



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA
ECOLOGIA

DIFERENCIAS EN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE PECES EN CENOTES CON
DISTINTAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS EN LA RBSK (QUINTANA ROO)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

M en C. Teodiceldo Camargo Guerra

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Luis Zambrano González
Instituto de Biología

COMITÉ TUTORIAL: Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo
Instituto de Biología, UNAM

Dr. Jorge Ciros Pérez
FES Iztacala, UNAM

México D. F., Febrero, 2015.



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 1° de diciembre de 2014, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **CAMARGO GUERRA TEODICELDO** con número de cuenta **501480763** con la tesis titulada: "**Diferencias en la estructura de la comunidad de peces en cenotes con distintas características morfológicas en la RBSK (Quintana Roo)**", realizada bajo la dirección del **DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ**.

Presidente:	DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA
Vocal:	DRA. CLAUDIA PATRICIA ORNELAS GARCÍA
Secretario:	DR. JORGE CIROS PÉREZ
Suplente:	DRA. ELLA GLORIA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ
Suplente	DRA. MARISA MAZARI HIRIART

El Comité Académico, aprobó que la integración del jurado se realizara a solicitud del alumno, con **cinco sinodales**, con base en lo establecido en el Artículo 31 y acogiéndose al artículo **QUINTO TRANSITORIO**, del Reglamento General de Estudios de Posgrado vigente.

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 9 de febrero de 2015.

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

AGRADECIMEINTOS

Un sincero agradecimiento al **Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM** por el apoyo académico y administrativo.

Agradezco a DGEP - UNAM por la Beca que me fue otorgada.

Agradezco a PAPIIT por el financiamiento por medio del proyecto IN 230007 y a Semarnat-Conacyt de igual manera con el número del proyecto CO1-202-0082

Al Dr. Luis Zambrano G. por haber confiado en mí, por la paciencia ante mi inconsistencia, por la dirección de este trabajo, por los consejos, el apoyo y el ánimo que me brindó.

A mi comité compuesto por el Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo y Dr. Jorge Ciros Pérez por su apoyo a nivel académico, su atenta lectura y sus valiosos comentarios de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A Dios por darme los medios y capacidades para culminar la tesis.

De igual manera quiero agradecer a los miembros del jurado: Dr. Fernando Álvarez Noguera, a la Dra. Claudia Patricia Ornelas García, al Dr. Jorge Ciros Pérez, a la Dra. Ella Gloria Vázquez Domínguez y a la Dra. Marisa Mazarí Hiriar por sus valiosos y acertados observaciones al trabajo de tesis, los cuales ayudaron a enriquecerla.

La presente Tesis es un esfuerzo en el cual, directa o indirectamente, participaron varias personas leyendo, opinando, corrigiendo, teniéndome paciencia, dándome ánimo, acompañando en los momentos de crisis y en los momentos de felicidad. Fue un proceso en el que me costó mucho, incluso lágrimas de sangre y en el que en tres momentos estaba decidido a abandonarla, incluso alcance a tomarle resentimiento. Pero recapacite y vi el esfuerzo de las personas que a mi alrededor me apoyaron para concluir esta parte que hacía falta. En especial al Dr. Luis Zambrano, Dr. José Martín García Valera y al personal del posgrado de Biología.

Gracias también a mis queridos compañeros: Daniel García Bedoya, Nancy Calderón, Victoria Contreras E. Julio Díaz, Luis Escalera, Ángel Merlo y Elsa Valiente, que me apoyaron y me permitieron entrar en su vida durante estos años, por haberme brindado su amistad, consejos académicos y apoyarme en el trabajo en campo.

A la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an a través de Licenciado Felipe Ángel Omar Ortiz Moreno Director de Área Natural Protegida de la CONANP, por su amable colaboración en la prestación de las instalaciones y la realización de la investigación en esta reserva.

Y a todas las personas que de manera directa o indirecta participaron en las salidas de campo y aportaron ideas para la mejor presentación de esta tesis.

A mi Padre y Madre porque me acompañaron en esta aventura que significó el doctorado y que de forma incondicional me apoyaron y entendieron mi ausencia.

A Magdalena Canseco Pérez quien fue mi novia incondicional durante más de 8 años, por entenderme, comprenderme, darme ánimos y soportar mis angustias en este proceso.

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a Dios,

A mi padre José Teodiceldo Camargo Guerra,

A mi madre Cecilia Guerra Zarate de Camargo que hace un año que desencarno,

A mi exnovia Magdalena Canseco Pérez quien me apoyo incondicionalmente durante todo este proceso,

A mis hermanos José Alfredo, Clara Cecilia y Hels Yolima

INDICE

RESUMEN GENERAL.....	2
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN GENERAL	4
CAPITULO I	9
ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE PECES EN CENOTES DE LA RESERVA DE LA BIOSFERA DE SIAN KA'AN – QUINTANA ROO	9
RESUMEN.....	10
ABSTRACT	11
INTRODUCCIÓN	12
DISCUSIÓN	26
CONSLUSIONES	30
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	31
CAPITULO II	35
ESTRUCTURA TRÓFICA DE PECES EN CENOTES DE QUINTANA ROO	35
LISTA DE FIGURAS.....	36
LISTA DE TABLAS	39
LISTA DE ANEXOS.....	41
RESUMEN	43
ABSTRACT	45
INTRODUCCIÓN.....	47
OBJETIVOS	57
HIPÓTESIS	58
Hipótesis particulares.....	58
MÉTODO	59
RESULTADOS	69
<i>Contenidos estomacales</i>	69
Firmas isotópicas de los peces	76
Valores de $\delta^{15}\text{N}$	83
Nicho trófico.....	84
Traslape de dieta por medio de isótopos estables	88
Diversidad trófica (CD)	90

DISCUSION	91
Origen del alimento	91
Traslape de dietas.....	94
Amplitud del nicho trófico.....	94
El tamaño de la cadena trófica	96
G. yucatanana, un depredador pequeño en cenotes “jóvenes”	96
P. splendida el depredador de los cenotes viejos	97
La estructura trófica en los cenotes.....	98
CONCLUSIONES	100
CONCLUSIÓN GENERAL	101
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	102
ANEXOS	107

RESUMEN GENERAL

La morfología de los lagos profundos puede influir en la estructura de la comunidad de peces que en ella habitan. La proporción de zonas someras con respecto a zonas pelágicas está relacionada con la abundancia de productores primarios que se fijan al sustrato. Tanto las macrófitas como las macroalgas que se fijan al fondo del lago son refugios potenciales tanto para peces como para sus recursos. Por lo tanto, la relación de la comunidad de peces con la morfología del lago se puede deber a la variedad de hábitats y alimento que los productores primarios pueden ofrecer. Los cenotes de Sian Ka'an presentan dos tipos de morfología contrastante. Por un lado, cenotes "jóvenes" que tienen una morfología parecida a la de una cubeta, con paredes verticales y desnudas en donde pocas macrófitas y macroalgas pueden sobrevivir. Por otro lado, cenotes "viejos" que por el paso del tiempo se han azolvado, generando zonas someras donde las plantas se pueden establecer. Se realizaron colectas durante cuatro años para evaluar la estructura de la comunidad de peces y el tipo de alimento que consumían en cada tipo de cenote. Se encontró que en los cenotes "jóvenes" la riqueza y diversidad de peces es menor que en cenotes "viejos". Por su parte, el análisis de contenido estomacal y de isótopos de carbono sugieren que la mayoría de la energía que fluye en los cenotes "jóvenes" es alóctona, proveniente fundamentalmente de insectos terrestres, mientras que la de los cenotes "viejos" es principalmente autóctona a partir de los productores primarios acuáticos. Con base en estos resultados se puede concluir que la morfología de los lagos puede moldear en cierta medida la estructura de las comunidades de peces resultado de la presencia de plantas enraizadas que incrementan el hábitat disponible y, en consecuencia, la cantidad de especies en una misma área. Por el contrario, en lagos donde las plantas no se establecen, la fuente de energía alóctona cobra gran relevancia.

ABSTRACT

Deep lakes morphology has an influence on the community structure of fish. The proportion of shallow areas against pelagic areas is related to the abundance of primary producers that are rooted at the sediments. Macrophytes and macroalgae with roots are potential refuges for fish and their resources. Therefore, the relation with the fish community with the lake morphology is related to the habitats variety and food source that primary producers are able to offer. Sian Ka'an sinkholes (cenotes) have two contrasting morphologies: The first one can be named as "young" cenotes that have a morphology similar to a bucket with vertical walls with no sediments, in which few macrophytes and macroalgae can establish. A second one are "old" cenotes that are subjected to a sedimentation process that has produces shallow zones where rooted macrophytes can establish. We evaluated for four years the community structure of fish analyzing also the food resources. We found that "young" cenotes the species richness and diversity values were lower than in "old" cenotes. Stomach contents and carbon isotopes suggest that in "young" cenotes, most of the energy comes from allochthonous sources mainly from terrestrial insects. Meanwhile for "old" cenotes energy is generated in autochthonous process from aquatic primary producers. These results suggest that lake morphology is able to shape the community structure of fish, as rooted macrophytes increase available habitat, and in consequence, the amount of fish in the aquatic system. On the contrary, in lakes with no established rooted plants, the importance of the allochthonous energy source is higher.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las poblaciones de organismos no son entidades aisladas unas de otras, sino que comparten ambientes y hábitats e interaccionan entre sí de formas diferentes, formando comunidades (Begon *et al.*, 2006). Las comunidades poseen ciertas características que definen su estructura biológica, y que varían en el tiempo y en el espacio, pues no son estáticas. La estructura de la comunidad se define como la composición de especies, que incluye tanto su número como su abundancia relativa (Escolástico *et al.*, 2006).

