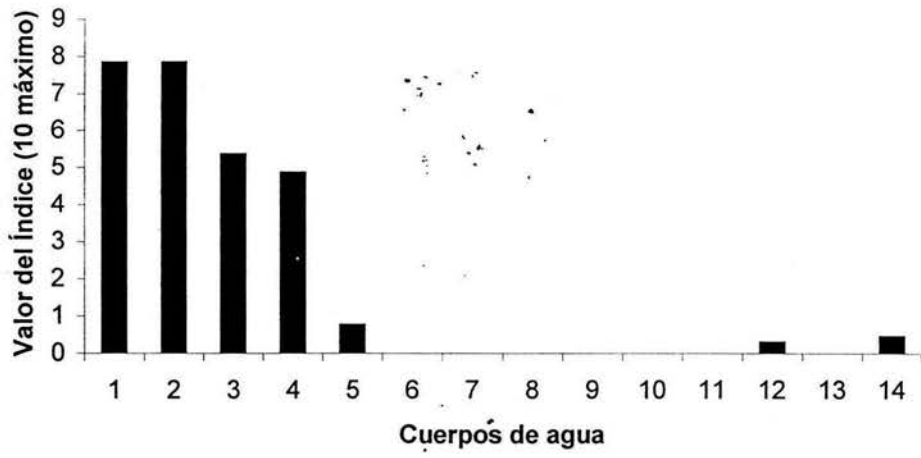


Fig. 13. Índice de perturbación para los cuerpos de agua de la reserva de la biósfera de Sian Ka'an.

DISCUSIÓN

Los humedales y las pozas temporales fueron los cuerpos de agua que más cambiaron en sus condiciones entre temporadas. Esto puede deberse a que estos sistemas están fuertemente sujetos a la temporalidad de la región, ya que su única fuente de agua son las lluvias propias de la región (Ortega-Mayagoitia et al., 2002; Loftus y Kushlan, 1987). Lo anterior podría sugerir que la cobertura vegetal también está sujeta a cambios debido a que el nivel de agua de los sistemas temporales disminuye considerablemente en la temporada de secas, lo que los vuelve más susceptibles a la desecación. Sin embargo, las características del suelo permiten que se conserve la humedad, la cual parece ser suficiente para que la cobertura vegetal no presente cambios evidentes entre temporadas (Dunson et al., 1997). Esta cobertura vegetal es de gran importancia para la supervivencia de algunas especies de peces, principalmente aquellas que dependen de las plantas para encontrar alimento y refugio contra sus depredadores (Jordan et al., 1997).

La cobertura vegetal no siempre afecta de manera positiva a los cuerpos de agua temporales, algunos sistemas como las pozas temporales, además de estar sujetas a la temporalidad de la zona, son más propensas a ser invadidas por la vegetación, de manera que la poca humedad retenida es absorbida por las plantas durante la temporada de secas. Esto hace que estos sistemas algunas veces sean colonizados totalmente por la vegetación y no vuelven a acumular volúmenes de agua suficientes para la sobrevivencia de los peces. Otra probabilidad es que las pozas temporales sean en realidad las entradas a pequeñas cuevas más profundas y por esto retengan humedad (Pearse et al., 1936).

Contrario a lo que sucedió en los humedales y en las pozas temporales, los cenotes con y sin vegetación, presentaron condiciones uniformes durante el año. Cabe mencionar que los cenotes son cuerpos de agua profundos que aunque pueden estar influenciados por las lluvias, no dependen por completo de la temporalidad de la zona, ya que su aporte de agua es constante durante todo el año (Pearse, et al., 1936; Lopez-Ornat, 1983). Así, variables como la temperatura y la salinidad no presentaron variaciones entre temporadas, sin

embargo, existieron algunas variables que sí presentaron cambios como son el oxígeno disuelto, pH y la concentración de nutrientes en el agua.

Una de las variables que más cambió tanto en los humedales como en cenotes fue el oxígeno disuelto. Esta variable es de las que más influencia tienen para la sobrevivencia de los peces. El oxígeno disuelto tendió a valores más bajos en la temporada de secas. Esto puede deberse a que en esta temporada el nivel del agua es menor y por lo tanto, la masa de agua del sistema depende más de la temperatura ambiental, que a su vez aumenta drásticamente durante el día. Al ser un gas, el oxígeno disuelto está ligado a la temperatura del agua: entre mayor sea ésta, el oxígeno se escapará con mayor facilidad a la atmósfera reduciendo su concentración en el líquido. Además, en los humedales los peces quedan restringidos en pequeñas pozas (como es el caso del cuerpo de agua 11), ocasionando que el oxígeno restante sea consumido más rápidamente. En el caso de los cenotes con vegetación el comportamiento de la concentración de oxígeno en el agua fue homogénea durante las temporadas. Contrario a esto, en los cenotes sin vegetación (como los cuerpos de agua 4 y 5) los niveles de oxígeno disuelto disminuyeron su concentración en más de 3 ppm. Este comportamiento aparentemente es común en este tipo de cenotes, puesto que otros dos estudios independientes encontraron niveles de oxígeno parecidos en otros cenotes del sureste mexicano (Fabry, 2001; Bakker y Jong, 2001). Estos bajos niveles de oxígeno se dan en los cenotes más pequeños, en donde el nivel del agua se reduce significativamente, generando un fenómeno parecido a lo que sucede en humedales. Además estos cenotes tienen una gran influencia de materia orgánica proveniente del sistema terrestre en época de secas, cuando las plantas temporales se secan y caen en los sistemas acuáticos, lo que puede generar sistemas anóxicos en algunos días de la temporada de secas. Esta explicación también es apoyada por los altos valores de turbidez que presentan en el primer metro de profundidad en este tipo de cenotes durante la época de secas, por ejemplo en el cuerpo de agua número 4.

