



RELACIÓN ENTRE LA HETEROGENEIDAD AMBIENTAL
Y LA COMUNIDAD DE INSECTOS EN CUERPOS DE AGUA
DE UNA SELVA INUNDABLE.

T E S I S

que para obtener el grado académico de

Maestro en Ciencias
(Limnología)

p r e s e n t a

JULIO DÍAZ VALENZUELA

Director de Tesis: Dr. Luis Zambrano González

Comité Tutorial: Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia
Dr. Alfonso Lugo Vázquez
Dr. Atilano Contreras Ramos
Dr. Javier Alcocer Durand

Asesor externo: M. en C. Enrique González Soriano

México D.F. abril de 2010



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.

Y dediqué mi corazón a conocer la sabiduría, y también a entender las locuras y los desvaríos; conocí que aun esto era aflicción de espíritu.

Porque en la mucha sabiduría hay mucha molestia; y quien añade ciencia, añade dolor.

Eclesiastés 1:17-18

AGRADECIMIENTOS

A ti Señor, por mostrarme tu amor tan grande que me da fuerza día con día y por haberme regalado una nueva vida.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, que es como un paliativo dentro de esta ciudad. Al posgrado de Ciencias del Mar y Limnología que aportó mucho en mi desarrollo profesional.

Agradezco al proyecto titulado: *estructura trófica en cenotes y humedales del estado de Quintana Roo, México*. Con clave DGAPA-PAPIIT IN23000.

Al Dr. Luis Zambrano González que me permitió trabajar con él. Además de formarme en diversas áreas académicas, me brindó su apoyo y confianza para realizar este trabajo.

A los miembros del comité tutorial Dr. Alfonso Lugo Vázquez, Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia, Dr. Atilano Contreras Ramos, Dr. Javier Alcocer Durand y M. en C. Enrique González Soriano, por sus valiosos consejos a lo largo del desarrollo de este trabajo.

A mis compañeros del laboratorio de Restauración Ecológica que han aportado de diversas formas a mi trabajo y que han hecho más agradable mi estancia aquí. Daniel, Teo, Luis, Victoria, Fernando, Yair, Ángel, Paty, Homan, Cristina, Laura, Paula, Armando, José y Nash.

A los guardias de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an, por su apoyo y consejos en campo.

Al Dr. Alejandro Granados Barba que fue uno de los principales artífices para que viniera a esta ciudad.

DEDICATORIAS

A mis padres, porque me han apoyado incondicionalmente en todas mis decisiones y me han enseñado a esforzarme para lograr lo que me proponga.

A mis hermanos Iker y Leonardo, por su apoyo y amistad.

A mis hermanos del posgrado de Ciencias del Mar y Limnología. Ángel, Raúl y Mariano.

A mis hermanos de la iglesia Bíblica de Tlalpan que me dieron ánimos en su momento, ustedes saben quienes son. En particular a Ernesto Alatraste, Marco Antonio Jiménez, Eduardo Ramírez y Oscar Fernández.

A ti Ana Laura, que has estado ahí en cada momento en que te he necesitado, porque este trabajo también es tuyo. Además, por haber aceptado el compartir el resto de tu vida conmigo, te amo.

Índice de contenido

RESUMEN	2
1. INTRODUCCIÓN.....	3
1.1 LA HETEROGENEIDAD EN LOS ECOSISTEMAS.....	3
1.2 RELACIÓN ENTRE HETEROGENEIDAD Y DIVERSIDAD.....	4
1.3 HETEROGENEIDAD Y DIVERSIDAD EN SISTEMAS ACUÁTICOS....	6
1.4 INSECTOS ACUÁTICOS.....	7
1.5 SISTEMAS ACUÁTICOS EN SIAN KA'AN Y ESTRUCTURAS CLAVE	8
2. HIPÓTESIS.....	11
3. OBJETIVOS.....	11
3.1 Objetivo general.....	11
3.2 Objetivos particulares.....	11
4. ÁREA DE ESTUDIO.....	12
5. MÉTODO.....	14
5.1 RECOLECCIÓN DE ORGANISMOS Y TOMA DE DATOS.....	14
5.2 ANÁLISIS DE DATOS.....	16
6. RESULTADOS.....	19
6.1 CARACTERIZACIÓN FÍSICOQUÍMICA DEL AGUA DE LOS CENOTES Y HUMEDALES.....	19
6.1.1 Conductividad.....	19
6.1.2 Oxígeno.....	19
6.1.3 pH.....	19
6.1.4 Temperatura.....	20
6.1.5 Agrupación de los sitios (clasificación).....	21
6.2 INSECTOS ACUÁTICOS.....	22
6.2.1 Abundancia y riqueza.....	22
6.2.2 Diversidad.....	27
6.2.3 Grupo funcional trófico de los géneros.....	28
6.3 ANÁLISIS DEL TAPETE FLOTANTE PERIFÍTICO Y COBERTURA DE VEGETACIÓN ACUÁTICA.....	29
6.3.1 Cobertura de vegetación acuática y tapete flotante perifítico.....	29
6.3.2 Relación de estructuras claves con la riqueza y diversidad.....	30
7. DISCUSIÓN.....	34
7.1 CONDICIONES FÍSICOQUÍMICAS.....	34
7.2 VEGETACIÓN ACUÁTICA Y TAPETE FLOTANTE PERIFÍTICO.....	35
7.3 ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE LOS INSECTOS ACUÁTICOS....	36
7.4 ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD Y ESTRUCTURAS CLAVE.....	38
8. CONCLUSIONES.....	39
9. REFERENCIAS.....	41
10. ANEXOS.....	46

RESUMEN

En los humedales la cantidad y diversidad de insectos acuáticos puede estar definida por la heterogeneidad espacial que generan tanto las plantas como el tapete flotante perifítico (TFP). Esta relación ha sido poco estudiada puesto que el concepto de heterogeneidad no está exento de polémica. Sin embargo, una forma para comprender esta heterogeneidad es con la “estructura clave” que se entiende como el grupo de objetos (primordialmente productores primarios) que generan hábitats para otros organismos. Con ayuda de este tipo de conceptos es posible comprender, al menos en parte, la relación que tienen las aproximadamente 90,100 especies de insectos acuáticos con los ambientes que ocupan.

En la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an existen cuerpos de agua (humedales y cenotes) con diferentes coberturas de productores primarios, tanto macrófitas como TFP (que es una estructura mucilaginosa calcárea generada por cianobacterias filamentosas). Por lo tanto, este sistema es útil para comprender la relación entre insectos y “estructuras clave” formadas por estos productores primarios. Para entender esta relación se caracterizaron cinco cuerpos de agua de la reserva con base en su estructura morfológica, sus parámetros fisicoquímicos y la cobertura vegetal dividida en macrófitas y TFP. En estos sistemas recolectaron insectos acuáticos durante tres temporadas a lo largo de un año.

Se registraron un total de 793 individuos distribuidos en 48 géneros de insectos en los diferentes cuerpos de agua, donde la mayoría de los insectos son depredadores. La familia más abundante y diversa fue Chironomidae. Las variables fisicoquímicas de los cuerpos de agua estudiados no presentaron valores que sugirieran un efecto directo sobre la diversidad de especies de insectos. Pero un factor que puede afectar la diversidad de insectos es la permanencia de agua en los sistemas. La cobertura del TFP si está positivamente correlacionada con la riqueza y diversidad de insectos. Por el contrario, la diversidad de insectos está negativamente correlacionada con la vegetación acuática. Este resultado se puede explicar con la negativa correlación que existe entre la cobertura TFP y la vegetación acuática. Es posible que las macrófitas tengan un papel positivo en la comunidad de insectos pero que este beneficio sea menor que el que provee el TFP. La forma física de la vegetación es menos compleja que la del TFP que tiene un mayor número de microhábitats. Así, los humedales que cuentan con una mayor cobertura de TFP y vegetación acuática tuvieron menos diversidad de insectos que los cenotes viejos.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 LA HETEROGENEIDAD EN LOS ECOSISTEMAS

En las últimas décadas el interés por entender las variaciones ambientales dentro de los ecosistemas ha derivado en la generación de términos y conceptos como el de “heterogeneidad ambiental” (Wiens, 2000). Desde los años sesenta algunos autores como Henry S. Horn, Richard Levins, Roberth H. MacArthur y Simón A. Levin consideraron en sus análisis la variación temporal y espacial del hábitat para explicar fenómenos ecológicos. Así, estos autores relacionaron a la sobrevivencia de una población o el aumento de la diversidad local con la variación espacial y temporal del ambiente (MacArthur y Levins, 1967; Horn y MacArthur, 1972, MacArthur, 1972; Levin, 1976). Sin embargo, fue hasta mediados de los años ochenta que el concepto de heterogeneidad se incorporó en los análisis que explican la diversidad de especies en un sistema o región (Wiens, 2000).

Parte de las razones por las cuales la heterogeneidad no se había considerado hasta hace poco, se debe a la necesidad de simplificar un ambiente complejo (Wiens, 2000). Esta simplificación ha sido útil en el desarrollo de teorías en ecología, puesto que un sistema simple (con pocas variables de respuesta) ayuda a proponer preguntas generales y comprobar hipótesis (Wiens, 2000). Sin embargo, la tecnología ha permitido incorporar múltiples variables a la vez, con lo cual es posible incluir los efectos de la heterogeneidad en el análisis de un ecosistema.

La expresión “heterogeneidad” se relaciona con cualquier tipo de variación en el espacio y en el tiempo (Sparrow, 1999). Por lo que existen muchas definiciones de este concepto y ninguna está exenta de polémica. Una primera definición de heterogeneidad ambiental, se basa en la complejidad del ecosistema como resultado de las interacciones entre la distribución espacial de las condiciones ambientales y las diferentes respuestas de los organismos a esas condiciones (Milne, 1991). Esta definición resulta confusa porque no especifica ningún tipo de variable de condiciones ambientales, pero reduce el universo de la heterogeneidad al resultado de esas condiciones. Otra definición de heterogeneidad se basa en las propiedades del sistema ecológico y la complejidad de la variabilidad en el espacio y/o tiempo (Li y Reynolds, 1995). Esta definición incluye también a la dinámica espaciotemporal, pero no especifica cuáles son las propiedades de los sistemas.

Así, la heterogeneidad puede ser caracterizada desde el cambio de una sola variable en el espacio, hasta ser interpretada con sistemas complejos de múltiples variables, como lo son la teoría del caos o los fractales (Wiens, 2000). Es por esto que se deben ajustar métodos de evaluación de la heterogeneidad específicos para cada tipo de ambiente.

El concepto de “estructura clave” es una forma de reducir la problemática conceptual de la heterogeneidad. Así, la estructura clave es un arreglo físico de objetos generado comúnmente por la presencia, estructura y cobertura de productores primarios (vegetación) que generan microhábitats, que proveen de recursos, alimento, refugio y sitios de reproducción para los insectos acuáticos (Tews *et al.*, 2004). Por ejemplo, en algunos humedales temporales, la estructura física de la vegetación varía desde la alta y densa, hasta la de plantas herbáceas y pastos, o con una escasa vegetación enana. Esta vegetación ha sido correlacionada fuertemente con la diversidad de los escarabajos carábidos (Brose, 2003b). Así, en el presente trabajo se adoptó la estructura clave como criterio para estimar a la heterogeneidad espacial.

1.2 RELACIÓN ENTRE HETEROGENEIDAD Y DIVERSIDAD

La diversidad de especies está positivamente relacionada con la heterogeneidad ambiental, puesto que al haber más hábitats existe una mayor cantidad de nichos y en consecuencia mayor diferencia de recursos y esto conducirá a un incremento en la diversidad de las especies (Stewart *et al.*, 2000, Young, 2001; McAbendroth *et al.*, 2005). Por ejemplo, en campos agrícolas y humedales la vegetación ha sido considerada como una estructura clave para la comunidad de escarabajos, encontrándose una relación entre la cobertura de vegetación y la diversidad de escarabajos (Brose, 2003a).

El hábitat puede ser definido, como un sitio en el cual un organismo particular es capaz de llevar a cabo actividades que contribuyan a la supervivencia y/o reproducción. Este término se centra en áreas específicas dentro de un gran paisaje y puede referirse a varios lugares en diferentes escalas espaciales (Stamps, 2008). En una escala espacial pequeña, el hábitat se refiere a áreas en las cuales un solo miembro de una población puede llevar a cabo determinadas actividades (forrajeo, refugio, reproducción). Por lo tanto, el término microhábitat se utiliza para referirse a las zonas en que los organismos realizan actividades particulares dentro de un hábitat a una menor escala (Stamps, 2008).

Ahora bien, existen diferentes parámetros para describir la diversidad de especies

que hay en una comunidad, el tipo de parámetro es capaz de influir en los resultados de la correlación heterogeneidad-diversidad (Tews *et al.*, 2004). Por lo tanto, es importante entender las implicaciones del parámetro escogido para describir la diversidad de una comunidad. Existen dos tipos de descriptores de la diversidad de una comunidad. Por un lado se encuentra la riqueza, que se basa únicamente en la cantidad especies presentes en un sistema, por otro lado se encuentran los índices de diversidad, que son una medida del número de especies y sus abundancias relativas (Rosenzweig, 1995). Sin embargo, aún cuando el contar el número de especies puede considerarse relativamente sencillo, no lo es. Esto se debe a que prácticamente no existe ningún muestreo “perfecto” que colecte todas las especies de una comunidad en específico. Por lo tanto, el número de especies y de sus abundancias dependerá de la distribución de las mismas y del esfuerzo de muestreo (Moreno, 2001; Magurran, 2004). Existen varios métodos para calcular tanto la riqueza como la diversidad dependiendo del tipo de organismos, sus abundancias y el esfuerzo de muestreo. Así, es fundamental seleccionar el análisis adecuado dependiendo del componente de diversidad que se desea describir. Por ejemplo debe considerarse, si se desea conocer únicamente el esfuerzo de muestreo necesario para determinar la diversidad de especies de un sitio, o si se desea comparar la riqueza de especies entre sitios (Magurran, 2004).