La estructura de la comunidad de peces en ecosistemas dulceacuícolas depende tanto de factores abióticos como bióticos, pues ambos inciden en la presencia y abundancia de las especies. Los factores abióticos más importantes que determinan la estructura de la comunidad de peces son: la temperatura (Matthews y Berg, 1997), el pH (Somers y Harvey, 1984), la turbidez (Brazner y Beals, 1997), la velocidad de la corriente de agua (Willis *et al.*, 2005), la profundidad (Magoulick, 2000) y el oxígeno disuelto (Magoulick, 2000). Los factores bióticos que afectan la estructura de la comunidad de peces están relacionados con la disponibilidad de alimento, la competencia y la depredación (Wootton, 1992), que se puede resumir en la estructura de las redes tróficas

La estructura trófica es una representación del flujo de materia y energía entre los seres vivos que resulta de las interacciones tróficas entre los organismos (Cohen *et al.*, 1993). Esta estructura a su vez puede verse modificada por la heterogeneidad espacial (p.e. altitud) y temporal (p.e. estaciones, épocas de secas o lluvias). También puede verse afectada por las condiciones fisicoquímicas del agua, la morfología del cuerpo de agua, la entrada de recursos externos o alóctonos, la cantidad de productores primarios, entre otros. Todo lo anterior genera variaciones en la organización trófica del sistema, ya sea por cambios en las

tasas de desarrollo y supervivencia de los organismos (Polis *et al.*, 1996), por la aparición de especies dominantes o por el reemplazo de especies (DeAngelis *et al.*, 1989).

Tanto los factores bióticos como abióticos están relacionados con la morfología de los sistemas acuáticos. Esta morfología se compone de variables como el área que abarca el cuerpo de agua, su profundidad, su perímetro y el volumen (Alcocer y Escobar, 1993). Estas variables tienen una influencia directa en las dinámicas limnéticas y ecológicas dentro de la columna de agua del lago. Por ejemplo, para el caso de la sobrevivencia de los peces dentro de los lagos profundos, las fronteras generadas por las clinas (oxiclina, termoclina, halochina, etc.) limitan el desplazamiento de los organismos dentro del lago a nivel horizontal. Estas fronteras estratifican el cuerpo de agua ya que presentan diferentes características fisicoquímicas que limitan el libre desplazamiento de los peces. Por su parte, en lagos someros no presentan ningún tipo de clinas en la columna de agua. El hecho de que no existan estos cambios bruscos de temperatura, luz u oxígeno a diferentes profundidades promueve condiciones ambientales que repercuten de manera negativa en el ciclo de vida y comprometer la capacidad de sobrevivir de las diferentes especies de peces (Scheffer, 1998).

La morfología de los cuerpos de agua en conjunto la geología en donde se encuentran, afectan no solo a las variables fisicoquímicas del agua; como lo es la temperatura, el oxígeno disuelto, el pH, etc., sino también la presencia y distribución de algunas especies base de las cadenas alimenticias. Dentro de los factores geomorfológicos esta la pendiente y el tipo de sustrato que la conforma. Uno de los aspectos que menos se ha considerado cuando se estudia la morfología de los lagos es la pendiente en la orilla del sistema acuático. Tanto esta característica morfológica como el sustrato (geología) que conforma el fondo del lago influyen en la capacidad de establecimiento de las macrófitas, que a su vez generan complejidad en el hábitat para los peces. La complejidad diversifica los recursos alimenticios, aumenta la

zona de reproducción, provee de refugio, todo lo anterior promueve un aumento en la riqueza y diversidad. Sin embargo, la morfología, principalmente la pendiente de la orilla y el sustrato que la conforma, no han sido estudiadas como factores tanto directos como indirectos para comprender la estructura de la comunidad de peces. Para entender los efectos que la morfología pueda tener sobre la estructura de la comunidad de peces, se requiere realizar muestreos en muchos cuerpos de agua con áreas similares, pero con pendientes y sustratos diferentes. Como modelo de lo anterior se puede tomar un número pequeño de cuerpos de agua con ciertas características morfológicas contrastantes (por ejemplo, orillas con pendientes altas y conformadas por roca vs. orillas con pendientes bajas y compuestas de materia orgánica), que presenten unas variables en común y permitan diferenciarlos y a la vez agruparlos. Los cenotes son ideales para realizar este tipo de estudios ya que presentan una variada morfología, dependiendo del proceso de formación en el que se encuentren.

Los cenotes en México están distribuidos principalmente en la península de Yucatán; muchos de ellos están influenciados negativamente por las actividades humanas (contaminación por aguas servidas, desecación, algunos cenotes utilizados como basureros, etc.). Estos cenotes presentan morfologías contrastantes, asociadas con su “edad” o etapa en la que se encuentra (Stoessel *et al.*, 1989; Perry *et al.*, 1995; Steinich, 1996). Los cenotes con un corto tiempo geológico (los llamaremos “jóvenes”) no han sido expuestos a una sedimentación continua y la mayoría de ellos todavía tienen una comunicación directa con el manto freático (Schmitter-Soto *et al.*, 2002). Por consiguiente, estos cenotes tienen paredes rocosas verticales que no permiten el establecimiento de grandes poblaciones de macrófitas, algas y perifiton. Con el tiempo, los cenotes reciben materia orgánica del bosque seco tropical que se va directamente al fondo, disminuyendo la profundidad y a la vez que disminuye considerablemente la comunicación con el manto freático (Schmitter-Soto *et al.*, 2002). La materia orgánica también genera una pendiente que permite el establecimiento de productores primarios (Lot *et al.*, 1998). Los cenotes que presentan esta morfología

tienen más edad del cenote y los llamaremos “viejos”. En estos cenotes la presencia de productores primarios pueden modificar la estructura de la red trófica (Cohen, 1989). Las fuentes de alimento para los peces como zooplancton, moluscos (caracoles) e insectos acuáticos usan las macrófitas, las algas y el perifiton como refugios y zona de reproducción. En los cenotes “jóvenes”, la inexistencia de productores primarios reduce la abundancia de alimento para los peces. Por consiguiente, la morfología del cuerpo de agua puede determinar el origen de ciertos recursos para los peces. En sistemas donde las macrófitas se pueden establecer, los recursos alimenticios para los peces pueden ser de origen autóctono. Esto es lo que ocurre en la mayoría de los lagos. Sin embargo, la estructura trófica puede ser diferente en los cenotes “jóvenes” sin macrófitas. En estos lugares los peces pueden estar dependiendo de recursos externos como insectos, frutos o semillas que se caen de los árboles circundantes. Es por esto que el contraste morfológico entre cenotes “jóvenes” y “viejos” puede ocasionar una diferencia en la estructura de la comunidad de peces y la disponibilidad de recursos, principalmente alimenticios.

El objetivo de esta tesis fue determinar cuáles son las variables que influyen en la estructura de la comunidad de peces de acuerdo con las características morfológicas contrastantes de los cenotes “jóvenes” (Tres Reyes y Sta. María) y cenotes “viejos” (Límite y Norte), ubicados en la RBSK y RSM. Para ello se realizaron muestreos durante las temporadas de lluvias y secas en un periodo de cuatro años. En este periodo se determinaron las características de la morfología de los cenotes, algunas variables fisicoquímicas del agua, abundancia de los productores primarios, abundancia y riqueza de invertebrados, así como abundancia y riqueza de especies de peces de dichos cenotes. Este tema se aborda en el primer capítulo de la tesis, que es un artículo publicado en la Revista Mexicana de Biodiversidad (2013).

El segundo capítulo analiza el efecto de la disponibilidad y variedad de alimento en la estructura de la comunidad de peces. El alimento, a su vez, depende de la variedad y abundancia de los productores

primarios en cada uno de los cenotes. Para ello se determinaron los recursos alimenticios de los peces en los cuatro cenotes por medio de los análisis de contenidos estomacales de los peces, lo que permiten inferir el origen del alimento (alóctono o autóctono) y el índice trófico. También se realizaron análisis de las firmas de $\delta^{13}\text{C}$ y de $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de las especies de peces muestreados en estos cenotes. Con esta información se determinaron las diferencias isotópicas entre especies, cenotes y grupos de cenotes. En complemento a los análisis se utilizó la envoltura convexa determinando el intervalo de $\delta^{13}\text{C}$ (*CR*) y de $\delta^{15}\text{N}$ (*NR*), el nicho trófico (*TA*), el porcentaje de traslape y la diversidad trófica (*CD*). Para los muestreos de isótopos estables se muestrearon dos cenotes más, uno de cada grupo: el cenote Joven sur (*CJS*) y el cenote Viejo Sur (*CVS*). Con esta información se logró generar un análisis sobre la fuente de alimentos que provee de energía a la comunidad de peces en los cenotes, dependiendo de si son “jóvenes” o “viejos”

CAPITULO I

***ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE PECES EN CENOTES DE LA RESERVA DE LA
BIOSFERA DE SIAN KA'AN - QUINTANA ROO***

RESUMEN

Los cenotes son sistemas acuáticos formados por procesos geomorfológicos cársticos en la península de Yucatán. Muchos de estos sistemas oligotróficos se conectan con los humedales a nivel superficial en la temporada de lluvia. Describimos la estructura de la comunidad de peces en 4 cenotes durante las temporadas de lluvias y secas en un periodo de 4 años y lo relacionamos con su dinámica. Describimos la morfología, características fisicoquímicas, producción primaria, abundancia y riqueza de invertebrados y peces. No encontramos diferencias en las variables fisicoquímicas entre temporadas, pero sí entre años y cenotes. Encontramos 11 especies de peces (25% de la riqueza total registrada para la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an) de 5 familias: Cichlidae, Poeciliidae, Characidae, Pimelodidae and Synbranchidae. No existe ninguna variación interanual o temporal en la riqueza de especies, pero hubo diferencias mayores en su abundancia y su riqueza entre cenotes. La estructura de la comunidad de peces está correlacionada con temperatura, transparencia, pH, oxígeno disuelto, clorofila a, abundancia de perifíton y zooplancton. Los resultados indican que las variables fisicoquímicas no afectan la estructura de la comunidad de peces en cada cenote, ni tampoco están relacionados con la dinámica hidrológica de las temporadas, comparados con los humedales. Esto sugiere que son sistemas acuáticos más estables. La morfología del cenote también está altamente relacionada con la estructura de la comunidad de peces.