La concentración de oxígeno disuelto no tuvo efectos claros en la diversidad o en el número de especies encontradas, esto es particularmente raro ya que el oxígeno disuelto es considerado una variable importante para la sobrevivencia de algunas especies (factor

limitante) (Magoulick, 2000). Sin embargo, las especies de la familia Poeciliidae aparentemente son más resistentes a las bajas concentraciones de oxígeno. En algunos cuerpos de agua con concentraciones inferiores a 4 ppm sólo se encontraron especies pertenecientes a esta familia. Incluso, en algunos casos donde el oxígeno es bajo como es el cenote Sta. Teresa (cuerpo de agua número 5) solo se presentó una sola especie la cual pertenece a la familia Poeciliidae.

Los nutrimentos también registraron cambios entre temporadas. En los humedales la concentración de amonio (NH_3) fue la más alta en la temporada de secas con valores de más de 2 mg/l^{-1} . El aumento en los niveles de amonio puede ser resultado de la materia orgánica en descomposición producto de la vegetación muerta (Wetzel, 1983; Loftus y Kushlan, 1987). En los cenotes también se registraron valores altos de amonio, estos valores pueden deberse, además de lo anterior a la influencia antropogénica. El cuerpo de agua número 3 (lago límite) fue el único cuerpo de agua fuera de la reserva que no presento niveles elevados de amonio (a pesar del elevado valor de perturbación). Dentro de la reserva, el cenote Sta. Teresa presentó una alta concentración de amonio, esto puede ser debido a la densidad poblacional de peces que presenta y la poca cantidad de agua que tiene en la temporada de secas. En la temporada de lluvias los humedales fueron los sistemas con la más elevada concentración de amonio, esto se debe probablemente a los altos niveles de materia orgánica que presentan estos tipos de cuerpos de agua, sobre todo en marisma y premarisma que son sistemas de manglar altamente productivos (Snedaker y Getter, 1985).

El amonio no presentó una relación clara con respecto a la diversidad y riqueza de peces. Los nitratos tampoco tienen una relación directa con el aumento de la diversidad y la riqueza de peces. También se puede observar una ligera tendencia a que en una alta concentración de nitratos se presente una baja concentración de amonio, por lo que los cuerpos de agua con una concentración de nitratos elevada pueden incluso no registrar amonio. Los nitratos son importantes porque son parte del ciclo en la cadena trófica, además son utilizables por microalgas y macrofitas que se convierten en alimento y refugio para los peces (Snedaker y Getter, 1985). Esto significa que en cuerpos de agua con valores de nitratos y fosfatos altos (eutróficos) la riqueza y la abundancia de las especies

posiblemente deberían ser mayor, ya que la disponibilidad de recursos (fito, zooplancton y perifiton) también sería alta (Wetzel, 1983). En Sian Ka'an, los cuerpos de agua pueden ser catalogados como oligotróficos, por lo que es de suponerse que el plancton no se encuentre en concentraciones altas. Esto genera que las especies de peces presentes en los cuerpos de agua de la reserva tengan que buscar una alternativa para su alimentación, por lo que se supone que el perifiton es la base de la cadena trófica en los humedales y cenotes de la reserva.

El pH tendió a valores más altos en la temporada de secas. Cuando los valores de pH son básicos, el amonio tiende a ser un compuesto tóxico. Los valores básicos en el pH se pueden deber a la naturaleza del sustrato, ya que es rico en carbonatos de calcio (Loftus y Kushlan, 1987). Algunas variables como la salinidad, no presentaron grandes cambios entre temporadas, aunque sí presentaron cambios notables entre los diferentes tipos de cuerpos de agua. Aunque la mayoría de los sistemas estudiados son de agua dulce, dos humedales, los más cercanos a la costa, presentan valores altos de salinidad. En estos sistemas, la variable permaneció constante a través del tiempo. Todos los cuerpos de agua profundos fueron dulceacuícolas, excepto el "lago límite" que presentó altos valores de salinidad a partir de los 2 metros de profundidad, lo que hace suponer que a pesar de que está muy distanciado de la costa, cuenta con influencia marina. Otro caso excepcional es el cenote "Sta. Teresa" el cual mostró un incremento en los valores de salinidad de casi 4 mg/l^{-1} . Este cuerpo de agua es el único cuerpo perenne que contó sólo con una especie de pez (de la familia Poeciliidae -*Poecilia orri*-) la cual es resistente valores más altos de salinidad y bajos de oxígeno disuelto (Meffe y Snelson, 1989, Schmitter-Soto, 1998).