Dentro de los métodos para el registro de la riqueza se encuentra la curva de acumulación de especies. La curva de acumulación permite realizar una mejor planificación del esfuerzo de muestreo, estandarizar muestras de diferentes tamaños para comparar la riqueza entre sitios, así como también extrapolar (rarefacción) el número de especies observado en un sistema (Gotelli y Colwell, 2001; Magurran, 2004). Por otro lado, el uso de los índices de diversidad permite reducir el valor de la diversidad a un solo número. Dentro de estos índices se pueden encontrar los que toman en cuenta el valor de importancia de cada especie y los que consideran el número total de especies en la comunidad. Sin embargo, cualquiera de estos índices enfatiza el grado de dominancia o la equidad de la comunidad (Moreno, 2001; Magurran, 2004). Por ejemplo, el índice de alfa índice de Fisher supone que cada especie llega a intervalos de tiempo regulares (Rosenzweig, 1995); es decir, el índice supone que las especies migran o emigran cada determinado tiempo de la comunidad dada.

Además de lo anterior, la escala espacial en la que se toman las medidas es crucial. El efecto de la heterogeneidad ambiental es relativo a la estructura clave medida, ya que puede variar dependiendo de la escala espacial. Por ejemplo, en una comunidad de coleópteros los efectos de las escalas; micro, meso y macro (0.25 m², 500 -1000 m² y 10 km² respectivamente) pueden dar resultados de alta o baja diversidad (Brose, 2003a). Por lo tanto, si no se define y señala la escala espacial, pueden obtenerse resultados de una escala espacial menor o mayor a la que se está trabajando.

Los estudios que correlacionan la heterogeneidad espaciotemporal con la diversidad de vertebrados han tenido resultados positivos, aunque este grupo representa el 3% del total de las especies en el planeta (May, 1988). En contraste, grupos taxonómicos representados por un gran número de especies a nivel mundial han sido ignorados, como es el caso de los invertebrados; aunque los pocos estudios realizados en este grupo han mostrado una alta correlación entre diversidad y heterogeneidad (Heino, 2000; Tews *et al.*, 2004).

1.3 HETEROGENEIDAD Y DIVERSIDAD EN SISTEMAS ACUÁTICOS

Los estudios realizados en sistemas acuáticos han considerado algunas variables fisicoquímicas como heterogéneas. Por ejemplo, la luz, la temperatura, el oxígeno y los nutrientes. La heterogeneidad de estas variables fisicoquímicas ha sido relacionada con algunos patrones de la distribución de las especies (Downing, 1991). Como en el caso de la estratificación térmica estacional, que influye en la productividad primaria en algunos organismos como el fitoplancton (Kratz *et al.*, 2005).

Existen diferentes sistemas acuáticos que pueden variar en heterogeneidad espaciotemporal, dependiendo de la escala utilizada. Esta heterogeneidad se ha considerado como parte fundamental de la ecología acuática y necesaria para entender la distribución y abundancia de las especies que habitan dichos sistemas (Downing, 1991).

Por otro lado, en muchos hábitats la comunidad de plantas determina la estructura física del ambiente, por lo tanto, tienen una influencia en la distribución e interacción de las especies animales que lo habitan (MacCoy y Bell, 1991). Por ejemplo, en sistemas acuáticos se ha observado que la estructura física de las macrófitas, está directamente relacionada con una mayor diversidad de invertebrados (Jeffries, 1993). Así como también, los sustratos más heterogéneos (en este caso con una mayor irregularidad) contienen un mayor número de taxa de macroinvertebrados (Taniguchi y Tokeshi, 2004). En el caso de

los insectos acuáticos, se ha observado que la estructura física de las plantas, al proveer un mayor número de microambientes, da como resultado un aumento del número de individuos y de especies (Feller y Mathis, 1997).

1.4 INSECTOS ACUÁTICOS

Los insectos acuáticos ha sido de interés por múltiples razones, desde su uso en pesca deportiva, como indicadores de calidad de agua, investigaciones de preguntas básicas en ecología y, recientemente se han enfocado en áreas de las grandes preguntas ecológicas como la dinámica de poblaciones, interacciones depredador-presa, o la competencia (Hershey y Lamberti, 2001, Merritt *et al.*, 2008).

Se consideran especies acuáticas a todos aquellos insectos que al menos tienen un estadio en su ciclo de vida en el agua, ya que los hábitats terrestres se requieren para determinados estadios. Trece órdenes contienen especies con etapas acuáticas y semiacuáticas. Sin embargo, todas las especies de cinco órdenes (Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera, Megaloptera y Trichoptera) son acuáticas, con pocas excepciones (Ward, 1992; Huryn *et al.*, 2008).

Para la mayoría de las especies, la cópula generalmente se produce fuera del medio acuático y los huevos son puestos en la superficie o dentro del agua. La fase terrestre por lo general ocurre en el estado adulto y/o huevo, siendo menos comunes los casos en que el estado de larva y pupa se presentan fuera del agua. La duración del periodo de ciclo de vida de los insectos acuáticos es variable, puede ser de menos de dos semanas como en algunos Batidae, Culicidae, Chironomidae, a varios años como en Elmidae, Odonata, Chironomidae (Hershey y Lamberti, 2001; Huryn *et al.*, 2008).

Los diferentes grupos de insectos acuáticos tienen adaptaciones morfológicas y fisiológicas a lo largo de su ciclo de vida. Esto les ha permitido aprovechar la mayoría de los sistemas acuáticos epicontinentales. Por ejemplo, estas adaptaciones les permiten sobrevivir a los cambios drásticos (como desecación) que se presentan a lo largo de las diferentes temporadas (Merritt y Wallace, 2003).

A nivel trófico, los insectos ocupan varios niveles de la pirámide alimentaria ya que pueden ser filtradores, detritívoros, herbívoros y carnívoros (Ward, 1992). También son alimento de un amplio grupo de vertebrados (Hershey y Lamberti, 2001). Por lo tanto, los insectos son clave en la transferencia de energía y se encuentran en una amplia gama de

condiciones ambientales (Morse, 2009).

La relación de la diversidad de insectos acuáticos con la heterogeneidad espacial ha sido poco estudiada; sin embargo, los resultados pueden ser diferentes debido a que los distintos taxa de insectos cuentan con historias de vida contrastantes (Hershey y Lamberti, 2001). Por ejemplo, la reproducción explosiva de una población de quironómidos necesita de todos los recursos que un hábitat tenga disponibles en un periodo de tiempo corto. Por lo tanto, la diversidad de recursos puede reducirse para otros organismos que tienen historias de vida con tasas de crecimiento menores como los efemerópteros. En consecuencia, estos cambios poblacionales drásticos pueden modificar el comportamiento de la relación entre la heterogeneidad y la diversidad de insectos acuáticos.

A pesar de que los insectos son pieza fundamental dentro de la diversidad de organismos que se encuentran en los sistemas acuáticos epicontinentales, la mayoría de las especies en zonas tropicales son desconocidas, y solo existen algunos grupos bien caracterizados (Morse, 2009). En el estado de Quintana Roo las investigaciones se han limitado a unos pocos grupos, que en su mayoría han sido estudiadas en la fase adulta (Ibañez-Bernal *et al.*, 1990; Novelo, 1990).

1.5 SISTEMAS ACUÁTICOS EN SIAN KA'AN Y ESTRUCTURAS CLAVE

La reserva de la Biósfera de Sian Ka'an, se encuentra ubicada en el estado de Quintana Roo al sureste del país, con un sustrato calcáreo que permite la formación de sistemas hidrológicos cársticos. Esta selva inundable cuenta con múltiples tipos de sistemas acuáticos que difieren en heterogeneidad ambiental. Dentro de estos sistemas se encuentran los cenotes que espacialmente son poco heterogéneos y los humedales que son muy heterogéneos.

Los cenotes se caracterizan por ser cuerpos de agua dulce o salada de origen cárstico, se forman cuando se colapsa el suelo por la erosión de un río subterráneo (Schmitter-Soto *et al.*, 2002) quedando abierto al exterior. En general, se pueden tipificar dos tipos de cenotes: 1) con vegetación (viejos) y 2) sin vegetación (jóvenes), los primeros se reconocen porque la sedimentación ha formado un talud compuesto de fondos blandos, por su alto contenido de materia en descomposición y tienen plantas acuáticas que habitan en los márgenes, que es dominada por pastizales de cortadera (*Cladium jamaicense*) (Elías-Gutiérrez *et al.*, 2007). Por otro lado, los cenotes sin vegetación son cuerpos de agua que

tienen una pared alta sin sedimentos alóctonos, con una pendiente cercana a los 90°, lo que ocasiona que tengan poca o nula vegetación acuática.

Los humedales son extensiones de marismas, pantanos y turberas o superficies cubiertas de agua, los cuales pueden ser de régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluidas las extensiones de agua marina cuya profundidad en marea baja no exceda de seis metros (Ramsar, 2004). Como lo anterior incluye una amplia variedad de ambientes, el presente estudio considera como un humedal a los cuerpos de aguas someros y sujetos a temporalidad que se llenan directamente por acción de las lluvias o del manto freático. Estos humedales generalmente tienen una marcada temporalidad ya que cada año se llenan o se vacían total o parcialmente. Los humedales son más sensibles a la cantidad de insolación durante la época de secas ya que son muy someros y no tienen una fuente constante de agua (García-Bedoya, 2004).

Se ha observado que las especies más representativas de la vegetación en los cenotes y humedales son: *Cladium jamaicense* (cortadora), *Acoelorrhaphe wrightii* (tasital) y *Eleocharis sp.* (Olmsted y Durand, 1990; Elías-Gutiérrez *et al.*, 2007). La vegetación es un recurso para los insectos porque el material vegetal en descomposición es alimento, como también las algas que se desarrollan en la parte vegetal sumergida. Esta porción sumergida provee un hábitat a los insectos (Batzer y Wissinger, 1996).

En algunos humedales y cenotes de la reserva de Sian Ka'an se encuentra lo que se ha denominado como tapete flotante perifítico (TFP), que es un tapete mucilaginoso calcáreo generado por cianobacterias filamentosas (Donar *et al.*, 2004). El TFP se caracteriza por tener un grosor entre los 1.9 y 10 cm. y hospeda una compleja comunidad de algas, protozoarios e invertebrados (Chick *et al.*, 2008). Además, puede estar presente en una forma no flotante en el caso de que un cuerpo de agua se seque y encontrarse adherido al sustrato, recubriendo vegetación acuática (Chick *et al.*, 2008).

Las estructuras del TFP y la vegetación acuática proveen alimento para los insectos acuáticos, refugio de los depredadores o funcionan como microhábitats, por lo que es posible que estén funcionando como una estructura clave generadora de heterogeneidad en cenotes y humedales.

Así, el presente estudio, busca caracterizar la heterogeneidad espacial en una selva

inundable, a partir de estructuras clave basadas en los diferentes productores primarios (vegetación y TFP), y relacionarla con la estructura de la comunidad de insectos acuáticos.

2. HIPÓTESIS

Si la vegetación acuática y el tapete flotante perifítico en cenotes y humedales son una estructura clave para la comunidad de insectos acuáticos, entonces los sistemas con mayor cobertura vegetal y de tapete flotante perifítico como los humedales tendrán mayor diversidad de insectos que sitios como los cenotes.

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general

❖ Evaluar si existe una relación entre la diversidad de insectos acuáticos de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an y la heterogeneidad ambiental basada en los productores primarios (vegetación acuática y el tapete flotante perifítico).

3.2 Objetivos particulares

❖ Caracterizar las condiciones fisicoquímicas del ambiente acuático con base en temperatura, oxígeno disuelto, pH y conductividad.

❖ Caracterizar la estructura comunitaria de los insectos acuáticos en cenotes y humedales.

❖ Correlacionar la estructura de la cobertura vegetal acuática, tapete flotante perifítico con los valores de estructura de la comunidad de insectos.

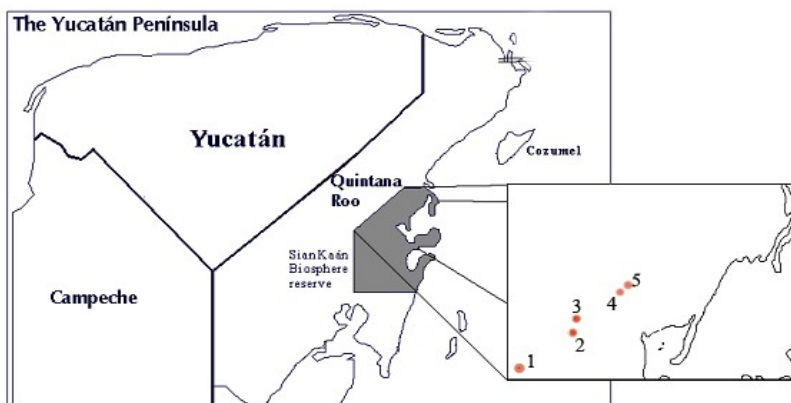
4. ÁREA DE ESTUDIO

La Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an, se encuentra ubicada en el estado de Quintana Roo, municipio de Carrillo Puerto, entre los 20° 07'28" y 18°54'00" N y los 88°12'12" y 87°24'36" O (Fig. 1). Esta reserva cuenta con una extensión de 5,517.5 km² (CONABIO, 1998), con una altitud promedio de 9 msnm y se asienta sobre la Placa Maya Este, que está conformada por rocas sedimentarias con un subsuelo calcáreo poco profundo y muy soluble, permitiendo la existencia de formaciones cársticas por efecto de la meteorización del carbonato de calcio presente en las zona (Olmsted y Durand, 1990; Zambrano *et al.*, 2006). Por lo tanto, el agua de la Península de Yucatán tiene una fuerte influencia por parte de la concentración iónica de los minerales generados por procesos de disolución de las rocas (Schmitter *et al.*, 2002). El clima es del tipo AW; calido subhúmedo con lluvias en verano, con una temperatura promedio anual de 26°C. La precipitación total anual oscila entre los 1,100 y 1,200 mm, de los cuales el 70% se registra entre mayo y octubre en el periodo de lluvias y el resto durante el periodo de secas que va de noviembre a abril, con una temporada de ciclones que va de junio a noviembre. Del promedio total precipitado (172,158 x 10⁶ m³) aproximadamente el 85% es evapotranspirada. Lo que permite el aumento en la cantidad de sólidos disueltos en los cuerpos de agua (Schmitter-Soto *et al.*, 2002).