ABSTRACT

Cenotes are permanent aquatic systems formed by geomorphologic processes (karst), located in the Yucatán Peninsula. Many of these oligotrophic systems are connected superficially to wetlands during the wet season. We describe the fish community structure in four cenotes during the rainy and dry seasons over a 4-year period and relate it to limnetic dynamics in each cenote. We sampled cenotes to describe morphology, water physicochemical characteristics, primary production, and invertebrates and fish abundance and richness. We did not find differences in physicochemical variables between seasons but we did find differences among years and among cenotes. We found 11 fish species (25% of the total richness reported for the Biosphere Reserve of Sian Ka'an) from five families: Cichlidae, Poeciliidae, Characidae, Pimelodidae and Synbranchidae. We noted little seasonal or inter-annual variation of fish species richness. But there were higher differences of fish species richness and abundances among cenotes. Fish community structure was correlated with temperature, transparency, pH, dissolved oxygen, chlorophyll *a*, periphyton and zooplankton abundance. Results showed that physicochemical variables and fish community structure are not affected by seasonal hydrology dynamics, suggesting that cenotes are stable aquatic systems compared to the surrounding wetlands. Other limnetic factors such as cenote morphology are also related to fish community structure.

INTRODUCCIÓN

Los cenotes son los sistemas acuáticos permanentes más abundantes de la península de Yucatán, México, y están formados por procesos geomorfológicos llamados karst. Los ríos subterráneos diluyen lentamente la piedra caliza formada por CaCO_3 en áreas particulares, hasta que el techo se derrumba, formándose un nuevo lago (Perry *et al.*, 1995; Steinich, 1996). Los carbonatos capturan y causan la precipitación de fósforo diluido en la columna de agua llevándolo al sedimento. Este proceso produce una falta de nutrientes para el fitoplancton, haciendo que los cenotes sean sistemas oligotróficos. Los Cenotes pueden tener diferentes tamaños y morfologías externas. Muchos de ellos presentan paredes de piedra caliza con orillas verticales (Schmitter-Soto *et al.*, 2002). Otros cenotes tienen formas parecidas a las de un lago típico, con una zona de costa, que permite a los productores primarios poderse establecer alrededor en zonas poco profundas (Schmitter-Soto *et al.*, 2002).

Los cenotes se encuentran en toda la península, particularmente en la región central de la zona costera de la península de Yucatán, muchos de ellos cerca de los humedales que están localizados en la parte occidental del Caribe mexicano. Esta zona se caracteriza por presentar eventos periódicos de secas e inundaciones (Collinson *et al.*, 1995; Schwartz y Jenkins, 2000), lo que puede causar grandes mortalidad de peces en la estación seca (Loftus y Kushlan, 1987; Trexler *et al.*, 2005), pero en las estaciones húmedas, la expansión del sistema acuático puede crear nuevos hábitats para la sobrevivencia de una nueva generación de peces (Galacatos *et al.*, 2004). Los cambios estacionales en la hidrología de los humedales están relacionados con la estructura de la comunidad de peces (Escalera-Vázquez y Zambrano, 2010). Los peces más abundantes en la Reserva son los poecílicos (por ejemplo, *Gambusia* sp., *Poecilia* sp., y *Xiphophorus maculatus*) y cíclidos (por ejemplo, *Cichlasoma friedrichsthalii* y *C. octofasciatum*). Otras especies también son abundantes, como el carácido (*Astyanax aeneus*) y dos de los principales

depredadores en términos de biomasa como los pimelódidos (*Rhamdia guatemalensis*) y un sinbránquido (*Ophisternon aenigmaticum*). Todas estas especies pueden sobrevivir en ambientes muy variables, y algunos de ellos (la mayoría de los poecílidos) son consumidores primarios con capacidad de invadir nuevos sistemas acuáticos durante las primeras épocas de lluvias. Todos estos factores crean una comunidad de peces altamente dinámica relacionada con los cambios en los factores ambientales (como la profundidad, la temperatura, el pH y la cobertura de las macrófitas) durante las estaciones húmedas y secas (Escalera-Vázquez y Zambrano, 2010). A diferencia de los humedales, los cenotes son más estables hidrológicamente, con bajas fluctuaciones del nivel del agua entre las estaciones de lluvia y de secas, y que nunca se secan (Schmitter-Soto *et al.*, 2002). Los cambios en la estructura de la comunidad de peces dadas por variables ambientales han sido mencionados en la literatura, en especial en hábitats acuáticos estacionales. Sin embargo, se ha prestado poca atención a los sistemas acuáticos estables, con respecto a los factores que estructuran a las comunidades de peces.

Por lo tanto, la estructura de la comunidad de peces en hábitats acuáticos estables (como los cenotes) puede estar altamente relacionados con variables morfológicas, tales como la pendiente de la orilla y la composición de las paredes que conforman estos sistemas acuáticos, y que normalmente no son considerados en estos estudios. La morfología también afecta la capacidad de establecimiento de los productores primarios. La presencia de los productores primarios es capaz de modificar la estructura de la cadena trófica (Cohen, 1989). Las macrófitas no solamente son una fuente de recursos para el zooplancton, caracoles e insectos acuáticos, sino que también proporcionan refugio para otros animales, incluidos los peces (Grenouillet *et al.*, 2001; Grenouillet *et al.*, 2002). El fitoplancton juega un papel primordial en la cadena trófica pelágica, y ha sido descrito en las teorías que involucran dinámicas del control ascendente y descendente (Lampert y Sommer, 1997; Currie *et al.*, 1999). Estas dinámicas sugieren que las algas pueden ser el motor central de los procesos en la estructura de la comunidad de peces. Los contrastes morfológicos entre cenotes pueden ayudar a comprender las diferencias en la

estructura de la comunidad de peces. Estos sistemas se encuentran dentro de la misma zona que se inunda constantemente en épocas de lluvia. Por lo tanto, todas las especies de peces de una región en particular son capaces de colonizar todos los sistemas acuáticos (Bedoya, 2005).

Morfológicamente, los cenotes son formados por procesos geológicos (Perry *et al.*, 1995; Steinich, 1996), que combina mecanismos que abarcan miles de años, comenzando con cenotes que no presentan costa. Después los sedimentos continúan llenando el cenote, cambiando su forma volviéndose más parecidos a un lago típico (Perry *et al.*, 1995; Stoessell *et al.*, 1993; Steinich, 1996). En consecuencia, los cenotes pueden tener un tamaño similar pero con diferentes formas y morfologías contrastantes, una característica que depende de la edad del cenote (Perry *et al.*, 1995; Steinich, 1996).

Además, la estructura de la comunidad de peces en los humedales también se ve influenciada por la variación interanual, causada por procesos meteorológicos tales como la periodicidad de huracanes o los periodos de lluvia extremadamente largos. Es posible que estos procesos a gran escala tengan también una influencia en la estructura de la comunidad de peces en cenotes.

El objetivo de este estudio es describir la estructura de la comunidad de peces en cuatro cenotes en un período de cuatro años, discutiendo las posibles implicaciones de la estabilidad hidrológica dentro y entre años en esta estructura. Se discuten los resultados de la estructura de la comunidad de peces con base a las diferencias en la morfología de los cenotes.



Fish community structure dynamics in cenotes of the Biosphere Reserve of Sian Ka'an, Yucatán Peninsula, Mexico

La estructura de la comunidad de peces en cenotes de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, península de Yucatán, México

Teodiceldo Camargo-Guerra, Luis H. Escalera-Vázquez and Luis Zambrano[✉]

¹Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.

✉ zambrano@ibiologia.unam.mx

Abstract. Cenotes are permanent aquatic systems formed by geomorphologic processes (karst), located in the Yucatán Peninsula. Many of these oligotrophic systems are connected superficially to wetlands during the wet season. We describe the fish community structure in 4 cenotes during the rainy and dry seasons over a 4-year period and relate it to limnetic dynamics in each cenote. We sampled cenotes to describe morphology, water physicochemical characteristics, primary production, and invertebrates and fish abundance and richness. We did not find differences in physicochemical variables between seasons but we did find differences among years and among cenotes. We found 11 fish species (25% of the total richness reported for the Biosphere Reserve of Sian Ka'an) from 5 families: Cichlidae, Poeciliidae, Characidae, Pimelodidae and Synbranchidae. We noted little seasonal or inter-annual variation of fish species richness. But there were higher differences of fish species richness and abundances among cenotes. Fish community structure was correlated with temperature, transparency, pH, dissolved oxygen, chlorophyll *a*, periphyton and zooplankton abundance. Results showed that physicochemical variables and fish community structure are not affected by seasonal hydrology dynamics, suggesting that cenotes are stable aquatic systems compared to the surrounding wetlands. Other limnetic factors such as cenote morphology are also related to fish community structure.

Key words: karstic systems, wetlands, geomorphology, macrophytes.