La turbidez fue otra de las variables que presentó variaciones entre los diferentes tipos de cuerpos de agua. Los cuerpos de agua con valores más altos de turbidez, fueron los humedales con sustrato terroso. Contrario a otros estudios que sugieren que existe una relación negativa entre la turbidez y la diversidad de peces (Fabry, 2002; Bakker y Jong, 2001), los valores obtenidos no presentaron una correlación significativa entre estas variables, e incluso, la tendencia fue positiva. Es posible que la diferencia en interpretación de la información se deba a un error de muestreo generado a partir del número bajo de

especie colectados en los estudios anteriores. Por un lado, Fabry solo colectó 13 especies para tres zonas del sureste mexicano (incluyendo Sian Ka'an) y Bakker y Jong solo colectaron 30 especies para las mismas zonas. En este trabajo se colectaron 30 especies solo para Sian Ka'an. La mayor parte de las especies colectadas estuvieron en humedales que son aquellos que presentan la mayor turbidez de todos los sistemas. Una mayor turbidez podría sugerir en principio una alta productividad primaria o una suspensión de sólidos provenientes del suelo, cualquiera de las dos posibilidades implicaría una baja riqueza y abundancia de las especies debido a que la poca luz impediría el crecimiento de macrofitas sumergidas y emergentes (Scheffer et al., 1993).

Otra posible explicación es que se colectó en un humedal que se llena por influencia de una laguna costera, lo que puede estar aportando una mayor diversidad al sistema incluyendo especies salobres como es el caso de algunos cyprinodontidos (*Cyprinodon artifrons*, *C. variegatus* y *Floridichthys polyommus*). Para concluir con la parte descriptiva, se puede decir que cuerpos de agua someros (humedales y pozas temporales) fueron los sistemas que más cambiaron en sus condiciones entre temporadas, confirmando así que son sistemas dinámicos (Ortega-Mayagoitia et al., 2002; Loftus y Kushlan, 1987), mientras que los cuerpos de agua profundos como los cenotes, mantienen sus condiciones más estables entre temporadas (Pearse, et al., 1936; Lopez-Oriat, 1983). Sin embargo existen algunas diferencias entre los cenotes con y sin vegetación. Estas diferencias son debidas a que los cenotes con vegetación o viejos cenotes no tienen un flujo constante de agua en el fondo y por esta razón se comportan mas como un lago. Esto implica que los cenotes con vegetación están estratificados y tienen un periodo de mezcla. En cambio, los cenotes sin vegetación si tienen una corriente asociada, lo que hace que la temperatura de su columna de agua sea más estable y que no presenten una marcada estratificación (Schmitter-Soto, 2002).

A lo largo del trabajo se registró un total de 30 especies de peces para reserva de la biósfera de Sian ka'an, contrastando con trabajos anteriores en la zona los cuales mencionan que la riqueza es menor. En trabajos hechos durante el 2002 se registraron solo 30 especies en total para dos reservas en Quintana Roo (Maya, 1998; Fabry, 2002; Bakker y Jong, 2002).

Los resultados obtenidos por el índice de rarefacción sugieren que no hay muchas más especies para la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, por lo que los muestreos realizados fueron representativos del ensamble de peces de la reserva.

Los cuerpos de agua que presentaron una mayor diversidad fueron los humedales, a pesar de los altos niveles de amonio y los elevados valores de turbidez. En estudios anteriores y mencionados, se advierte que la turbidez es un factor limitante para la diversidad, sin embargo, los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que la turbidez no limita la presencia de especies ni su abundancia en un cuerpo de agua. Al contrario, cuando la turbidez (la cual es causada no siempre por sedimento sino que puede ser ocasionada por el perifiton) es alta, la diversidad y la riqueza tienden a aumentar ligeramente. Pero esto no se debe a que la turbidez sea un factor que genere diversidad o riqueza de especies, al contrario, se ha demostrado que la turbidez hace que los organismos de un cuerpo de agua principalmente los peces presenten desde incrementos en su respiración y reducción en la reproducción hasta la muerte (arriba de las 1000 ntu) (Wisconsin University, 2003). Esto hace suponer que el aumento de la diversidad en este tipo de sistemas se deba más a la relación con el área ya que los humedales son cuerpos de agua de grandes extensiones.

Otra posible explicación aunque relacionada con lo anterior puede ser que la diversidad entre cuerpos de agua que se comunican superficialmente (grandes extensiones de terrenos inundables) debe de ser más alta que en aquellos que están aislados como los cenotes con o sin vegetación (Taylor, 1997 y Snoodgrass et al., 1996). Esto concuerda con los resultados obtenidos por Bakker y Jong (2002), los cuales observaron que la diversidad se incrementa con el área de los cuerpos de agua. Sin embargo, los cuerpos de agua más grandes que trabajaron no fueron humedales, sino cenotes con vegetación con niveles de transparencia muy altos. Los humedales fueron los cuerpos de agua más ricos y los que presentaron una mayor cantidad de especies restringidas.