Los hábitats epicontinentales son muy variados en sus características físicas y químicas. En Sian Ka'an se pueden encontrar cenotes y humedales, cuerpos de agua característicos por su temporalidad en su ciclo hidrológico. En los humedales el agua que es acumulada en la época de lluvias forma un amplio terreno inundado, pero tiende a evaporarse en la temporada de secas.

Existen diferencias morfológicas entre los cuerpos de agua estudiados (Cuadro 1). También, en la presencia de estructuras espaciales producidas por productores primarios (vegetación acuática y tapete flotante perifítico). Ya que los cenotes viejos tienen vegetación y tapete flotante perifítico en la zona litoral, los cenotes jóvenes no tienen presente estas estructuras. Para el caso de los humedales, los productores primarios se encuentran en todo el espejo de agua. Además, los humedales pueden llegar a secarse en los

meses de abril o mayo, pero las características del sustrato, más las suma del TFP permite que haya una retención de humedad en el sustrato durante algunos días.



Cuadro 1. Cuerpos estudiados en la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an donde se muestran sus características morfológicas.

	Cenote Norte	Cenote Límite	Cenote Tres Reyes	Humedal I	Humedal II
Coordenadas	87° 59' 17.20" 19° 36' 23.30"	87° 52' 51.47" 19° 40' 04.30"	87° 52' 38.50" 19° 41' 29.90"	87° 41' 32.80" 19° 48' 01.80"	87° 41' 30.30" 19° 48' 03.30"
Clave	CN	CL	CTR	HI	HII
Área (m ²)	7419.1	3066	502.7	--	--
Longitud (m)	105	64	32	56	59
Ancho (m)	95	61	20	49	41
Profundidad máxima	12.5	8	20.2	0.86	0.58
Profundidad media	0.12	0.26	0.06	0.21	0.19

Figura 1. Localización de la zona de estudio y los sitios de muestreo. 1= Cenote Norte, 2= Cenote Límite, 3= Cenote Tres Reyes, 4 y 5= Humedal I y II.

5. MÉTODO

5.1 RECOLECCIÓN DE ORGANISMOS Y TOMA DE DATOS

El estudio comprendió tres muestreos en cenotes y humedales; en época de lluvias (junio 2007), tormentas invernales con lluvias cortas y ocasionales (noviembre 2007) y secas (abril 2008) (Cuadro 1).

El criterio para establecer el tamaño de área para los humedales, fue que no rebasaran el área del cenote más grande (cenote Norte), ni menor al área del cenote más pequeño (cenote Tres Reyes).

En seis sitios durante dos días (seis sitios cada día) dentro de cada cuerpo de agua se registraron los siguientes parámetros fisicoquímicos: temperatura, oxígeno disuelto, pH y conductividad, los cuales se midieron con una sonda multiparamétrica (YSI 6600). Los parámetros se registraron aproximadamente a un metro de profundidad o menos, ya que los humedales tienen periodos en que la columna de agua no alcanza un metro de altura y en estos casos se procedió a introducir la sonda más cerca del sustrato.

La cobertura vegetal emergente y la del tapete flotante perifítico (TFP) se evaluó mediante cuadrantes de un m² (Goldsborough, 2001). En los humedales se colocaron 10 cuadrantes dispuestos al azar sobre todo el espejo de agua y en los cenotes únicamente en la zona litoral. Se consideró únicamente TFP que fuera visible a simple vista ya que este puede estar presente a un nivel microscópico.

Para la recolección de los insectos acuáticos se utilizó una red de cuchara con una luz de malla de 0.25 mm. En cada uno de los cenotes y humedales se recolectaron 12 muestras al azar durante dos días. En los humedales la red se introducía hasta llegar al sustrato, golpeando la vegetación emergente que se encontraba presente y extrayendo el TFP. En los cenotes las muestras se recolectaron únicamente en la zona litoral, aquí la red de cuchara se introdujo aproximadamente unos 30 cm debido que el sustrato es muy blando. En el cenote Tres Reyes las muestras se tomaron golpeando las paredes de la orilla ya que la pendiente es cercana a los 90°, no tiene presencia de TFP y la vegetación emergente es casi nula (Fig. 2).

Una vez obtenida la muestra se separaron los insectos de todo aquel material no deseado para su fijación con alcohol etílico al 70%. En el laboratorio, las muestras se

separaron, contaron e identificaron al microscopio hasta el nivel de género, con ayuda de claves especializadas (Cranston y Daly, 2008; Courtney y Merritt, 2008; Ferrington *et al.*, 2008; McCafferty *et al.*, 1997; Merritt y Webb, 2008; Novelo, 1997a, b; Polhemus, 2008; Tennessen, 2008; Wallace y Walker, 2008; Waltz y Burian, 2008; White y Roughley, 2008). Los organismos fueron colocados en frascos etiquetados con alcohol al 80 % para su preservación.

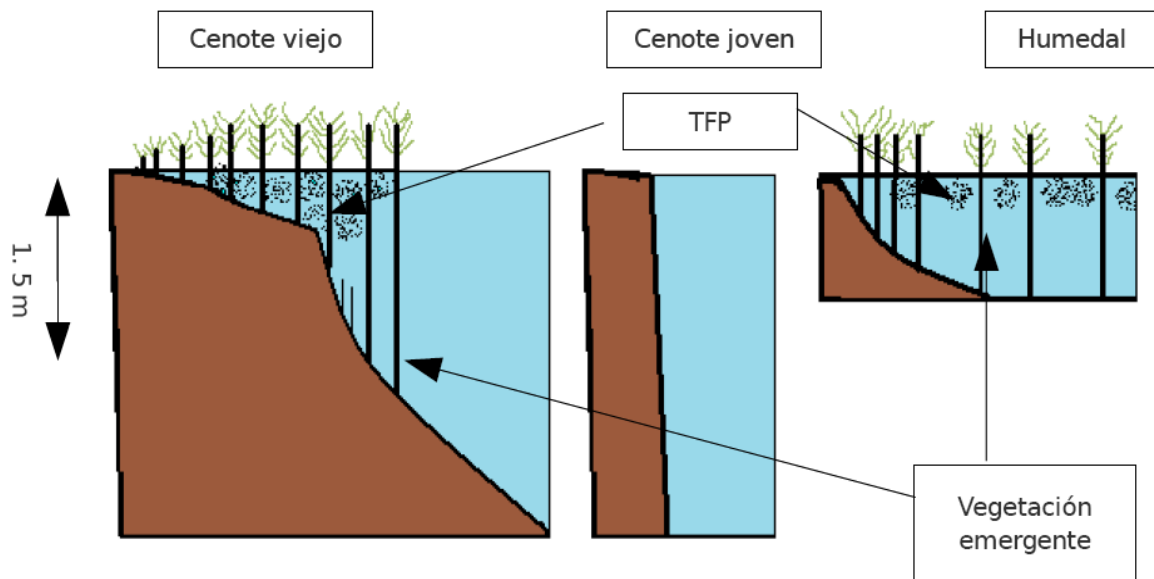


Figura 2. Perfil de los sistemas acuáticos donde se observan sus características más distintivas.

5.2 ANÁLISIS DE DATOS

Con los parámetros físicoquímicos se realizó una descripción básica de los cuerpos de agua. De estos parámetros se evaluó la diferencia de los valores registrados entre los distintos cuerpos de agua mediante pruebas de análisis de varianza (ANOVA). Si el análisis de varianza fue significativo, fue aplicada la prueba de Tukey (Zar, 1996) para identificar entre quienes se presentó la diferencia. Cuando los datos no pasaron la prueba de normalidad se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis. Además, se realizó una agrupación de los cuerpos de agua mediante un análisis de clasificación con base en dendrogramas. Este análisis separa grupos e identifica patrones de concurrencias con base en el índice de similitud Bray-Curtis (Bray y Curtis, 1957). Debido a las diferencias en la escala de las variables, los datos se estandarizaron mediante logaritmo natural.

Para el análisis de la riqueza específica de insectos se utilizó una curva de acumulación que es una representación matemática de los géneros acumulados, como una medida del esfuerzo del muestreo que se requiere para observarlas (Gotelli y Colwell, 2001). Es decir, la incorporación de nuevos géneros al registro se relaciona con alguna medida del esfuerzo del muestreo, que en este caso es el número de muestras recolectadas mediante la red de cuchara. Cuanto mayor sea este esfuerzo, mayor será el número de géneros recolectados. Puesto que la probabilidad de recolectar géneros comunes es mayor en las primeras muestras, la adición de géneros al registro se produce rápidamente; por lo que la pendiente de la curva comienza siendo elevada. En la medida que siga el muestreo la probabilidad de capturar géneros raros aumenta, así como géneros provenientes de otros lugares, por lo que la pendiente de la curva desciende. El momento en el que esta pendiente desciende a cero corresponde, teóricamente, con el número total de géneros que se puede encontrar en la zona estudiada, con el método utilizado y durante el tiempo en el que se llevó a cabo el muestreo.

El modelo utilizado fue el de la ecuación de Clench porque asume que la probabilidad de encontrar una nueva especie aumentará (hasta un máximo) conforme más tiempo se recolecte en el campo. La experiencia en la recolecta con el método de muestreo y con el grupo taxonómico es un factor considerado por el modelo (Soberón y Llorente, 1993). Su expresión matemática es:

$$S_n = a - n / (1 + b - n)$$

Donde el valor de a es la tasa de incremento de nuevas especies al comienzo del inventario, b es un parámetro relacionado con la forma de la curva y n es cualquier punto de la pendiente.

La diversidad de insectos acuáticos se evaluó mediante el índice alfa de Fisher, porque teóricamente asume que los géneros tienen una distribución logarítmica. Los dos supuestos del índice son que cada especie llega a intervalos de tiempo regulares y toma una fracción constante de los recursos. Además, de que la comunidad está homogéneamente distribuida en el espacio (Rosenzweig, 1995). La ecuación con la que fue calculada el alfa de Fisher fue:

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

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

$$\frac{S}{N} = \left\{ \frac{(1-x)}{x} \right\} \cdot \{ \ln(1-x) \}$$

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 el valor de S/N (Magurran, 2004)

Además, se obtuvo el coeficiente de determinación r^2 (Pearson) de los datos aleatorizados obtenidos del programa EstimateS, para poder comprobar la confiabilidad del muestreo y la proporción teórica de los géneros recolectados.

Con el objetivo de estimar si se recolectaron el mayor número de géneros de insectos y hacer comparaciones directas entre la riqueza de los cuerpos de agua, se calculó el índice de rarefacción de Coleman (Gotelli y Colwell, 2001). Este índice asume que todas

las géneros ocurren aleatoriamente e independientemente entre las muestras en el mismo conjunto de muestras. El análisis se realizó mediante el programa Estimates (Colwell, 2006).

Se realizó la caracterización bibliográfica de las relaciones tróficas de los insectos acuáticos con base en Cummins *et al.*, 2008.

Para entender la relación entre cobertura vegetal, cobertura del TFP, cobertura total, diversidad y riqueza, se realizó un análisis de correlación paramétrica con los promedios de los 10 registros de la cobertura vegetal y TFP de cada uno de los cuerpos de agua de cada temporada, para así obtener un valor por cuerpo de agua y correlacionarlo con un valor de diversidad o riqueza correspondiente a cada sistema. Además, se realizó una correlación TFP contra cobertura vegetal.

6. RESULTADOS

6.1 CARACTERIZACIÓN FÍSICOQUÍMICA DEL AGUA DE LOS CENOTES Y HUMEDALES.

6.1.1 Conductividad

La conductividad osciló de 0.13 a 3.26 (promedio y ds = 1.68 mS/cm \pm 0.7) a lo largo del periodo de muestreo en todos los cuerpos de agua. No hubo diferencias significativas entre temporadas (lluvias y secas) (gl = 118, F = 0.3037, P > 0.05). La conductividad fue mayor en el cenote Tres Reyes por arriba del doble con respecto a los otros sistemas (Fig. 3). Cuando se realizó un análisis de los cuerpos de agua en cada una de las temporadas, se encontró que en temporada de lluvias la conductividad en el cenote Tres Reyes fue significativamente más alto que el resto de los cuerpos de agua (gl = 4, F = 93.06, P < 0.05). En la temporada de tormentas tropicales los valores de conductividad fueron significativamente más altos en los cenotes Norte y Tres Reyes con respecto a los humedales (gl = 4, F = 613, P < 0.05); y en la temporada de secas el cenote Tres Reyes fue significativamente mas alto que los cenotes Límite y Norte (gl = 2, F = 24126, P < 0.05).

6.1.2 Oxígeno

El oxígeno disuelto a lo largo de periodo de muestreo fluctuó de 0.17 a 7.76 (promedio de 3.55 mg/l D. E. 2.55). Únicamente con los valores de oxígeno registrados de los cenotes hay una diferencia significativamente más baja de la temporada de tormentas con respecto a lluvias y secas (gl = 105, F = 306.55, P < 0.05). El análisis de los cuerpos de agua para cada una de las temporadas, sugiere que en la temporada de lluvias el oxígeno de los cenotes fue significativamente más alto que los humedales (gl = 4, F = 145.56, P < 0.05). En la temporada de tormentas tropicales se presentó diferencia significativamente mayor de oxígeno del cenote Norte con respecto al cenote Tres Reyes (gl = 4, F = 2.86, P < 0.05); y en la temporada de secas los cenotes no registraron diferencias significativas de oxígeno entre ellos (gl = 2, F = 1.30, P > 0.05).