Resumen. Los cenotes son sistemas acuáticos formados por procesos geomorfológicos cársticos en la península de Yucatán. Muchos de estos sistemas oligotróficos se conectan con los humedales a nivel superficial en la temporada de lluvia. Describimos la estructura de la comunidad de peces en 4 cenotes durante las temporadas de lluvias y secas en un periodo de 4 años y lo relacionamos con su dinámica. Describimos la morfología, características fisicoquímicas, producción primaria, abundancia y riqueza de invertebrados y peces. No encontramos diferencias en las variables fisicoquímicas entre temporadas, pero sí entre años y cenotes. Encontramos 11 especies de peces (25% de la riqueza total registrada para la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an) de 5 familias: Cichlidae, Poeciliidae, Characidae, Pimelodidae and Synbranchidae. No existe ninguna variación interanual o temporal en la riqueza de especies, pero hubo diferencias mayores en su abundancia y su riqueza entre cenotes. La estructura de la comunidad de peces está correlacionada con temperatura, transparencia, pH, oxígeno disuelto, clorofila *a*, abundancia de perifiton y zooplancton. Los resultados indican que las variables fisicoquímicas no afectan la estructura de la comunidad de peces en cada cenote, ni tampoco están relacionados con la dinámica hidrológica de las temporadas, comparados con los humedales. Esto sugiere que son sistemas acuáticos más estables. La morfología del cenote también está altamente relacionada con la estructura de la comunidad de peces.

Palabras clave: sistemas cársticos, humedales, geomorfología, macrofitas.

Introduction

Cenotes are the most abundant permanent aquatic systems in the Yucatán Peninsula, Mexico. Cenotes are systems formed by geomorphological processes (karst).

Subterranean rivers slowly dilute the limestone formed by CaCO₃ in particular areas, until the roof collapses, generating a new lake (Perry et al., 1995; Steinich, 1996). Carbonates are captured and cause precipitation of phosphorous diluted in the water column to the sediment. This process produces a lack of nutrients for phytoplankton, making cenotes oligotrophic. Cenotes can have different sizes and external morphologies. Many of them are bucket-

shaped, and have vertical limestone walls without shore areas (Schmitter-Soto et al., 2002). Other cenotes have shapes resembling a typical deep lake with a shore area, allowing primary producers to establish on the perimeter in shallow areas (Schmitter-Soto et al., 2002).

Cenotes are located from the central region to the coastal area of the Yucatán Peninsula, many of them on the western Caribbean wetlands. This area is characterized by periodic drying and flooding events (Collinson et al., 1995; Schwartz and Jenkins, 2000), which can cause extensive mortality of fish in the dry season (Loftus and Kushlan, 1987; Trexler et al., 2005), but in wet seasons the expansion of the aquatic habitat can create new habitats for fish survivors (Galacatos et al., 2004).

Seasonal changes in wetland hydrology are related to the fish community structure (Escalera-Vázquez and Zambrano, 2010). The most abundant fish in the Reserve are Poeciliids (e.g., *Gambusia* sp., *Poecilia* sp., and *Xiphophorus maculatus*) and Cichlids (e.g., *Cichlasoma friedrichsthalii* and *C. octofasciatum*). Other species are abundant, such as the Caracid (*Astyanax aeneus*) and 2 of the top predators in terms of biomass, Pimelodid (*Rhamdia guatemalensis*) and the Synbranchid (*Ophisternon aenigmaticum*). All of these species can survive in highly variable environments, and some of them (i.e., most of the poeciliids) are primary consumers with the capacity to invade new aquatic systems during the early rainy season. All of these factors create a dynamic fish community highly related to changes on environmental factors (i.e. temperature, depth, pH and macrophytes coverage) during the wet and dry seasons (Escalera-Vázquez and Zambrano, 2010).

Unlike wetlands, cenotes seem to be more hydrologically stable, with low water level fluctuations between wet and dry seasons, and they never become dry (Schmitter-Soto et al., 2002). Changes in fish community structure related to environmental variables have been mentioned in the aquatic literature, regarding seasonal aquatic habitats. However, little attention has been given to stable aquatic systems, regarding the factors structuring fish communities in these habitats.

Therefore, the fish community structure in stable aquatic habitats (such as cenotes) can be highly related to morphological variables such as the shore slope and the composition of the walls of aquatic systems, which normally are not considered in these studies. These variables have a direct influence on the water column in abiotic factor such as temperature, pH, turbidity, and dissolved oxygen. In addition, the shore slope influences habitat complexity for fishes (Willis et al., 2005).

The morphology also affects the survival capacities of primary producers. The presence of the primary producers

is capable of modifying the food web structure (Cohen, 1989). Macrophytes are not only a source for zooplankton, snails and aquatic insects, but also refuge providers for animals, including fish (Grenouillet et al., 2001; Grenouillet et al., 2002). The phytoplankton plays a central role in the pelagic food chain, which has been described in theories involving dynamics controlled by bottom-up or top-down processes (Lampert and Sommer, 1997; Currie et al., 1999). These dynamics suggest that algae can be the central driving force of processes in fish community structure. The morphological contrasts between cenotes can help us to understand differences in fish community structure. These systems are within the same area that is constantly inundated in rainy seasons. Therefore, all fish species from a particular region are capable of colonizing all the aquatic systems (Bedoya, 2005).

Morphologically, cenotes are shaped by geological processes (Perry et al., 1995; Steinich, 1996), combining mechanisms spanning thousands of years, starting with the formation of a cave by CaCO_3 dissolution from a subterranean river. The roof collapses due to the constant dissolution of CaCO_3 , generating a cenote with no shore area. After continuous sediment infilling from the surroundings, the cenote shape becomes more similar to a typical lake (Perry et al., 1995; Stoessell et al., 1993; Steinich, 1996). Consequently, cenotes may have similar size but have different shapes and contrasting morphologies, a characteristic which depends on the age of the cenote (Perry et al., 1995; Steinich, 1996). Also, fish community structure in wetlands is also influenced to inter-annual variation, caused by meteorological process such as hurricane periodicity or extremely long rainy periods. It is possible that these large-scale processes have also an influence on the fish community structure in cenotes.

The aim of this study is to describe fish community structure in 4 cenotes over a 4 year period, discussing the possible implications of the hydrological stability within and among years in this structure. We will discuss the results of the fish community structure based on the differences in morphology of the cenotes.

Materials and methods

The study was conducted at the Biosphere Reserve of Sian Ka'an (18°54'00" N, 87°24'35" W) and at the Santa María locality (21°06'48.39" N, 87°10'37.32" W) Quintana Roo, Mexico (Fig. 1), at a maximum elevation of 10 m asl. Annual temperature is 24-28° C, and annual precipitation is 1 300-2 000 mm. We sampled 4 cenotes: Cenote Tres Reyes (TR); Cenote Santa María (SM); Cenote Limite (CL) and Cenote Norte (CN) (Table 1) from



Figure 1. Cenotes studied in the Biosphere Reserve of Sian Ka'an and at the Santa Maria locality (Yucatán Peninsula-Quintana Roo, Mexico). Cenote Santa Maria, western Cancun; Cenotes Tres Reyes, Norte and Limite, inside Sian Ka'an Biosphere Reserve.

Table 1. Morphometric values and the amount of CO₂ in sediments of the 4 cenotes (TR= Tres Reyes, SM= Santa Maria, CL= Cenote Limite and CN= Cenote Norte)

Characteristic	TR	SM	CL	CN
Area (m ²)	502.7	451.6	3,066.2	7,459.1
Maximum length (m)	32.0	25.0	64.0	105.0
Maximum width (m)	20.0	23.0	61.0	95.0
Perimeter (m)	167.6	150.9	207.8	628.9
Slope (Gr)	82.8	88.0	54.2	40.5
Maximum depth (m)	20.2	19.2	8.0	12.5
Mean depth (m)	17.9	11.7	3.8	8.00
Shoreline development	1.27	1.36	1.07	1.13
Volume (m ³)	8998.3	6367.6	11651.6	60418.7
Substrate% of CO ₂	54.27	59.5	31.1	9.9

2004 to 2008. Each cenote was visited 3 times per year (except for the years 2004 and 2008, which were sampled only once), covering each rainy (June to November) and dry (January to April) season, during 4 years. Eleven visits were made to each cenote, except in the Santa Maria cenote with only 9 visits. From a morphological perspective sampled cenotes are characteristic of Sian Ka'an Biosphere Reserve: 2 of the sampled cenotes had a typical lake-shape and had a shore area, and 2 had a typical bucket-shape with vertical walls from the surface to the bottom. Cenotes, which have characteristics such as rocky edges and direct communication with the water table, are considered to be in early stages of formation. Cenotes, formed by the accumulation of organic matter and a reduced communication with the water table, are considered in their final stage (Steinich, 1996). In this aging process of cenotes, the biotic and abiotic conditions change significantly. Variables, such as nutrient concentration,

temperature and macrophytes coverage can change, depending on the presence and length of the shore area. For example, in non-shored cenotes nutrients settle directly to the bottom, out of reach from the primary producers. As a result, the autochthonous energy flow could be smaller than in other tropical systems (Schmitter-Soto et al., 2002). In shored cenotes, precipitated phosphorous moves to the shallow silt and can be used by periphyton, macroalgae and aquatic plants (Schmitter-Soto et al., 2002).

Each cenote was morphologically characterized based on methods described by Torres-Orozco and García-Calderón (1995), using the area (m²), maximum length of the cenote (m), maximum width (m), perimeter (m), maximum depth (m), mean depth (m), shoreline development and volume (m³). Slope shape of the cenote was obtained by calculating the means of 2 perpendicular bathymetric profiles.

In each visit 2 profiles of water column variables (*e.g.*, temperature °C, dissolved oxygen mg l⁻¹, pH, salinity and turbidity mS cm⁻¹) were obtained *in situ* at each cenote with a multi-parameter sensor (YSI 6600, Yellow Springs, USA). Transparency (m) values were obtained using a Secchi disk. A water sample was obtained from each site per season to determine the nutrient concentrations of the phosphates (using the technique of ascorbic acid reduction), nitrates (using the technique of zinc reduction), ammonium (using Nesslerization) and silica (using molybdate; Apha, 1998) with a field colorimeter (La Motte Smart, Chestertown, USA). Organic material and concentration of CaCO₃ were obtained using the lost matter through ignition method (Bengtsson and Enell, 1986).