En sistemas que tienen grandes dimensiones, existe una relación positiva entre el tamaño del sistema y la abundancia local de las especies (Johnson, 1998), esto significa que mientras más grande sea el sistema, este puede albergar un mayor número de especies

(relación especie-área). Además, al ser sistemas dinámicos, los humedales pueden tener una mayor diversidad de hábitats (parches) y por lo tanto existe una mayor probabilidad de encontrar especies asociadas a estos, lo que sugiere que mientras más grande y dinámico sea un sistema su diversidad será también mayor (Johnson, 1998; Bellwood y Hughes, 2001). Los cuerpos de agua son sistemas bien definidos en cuanto sus límites físicos, sin embargo, en cuerpos de agua muy grandes como los humedales existe una amplia variedad de hábitats que son el resultado de la variación en las condiciones y la disponibilidad de los recursos. Así, los humedales se pueden considerar como un conjunto de regiones heterogéneas (*parches*) dentro de una matriz que se inunda en una época del año (Snodgrass et al., 1996; Ricklefs y Miller, 1999; Schlosser and Kallemeyn, 2000). Debe considerarse a cada humedal como un sistema dividido en pequeñas regiones con características individuales bien definidas pero como una sola comunidad, ya que aunque los parches puedan tener límites ecológicos bien definidos, los organismos son capaces de cruzar de un parche a otro, por lo que las poblaciones no están perfectamente delimitadas y cada parche puede ser considerado como un punto en el espacio donde convergen algunas especies de la comunidad (Ricklefs, 2004).

Es posible que en cada parche pueda existir una composición diferente de las especies de peces debido a los cambios en la estructura vegetal, la cual está íntimamente ligada a la disponibilidad de recursos de estos organismos (Jean, 1997). En consecuencia, es posible que la estructura de la comunidad de peces de un humedal (diversidad, abundancia, riqueza, estructura trófica) sea diferente dentro de cada parche (Chesson and Huntley, 1997 y Rojo et al., 2000). Esto significa que cada parche tiene su propia riqueza y que dependiendo de las diferencias entre los parches, la riqueza del humedal puede ser desde la misma que hay en los parches hasta varias veces más alta si las condiciones dentro de cada parche son lo suficientemente diferentes para establecer límites ecológicos o físicos bien definidos (Arita y Rodríguez, 2001).

Por otra parte, la diversidad no se relacionó con factores como nutrientes, oxígeno disuelto ó salinidad. Esto puede deberse a que los ensambles de peces pueden estar asociados a fuentes de alimento permanentes (como el perifiton) mas que a condiciones

abióticas favorables y a que estas variables no son limitantes. Esto puede deberse a que las condiciones tan cambiantes dentro de los cuerpos de agua hagan a los peces más resistentes o que estos adopten estrategias más convenientes para enfrentar dichos cambios. Se ha observado que la estructura de la comunidad de peces en cuerpos de agua con regímenes hídricos muy marcados se puede asociar más a factores históricos que a las condiciones que existen en los sistemas (Magoulik, 2000).

La diversidad no fue diferente entre temporadas. En la temporada de lluvias la diversidad es alta en los humedales y durante la temporada de secas la diversidad se concentra en los cenotes. Es probable que existan más cenotes en la reserva y que estos sean las fuentes para la colonización de los humedales en la temporada de lluvias (Kobza, et al., 2004). Las diferencias en la diversidad, también pueden ser explicadas desde el punto de vista de la red trófica. Durante el trabajo se observó que el zooplancton es poco abundante en los cuerpos de agua de la reserva, así que no hay mucho alimento para las especies zooplanctívoras como las pertenecientes a las familias Poeciliidae y Characidae. El perifiton, el cual se conforma por algas (clorofíceas, cantofíceas, crisofíceas y charofíceas) que viven en mutualismo con cianobacterias, es una importante fuente de alimento para los peces cuando no existe una alta producción de fito y zooplancton. Peces de todas las familias se pueden alimentar de perifiton cuando la densidad de sus presas es muy baja (Meffe y Snelson, 1989; Azim et al., 2003). El perifiton no está presente en los cenotes en la misma proporción que para los humedales, encontrándose solo en las orillas de los cenotes con vegetación. Esto hace que los cuerpos de agua ricos en perifiton sean más diversos, ya que pueden mantener un ensamble más grande (Bernot y Turner, 2001).