6.1.3 pH

El pH durante el año de muestreo osciló de 7.27 a 9.54 (promedio de 8.41 D.E. 0.58) lo que muestra que los sistemas tienden a ser básicos pH (Fig. 3). Con los valores registrados de

los cenotes existe una diferencia significativamente mayor de pH entre la temporada de tormentas con respecto a lluvias y secas ($gl = 105$, $F = 141.97$, $P < 0.05$). Haciendo un análisis estadístico de los cuerpos de agua en cada una de las temporadas, se encontró que en temporada de lluvias el cenote Norte presentó diferencias significativamente mayores de pH con respecto al resto de los cuerpos de agua, también el cenote Tres Reyes presentó diferencias significativamente mayores con respecto al Humedal I y cenote Límite ($gl = 4$, $F = 15.90$, $P < 0.05$). En la temporada de tormentas el Humedal II presentó un pH significativamente más bajo con respecto al cenote Norte y Límite. El Humedal I tuvo diferencias significativamente más altas de pH con respecto a Tres Reyes y Humedal II ($gl = 4$, $F = 7.52$, $P < 0.05$); en la temporada de secas el cenote Norte tuvo una diferencia de pH significativamente más alta que los cenotes Límite y Norte y el cenote Límite tuvo una diferencia significativamente más alta que el cenote Tres Reyes ($gl = 2$, $F = 24.37$, $P < 0.05$).

6.1.4 Temperatura

La temperatura durante el año de muestreo osciló de 23.85 a 32.78 (promedio de 28.04 °C 2.9). Los valores temperatura registraron una diferencia significativa entre temporadas (lluvias, secas y tormentas) utilizando el valor promedio de todos los cenotes ($gl = 105$, $F = 104.15$, $P < 0.05$). Comparando a cada cuerpo de agua el cenote Tres Reyes fue el sistema significativamente más frío de todos (Fig. 3). El análisis de los cuerpos de agua en cada una de las temporadas, sugiere que en temporada de lluvias los cenotes Límite y Norte tienen una temperatura significativamente más alta con respecto al resto de los sistemas ($gl = 4$, $F = 390$, $P < 0.05$). En la temporada de tormentas el cenote Norte la temperatura fue significativamente más alta con respecto a todos los cuerpos de agua. La temperatura en el cenote Límite también fue más alta que en los humedales. Finalmente, en el Humedal I fue significativamente más alto que Tres Reyes ($gl = 4$, $F = 20.586$, $P < 0.05$); en la temporada de secas los cenotes presentaron diferencias significativas entre todos ($gl = 2$, $F = 1353$, $P < 0.05$).

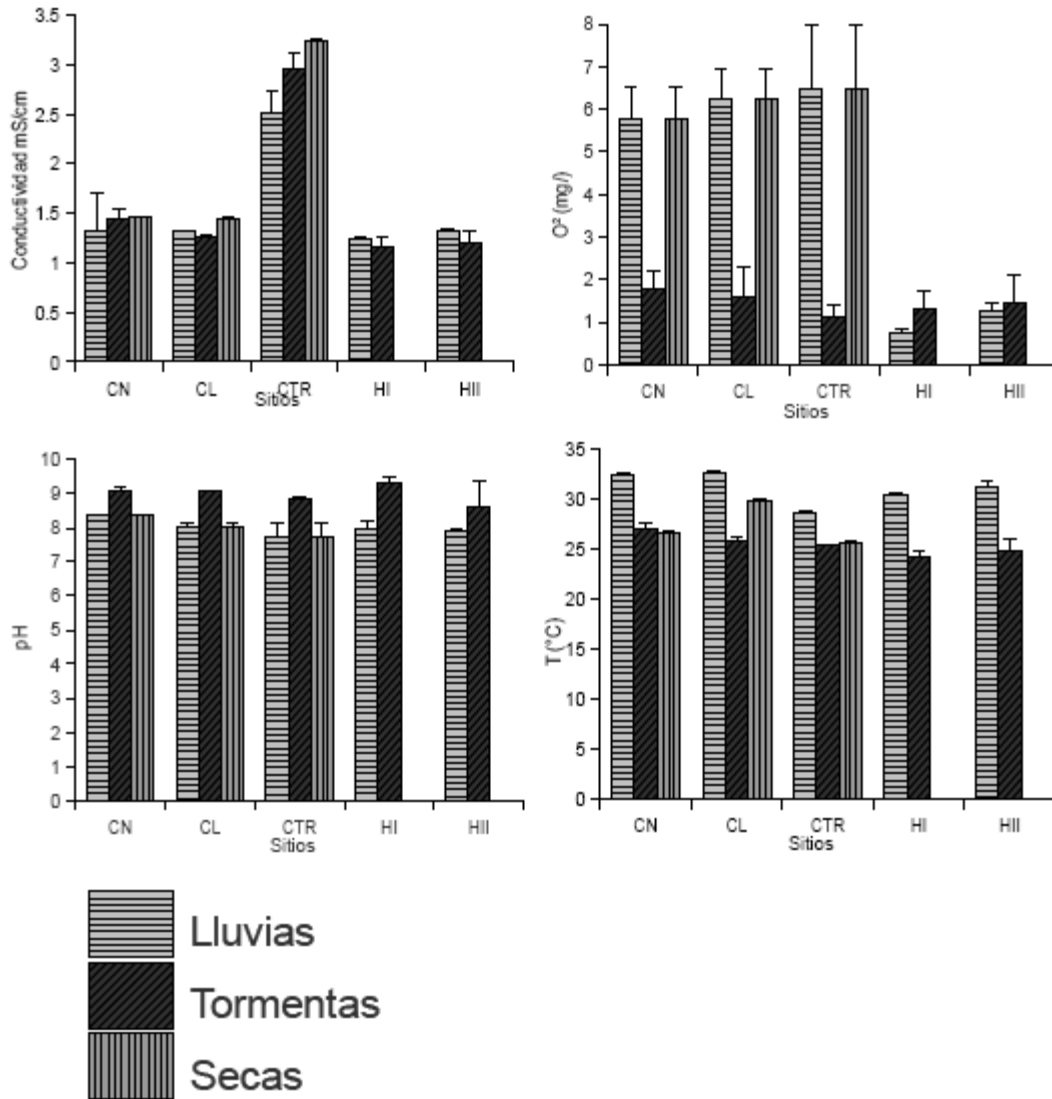


Figura 3. Promedio y desviación estándar de los valores de las variables fisicoquímicas de los cuerpos de agua de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an. CTR= cenote Tres Reyes, CN= cenote Norte, CL= cenote Límite, HI= Humedal I, HII= Humedal II

6.1.5 Agrupación de los sitios (clasificación)

La clasificación obtenida mediante el análisis Cluster confirmó la diferencia fisicoquímica entre los cenotes y los humedales. Para este análisis solo utilizaron datos de las temporadas de lluvias y tormentas tropicales (Fig. 4). Dentro del grupo de cenotes, el de Tres Reyes es una rama aparte.

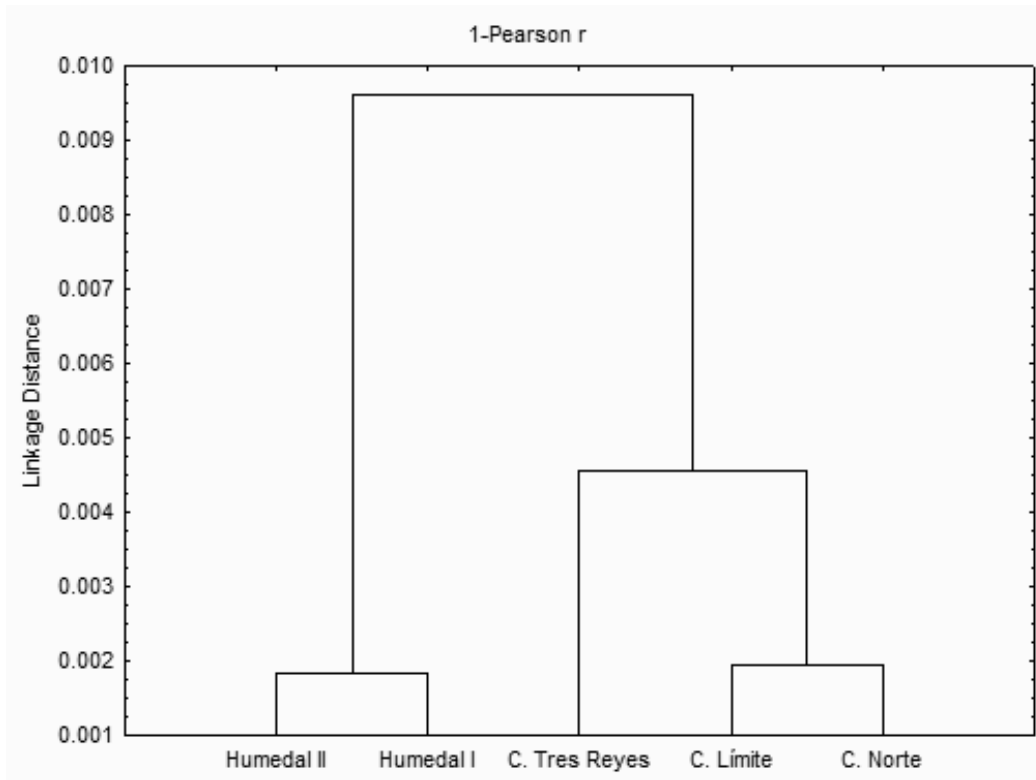


Figura 4. Dendrograma de similitud con base en la prueba de Cluster para los cuerpos de agua con base en parámetros fisicoquímicos.

6.2 INSECTOS ACUÁTICOS

6.2.1 Abundancia y riqueza

Se registraron un total de 793 individuos en los cuerpos de agua distribuidos en 48 géneros. Los géneros que registraron una mayor abundancia fueron *Enochrus* (Hydrophilidae) y *Laccophilus* (Dyticidae) con 129 y 91 individuos respectivamente (Cuadro 2).

En la temporada de lluvias se recolectaron un total de 114 individuos. Los valores de riqueza fluctuaron entre seis (Humedal II) y 15 (cenote Límite) géneros de insectos (Cuadro3). El género *Acanthagrion* (Coenagrionidae) fue el más abundante (Anexo 1).

En la temporada de tormentas invernales se recolectaron un total de 189 individuos. Los valores de riqueza fluctuaron entre 10 (cenote Tres Reyes) y 20 (cenote Norte) géneros de insectos (Cuadro 3). El género *Polypedilum* (Chironomidae) fue el que registró una mayor abundancia.

En la temporada de secas se registraron un total de 487 individuos (Anexo 3). El

rango registrado de riqueza fluctuó entre ocho (Humedal I) a 21 (cenote Norte) géneros (Cuadro 3). El género que registró una mayor abundancia fue *Enochrus* (Hydrophilidae).

Cuadro 2. Número de individuos por género de insectos acuáticos y por sitio para todo el ciclo anual. CTR= cenote Tres Reyes, CN= cenote Norte, CL= cenote Límite, HI= Humedal I, HII= Humedal II

Orden	Géneros	CN	CL	CTR	HI	HII	Σ
Ephemeroptera	<i>Brachycercus</i>	7	1	0	0	0	8
	<i>Procloeon</i>	0	1	5	0	0	6
	<i>Cerobrachys</i>	15	0	0	0	1	16
	<i>Cloeon</i>	1	1	0	0	1	3
Odonata	<i>Erythemis</i>	9	5	1	1	1	17
	<i>Protoneura</i>	3	0	0	0	0	3
	<i>Argia</i>	8	12	6	5	4	35
	<i>Libellula (Belonia)</i>	12	3	4	1	0	20
	<i>Libellula (Holotania)</i>	9	6	3	2	0	20
	<i>Neoneura</i>	5	2	17	0	0	24
	<i>Acanthagrion</i>	1	0	8	4	0	13
	<i>Coryphaescna</i>	0	1	0	1	0	2
Hemiptera	<i>Nehalennia</i>	18	3	6	4	0	31
	<i>Pelocoris</i>	0	9	5	2	6	22
	<i>Trepobates</i> sp. 1	9	6	5	0	0	20
	<i>Trepobates</i> sp. 2	1	0	1	0	0	2
	<i>Platyvelia</i>	0	1	0	0	0	1
	<i>Mesovelia</i>	1	3	3	0	0	7
Coleoptera	<i>Belostoma</i>	0	0	1	0	0	1
	<i>Megadytis</i>	0	0	0	1	0	1
	<i>Gyrinus</i>	0	2	0	0	0	2
	<i>Laccophilus</i>	24	6	18	5	38	91

Cuadro 2 (continuación). Número de individuos por género de insectos acuáticos y por sitio para todo el ciclo anual.

Ordén	Géneros	CN	CL	CTR	HI	H II	Σ
Coleoptera	<i>Hydaticus</i>	1	2	0	0	1	4
	<i>Anchytarsus</i>	0	1	0	1	0	2
	<i>Enochrus</i>	38	16	1	21	53	129
	<i>Hydrochus</i>	0	0	0	4	0	4
	<i>Prionocyphon</i>	0	6	21	1	2	30
Diptera	<i>Dasyhelea</i>	2	0	0	0	8	10
	<i>Chaoborus</i>	1	0	0	0	0	1
	Tipulidae	2	0	0	0	2	4
	<i>Anopheles</i>	6	1	4	0	2	13
	<i>Deinocerites</i>	1	0	0	0	3	4
	<i>Culex</i>	1	2	0	0	2	5
	<i>Ablabesmyia</i>	1	1	0	2	1	5
	<i>Goeldichironomus</i>	1	1	0	2	0	4
	<i>Axarus</i>	3	5	11	10	4	33
	<i>Parachironomus</i>	0	1	0	0	0	1
	<i>Polypedilum</i>	4	11	0	7	46	68
	<i>Natarsia</i>	0	0	3	0	1	4
	<i>Tribelos</i>	4	1	0	0	0	5
	<i>Zavreliella</i>	0	0	0	0	1	1
	<i>Beardius</i>	0	0	0	2	0	2
	<i>Dicrotendipes</i>	0	10	15	0	5	30
	<i>Chironomus</i>	2	3	0	0	1	6
	<i>Glyptotendipes</i>	0	0	0	2	0	2
	<i>Micropsectra</i>	0	1	0	3	58	62
	<i>Endotribelos</i>	0	0	1	0	0	1
Tabanidae	2	2	0	2	0	6	
<i>Synendotendipes</i>	0	1	7	0	0	8	
	Σ	193	129	146	84	241	793

La curva de acumulación muestra que a una escala anual ninguno de los sistemas se acerca a una asíntota. Los intervalos de confianza solapados permiten observar que las diferencias de la riqueza de géneros entre los cuerpos de agua no son significativas (Fig. 5).