We measured phytoplankton abundance by determining the concentrations of chlorophyll *a* concentrations *in situ* at 1, 3 and 5 meters depth (3 samples per each depth) using the field fluorine meter (Turner Designs Aquafluor). During the same sampling period, the benthic periphyton

productivity in the water column was quantified with 5 wooden charts (2 x 10 x 10 cm) positioned at each cenote. Two charts were placed in the center of the cenote at depths of one and 3 meters depth, and the third chart was positioned close to the shore edge at a depth of 0.7 m. These charts were checked after 4 months by collecting and weighing the periphyton-wet mass according to the method described in Biggs (2000). To quantify the surface covered by primary producers (periphyton, macroalgae and aquatic plants), 5 transects were established per cenote over the 2 sampling seasons. Since macrophyte communities did not vary in the first 2 years, we assumed this variable as a constant and did not sample during the following years. These transects were positioned in a radial configuration from the edge to the center of the cenote. The transect size varied depending on the dimensions of each cenote. On each transect, quadrats (1 m²) were used to measure the percent coverage of macrophytes. The number of quadrats per transect varied depending on the cenote dimensions. Plants were identified using Lot et al. (1998).

At each cenote, we acquired 5 compound samples to determine zooplankton abundance. These samplings were obtained by filtering 12 liters of water with 43 µ mesh size nets of at 3 different depths (1, 3 and 5 m). The samples were fixed with 4% formalin. A subsample of 3 ml was used to count and classify the organisms into rotifers, copepods, cladocerans, ostracods and insects according to Barnes (1996).

The aquatic insects were sampled over a 3-year sampling period with a spoon net (0.25 mm mesh size), randomly dipping 12 times per cenote for each season in the shore area. The samples were counted and classified to genus using the taxonomic keys of Cranston and Daly (2008), Courtney and Merritt (2008), Ferrington et al. (2008), McCafferty et al. (1997), Merritt and Webb (2008), Novelo-Gutiérrez (1997a, 1997b), Polhemus (2008), Tennessen (2008), Wallace and Walker (2008), Waltz and Burian (2008) and White and Roughley (2008).

On each visit, fish were sampled in both wet and dry seasons. To increase the capture probabilities, 2 types of minnow traps were used: 6 traps (20 x 20 x 40 cm, 5 cm funnel size opening) and 6 traps of 20 cm x 30 cm, 2.5cm funnel size opening. In each cenote, 12 traps were placed in the water for 6-hours and checked every 2 hours. The traps were set in the morning (8-11 am) and in the afternoon (4-7 pm) when fish are more active (personal observation). The traps were placed at 2 depths, 10 cm and 40 to 70 cm, in different areas of the cenote. A pilot study suggested that the fish were more likely to be captured near the shore area; therefore, most of the traps were placed there. However, 25% of the traps were placed in areas close to the center of the cenotes. Other

fishing techniques were used, such as gill nets (2.4 m in width x 38 m in length) of different mesh sizes (1, 1.5, 2, 2.5 and 3 inches). Fishhooks were also used. These last 2 techniques represented less than 3.4% of the total number of fish caught and less than 6.1% of the total weight of the fish captured. Based on these proportions these data were excluded from the analyses. All of the sampled fish were preserved in a 10% formalin solution (Schreck and Moyle, 1990) and identified according to Schmitter-Soto (1998) and Greenfield and Thomerson (1997).

We used multivariate analysis of variance (MANOVA) to test for differences between cenotes and seasonality in terms of physicochemical (temperature, conductivity, dissolved oxygen, pH, ammonium, nitrate, phosphate, silica and transparency) and biological (chlorophyll *a*, periphyton productivity, macrophytes, zooplankton, aquatic insects and fish) parameters. We also used pairwise multiple comparisons (Tukey test) to separate cenotes according to these parameters. To ordinate the abiotic data of the cenotes for all of the samples, we used principal component analysis (PCA).

To analyze fish community structure, we normalized all of the relative abundance data using the fourth square root transformation. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) was used as an ordination procedure for fish communities, using ranked Bray-Curtis dissimilarity distances. This procedure is not susceptible to problems associated with zero truncation. We used the fish abundance in each cenote to evaluate the percentage contribution of each species to the fish community, and ANOSIM to test differences between fish communities among cenotes, seasons and years (Zar, 1999).

To understand the relationship between abiotic variables and fish community structure, we correlated the PCA scores with the NMDS axis values. We correlated these axis values for each of the abiotic and biotic variables. In addition, a multiple regression was performed using total fish abundance and species of each sampling from the 4 cenotes with its corresponding biotic and abiotic variables. PCA, NMDS and species contribution analyses were performed with the software Primer 5.2.9 for Windows (Primer-Ltd, Plymouth, UK.). Although the samples were in different months, we clustered these into seasons to generate a time series analysis, which tests trends along sampled years of fish abundance with Statistics 10.

Results

Studied cenotes were small (< 1ha) and their maximum depths were greater than 10 m. They had conductivity values < 3.5 µS/cm and salinity values < 1.5 ppm, suggesting a lack of influence of marine water, which is relatively close

to the sampling area. These cenotes were oligotrophic, based on their low concentrations of chlorophyll *a* (< 3.5 µl) and phosphate (< 0.6 ppm) in addition to their transparency values (> 1.9 m). The bottom composition was at least 10% CaCO₃ reaching up to almost 60%, with the rest of the substrate being organic matter (Table 1). Physicochemical variables did not show any differences between the dry and rainy seasons (MANOVA, Wilks test= 0.743; F= 0.559; *p*= 0.859), but they did present differences among years for variables: temperature, dissolved oxygen, pH, PO₄ and transparency (MANOVA, Wilks test= 0.0468; F= 3.9872; *p*< 0.001). There were differences among cenotes in oxygen values, transparency and pH. They did not differ in terms of conductivity and nutrient concentrations. CL and CN were significantly warmer (> 4.5° C) and had larger temperature variations between the surface and the bottom. These tropical cenotes did not present a thermocline, which is different to other similar systems (Gutiérrez et al., 2007). On the contrary, CTR and CSM presented an oxycline at 5.5 m depth. This oxycline reduced the average oxygen values, which were significantly lower than those of CL and CN. Transparency was significantly higher in cenotes TR and SM (average=

8.2 m) compared to CL and CN (average= 3m), which had higher pH values (average = 8.1) compared to TR and SM (average= 7) (Table 2).

Primary producer abundance did not change among seasons. But chlorophyll *a* concentration was significantly higher in CL and CN. Other primary producers, including periphyton, macroalgae and aquatic plants, covered close to 24.8 and 33% of the total area of CN and CL, while these producers covered 1.5 and 0% of the area in TR and SM cenotes. In CL and CN cenotes, *Cladium* sp. and *Eleocharis* sp. were the most abundant, while *Nympha* sp. and *Gibba* sp. dominated TR as rooted plants on the walls (Table 2).

Zooplankton abundance was significantly lower in TR and SM than CL and CN (Table 2). In all cenotes, copepods (68.6 to 90.2%) were the most abundant and cladocerans were the second largest group. The aquatic insect abundance was not significantly different among cenotes, but the insect species richness values were significantly higher in CL and CN.

A total of 1 350 fish were caught and classified into 11 species from 5 families (Table 3). Time series did not show any clear trend in the fish abundance or richness

Table 2. Average values and standard deviations from the whole data sampling period (2004-2008) of the physicochemical, primary producers, zooplankton, insects and fish in the 4 cenotes; TR= Tres Reyes, SM= Santa Maria, CL= Cenote Limite and CN= Cenote Norte

Cenote	TR		SM		CL		CN	
	Avg.	SD	Avg.	SD	Avg.	SD	Avg.	SD
Temperature (° C)	25.7 a	1.8	24.9 a	1.1	29.4 b	1.2	30 b	1.5
Dissolved oxygen	3.3 a	0.6	3.2 a	0.5	6.2 b	0.8	5.9 b	0.6
pH	7.1 a	0.2	7.0 a	0.3	8.3 b	0.6	8.1 b	0.4
Conductivity (µ /cm)	1.7	0.2	1.4	0.3	1.2	0.7	1.3	0.5
Transparency (m)	7.9 a	1	8.5 a	1.3	3.1 b	0.4	2.8 b	0.6
Ammonium (ppm)	0.7	0.3	0.6	0.8	0.6	0.3	0.5	0.7
Nitrate (ppm)	0.2	0.2	0.3	0.4	0.2	0.1	0.1	0.1
Phosphate (ppm)	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2	0.3	0.2	0.2
Silica (ppm)	5.1	2.7	3.8	1.7	4.7	1.5	5.5	1.1
Chlorophyll <i>a</i> (µl)	1.3 a	0.5	1.5 a	0.6	2.7 b	0.6	2.5 b	0.5
Periphyton (g /moth)	7.6 a	1.6	4.7 a	1.8	77.6 b	26.5	109.2 b	21
Macrophyte Coverage (%)	1.5 a	0.4	0	0	24.8 b	8.7	33 b	6.9
Zooplankton abu. (ind/l)	41 a	6.9	28.6 a	12.9	213.8 b	134.6	210 b	108.3
Aquatic insects abu. (Ind/l)	3.2	5.3	0	0	2.8	3.7	4.2	7.3
Aquatic insects richness	12	6.2	0	0	16	1	17.3	5.5
Fish richness	1.7 a	0.4	1.9 a	0.8	3.6 b	1.1	5.2 b	1.1
Fish abundance (Ind)	25.5 a	18.3	103.1 b	110.9	40.1 a	26.8	27.4 a	21.1

a and *b* have significant difference, *p*< 0.043.

among the 4 years of sampling or between seasons. SM had a greater abundance of fish (37-62%) than the other cenotes (Fig. 2); and rarefaction curve analysis showed that species richness was not affected by abundance in all cenotes. CL had 9 species; CN had 8, while SM had 3 species and TR only 2.