Los poecílidos fueron la familia mejor representada en cuanto a número de especies y número de organismos, esto puede deberse a que resisten las condiciones adversas mejor que los peces pertenecientes a otras familias encontrándose incluso en hábitats tan adversos como el desierto o ríos de aguas rápidas y turbulentas, por lo que no es raro que sobresalgan en abundancia en comparación con los demás (Meffe y Snelson, 1989). Además, es posible la plasticidad fenotípica de esta familia pueda conferirles características especiales para adaptarse a las condiciones cambiantes y por lo tanto ser mejor

competidores. Dentro de los cuerpos de agua de la reserva, los poecilidos estuvieron mejor representados en cuerpos de agua someros que en los cenotes, esto se debe a que esta familia de peces prefiere este tipo de sistemas o las orillas, ya que aquí abundan el alimento y el refugio contra sus depredadores, por otra parte, los ciclidos también estuvieron presentes en los mismos sistemas, por lo que se puede inferir que estas dos familias están muy relacionadas. Esto apoya la teoría de que los poecilidos sean la base de la alimentación de los ciclidos en alguna parte de su ciclo de vida, como ocurre en general con la mayoría de los géneros pertenecientes a esta familia en otros sistemas (Reznick y Miles, 1989). El porcentaje tan alto que tienen los poecilidos los puede colocar como presas para las demás familias encontradas, ya que con excepción de los cyprinodóntidos y los rivúlidos todas se pueden considerar ictiófagas, principalmente las familias Cichlidae, Characidae, Pimelodidae y Synbranchidae (Schmitter-Soto, 1998).

En sistemas temporales de agua dulce se ha observado que cuando llega la temporada de secas, los peces se refugian en pequeñas pozas, las cuales no llegan a secarse completamente. Esto parece ser el caso de Sian Ka'an en donde los humedales durante la temporada de secas solo conservan la suficiente humedad que evita que las plantas se mueran. En estas pequeñas pozas la calidad del agua no es la óptima para la supervivencia de los peces, ya que las densidades poblacionales en estos cuerpos de agua son muy grandes y la disponibilidad de recursos tales como alimento y oxígeno no es muy grande. Los peces de la familia Poeciliidae pueden soportar estas condiciones por mucho tiempo y tal vez así es como pueden estar presentes en todos los cuerpos de agua dulce de la región (Meffe y Snelson, 1989). Por sus características los poecilidos podrían ser considerados como especies pioneras dentro de la dinámica de los humedales, esto es debido a que los poecilidos pueden soportar las características que imperan en estos sistemas en la temporada de secas. Se ha observado que en sistemas temporales los poecilidos son de las pocas especies que sobreviven en períodos largos de sequía (Kobza et al., 2004). Entre las diferentes familias de peces registradas en los cuerpos de agua de la reserva se presentó una relación de tallas inversa se para las familias Poeciliidae y Cichlidae. Mientras que los ciclidos son más grandes en lluvias, los poecilidos son más grandes en secas. Es posible que esto se deba a un desfaseamiento en los ciclos de vida. Mientras que los poecilidos son

pequeños y se encuentran en una fase de alimentación y crecimiento, los ciclidos aprovechan para depredarlos y entonces, al contar con mas alimento incrementan en sus tallas, esto esta relacionado a que en lluvias al haber más vegetación, los poecilidos pueden estar en una etapa reproductiva. En la temporada de secas al ser mas extremas las condiciones, los poecilidos son más numerosos y pueden aprovechar mejor los recursos, esto conlleva a que los poecilidos incrementen en talla y maduren rápidamente, así, cuando llega la temporada de lluvias están en condiciones favorables para su reproducción (Loftus y Kushlan, 1987).

Los poecilidos son la única familia de peces que se encuentra presente en todos los cuerpos de agua de la reserva de la biósfera de Sian Ka'an. Los poecilidos estuvieron presentes aún cuando las condiciones se mostraron adversas y los recursos no fueron abundantes. Si bien está documentado que los poecilidos prefieren cuerpos de agua con vegetación abundante, en la reserva de la Biosfera de Sian Ka'an se les encontró no solo en humedales y cenotes con vegetación, si no que fueron la única familia presente en las pozas temporales donde la vegetación es escasa o inexistente, aunque esto no quiera decir que los poecilidos prefieren este tipo de cuerpos de agua, si no que son la única familia de peces capaz de colonizar estos sistemas y tal vez de modificar las condiciones para su posible ocupación posterior por otras familias que necesiten de condiciones más estables y menos estresantes (Meffe y Snelson, 1989).

En resumen, los poecilidos en Sian Ka'an se distribuyen en todos los cuerpos de agua de la reserva y en grandes abundancias, sobre todo los pertenecientes al género *Gambusia*, su mayor número y diversidad se presenta en los humedales por lo que se refleja su preferencia por cuerpos de agua someros y con una vegetación abundante, ya que les provee de refugio y alimento. Es probable que existan pequeñas pozas perennes en las cuales los peces pertenecientes a esta familia se resguarden durante la temporada de secas para así poder colonizar los sistemas cuando comience la temporada de lluvias. Su gran abundancia y diversidad los convierten en presas para peces de mayor tamaño como pueden ser los pertenecientes a las familias Cichlidae y Synbranchidae. A futuro puede ser una buena opción estudiar las relaciones tróficas de la familia Poeciliidae con las otras familias

de peces presentes en la reserva con la finalidad de corroborar este último punto, además de tratar de observar los patrones de colonización de los humedales cuando apenas comienza la temporada de lluvias.