Cuadro 3. Resultados de la riqueza de géneros de insectos acuáticos para cada temporada. CTR= cenote Tres Reyes, CN= cenote Norte, CL= cenote Límite, HI= Humedal I, HII= Humedal II

	Lluvias	Tormentas	Secas	Anual
CN	11	20	21	33
CL	15	17	16	30
CTR	7	10	19	22
HI	10	13	8	22
H II	6	13	10	22

El modelo utilizado para la curva de acumulación (Clench) se ajusta a la comunidad de insectos acuáticos ya que los resultados están con un valor cercano a uno, que es el criterio de la prueba de confianza para evaluar los datos con el modelo de Clench (cenote Norte 0.99, cenote Límite 0.99, cenote Tres Reyes 0.99, Humedal I 1 y Humedal II (0.99).

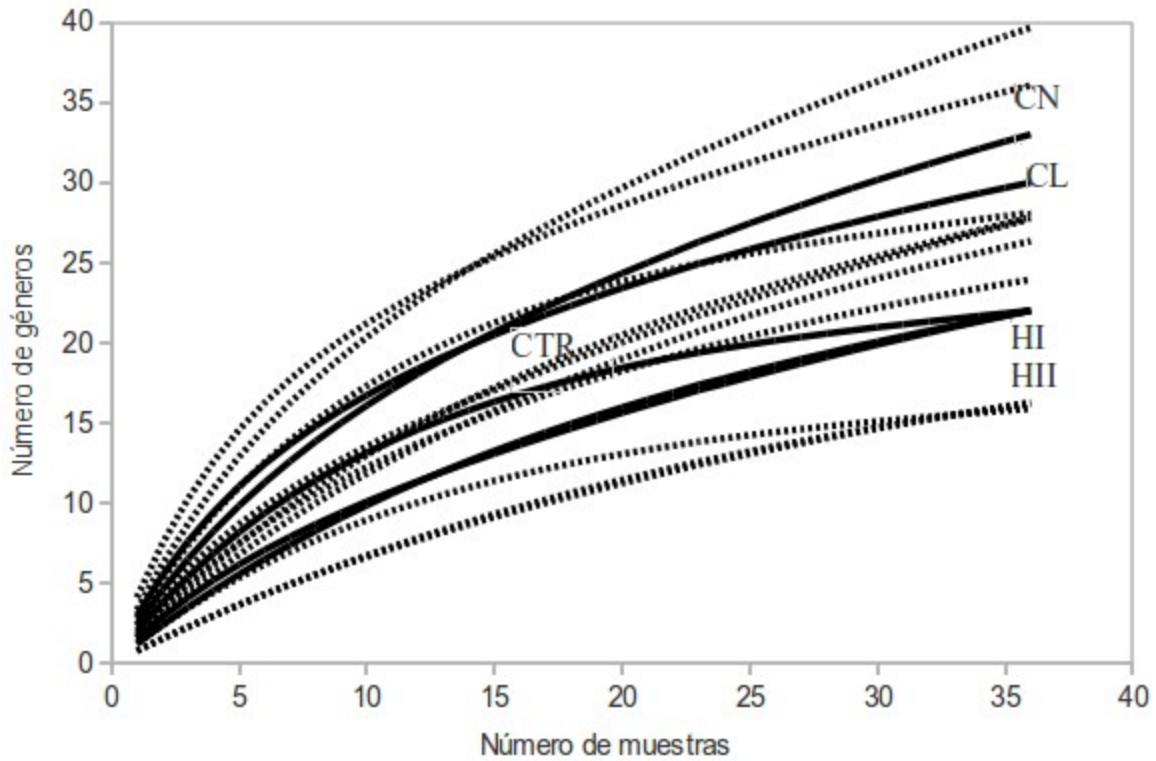


Figura 5. Curva de acumulación de los géneros de insectos acuáticos recolectados en los sistemas de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an. Comparación de la riqueza de géneros, las líneas sólidas son los cuerpos de agua y las líneas punteadas son el intervalo de confianza a 95%. CTR= cenote Tres Reyes, CN= cenote Norte, CL= cenote Límite, HI= Humedal I, HII= Humedal II

Mediante la curva de rarefacción se observa que el cenote Norte tiene una mayor riqueza con un número menor de individuos (Fig. 6). Los valores para los géneros esperados son de 4.42 (cenote Límite), 3.27 (cenote Norte), cenote Tres Reyes (3.52), Humedal I (2.11) y Humedal II (4.19).

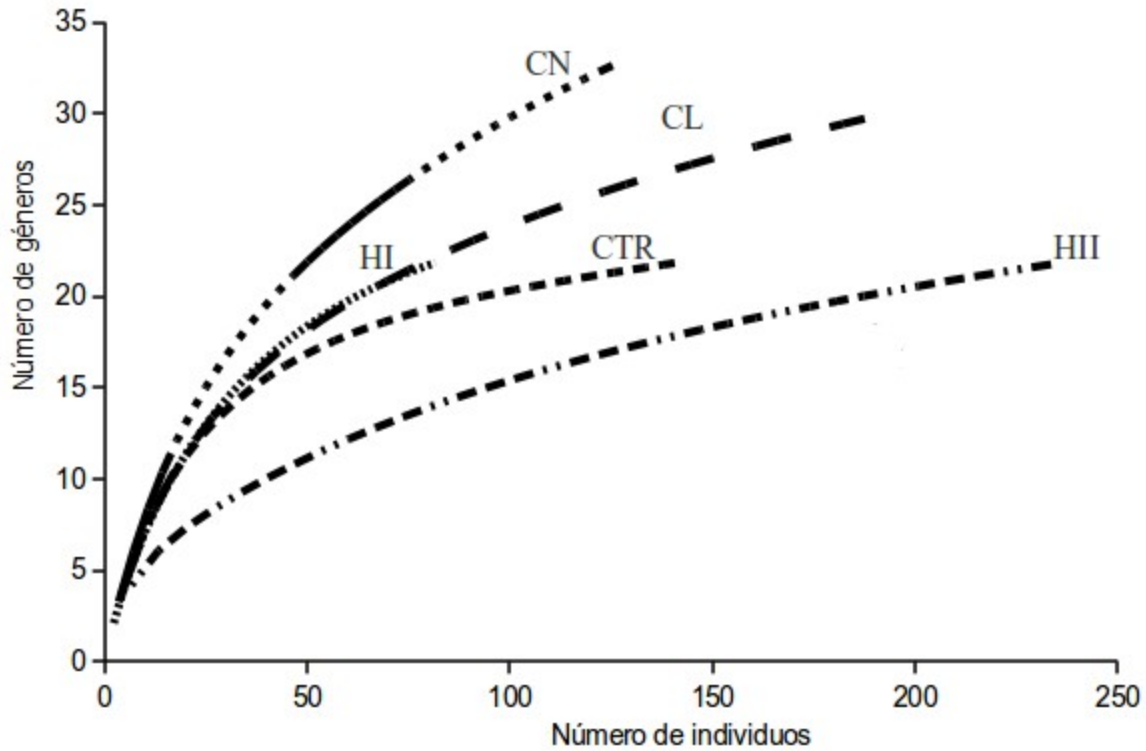


Figura 6. Rarefacción basada en individuos a partir de los insectos recolectados en los sistemas de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an. CTR= cenote Tres Reyes, CN= cenote Norte, CL= cenote Límite, HI= Humedal I, HII= Humedal II

6.2.2 Diversidad

Los valores de diversidad alfa de Fisher fluctuaron entre 2.24 y 13.47 para el año del muestreo. Se observa que el cenote Tres Reyes es el único en el que durante el año la diversidad fue en aumento. El cenote Norte fue el que tuvo una mayor diversidad durante todo el año. En la temporada de lluvias el valor más bajo de diversidad se registró en el Humedal II (Cuadro 4). En la temporada de tormentas invernales el cuerpo de agua con menor diversidad fue el cenote Tres Reyes (Cuadro 4) y en la temporada de secas el cuerpo de agua con menor diversidad fue el Humedal I (Cuadro 4).

Cuadro 4. Resultados de la diversidad alfa de Fisher de insectos acuáticos para cada temporada, a un nivel anual y el promedio anual. CTR= cenote Tres Reyes, CN= cenote Norte, CL= cenote Límite, HI= Humedal I, HII= Humedal II

	Lluvias	Tormentas	Secas	Anual	Promedio
CN	12.01	13.47	10.76	14.33	12.08
CL	8.92	8.1	5.48	9.95	7.5
CTR	4	5.95	6.91	7.19	5.62
H I	6.73	9.86	3.3	9.7	6.63
H II	3.15	8.15	2.24	5.89	4.51

6.2.3 Grupo funcional trófico de los géneros

De acuerdo a la clasificación general para las relaciones tróficas de insectos acuáticos basada en Merritt *et al.*, (2008) todos los sistemas excepto el Humedal I registraron una mayor abundancia de insectos depredadores que insectos de otras categorías. Entre los depredadores se encuentran todos los odonatos. Por debajo de la abundancia de los insectos depredadores se encuentran los insectos colectores los cuales fueron en su mayoría quironómidos (cuadro 5 y Anexo 4).

Cuadro 5.- Grupos funcionales tróficos con su número de géneros de insectos acuáticos registrados para cada sitio. CTR= cenote Tres Reyes, CN= cenote Norte, CL= cenote Límite, HI= Humedal I, HII= Humedal II

Grupo funcional trófico	CL	CN	CTR	H I	H II
Colectores	13	13	5	7	13
Trituradores	3	2	0	3	2
Depredadores	15	16	13	11	8
Raspadores	0	1	1	0	1
Perforadores de macrófitas	0	1	1	1	1
Parásitos	0	1	0	0	0

6.3 ANÁLISIS DEL TAPETE FLOTANTE PERIFÍTICO Y COBERTURA DE VEGETACIÓN ACUÁTICA

6.3.1 Cobertura de vegetación acuática y tapete flotante perifítico

La vegetación registrada en los cenotes fueron: *Cladium Jamaicense* (cortadora), *Eleocharis sp.* y *Justiria sp.* Los humedales presentaron *Cladium Jamaicense* (cortadora), *Eleocharis sp.*, *Justiria sp.*, *Chara sp.* y *Acoelorrhaphe Wrightii* (tasital).

En cobertura vegetal, no existe una diferencia significativa comparando temporadas ($H= 4.55$, $P>0.05$). Sin embargo, la temporada con mayor porcentaje de cobertura vegetal fue la de tormentas tropicales, en segundo lugar la época de lluvias con 21.41 y por último la temporada de secas con 15.15. Cuando se comparan los sitios la cobertura vegetal es significativamente mayor en humedales que en cenotes ($H=66.04$, $P<0.05$).

Existe una diferencia significativa en el porcentaje de TFP comparando temporadas. ($F=3.06$, $P<0.05$, $GL=8$ entre temporadas. Sin embargo, la prueba de Tukey no encontró diferencia significativa cuando se comparó entre cada una de las temporadas. La temporada con mayor porcentaje de TFP fue la de tormentas tropicales con un promedio de 67, en segundo lugar estuvo la temporada de lluvias y después la época de secas con 67 y 58 respectivamente. Para cada uno de los sitios a un nivel anual existen diferencias significativamente mayores entre el cenote Límite y el Humedal 1 ($F=4.43$, $P<0.05$, $GL=3$).

Cuadro 6.- Promedios de los porcentajes de cobertura vegetal y de TFP por cuerpo de agua. CTR= cenote Tres Reyes, CN= cenote Norte, CL= cenote Límite, HI= Humedal I, HII= Humedal II

Sitio	Lluvias		Tormentas		Secas	
	TFP	Cobertura vegetal	TFP	Cobertura vegetal	TFP	Cobertura vegetal
CN	73	9	75	6	69	10
CL	69	5	71	3	84	1
CTR	--	--	--	--	--	--
HI	61	38	75	23	51	25
HII	68	32	64	29	48	23
Promedio	67	21	71	25	63	15

6.3.2 Relación de estructuras claves con la riqueza y diversidad.

Las correlaciones entre la cobertura de la vegetación con la riqueza de insectos y con su diversidad tienen una tendencia negativa (fig. 7). Los humedales se encuentran con valores altos de cobertura mientras que los cenotes se encuentran en la región de valores más bajos.

Por el contrario la tendencia en las correlaciones del TFP con la riqueza y la diversidad insectos fue positiva (Fig. 8). En la correlación de riqueza con TFP se observa que por debajo de una cobertura de 70 se encuentran los humedales, aunque una temporada del Humedal I se encuentra con una cobertura de 75. Los cenotes viejos se encuentran por arriba de una cobertura de 70. Este patrón se observa con la correlación de la diversidad con. TFP.

La correlación realizada para el TFP con. la cobertura vegetal es inversamente proporcional (Fig. 9).