The predominant fish species differed according to the type of cenote. In TR and SM, dominant fish species

were *Cichlasoma friedrichsthalii* (this abundance reached 76.2% in the TR cenote) and *Gambusia Yucatana* (the abundance reached 88.4% in the SM cenote). *Rhamdia guatemalensis* was found exclusively in non-shored cenotes. In cenotes CN and CL *Astyanax aeneus* and *Cichlasoma urophthalmus* were dominant fish species, being the first one with *Ophisternon aenigmaticum* found exclusively in these cenotes.

Table 3. Fish species obtained with minnow traps (see methods) at each cenote from all of the sampling sessions (2004-2008). TR= Tres Reyes, SM= Santa Maria, CL= Cenote Limite and CN= Cenote Norte

Family	Species	TR	SM	CL	CN
Characidae	<i>Astyanax aeneus</i>			195	51
Cichlidae	<i>Cichlasoma friedrichsthalii</i>	156		9	5
	<i>Cichlasoma meeki</i>			25	56
	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>		9	38	71
	<i>Petenia splendida</i>			17	6
Poeciliidae	<i>Poecilia orri</i>			7	8
	<i>Poecilia mexicana</i>				14
	<i>Gambusia yucatanana</i>		534	53	33
	<i>Belonesox belizanus</i>			2	
Pimelodidae	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	52	8		
Synbranchidae	<i>Ophisternon aenigmaticum</i>			1	
	Total	208	551	347	244

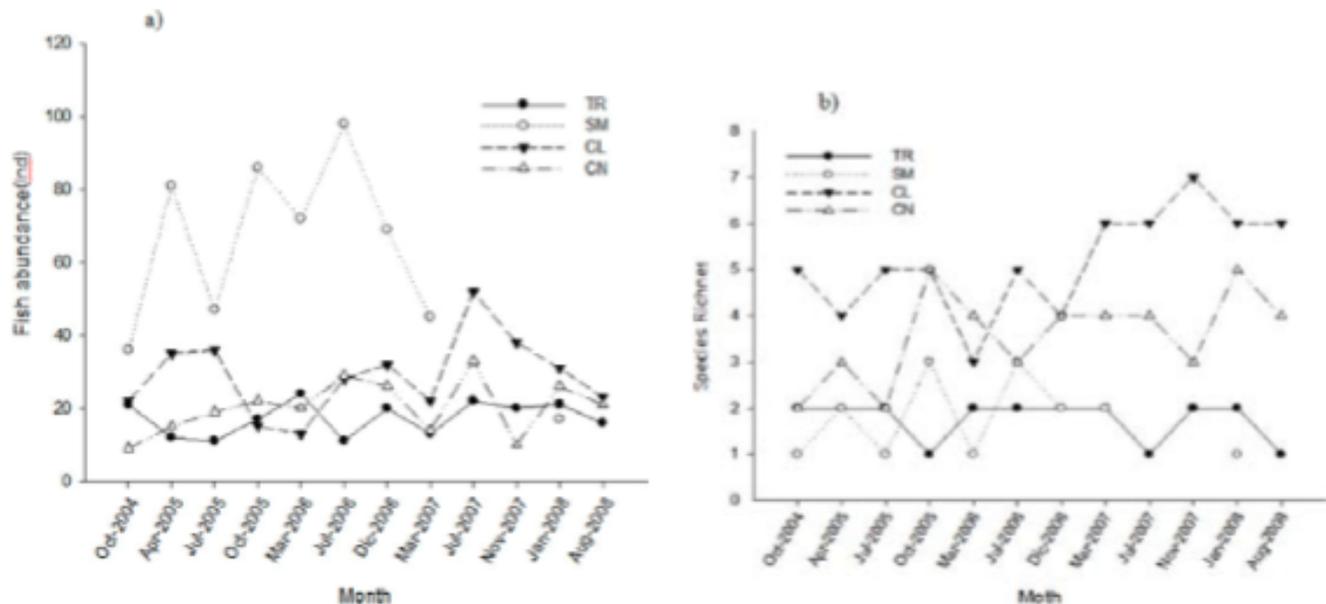


Figure 2. Fish community structure along the sampling period (2004-2008) in the 4 sampled cenotes. a), fish abundance and b), species richness. TR= Tres Reyes, SM= Santa Maria, CL= Cenote Limite and CN= Cenote Norte.

PCA separated cenotes into 2 groups by their biotic and abiotic values (Fig. 3), explaining 72% of the total variation in the first 3 components (Table 4). The first component revealed strong associations with macrophyte coverage, transparency, dissolved oxygen, chlorophyll *a* and pH. The second component showed strong associations with all of the nutrient concentrations. The third component showed associations with conductivity and the ammonia concentration (Table 4).

NMDS analyses grouped CL and CN as one group, and TR and SM as another group (Fig. 4). ANOSIM showed differences among cenotes in terms of species richness ($p < 0.001$) and fish abundance ($p < 0.001$). A post-hoc test in species richness revealed differences among all cenotes except for TR and SM ($p > 0.01$). The post-hoc test on fish abundance showed differences between SM vs. TR and CN ($p < 0.01$). However, there were no differences between seasons ($p > 0.6$) and years ($p > 0.8$). The correlations between the PCA scores and the NMDS axes revealed negative correlations in PCA score 1 (NMDS axis 1: $r = -0.64$, $p = 0.001$) and positive correlations in PCA score 1 (NMDS axis 2: $r = 0.66$, $p < 0.05$).

The correlations between the abiotic variables and NMDS axis 1 indicated that most important variables were dissolved oxygen ($r = 0.60$, $p < 0.001$), transparency ($r = -0.58$, $p < 0.001$), chlorophyll *a* ($r = 0.62$, $p = 0.004$), periphyton ($r = 0.65$, $p = 0.003$) and aquatic insects

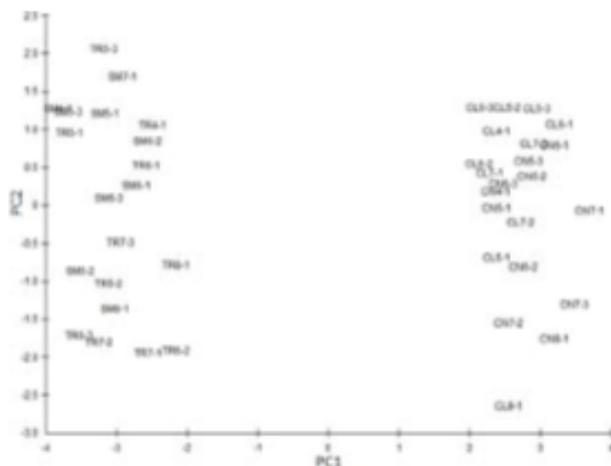


Figure 3. Main 2 axes of the PCA for the abiotic variables for all of the cenotes in the 2004 to 2008 period. There is a clear differentiation of the 4 cenotes based only on these variables. Separated cenotes into 2 groups by their biotic and abiotic values. The first number after the letters represents in a year and the second is the number of sampling this year; for example, TR4-1: 4 corresponds to 2004 and 1 to the first sampling and TR= Tres Reyes, SM= Santa Maria, CL= Limite and CN= Norte.

Table 4. PCA of the abiotic variables for all of the cenotes from 2004 to 2008. PC1, principal component 1; PC2, principal component 2; PC3, principal component 3

	PC1	PC2	PC3
Eigenvalues	5.29	1.39	1.24
% Variation	48.1	12.6	11.3
Cum.% Variation	48.1	60.8	72
Variable			
Temperature (°C)	0.375	-0.153	0.114
Conductivity ($\mu\text{s cm}^{-1}$)	-0.133	-0.15	0.695
Dissolved Oxygen (mg L^{-1})	0.407	0.077	0.052
pH	0.369	0.077	0.049
NH ₄ (mg L^{-1})	-0.094	0.334	0.559
NO ₃ (mg L^{-1})	-0.167	0.378	-0.309
PO ₄ (mg L^{-1})	0.012	-0.529	-0.24
Si (mg L^{-1})	0.047	-0.67	0.161
Transparency (m)	0.414	-0.062	-0.041
Chlorophyll <i>a</i>	0.392	0.137	-0.07
Coverage (%)	0.418	0.033	0.041

abundance ($r = 0.743$, $p = 0.02$). Other variables, such as temperature ($r = 0.62$, $p < 0.001$), dissolved oxygen ($r = 0.59$, $p < 0.001$), pH ($r = 0.55$, $p < 0.001$) and zooplankton abundance ($r = 0.61$, $p = 0.012$), were correlated to the second axis.

Multiple regression shows positive relationship between fish richness and abiotic variables which dissolved oxygen (DO), temperature, pH and PO₄⁺³ ($R^2 = 0.64$). Using an individual analysis of each species showed that only *A. aeneus* abundance was positively correlated with pH, PO₄⁺³ and DO ($R^2 = 0.45$).

Discussion

Although cenotes are the most important aquatic system in Yucatán Peninsula, most of their abiotic dynamics and the factors related to fish community structure are poorly understood. This research is a base line to elucidate those drivers that directly affect the fish community structure in oligotrophic small systems. The high influence that allochthonous variables play on cenotes lacking a shore area suggests there are aquatic dynamics in these peculiar systems that remain undiscovered, compared with other systems with shore areas. Results presented in this manuscript raise the necessity of increased ecological research on the region.