CONCLUSIONES

- La diversidad y riqueza de peces no está claramente afectada por ningún factor físico o químico, aunque muestra tendencias positivas con el aumento de la turbidez.
- La familia más abundante y mejor representada dentro de la reserva, fue la familia Poeciliidae.
- Los ensambles de peces siempre están conformados de por lo menos una especie perteneciente a la familia Poeciliidae.
- Los humedales son los cuerpos de agua más ricos y más diversos dentro de la reserva.
- La diversidad y la riqueza de peces son mas altas dentro de la reserva que en la zona de amortiguamiento.

LITERATURA CITADA

- ALLEN, T. F. H., & T. B. STARR. 1982. Hierarchy. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. En: Schlosser, I. J., & L. W. Kallemeyn. 2000. Spatial variation in fish assemblages across a beaver – influenced successional landscape. *Ecology*, 80: 1371-1382.
- ANGERMEIER, P. L. & M. R. WINSTON. 1998. Local vs. regional influences on local diversity in stream fish communities of Virginia. *Ecology*, 79: 911-927.
- ARITA, H. T. Y P. RODRIGUEZ. 2001. Ecología geográfica y macroecología. pags 63-80. en: Llorente, B. J. y J. J. Morrone (ed). 2001. Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. CONABIO. México.
- AZIM, M. E., M. J. VERDEGEM, I. MANTINGH, A. A. VAN DAM & M. M. BEVERIDGE. 2003. Ingestion and utilization of periphyton grown on artificial substrates by Nile Tilapia, *Oreochromis niloticus* L. *Aquaculture Research* 34: 85-92.
- BABER, M. J., D. L. CHILDERS, K. J. BABBITT & D. H. ANDERSON. 2002. Controls on fish distribution and abundance in temporary wetlands. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59: 1441-1450.
- BAKKER, W. & P. JONG. 2001. Fishes in tropical fresh water bodies in the Yucatan Peninsula, Mexico. Report practical training water quality management and aquatic ecology. Wageningen University, Environmental Sciences. 22 pp.
- BEGON, M., J. L. HARPER, & C. R. TOWNSEND. 1990. *Ecology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- BELLWOOD, D. R. & T. P. HUGHES. 2001. Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. *science*. 292: 1532-1534.
- BERNOT, R. J. & A. M. TURNER. 2001. Predator identity and trait-mediated indirect effects in a littoral food web. *Oecologia* 129:139-146.
- BLUEMENSCHINE, S. C., D.M. LODGE & J.R. HODGSON. 2000. Gradient of fish predation alters body size distributions of lake benthos. *Ecology* 81: 374-386.
- BREZONIK, P. L., J. R. EATON, T. M. FROST, P. GARRISON, T. K. KRATZ, C. E. MACH, J. H. MCCORMIK, J. A. PERRY, W. J. ROSE, C. J. SAMPSON, B. C. L. SHELLEY, W. A. SWENSON & K. E. WEBSTER. 1993. Experimental acidification of Little Rock Lake, Wisconsin: chemical and biological changes over the pH range 6.1 to 4.7. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 1101-1121.

- CASTRO-AGUIRRE, J.L. 1978. Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México, con aspectos zoogeográficos y ecológicos. Depto. De Pesca, México. pp. 298.
- CASTRO-AGUIRRE, J.L., H.S. ESPINOSA Y J.J. SCHMITTER-SOTO. 1999. Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México. Limusa. México. pp. 711.
- CHESSON, P., & N. HUNTLEY. 1997. The role of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *American Naturalist* 150: 519-553.
- COMISIÓN NACIONAL PARA EL USO Y CONOCIMIENTO DE LA BIODIVERSIDAD, (CONABIO), 1998. Regiones hidrológicas prioritarias para la conservación. CONABIO.
- CONDIT, R., S.P. HUBELL & J.B. LAFRANKIE. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *J. Ecol.* 84, 549-562.
- COSTA, W. J. E. M. 1998. Phylogeny and Classification of the Cyprinodontiformes (Euteleostei: Atherinomorpha): A Reappraisal. In: MALABARBA L. R., R. E. REIS, R. P. VARI, Z. M. LUCENA & C. A. S. 1998. Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. Porto Alegre. Lucena (eds). Edipucrs. 603 p.p.
- DEANGELIS, D. L., W. F. LOFTUS, J. C. TREXLER & R. E. ULANOWICZ. 1997. Modeling fish dynamics in a hydrologically pulsed ecosystem. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery*. 6: 1-13.
- DUNSON, W. A., C. J. PARADISE & R. L. VAN FLEET. 1997. Patterns of water chemistry and fish occurrence in wetlands of hydric pine flatwoods. *J. Freshwater Ecol.* 12: 553-565.
- ESPINOSA P. H., T. GASPAR Y P. FUENTES. 1993. Listados Faunísticos de México: III. Los Peces Dulceacuícolas de México. Instituto de Biología U.N.A.M.
- FABRY, K. 2001. Fish diversity in cenotes, aguadas and lakes on the Yucatan Peninsula, Mexico. MSc. thesis. Wageningen University, Aquatic Ecology. 43 pp.
- FISHER, R.A., A.S. CORBET & C.B. WILLIAMS. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 12, 42-58.
- GAMBOA-PÉREZ, H., 1992. Peces continentales de Quintana Roo. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. En: I.N.E y SEMARNAP, 1996. Programa de manejo para la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an. Instituto Nacional de Ecología y Secretaría del Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca.