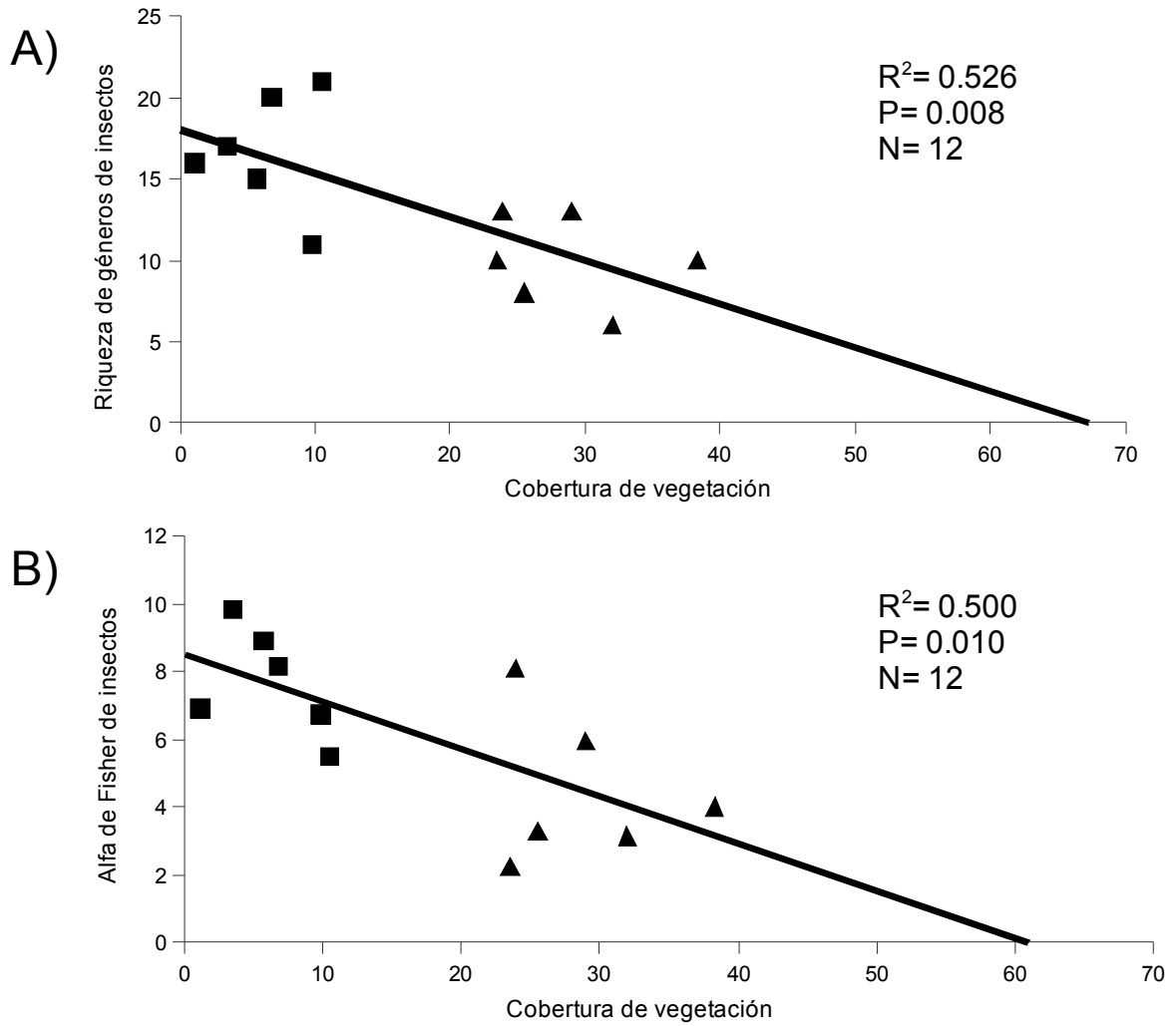


Figura 7. A) Correlación riqueza de géneros de insectos y la cobertura de vegetación y B) diversidad alfa de Fisher y la cobertura de vegetación. Cuadros = cenotes, triángulos = humedales

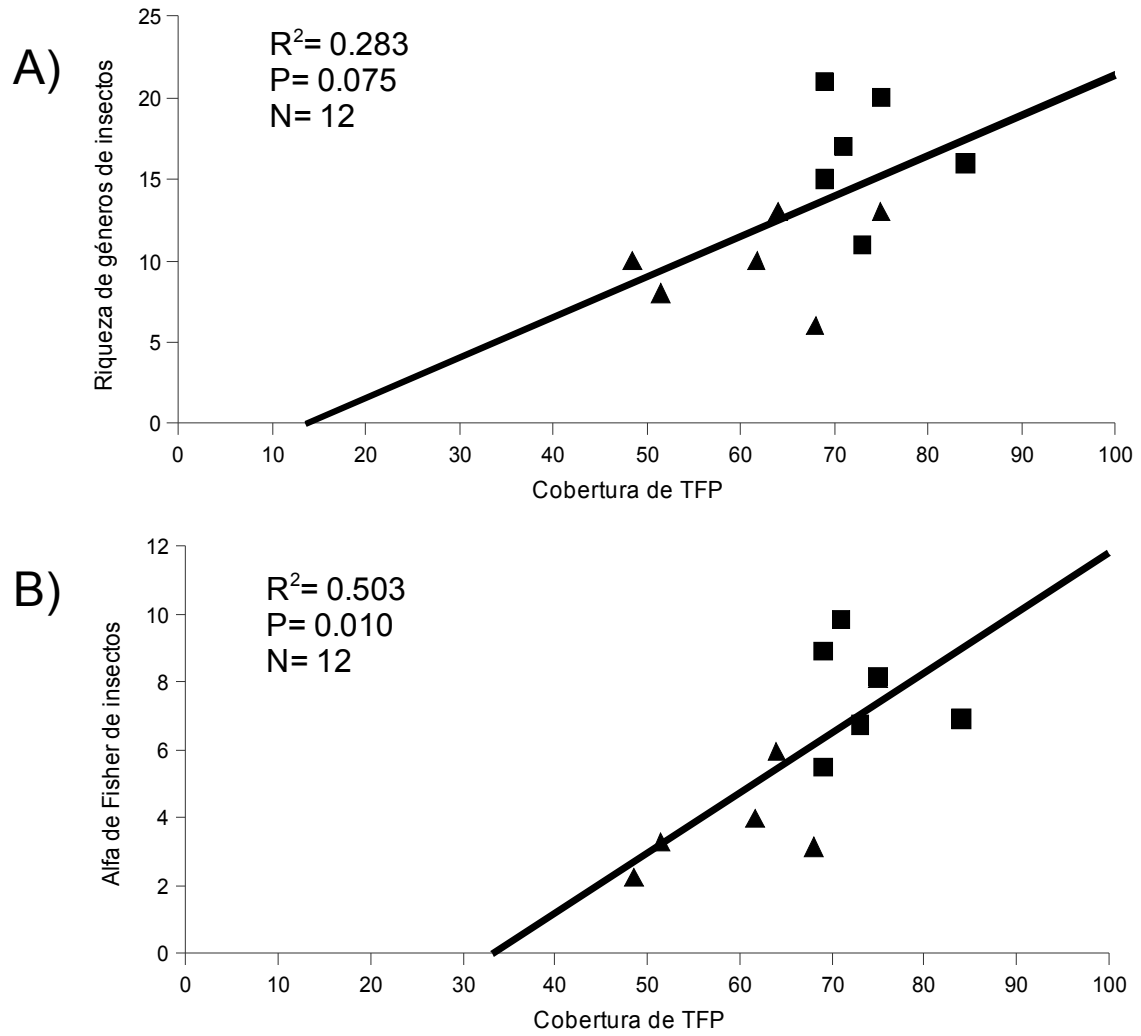


Figura 8. A) Correlación entre la riqueza de insectos acuáticos y el TFP y B) diversidad alfa de Fisher y el TFP. Cuadros = cenotes, triángulos = humedales

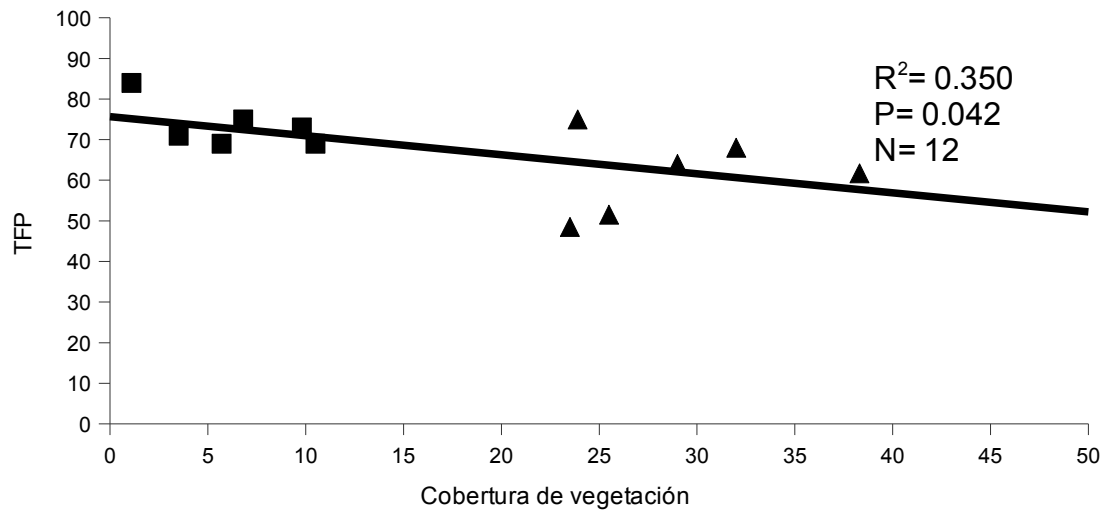


Figura 9. Correlación de cobertura de TFP vs. cobertura de vegetación. Cuadros = cenotes, triángulos = humedales

7. DISCUSIÓN

7.1 CONDICIONES FISICOQUÍMICAS

Los humedales fueron los sistemas que tuvieron una mayor variación en las condiciones fisicoquímicas del agua entre temporadas. Esto puede deberse a que estos sistemas están sujetos a la temporalidad de la región, puesto que el nivel de la columna de agua varía dependiendo de la temporada. En secas la columna de agua disminuye de forma drástica y el sistema queda sin agua (Zambrano *et al.*, 2006). Aunque las condiciones del sustrato, la vegetación y el TFP en el humedal, permiten una retención de una pequeña columna de agua y posterior a esto; de humedad en el sustrato durante algunos días.

Por otro lado, las variables fisicoquímicas en los cenotes registraron menores diferencias comparadas con las diferencias registradas en los humedales. Los cenotes tienen una columna de agua profunda, y las variables fisicoquímicas no responden a la temporalidad como lo hacen los humedales (Schmitter *et al.*, 2002).

Una variable de importancia para los insectos es la temperatura del agua (Wetzel, 2001), ya que tiene un papel fundamental en procesos biológicos, como en el metabolismo, el desarrollo, la reproducción y disponibilidad de comida (Huryn *et al.*, 2008). En humedales, la variación durante cada temporada en temperatura fue más alta que en los cenotes, ya que la temperatura en la temporada de lluvias fue más elevada que en tormentas invernales. Por otra parte, las diferencias de temperatura que se registraron entre los cenotes puede ser ocasionada por la diferencia de tamaño de éstos. En el caso de los cenotes sombreados por la vegetación circundante, pueden producirse algunos cambios en su temperatura superficial. Lo anterior afectará la solubilidad del oxígeno disuelto en el agua. El oxígeno es una variable ambiental de considerable importancia para los insectos acuáticos (Ward, 1992). Las diferencias de oxígeno entre sitios pueden ser ocasionadas por la temperatura y el consumo de oxígeno producido por la vegetación acuática y TFP.

En los cenotes viejos la variación de la conductividad posiblemente se deba a la entrada de material alóctono. Los valores bajos de conductividad registrados en los humedales pueden deberse a dos situaciones: 1) la fuente principal de agua en los humedales es la lluvia, la cual tiene una cantidad baja de sólidos disueltos y 2) los organismos que constituyen el TFP, precipitan los iones de carbonato de calcio y así

reducen su concentración (Thomas *et al.*, 2006).

Una medida específica de iones en el agua es el pH. De acuerdo con las mediciones obtenidas, el pH en todos los cuerpos de agua muestreados tiende a ser básico en la superficie. A pesar de las diferencias de los registros entre los cuerpos de agua, el rango de pH registrado se encuentra en el que se pueden desarrollar habitualmente los insectos acuáticos. Géneros de insectos como *Cloeon* (Baetidae), *Parachironomus*, *Polypedilum*, *Glyptotendipes* y *Micropsectra* (Chironomidae) registran tolerancias a un pH hasta de 4.7 (Johnson *et al.*, 1993).

El análisis estadístico de clasificación (cluster) basado en los parámetros fisicoquímicos (temperatura, oxígeno disuelto, pH y conductividad) divide a los cenotes en viejos y jóvenes. Esto sugiere que existen diferencias en procesos limnológicos, que afectan a las variables mencionadas (Schmitter *et al.*, 2002).

A pesar de que hubo diferencias fisicoquímicas entre sitios, esas diferencias no necesariamente son biológicamente relevantes para el establecimiento de los insectos acuáticos. Esto se debe a que la mayoría de los insectos recolectados pueden sobrevivir y reproducirse bajo las condiciones registradas en ambos tipos de sistemas (Johnson *et al.*, 1993). Por lo tanto, los cambios en las variables fisicoquímicas que dividen a los cuerpos de agua en cenotes jóvenes y viejos, no necesariamente están afectando a la estructura de la comunidad de insectos.

7.2 VEGETACIÓN ACUÁTICA Y TAPETE FLOTANTE PERIFÉRICO

La estacionalidad de los humedales puede provocar un cambio contrastante entre la cobertura de la vegetación y del TFP con efecto sobre el hábitat de los insectos. Por ejemplo, el TFP en los humedales puede quedar expuesto a la desecación durante la temporada de secas, con una reducción en la diversidad de algas y otros organismos que lo constituyen, pero la comunidad tiene un rápido restablecimiento cuando se presenta la rehidratación (Gottlieb *et al.*, 2005). Por otra parte, las características del sustrato donde se establece la comunidad, permiten la retención de humedad, la cual parece ser suficiente para que no presenten cambios en cobertura y diversidad a lo largo del año (Dunson *et al.*, 1997).

En los humedales, es de esperarse que tanto el TFP como la vegetación compitan por los mismos recursos (principalmente luz y espacio físico), y por ende se excluyan. Por

lo tanto, es más probable encontrar áreas con solo vegetación o sólo TFP (Mulderij *et al.*, 2006), lo que explicaría la relación inversa encontrada en las coberturas de ambas estructuras. Esta competencia podría deberse a la necesidad de una mayor área superficial de radiación solar (Armentano *et al.*, 2006; Thomas *et al.*, 2006). Para el caso de los cenotes viejos, el establecimiento de la vegetación emergente en las orillas posiblemente desplazaría TFP. Sin embargo, en pocos casos también se encontraron áreas con TFP adherido a la vegetación.