The fish species found in these cenotes are widely distributed in the wetlands of the RBSK, pools and other

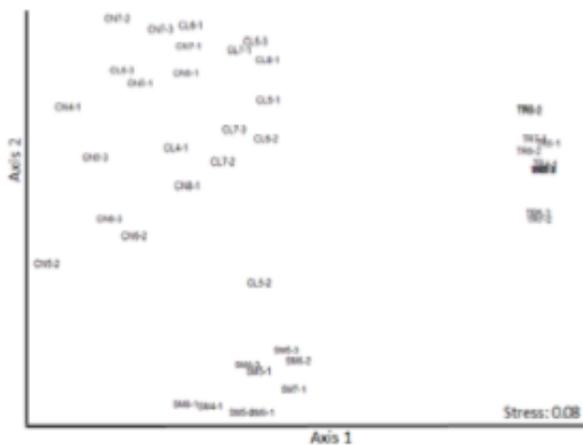


Figure 4. NMDS ordination procedure for fish community data in TR= Tres Reyes, SM= Santa Maria, CL= Limite and CN= Norte from 2004 to 2008. NMDS analyses grouped 2 cenotes. The first number after the letters represent in a year and the second is the number of sampling this year; for example TR4-1: 4 corresponds to 2004 and 1 to the first sampling.

cenotes in the Yucatán Peninsula. Species found in the studied cenotes represent 52% of all of the continental fish species in the Sian Ka'an Reserve (Zambrano et al., 2006).

The small difference on the most abiotic variables across seasons and years suggests that fish which live within these kind of aquatic systems can be related to an equilibrium life history strategy (Southwood, 1977; Townsend and Hildrew, 1994). Fish species with an equilibrium strategy have parental care and prolonged breeding seasons and live in deeper and more stable habitats, such as slow-flowing ponds, river channels and most lakes (Lamouroux et al., 2002; Vila-Gispert et al., 2002). This strategy is used by some species of the Cichlidae family (e.g., *C. urophthalmus*, *C. friedrichthali* and *P. splendida*) (Greenfield and Thomerson 1997) and other families, such as Pimelodidae (*R. guatemalensis*) and Symbranchidae (*O. aenigmaticum*) (Schmitter-Soto, 1998), which are abundant in the permanent pools of the RBSK (Escalera-Vázquez and Zambrano, 2010).

Also, the stability on the fish community structure over the 4-year sampling period suggests a low change in the hydrological dynamics and water physicochemical variables in a meteorological highly variable landscape. Rainy and dry periods do not yield measurable impacts on the physicochemical dynamics on the studied cenotes. Contrary to wetlands, cenotes are not subjected to abrupt changes in the water level (Escalera-Vázquez and Zambrano, 2010). This difference in hydrological

dynamics between 2 types of systems, which are located in a region with the same environmental dynamics can be explained by the karstic soil. This type of soil absorbs the rainwater within few days, provoking a fast change in the level of water table (Gaona-Vizcayano et al., 1980). In lowlands the water table rises above the surface, generating the temporal wetlands (= 1.5 m depth). In dry season water table retreats, drying out most of the wetlands, with only scattered small permanent pools. Cenotes are deeper systems (> 5 m) than wetlands which are able to buffer any local change in the water table in rainy and dry season (between 0.5 to 1.2 m). Therefore, wetlands and permanent pools are submitted to seasonal hydraulic changes in the 2 periods, changing variables such as temperature and dissolved oxygen concentrations (Escalera-Vázquez and Zambrano, 2010). On the contrary, our results show that most of the physicochemical variables in cenotes are relatively constant.

Factors affecting fish community structure in wetlands include temperature, depth, pH and macrophytes coverage (Escalera-Vázquez and Zambrano, 2010). Some of these variables also affect fish community structure in cenotes such as temperature and pH. It seems that these variables have a strong relation with fish community structure among the entire aquatic system. However, variables in cenotes that affect fish community structure also include dissolved oxygen and phosphorous concentrations. The DO concentration seems to limit fish richness but not their abundance. This finding can be explained by the low capacity of some species to survive in harsh conditions, surviving only species such as *R. guatemalensis* and *G. yucatanana*. Phosphorous concentrations have a major role in the ecosystem dynamics (see above), influencing fish community structure depending on system productivity.

To understand the fish community structure within a stable system, it is necessary to analyze the lake trophic structure energy and variables such as nutrients concentration and food sources availability (Sterner et al., 1997). Some of these variables, such as primary production and insect abundance, proved to be highly related to fish community structure. Primary production is related directly to nutrients concentration (Dillon and Rigler, 1974). The low nutrient concentrations and the N/P ratio (> 12.3) in all of the cenotes suggests that phosphorous is the limiting resource for the primary producers. Phosphorous enters the system by rock dissolution and by erosion of nearby areas (Beddows et al., 2007). Most of the phosphorous entering the water column precipitates to the bottom due to the high concentration of CaCO_3 , a transition that is characteristic of these karstic systems (Roldán, 1992). Phosphorous precipitation has a variety of consequences, depending on the cenote morphology. In deep cenotes with steep walls,

phosphorus moves away from the primary producers and precipitates directly to the anoxic and light-limited bottom (Roldán, 1992). In cenotes with a shore area, the phosphorus precipitates to shallower depths that can be used by periphyton, macroalgae and aquatic plants. These systems may have higher return rates of phosphorus with a stronger autochthonous energy flow (Schmitter-Soto et al., 2002).

The low abundance of food in cenotes without a shore, such as TR and SM, increases the proportion of external food sources. In most lakes, aquatic primary producers support a significant part (> 84%) of the heterotrophic production (Jansson et al., 1999). However, other aquatic systems exist that have higher proportions of allochthonous production supporting the food webs (Cole et al., 1994; Jansson et al., 1999), such as CL and CN. In previous studies in the region we found similar results (Zambrano et al., 2006); fish species richness was significantly higher in cenotes with vegetation and a shore area than cenotes without vegetation and no-shore area.

Allochthonous sources are more important when the aquatic system is small (Mehner et al., 2007), is oligotrophic or/and is surrounded by forests (Hodgson and Hansen, 2005; Hodgson et al., 1993), as which was the case with these cenotes, particularly for the non-shore ones. Important food sources are terrestrial insects, which form the basis of some aquatic system food webs (Nakano and Murakami, 2001; Sabo and Power, 2002). A large number of insects live at the cenote edge and are available to fish once they enter the water (pers. observation). Therefore, there are a high proportion of top predators, mainly consuming insects of terrestrial origin and with the typical top predator morphology, such big eyes, big mouth and teeth (Magoulick, 2000). The major species of fish (*i.e.*, *P. splendida*, *C. urophthalmus*, *C. friedrichsthalii*, *O. aenigmaticum*, *B. belizanus* and *A. aeneus*) are predators (Neil, 1984), and they comprise 42% to 66.7% of the total species in cenotes. These species can also be predatory toward grazers, such as *C. meeki*, *P. mexicana*, *G. yucatanica* and *P. orri* (Reznick and Miles, 1989).

Those cenotes with a shore area may have higher autochthonous food sources due to the quantity and variety of primary producers that are part of the periphyton, algae and aquatic plants (Schmitter-Soto et al., 2002). The amount of energy generated from the variety of producers could increase the possibility of having a higher richness of fish top predators as happened in both shore area cenotes.

Results suggest that physicochemical variables and fish community structure are not affected by seasonal hydrology dynamics, as happens in the nearby wetlands. Fish community structure in cenotes did not vary between seasons and had a small variation among years. This is

completely different from wetlands that have a highly dynamic fish community structure even within seasons (Escalera-Vázquez and Zambrano, 2010). However, similar variables influencing wetlands also are related to fish community structure in cenotes such as dissolved oxygen, transparency, chlorophyll α , periphyton and aquatic insect abundance. These variables change with the morphology of cenotes, and therefore the fish community structure seems to be shaped by the presence or absence of shore areas. In cenotes without a shore area the low quantity of food and the lack of spatial heterogeneity seem to explain why these systems have lower fish richness values than those cenotes with a shore area. The capacity of shore plants to establish at the edge of the cenotes increases the habitat heterogeneity for different types of fish to survive, increasing the amount of refuges against predation and providing more food for the community.

These initial results suggest that shore areas increase the fish richness, but more cenotes must be sampled to analyze this relationship.

Acknowledgements

Financial support of this research was provided by Semarnat-Conacyt for the project C01-202-0082 and PAPIITIN 230007. We extend thanks to Angel Omar Ortiz-Moreno of the Biosphere Reserve of Sian Ka'an and Santa Maria Ranch, where the sampled cenotes are located. Sampling permit: FAUT0112. Daniel Bedoya G., Patricia Santos R., Nancy Calderón and Filemón Melo for their collaboration. Julio Díaz for providing information on aquatic insects studied in the cenotes. Dirección General de Estudios de Posgrado, Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM for their support. This manuscript was written while LHEV was a postdoctoral researcher at National Institute for Environmental Studies, Japan. Thanks to Conacyt for the fellowship No. 174717.

Literature cited

- Apha. 1998. American public health association. American water works association. Water environment federation. Standard methods for examination of water and wastewater. Apha, Washington, D. C.
- Barnes, R. D. 1996. Zoología de los invertebrados. 6ª ed. Nueva Editorial Interamericana. México, D. F. 826 p.
- Beddows, P. A., P. Blanchon, E. Escobar and O. Torres-Talamante. 2007. Los cenotes de la península de Yucatán. *Arqueología Mexicana* 83:32-35.
- Bedoya, D. G. 2005. Distribución de la familia Poeciliidae a nivel regional en la reserva de la Biosfera de Sian Ka'an. Master thesis, Posgrado en Ciencias Biológicas. Instituto de Biología, UNAM. México, D. F. 44 p.