- GREENFIELD, D.W. & J. E. THOMERSON. 1997. Fishes of the continental waters of Belize. University Press of Florida, Gainesville, Florida. 311 pp.
- HARRINGTON, R. W., & E. S. HARRINGTON. 1961. Food selection among fishes invading a high subtropical salt marsh from onset of flooding through the progress of mosquito brood. *Ecology*. 42(4) : 646-56.
- JOHNSON, C.N. 1998. Species extinction and the relationship between distribution and abundance. *Nature*. 394: 272-274.
- JORDAN, F., S. COYNE & C. TREXLER. 1997. Sampling fishes in vegetated habitats: effects of habitat structure on sampling characteristics of the 1-m² throw trap. *Transaction of the American Fisheries Society*. 126: 1012-1020.
- KOBZA, R.M., J.C. TREXLER, W.F. LOFTUS & S.A. PERRY. 2004. Community structure of fishes inhabiting aquatic refuges in a threatened Karst wetland and its implications for ecosystem management. *Biological Conservation*. 116: 153-165.
- KREBS, C.J. 1999. *Ecological methodology*. 2nd Edition. New York: Harper & Row.
- LILEY, NR, STACEY NE. 1983. Hormones, pheromones and reproductive behavior in fish. In: *Fish Physiology*, Vol IX B (HOAR WS, RANDALL DJ, DONALDSON EM, eds). New York Academic Press. 1-63.
- LOFTUS, W.F. & A.M. EKLUND. 1994. Long-term dynamics on an Everglades fish community. Pp. 461-483. in DAVIS, S. & J.C. OGDEN (eds). *Everglades: The System and its restoration*. St. Lucie Press, Delray Beach. Florida. USA.
- LOFTUS, W. F. & KUSHLAN J. A. 1987. Freshwater fishes of southern Florida. *Bull. Florida State Mus. Biol. Sci.* 31: 1-344. En: BABER M. J., D. L. CHILDERS, K. J. BABBITT & D. H. ANDERSON. 2002. Controls on fish distribution and abundance in temporary wetlands. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59: 1441-1450.
- LOPEZ-ORNAT, A. 1983. Localización y Medio Físico, pp. 21-49. En: A. CAREAGA (ed.) *Sian Ka'an. Estudios preliminares de una zona en Quintana Roo propuesta como reserva de la biosfera*. CIQRO-SEDUE.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press. Princeton, N.J.
- MAGOULICK, D. D. 2000. Spatial and temporal variation in fish assemblages of drying stream pools: The role of abiotic and biotic factors. *Aquatic Ecology*. 34: 29-41.
- MAGURRAN, E. A. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell publishing. p.p.256.

- MCALEECE, N. 1997. BioDiversity Professional Beta Release 1. The Natural History Museum. London U. K.
- MAYA M. F. 1998. Distribución y abundancia de peces continentales en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo. Tesis Profesional Biología. Universidad Michoacana de San Nicolas de Hidalgo. 54 pp.
- MEFFE, G. K. Y F. F. SNELSON, JR., 1989. Ecology and evolution of livebearing fishes (*Poeciliidae*). Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 453 p.
- MEFFE, G. K., D. A. HENDRICKSON, W. L. MINCKLEY, & J. N. RINNE. 1983. Factors resulting in the decline of the endangered sonoran topminnow *Poeciliopsis occidentalis* (Atheriformes: Poeciliidae) in the United States. *Biological Conservation* 25: 135-159.
- MILLER, R. R. 1966. Geographical distribution of central american freshwater fishes. *COPEIA*, 4: 773-802.
- MILLER, R.R. & M.L. SMITH. 1986. Origin and geography of the fishes of central Mexico. In Hocutt, C.H. & E.O. Wiley. Zoogeography of North American fresh water fishes. Jhon Wiley & Sons, New York. P. 491-517.
- MURRAY, A. 2001. The fossil record and biogeography of the Cichlidae (Actinopterygii: Labrodei) *Biological Journal of the Linnean Society*. 74: 517-532.
- NAVEH, Z. & A. S. LIEBERMAN. 1984. Landscape ecology: Theory and application. Springer – Verlag. New York, New York, USA. En: SCHLOSSER, I. J., & L. W. KALLEMEYN. 2000. Spatial variation in fish assemblages across a beaver – influenced successional landscape. *Ecology*, 80: 1371-1382.
- NEWCOMBE, C.P. & J.O.T. JENSEN. 1996. Channel suspended sediment and fisheries: a synthesis for quantitative assesment of risk and impact. *North American Journal of Fisheries Management*. 16: 693-727.
- NORMA OFICIAL MEXICANA, NOM-059-ECOL-1994. Especies y subespecies de flora y fauna silvestres, terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial. Especificaciones para su protección.
- OLMSTED, I. Y R. DURAN. 1990. Vegetación de Sian Ka'an. En NAVARRO L. D. Y J. G. ROBINSON. 1990. Diversidad biológica de la reserva de la biosfera de Sian Ka'an Quintana Roo, México. CIQRO. Pp. 471.
- ORTEGA-MAYAGOITIA, E., C. ROJO & M. A. RODRIGO. 2002. Factors masking the trophic cascade in shallow eutrophic wetlands: Evidence from a microcosm study. *Arch. Hydrobiol.* 155: 43-63.
- PARENTI, L. R. & M. RAUNCHERBERGER. 1989. Systematic overview of poeciliines. En MEFFE, G. K. Y F. F. SNELSON, JR., 1989. Ecology and evolution