Si bien el área cubierta por vegetación es menor que la que presenta el TFP, éste no es el único factor que influye sobre el establecimiento de las distintas especies de insectos. La estructura física de la vegetación genera heterogeneidad, pero es menor comparada con la del TFP, ya que su morfología es menos imbricada (hojas y tallos lisos), por lo que son menores los microhábitats para los insectos en la vegetación acuática (Taniguchi y Tokeshi, 2004). Por el contrario, la estructura física del TFP es más complejo (rugoso), lo que genera una mayor heterogeneidad espacial que provee de más disponibilidad de microhábitats (más espacios). Más oquedades dan pie a más interacciones bióticas y a cambios en la distribución de los recursos (alimento, refugio y albergue).

7.3 ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE LOS INSECTOS ACUÁTICOS

La heterogeneidad que aporta la vegetación (ejemplo: *Cladium jamaicense* y *Eleocharis sp.*) y el TFP podría explicar por qué en los cenotes viejos existe una mayor riqueza y diversidad de insectos. Estas estructuras generan un aumento en los recursos. Por ejemplo, el material en descomposición de la vegetación, así como las algas que se desarrollan en la parte vegetal sumergida, es alimento para insectos inmersos en el agua. El TFP hospeda una compleja comunidad de algas, protozoarios e invertebrados que también pueden ser alimento para muchos invertebrados (Batzer y Wissinger, 1996; McAbendroth *et al.*, 2005; Chick *et al.*, 2008).

La misma cantidad de géneros en los humedales y en el cenote sin vegetación ni TFP (Tres Reyes), sugiere que la capacidad de los cuerpos de agua de albergar diferentes insectos es similar en sistemas con vegetación y sin vegetación. Sin embargo, los géneros en los cuerpos de agua fueron diferentes. Por lo que es posible que la vegetación circundante de la selva (mediana subperennifolia) genera refugios para los insectos

acuáticos en su etapa adulta (Dodds, 2002). Por lo que en este tipo de estudios es importante considerar no sólo la vegetación acuática sino la que se encuentra alrededor de los cuerpos de agua.

La baja riqueza de géneros de insectos en humedales que cuentan con una alta cobertura de productores primarios, se puede explicar con base en la estacionalidad del sistema. Un hábitat que se queda sin agua durante mucho tiempo debe generar épocas no habitables para muchos géneros de insectos que necesitan del agua durante todo el año.

La diferencia entre abundancia y riqueza en la misma zona (en donde el humedal I cuenta con muchos más insectos que el humedal II) puede explicarse con una distribución discontinua de los insectos. En otras palabras, es posible que en el humedal I se haya logrado colectar en un lugar en donde todos los insectos están aglomerados, mientras que en el humedal II que cuenta con las mismas condiciones, no se tuvo esa suerte. Esto puede ser debido al proceso de desecación que tienen, puesto que hay diferencias de profundidad en el sustrato lo que permite que algunas zonas del humedal tengan agua un periodo de tiempo mayor. Lo que generaría que algunos géneros se están distribuyendo de forma agregada.

Por lo tanto, el hecho de que los cenotes son sistemas acuáticos permanentes y los humedales temporales, puede influir en la comunidad de los insectos acuáticos. Haber encontrado mayor riqueza de insectos en los cenotes concuerda con estudios en donde la riqueza y diversidad de insectos es mayor en los cuerpos de agua permanentes (Batzer y Wissinger, 1996). Por lo tanto, es posible que la estructura de la comunidad de insectos dependa más de los cambios dados por la permanencia de la columna de agua.

Los insectos acuáticos tienen diferentes estrategias de vida según la diferencia en la dinámica hídrica entre cenotes y humedales. Algunas de estas estrategias se presentan cuando sucede una desecación, que generalmente son dos tipos de estrategias de colonización (Batzer y Wissinger, 1996): 1) la tolerancia a la desecación, que consiste en la colocación de huevos resistentes antes de que se seque el sistema. Algunos odonatos, tricópteros, coleópteros y dípteros cuentan con esta estrategia. Además, algunas larvas y pupas pueden sobrevivir para poder dispersarse, cuando se encuentran en el estado adulto y 2) la emigración del adulto y la oviposición. Por ejemplo, algunas especies oportunistas de mosquitos colocan sus huevos dentro de unos pocos días después de que comienza a

llenarse el sistema.

El grupo funcional trófico de los géneros de insectos registrados, basado en el mecanismo de alimentación, permite suponer que los insectos están obteniendo su alimento del TFP. La mayoría de los organismos registrados son depredadores y colectores. El alimento dominante de los insectos acuáticos depredadores es el tejido animal vivo, el cual obtienen al engullir o perforar a algún otro organismo (Cummins *et al.*, 2008). El principal alimento de los insectos colectores es la materia orgánica particulada fina, la cual obtienen de detritos o al filtrar el agua (Cummins *et al.*, 2008). Los insectos depredadores, representados en su mayoría por odonatos, se encontraron sobre el TFP, al igual que los colectores (quironómidos). De acuerdo con investigaciones con isótopos de carbono y nitrógeno al parecer los quironómidos de los cenotes se están alimentando del TFP (T. Camargo, IB-UNAM, com. pers).

7.4 ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD Y ESTRUCTURAS CLAVE

La riqueza y diversidad de insectos están inversamente correlacionadas con la cobertura vegetal, pero correlacionadas de manera positiva con el TFP. Esto podría sugerir que la presencia de vegetación reduce la diversidad de insectos, lo que contradice la teoría de que hay una relación positiva entre la vegetación y la diversidad. Sin embargo, podría ser engañoso considerar que la cobertura vegetal reduce la diversidad de insectos. Esto demuestra la importancia de tomar en cuenta otros elementos bióticos como lo es el TFP, por lo que es posible, que la correlación negativa de la riqueza y diversidad contra la vegetación se explique por la competencia que existe entre TFP y cobertura vegetal. Un sistema acuático sin cobertura vegetal posiblemente tenga menos riqueza que un sistema con cobertura vegetal (Taniguchi y Tokeshi, 2004). El hecho de que compitan estas dos estructuras de productores primarios, indica que en sistemas donde hay poca cobertura vegetal hay mucho TFP y por lo tanto, hay más diversidad de insectos. Un sistema con mucha cobertura vegetal tiene poco TFP y por lo tanto cuenta con poca diversidad de insectos.

Posiblemente el TFP sea una estructura clave en los sistemas acuáticos que lo presentan, porque está generando una mayor diversidad como resultado de la heterogeneidad que promueve. Por lo tanto, en los humedales la riqueza de insectos debería ser mayor porque están dominados por el TFP. Sin embargo, como se mencionó, las

estrategias de sobrevivencia de los insectos reducen su posibilidad de sobrevivir en sistemas que son temporales. En otras palabras, la temporalidad de los humedales afectan de manera más fuerte a la comunidad de insectos que la estructura física como el TFP.

Por otro lado, ya que la mayor parte de los géneros que está en los humedales también se encuentran en los cuerpos de agua permanentes, posiblemente los cenotes actúan como refugios de insectos cuando los sistemas acuáticos temporales se secan (Batzer y Wissinger, 1996).

8. CONCLUSIONES

- Los cenotes cuentan con mayor riqueza y diversidad de insectos que los humedales.
- En los humedales hay una distribución discontinua en la distribución de los individuos que se pueden deber a su temporalidad, impidiendo el establecimiento a largo plazo de los insectos acuáticos.
- Existe una relación inversamente proporcional entre el TFP y la vegetación acuática, sugiriendo competencia por espacio y luz entre ambos productores primarios.
- La cobertura del TFP está correlacionada positivamente con la riqueza y diversidad de insectos. Por el contrario la cobertura de la vegetación está correlacionada negativamente con los parámetros descriptores de la comunidad de insectos.
- Aún cuando la heterogeneidad espacial pudiera ser similar entre estructuras de producción primaria, es evidente que el TFP genera mayor cantidad de hábitats para los insectos acuáticos que la cobertura vegetal.
- Los sistemas con mayor cobertura vegetal y de tapete flotante perifítico como los humedales tuvieron una menor diversidad de insectos que sitios como los cenotes.

9. REFERENCIAS

- Armentano, T. V., J. P. Sah, D. T. Jones, H. C. Cooley y C. S. Smith. 2006. Rapid responses of vegetation to hydrological changes in Taylor Slough, Everglades National Park, Florida, USA. *Hydrobiología* **569**: 293-309
- Batzer, D. P y S. A. Wissinger. 1996. Ecology of insect communities in nontidal wetlands. *Annual Review Entomology* **41**:75-100.
- Batzer, D. P., A. S. Shurtleff y R. B. Rader. 2001. Sampling invertebrates in wetlands. Páginas 339-354 en R. B. Rader., D. P. Batzery, S. A. Wissinger, editores. *Bioassessment and management of North American freshwater wetlands*. John Wiley & Sons, Inc. New York
- Bray, J. R y J. T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* **27**:325-349.
- Brose, U. 2003a. Regional diversity of temporary wetland Carabid beetle communities: a matter of landscape features or cultivation intensity? *Agriculture Ecosystems and Environment* **98**:163-167.
- Brose, U. 2003b Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands mediated: by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia*, **135**: 407-413.
- Chick, J. H., P. Geddes y J. C. Trexler. 2008. Periphyton mat structure mediates trophic interactions in a subtropical marsh. *Wetlands* **28**:378-389.
- Colwell, R. K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 8. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>
- CONABIO 1998. Regiones hidrológicas prioritarias para la conservación. Comisión Nacional Para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad.
- Courtney, G. W y R. W. Merritt. 2008. Aquatic Diptera Part one Larvae of aquatic diptera. Páginas 687-722 en R. W. Merritt, K. W. Cummins y M. B. Berg, editores. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa.
- Cranston, P. S y H. V. Daly. 2008. General classification and key to the orders of aquatic and semiaquatic. Páginas 157-164 en R. W. Merritt, K. W. Cummins y M. B. Berg, editores. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa.
- Cummins, K. W., R. W. Merritt y M. B. Berg. 2008. Ecology and distribution of aquatic insects en R. W. Merritt, K. W. Cummins y M. B. Berg, editores. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa.
- Dodds, W. K. 2002. *Freshwater Ecology. Concepts and Environmental Applications*. Academic Press. San Diego, California.
- Donar, C. M., K. W. Condon, M. Gantar y E. E. Gaiser. 2004. A new technique for examining the physical structure of Everglades floating periphyton mat. *Nova Hedwigia* **78**:107-119.
- Downing, J. A. 1991. Biological heterogeneity in aquatic ecosystems. Páginas 160-180 en J. Kolasa y S. T. A. Pickett, editores. *Ecological heterogeneity*. Springer-Verlang. Oxford.

- Dunson, W. A., C. J. Paradise, R. L. V. Fleet y J. F. E. 553-565. 1997. Patterns of water chemistry and fish occurrence in wetlands of hydric pine flatwoods. *Journal of Freshwater Ecology* **12**:553-565.
- Elías-Gutiérrez, M., A. Cervantez-Martínez, M. Gutiérrez-Aguirre y A. M. Arce-Ibarra. 2007. Los cenotes y lagunas del centro y sur de la Península de Yucatán. Páginas 424-464 en G. De la Lanza-Espino y S. Hernández-Pulido, editores. *Las aguas interiores de México: Conceptos y casos*. Agt Editor, S. A. México. D.F.
- Feller, I. C y W. N. Mathis. 1997. Primary herbivory by wood-boring insects along an architectural gradient of *Rhizophora mangle*. *Biotropica* **28**:440-451.
- Ferrington, J. L. C., M. B. Berg y W. P. Coffman. 2008. Chironomidae. Páginas 847-989 en R. W. Merritt, K. W. Cummins y M. B. Berg, editores. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing Company.
- García-Bedoya, D. 2004. Distribución de la Familia Poeciliidae a nivel regional en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Tesis de Maestría. Instituto de Biología. UNAM. México, 54 p.
- Goldsborough, G. 2001. Sampling algae in wetlands. Páginas 263-295 en R. B. Rader, D. P. Batzer y S. A. Wissinger, editores. *Bioassessment and management of North American freshwater wetlands*. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- Gotelli, N. J y R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* **4**:379-391.
- Gottlieb, A., J. Richards y E. Gaiser. 2005. Effects of desiccation duration on the community structure and nutrient retention of short and long-hydroperiod Everglades periphyton mats. *Aquatic Botany* **82**:99-112.
- Heino, J. 2000. Lentic macroinvertebrate assemblage structure along gradients in spatial heterogeneity, habitat size and water chemistry. *Hydrobiologia* **418**:229-242.
- Hershey, A. E y G. A. Lamberti. 2001. Aquatic insect Ecology. Páginas 733-775 en Thorp J. T y A. P. Covich, editores. *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. Academic Press, California.
- Huryn, A. D., J. B. Wallace y N. H. Anderson. 2008. Habitat, life history, secondary production y behavioral adaptations of aquatic insects. Páginas 55-103 en R. W. Merritt, K. W. Cummins y M. B. Berg, editores. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa.
- Ibañez-Bernal, S., O. Canul y J. F. Canal. 1990. Los dípteros de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. Páginas 307-316 en D. N. L y J. G. Robinson, editores. *Diversidad Biológica en la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an Quintana Roo, México*. CIQRO. Chetumal, México.
- Jeffries, M. 1993. Invertebrate colonization of artificial pondweeds of differing fractal dimension. *Oikos* **67**:142-148.
- Johnson R.K, Wiederholm T. y D.M. Rosenberg. 1993. Freshwater biomonitoring using individuals organisms, populations, and species assemblages of benthic macroinvertebrates. Páginas 40-158 en: D. M. Rosenberg y V. H. Resh, *Freshwater Biomonitoring and Benthic Invertebrates.*, Chapman and Hall.
- Kratz, T. K., S. MacIntyre y K. E. Webster. 2005. Causes and consequences of spatial heterogeneity in Lakes. Páginas 329-347 en G. M. Lovett, C. G. Jones, M. G. Turner y K. C. Weathers, editores. *Ecosystem function in heterogeneity landscapes*. Springer. New York.
- Li, H y J. F. Reynolds. 1995. On definition and quantification of heterogeneity. *OIKOS*

73:155-162. Concepts and Environmental Applications

- Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing Company. Oxford.
- May, R. M. 1988. How many species are there on earth? *Science* **242**.
- McAbendroth, L., P. M. Ramsay, A. Foggo, S. D. Rundle y D. T. Bilton. 2005. Does macrophyte fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions? *Journal of Animal Ecology* **111**: 279-290.
- McCafferty, W. P., C. R. Lugo-Ortiz, A. V. Provonsha y T. Q. Wang. 1997. Los efemerópteros de México: I. Clasificación superior, diagnosis de familias y composición. *Dugesiana* **4**:1-29.
- MacCoy, E. D y S. S. Bell. 1991. Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. Páginas 3-27 en S. S. Bell, E. D. McCoy y H. R. Mushinsky, editores. *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. Chapman & Hall. London.
- Merritt, R. W. y J. B. Wallace. 2003. Aquatic Habitats, pp. 45-57. en: V. H. Resh and R. T. Carde, editores. *Encyclopedia of Insects*. Academic Press, San Diego, California.
- Merritt, R. W., K. W. Cummins y M. B. Berg. 2008. Introducción, pp. 1-6. en: R. W. Merritt, K. W. Cummins y M. B. Berg, editores. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa.
- Merritt, R. W y D. W. Webb. 2008. Aquatic diptera Part two Pupae and adults of aquatic diptera. Páginas 723-800 en R. W. Merritt, K. W. Cummins y M. B. Berg, editores. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa.
- Milne, B. T. 1991. Heterogeneity as a multiscale characteristic of landscapes. Páginas 69-84 en J. Kolasa y S. T. A. Pickett, editores. *Ecological heterogeneity*. Springer-Verlang. Oxford.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M & T-Manuales y Tesis SEA. Zaragoza.
- Morse, J. C. 2009. Biodiversity of aquatic insects. Páginas 165-184 en R. G. Foottit y P. H. Adler, editores. *Insect biodiversity: science and society*. Blackwell Publishing Ltd. Oxford
- Mulderij, G., A. J. P Smolders y E. Van Donk. 2006. Allelopathic effects of the aquatic macrophyte, *Stratiotes aloides*, on natural phytoplankton. *Freshwater. Biology* **5**: 554–561.
- Novelo-Gutiérrez, R. 1990. Los odonatos de la Reserva de Sian Ka'an Quintana Roo, México (Insecta: Odonata). Páginas 258-274 en D. N. L y J. G. Robinson, editores. *Diversidad Biológica en la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an Quintana Roo, México*. CIQRO. Chetumal, México.
- Novelo-Gutiérrez, R. 1997a. Clave para la determinación de familias y géneros de las náyades de odonata de México. Parte II. Anisoptera. *Dugesiana* **4**:31-40.
- Novelo-Gutiérrez, R. 1997b. Clave para la separación de familias y géneros de las náyades de odonata de México. Parte I. Zygoptera. *Dugesiana* **4**:1-10.
- Olmsted, I y R. Durán. 1990. Vegetación de Sian Ka'an. Páginas 1-12 en D. N. L y J. G. Robinson, editores. *Diversidad biológica de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an Quintana Roo, México*. CIQRO. Chetumal, México
- Polhemus, J. T. 2008. Aquatic and semiaquatic hemiptera. Páginas 385-423 en R. W. Merritt, K. W. Cummins y M. B. Berg, editores. *An introduction to the aquatic*

- insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa.
- Ramsar, S. d. I. C. d. 2004. Manual de la Convención de Ramsar: Guía a la Convención sobre los Humedales (Ramsar, Irán, 1971) en S. d. I. C. d. Ramsar, editor.
- Rosenzweig, M. L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press. Cambridge
- Schmitter-Soto, J. J., E. Escobar-Briones, J. Alcocer, E. Suárez-Morales, M. Elías-Gutiérrez y L. E. Marín. 2002. Los cenotes de la Península de Yucatán. Páginas 337-381 en G. De la lanza-Espino y J. L. García-Calderón, editores. Lagos y presas de México. Agt Editor, S. A. México. D.F.
- Soberón, J y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* **7**:480-488.
- Sparrow, A. D. 1999. A heterogeneity of heterogeneities. *Trends Ecol. Evol.* **14**: 422-423.
- Stamps, J. 2008. Habitat. Páginas 1807-1809 en S. E. Jørgensen y B. D. Fath, editores *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier B.V. Amsterdam, The Netherlands.
- Stewart, A. J. A., E. A. John y M. J. Hutchings. 2000. The world is heterogeneous: ecological consequences of living in a patchy environment. Páginas 1-8. en en M. J. Hutchings, E. A. John y A. J. A. Stewart, editores. *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. British Ecological Society Blackwell Science.
- Taniguchi, H y M. Tokeshi. 2004. Effects of habitat complexity on benthic assemblages in a variable environment. *Freshwater Biology* **49**:1164-1178.
- Tennessen, K. J. 2008. Odonata. Páginas 237-294 en R. W. Merritt, K. W. Cummins y M. B. Berg, editores. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa.
- Tews, J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielbörger, M. C. Wichmann, M. Schwager y F. Jeltsch. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* **31**:79-92.
- Thomas, S., E. E. Gaiser, M. Gantar y L. J. Scinto. 2006. Quantifying the responses of calcareous periphyton crusts to rehydration: a microcosm study (Florida Everglades). *Aquatic Botany* **84**:317-323.
- Wallace, J. L y E. D. Walker. 1998. Culicidae. Páginas 801-823 en R. W. Merritt, K. W. Cummins y M. B. Berg, editores. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa.
- Waltz, R. D y S. K. Burian. 2008. Ephemeroptera. Páginas 181-236 en R. W. Merritt, K. W. Cummins y M. B. Berg, editores. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa.
- Ward, J. V. 1992. *Aquatic insect ecology Biology and habitat*. John Wiley & Sons, Inc. Colorado.
- Wetzel, R. G. 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Springer-Verlag. New York.
- White, D. S y R. E. Roughley. 2008. Aquatic coleoptera. Páginas 571-671 en R. W. Merritt, K. W. Cummins y M. B. Berg, editores. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa.
- Wiens, J. A. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. Páginas 9-31 en M. J. Hutchings, E. A. John y A. J. A. Stewart, editores. *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. British Ecological Society Blackwell Science.
- Young, J. A. 2001. Habitat diversity and species diversity: testing the competition hypothesis juvenile salmonids. *OIKOS* **95**: 87-93.

- Zambrano, L., E. Vázquez-Domínguez, D. García-Bedoya, W. F. Loftus y J. C. Trexler. 2006. Fish community structure in freshwater karstic water bodies of the Sian Ka'an Reserve in the Yucatan peninsula, México. *Ichthyol. Explor. Freshwaters* **17**:193-206.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. 3Ra ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

10. ANEXOS

Anexo 1. Número de individuos por género de insectos acuáticos y por sitio para la temporada de lluvias (julio 2007).

Géneros	CTR	CN	CL	H I	H II	Σ
<i>Brachycercus</i>	0	1	7	0	0	8
<i>Erythemis</i>	1	0	1	0	0	2
<i>Protoneura</i>	0	0	2	0	0	2
<i>Argia</i>	2	1	1	4	3	11
<i>Libellula (belonia)</i>	2	0	3	1	0	6
<i>Libellula (holotania)</i>	1	1	5	0	0	7
<i>Acanthagrion</i>	8	0	1	3	0	12
<i>Neoneura</i>	0	0	2	0	0	2
<i>Pelocoris</i>	0	3	0	1	3	7
<i>Trepobates sp 1</i>	0	0	4	0	0	4
<i>Megadytis</i>	0	0	0	1	0	1
<i>Laccophilus</i>	3	1	2	2	0	8
<i>Hydaticus</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Anchytarsus</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Enochrus</i>	0	4	0	0	2	6
<i>Hydrochus</i>	0	0	0	4	0	1
<i>Dasyhelea</i>	0	0	2	0	8	10
<i>Chaoborus</i>	0	0	1	0	0	1
Tipulidae	0	0	2	0	1	3
<i>Anopheles</i>	2	0	5	0	0	7
<i>Ablabesmyia</i>	0	0	0	1	1	2
<i>Goeldichironomus</i>	0	0	0	2	0	2
<i>Axarus</i>	0	2	1	4	0	7
<i>Parachironomus</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Polypedilum</i>	0	2	0	0	0	2
Σ	19	18	39	20	18	114

Anexo 2. Número de individuos por género de insectos acuáticos y por sitio para la temporada de tormentas invernales (noviembre 2007).

Géneros	CTR	CN	CL	HI	H II	Σ
<i>Procloeon</i>	3	1	0	0	0	4
<i>Cerobrachys</i>	0	0	13	0	0	13
<i>Cloeon</i>	0	1	1	0	1	3
<i>Erythemis</i>	0	4	6	1	0	11
<i>Protoneura</i>	0	0	1	0	0	1
<i>Argia</i>	0	5	4	1	1	11
<i>Libellula (belonia)</i>	1	2	7	0	0	10
<i>Libellula (holotania)</i>	1	4	2	1	0	8
<i>Acanthagrion</i>	0	0	0	1	0	1
<i>Coryphaescna</i>	0	1	0	1	0	2
<i>Neoneura</i>	7	0	3	0	0	10
<i>Nehalennia</i>	1	1	10	4	0	16
<i>Pelocoris</i>	0	4	0	1	3	8
<i>Trepobates sp 1</i>	0	4	0	0	0	4
<i>Platyvelia</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Mesovelia</i>	0	3	0	0	0	3
<i>Laccophilus</i>	4	4	0	0	3	11
<i>Hydaticus</i>	0	1	1	0	1	3
<i>Enochrus</i>	0	3	1	0	0	4
<i>Prionocyphon</i>	1	0	0	1	0	2
<i>Anopheles</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Deinocerites</i>	0	0	1	0	3	4
<i>Culex</i>	0	1	1	0	2	4
<i>Ablabesmyia</i>	0	1	1	1	0	3
<i>Goeldichironomus</i>	0	0	1	0	0	1
<i>Axarus</i>	4	0	0	6	4	14
<i>Polypedilum</i>	0	3	1	5	10	19
<i>Natarsia</i>	3	0	0	0	1	4
<i>Tribelos</i>	0	1	4	0	0	5
<i>Zavreliella</i>	0	0	0	0	1	4

Anexo 2 (continuación). Número de individuos por género de insectos acuáticos y por sitio para la temporada de tormentas invernales (noviembre 2007)

Géneros	CTR	CN	CL	HI	HII	Σ
<i>Beardius</i>	0	0	0	2	0	2
<i>Dicrotendipes</i>	1	0	0	0	1	2
<i>Chironomus</i>	0	0	0	0	1	1
<i>Glyptotendipes</i>	0	0	0	2	0	2
Σ	26	46	58	27	32	189

Anexo 3. Número de individuos por género de insectos acuáticos y por sitio para la temporada de tormentas invernales (marzo 2007).

Géneros	CTR	CN	CL	HI	H II	Σ
<i>Procloeon</i>	2	0	0	0	0	2
<i>Cerobrachys</i>	0	0	4	0	1	5
<i>Erythemis</i>	0	1	2	0	1	4
<i>Argia</i>	4	6	3	0	0	13
<i>Libellula (belonia)</i>	1	1	3	0	0	5
<i>Libellula (holotania)</i>	1	1	2	1	0	5
<i>Neoneura</i>	10	2	0	0	0	12
<i>Nehalennia</i>	5	2	8	0	0	15
<i>Pelocoris</i>	5	2	0	1	0	8
<i>Trepobates sp 1</i>	5	2	5	0	0	12
<i>Tepobates sp 2</i>	1	0	1	0	0	2
<i>Mesovelia</i>	3	0	1	0	0	4
<i>Laccophilus</i>	11	2	21	3	35	72
<i>Anchytarsus</i>	0	0	0	1	0	1
<i>Enochrus</i>	1	10	36	21	51	119
<i>Prionocyphon</i>	20	6	0	0	2	28
<i>Gyrinus</i>	0	2	0	0	0	2
<i>Belostoma</i>	1	0	0	0	0	1
Tipulidae	0	0	0	0	1	1
<i>Anopheles</i>	2	0	1	0	2	5
<i>Culex</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Goeldichironomus</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Axarus</i>	7	3	2	0	0	12
<i>Polypedilum</i>	0	6	3	2	36	47
<i>Dicrotendipes</i>	14	10	0	0	4	28
<i>Chironomus</i>	0	3	2	0	0	5
<i>Micropsectra</i>	0	1	0	3	58	62
Tabanidae	0	2	2	2	0	6
<i>Synotendipes</i>	7	0	0	0	0	7

Anexo 3 (continuación). Número de individuos por género de insectos acuáticos y por sitio para la temporada de tormentas invernales (marzo 2007).

Géneros	CTR	CN	CL	HI	H II	Σ
<i>Endotribelos</i>	1	1	0	0	0	2
Σ	101	65	96	34	191	487

Anexo 4. Clasificación de los grupos funcionales tróficos basados en los mecanismos de alimentación.

Grupo funcional (categoría basada en el mecanismo de alimentación)	Alimento dominante	Mecanismo de alimentación
Trituradores	Viven en el tejido de plantas hidrófitas vasculares. Descomponen tejido de plantas vasculares- materia orgánica particulada gruesa (MOPG). Madera.	Herbívoros-masticadores, y mineros de macrófitas vivas. Detritívoros-masticador de MOPG Excavadores de galerías, madera
Colectores	Descomponen materia orgánica particulada fina (MOPF)	Detritívoros y filtradores de alimento suspendido. Detritívoros y recolectores o alimentación por depósitos (sedimentos) incluye alimentadores libres en la pelicular del agua
Raspadores (scrapers)	Perifiton-algas adheridas y material asociado	Herbívoros forrajeadores, raspadores de minerales y superficies orgánicas.
Taladradores de macrófitas	Células de hidrófitas vasculares y fluidos de tejido o fluidos de células algales filamentosas (macroscópicas)	Herbívoros perforadores de tejidos o células y succionadores de fluidos
Depredadores	Tejido animal vivo	Engullidores carnívoros, atacan la presa y la injieren toda o en partes. Perforadores carnívoros, atacan la presa, perforan el tejido y las células, y succionan fluidos
Parásitos	Tejido animal vivo	Parásitos internos de huevos, larvas y pupas. Parásitos externos de larvas, prepupas y pupas en capullos, caja pupal o minas. También parásitos externos de arañas adultas.