of livebearing fishes (*Poeciliidae*). Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 453 p.

- PEARSE, A. S., E. P. CREASER, & F. G. HALL. 1936. The Cenotes of Yucatan. A Zoological and Hydrographic survey. Carnegie Institution of Washington Publication 457:1-304.
- PIANKA, E.R. 1994. Evolutionary ecology. Fifth edition. HarperCollins College, New York, NY.
- REZNICK, D.E. & D.B. MILES. 1989. Systematic overview of the poeciliines. En MEFFE, G. K. Y F. F. SNELSON, JR., 1989. Ecology and evolution of livebearing fishes (*Poeciliidae*). Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 453 p.
- RICKLEFS, R. E., & G. L. MILLER. 1999. Ecology. New York, USA. W.H. Freeman and Company.
- RICKLEFS, R. E., & D. SCHLUTER. 1993. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press. Chicago Illinois. USA.
- ROJO, C., ORTEGA-MAYAGOITIA, E., RODRIGO, M. A. & ÄLVAREZ-COBELAS, M. 2000. Phytoplankton structure and dynamics in a semiarid wetland, the National Park "Las Tablas de Daimiel" (Spain). Archives fur Hydrobiologie. 148: 397-419.
- ROSENZWEIG, M.L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge.
- Scheffer, M., S. H. Hosper, M. L. Meijer, B. Moss y E. Jeppensen. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. TREE. 8: 275-279.
- SCHLOSSER, I. J., & L. W. KALLEMEYN. 2000. Spatial variation in fish assemblages across a beaver – influenced successional landscape. Ecology, 80: 1371-1382.
- SCHMITTER-SOTO, J. J. 1998. Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo. ECOSUR, Quintana Roo, México. pp 239.
- SCHMITTER-SOTO, J. J., F. A. COMÍN, E. ESCOBAR-BRIONES, J. HERRERA-SILVEIRA, J. ALCOCER, E. SUAREZ-MORALES, M. ELÍAS-GUTIERREZ, V. DÍAZ-ARCE, L. E. MARÍN Y B. STEINICH. 2002. Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatan Peninsula (SE Mexico). Hydrobiologia. 467: 215-228.
- SIVASUNDAR, A., E. BERMINGHAM & G. ORTÍ. 2001. Population structure and biogeography of migratory freshwater fishes (*Prochilodus*: Characiformes) in major South America rivers. Molecular Ecology 10, 407-417.

- SNEDAKER, S. C. & C. D. GETTER. 1985. Coasts: Coastal resources management guidelines. Coastal Publication no. 2, Renewable Resources Information Series. US Agency for International Development and National Park Service, US Department of Interior, Washington, D.C.
- SNOODGRASS, J. W., A. L. BRYAN JR., R. F. LIDE & G. M. SMITH. 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.
- SPRINGER, V. G. 2001 Family Pholidichthyidae. In: Carpenter & Niem 2001 [ref. 26276]. *FAO Spec. Ident. Guide v. 6*, p. 3500
- TAYLOR, C. M. 1997. Fish species richness and incidence patterns in isolated and connected stream pools: effects of pool volume and spatial position. *Oecologia*, 110: 560-566.
- UNIVERSITY OF WISCONSIN SPRING. (2003). Volunteer monitoring fact sheet series. Wisconsin Department of Natural Resources. pp.5.
- WETZEL, R. G. 1983. *Limnology*. Saunders College Publishing. 760 pp.
- WIENS, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397. En: SCHLOSSER, I. J., & L. W. KALLEMEYN. 2000. Spatial variation in fish assemblages across a beaver - influenced successional landscape. *Ecology*, 80: 1371-1382.
- WOURMS, J. P. 1981. Viviparity: Maternal - fetal relationships in fishes. *American Zoologist* 21: 473-515.
- ZARET, T.M. & A.J. R&. 1971. Competition in tropical stream fish communities. *Ecology* 59: 507-515.