- Bengtsson, L. and M. Enell, 1986. Chemical analysis. In Handbook of Holocene palaeoecology and palaeo-hydrology, B. E. Berglund (ed.). John Wiley and Sons Ltd., Chichester, 423-451.
- Biggs, B. J. F. and C. Kilroy. 2000. Stream periphyton monitoring manual. New Zealand Ministry for the Environment/NIWA. Christchurch. 222 p.
- Cohen, J. E., 1989. Food webs and community structure. In Perspectives in ecological theory, J. Roughgarden, R. M. May and S. Levin (eds.). Levin, S. A. Princeton University Press, Princeton. p. 181-202.
- Cole, J. J., N. F. Caraco, G. W. Kling and T. K. Kratz. 1994. Carbon dioxide supersaturation in the surface waters of lakes. *Science* 265, 5178:1568-1570.
- Collinson, N. H., J. Biggs, A. Corfield, M. J. Hodson, D. Walker, M. Whitfield and P. J. Williams. 1995. Temporary and permanent ponds: an assessment of the effects of drying out on the conservation value of aquatic macroinvertebrate communities. *Biological Conservation* 74:125-133.
- Courtney, G. W. and R. W. Merritt. 2008. Aquatic Diptera, larvae of aquatic diptera. Part one. In An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merritt, K. W. Cummins and M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. p. 687-722.
- Cranston, P. S. and H. V. Daly. 2008. General classification and key to the orders of aquatic and semiaquatic. In An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merritt, K. W. Cummins and M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. p. 157-164.
- Currie, D. J., P. Dilworth-Christie and F. Chapleau, 1999. Assessing the strength of top-down influences on plankton abundance in unmanipulated lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 427-436.
- Dillon, P. J. and F. H. Rigler. 1974. The phosphorus-chlorophyll relation ship in lakes. *Limnology and Oceanography* 19: 767-773.
- Escalera-Vázquez, L. H. and L. Zambrano. 2010. The effect of seasonal variation in abiotic factors on fish community structure in temporary and permanent pools in a tropical wetland. *Freshwater Biology* 55:2557-2569.
- Ferrington, J. L. C., M. B. Berg and W. P. Coffman. 2008. Chironomidae. In An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merritt, K. W. Cummins and M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. p. 847-989.
- Galacatos, K., R. Barriga-Salazar and D. J. Stewart. 2004. Seasonal and Habitat Influences on Fish Communities within the Lower Yasuni River Basin of the Ecuadorian Amazon. *Environmental Biology of Fishes* 71:33-51.
- Gutiérrez, E. M., A. Cervantes-Martínez, M. Gutiérrez-Aguirre and A. M. Arce-Ibarra. 2007. Los cenotes y lagunas del centro y sur de la península de Yucatán. In Las aguas interiores de México: conceptos y casos, G. De la Lanza-Espino (Comp.). AGT Editor. México. p. 423-446.
- Greenfield, D. W. and J. E. Thomerson. 1997. Fishes of the continental waters of Belize. University Press of Florida. p. 310.
- Grenouillet, G. and D. Pont. 2001. Juvenile fishes in macrophyte beds: influence of food resources, habitat structure and body size. *Journal of Fish Biology* 59:939-959.
- Grenouillet, G., D. Pont and K. L. Seip. 2002. Abundance and species richness as a function of food resources and vegetation structure: juvenile fish assemblages in rivers. *Ecography* 25:641-650.
- Hodgson, J. R. and E. M. Hansen. 2005. Terrestrial prey in the diet of largemouth bass, *Micropterus salmoides*, in a small north temperate lake. *Journal of Freshwater Ecology* 20:793-794.
- Hodgson, J. R., X. He and J. F. Kitchell. 1993. The fish populations. In The trophic cascade in lakes, S. R. Carpenter and J. F. Kitchell (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. p. 43-68.
- Jansson, M., A. K. Bergström, M. P. Blomqvist, A. Isaksson and A. Jonsson. 1999. Impact of allochthonous organic carbon on microbial food web carbon dynamics and structure in Lake Ötråsket. *Archives for Hydrobiology* 144:409-428.
- Kobza, R. M., J. C. Trexler, W. F. Loftus and 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.
- Lamouroux, N., N. L. Poff and P. L. Angermeier. 2002. Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients *Ecology* 83:1792-1807.
- Lampert, W. and U. Sommer. 1997. Limnology: the ecology of lakes and streams. Oxford University Press. New York. 382 p.
- Loftus, W. F. and J. A. Kushlan. 1987. Freshwaters fishes of southern Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 31:147-344.
- Lot, A., R. A. Novelo and G. P. Ramirez. 1998. Diversidad de la flora acuática mexicana. In Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (comps.). Instituto de Biología. UNAM, México, D. F. p. 563-578.
- 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.
- McCafferty, W. P., C. R. Lugo-Ortiz, A. V. Provonsha and T. Q. Wang. 1997. Los efemerópteros de México: clasificación superior, diagnosis de familias y composición. *Dugesiana* 4:1-29.
- Merritt, R. W. and D. W. Webb. 2008. Aquatic diptera (part two): pupae and adults of aquatic diptera. In An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merritt, K. W. Cummins and M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. p. 723-800.
- Miller, R. R. 2005. Freshwater fishes of Mexico. The University of Chicago Press. Chicago and London. p. 507.
- Nakano, S. and M. Murakami. 2001. Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic

- food webs. *Proceedures of the National Academy of Sciences, USA* 98:166-179.
- Neil, S. 1984. Field studies of the behavioral ecology and agonistic behavior of *Cichlasoma meeki* (Pisces: Cichlidae). *Environmental Biology of Fishes* 10:59-68.
- Novelo-Gutiérrez, R. 1997a. Clave para la determinación de familias y generos de las nayades de odonata de México. Parte II. Anisoptera. *Dugesiana* 4:31-40.
- Novelo-Gutiérrez, R. 1997b. Clave para la separación de familias y generos de las nayades de odonata de México. Parte I. Zygoptera. *Dugesiana* 4:1-10.
- Perry, E. L., L. Marin, J. McClain and G. Velásquez. 1995. Ring of cenotes (cenotes), northwest Yucatán, Mexico: its hydrogeologic characteristics and possible association with the Chicxulub impact crater. *Geology* 23:17-20.
- Polhemus, J. T. 2008. Aquatic and semiaquatic hemiptera. *In* An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merritt, K. W. Cummins and M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. p. 385-423.
- Reznick, D. E. and D. B. Miles. 1989. Systematic overview of the poeciliidae. *In* Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae), G. K. Meffe and F. F. J. Snelson (eds.). Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. p. 453.
- Roldán, G. P. 1992. Fundamentos de limnología neotropical. Ciencia y Tecnología. Universidad de Antioquia, Antioquia. 529 p.
- Sabo, J. L. and M. E. Power. 2002. River-watershed exchange: effects of riverine subsidies on riparian lizards and their terrestrial prey. *Ecology* 83:1860-1869.
- Schmitter-Soto, J. J. 1998. Catálogo de los peces de Quintana Roo. El Colegio de La Frontera Sur, Unidad Chetumal, México, D. F. 239 p.
- Schmitter-Soto, J. J., F. A. Comin, E. Escobar-Briones, J. Herrera-Silveira, J. Alcocer, E. Suárez-Morales, M. Elias-Gutiérrez, V. Díaz-Arce, L. E. Marin and B. Steinich. 2002. Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatán Peninsula (SE Mexico). *Hydrobiologia* 467:215-228.
- Schreck, B. C. and R. B. Moyle 1990. Methods for fish biology. American Fishery Society, Bethesda, Maryland. p. 363-387.
- Schwartz, S. S. and D.G. Jenkins. 2000. Temporary aquatic habitats: constraints and opportunities. *Aquatic Ecology* 34:3-8.
- Steinich, B. 1996. Investigaciones geofísicas e hidrogeológicas en el noroeste de la Península de Yucatán, México (Geophysical and hydrogeological investigations in the northwest peninsula of Yucatán, Mexico), Ph. D. thesis, Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 94 p.
- Sternar, R. W., J. J. Elser, E. J. Fee, S. J. Guildford and T. H. Chrzanowski. 1997. The light: nutrient ratio in lakes: the balance of energy and materials affects ecosystem structure and process. *The American Naturalist* 150:663-684.
- Stoessell, R. K., Y. H. Moore and J. G. Coke. 1993. The occurrence and effect of sulfate reduction and sulfide oxidation on coastal limestone dissolution in Yucatán cenotes. *Ground Water* 31:566-575.
- Tennessen, K. J. 2008. Odonata. *In* An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merritt, K.W. Cummins and M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. p. 237-294.
- Torres-Orozco, R. and J. L. García-Calderón. 1995. Introducción al manejo de datos limnológicos. Universidad Autónoma Metropolitana, México, D. F. 130 p.
- Trexler, J., W. Loftus and S. Perry. 2005. Disturbance frequency and community structure in a twenty-five year intervention study. *Oecologia* 145:140-152.
- Vila-Gispert, A., R. Moreno-Amich and E. García-Berthou. 2002. Gradients of life-history variation: an intercontinental comparison of fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12:417-427.
- Waltz, R. D. and S. K. Burian. 2008. Ephemeroptera. *In* An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merritt, K. W. Cummins and M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. p. 181-236
- Wallace, J. L. and E. D. Walker. 2008. Culicidae. *In* An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merritt, K. W. Cummins and M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. p. 801-823.
- White, D. S. and R. E. Roughley. 2008. Aquatic coleoptera. *In* An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merritt, K. W. Cummins and M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. p. 571-671.
- Willis, S. C., K. O. Winemiller and H. López-Fernández. 2005. Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia* 142:284-295.
- Zambrano, L., E. Vázquez-Domínguez, D. García-Bedoya, W. F. Loftus and J. C. Trexler. 2006. Fish community structure in freshwater karstic waterbodies of the Sian Ka'an Reserve in Yucatán peninsula, Mexico. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 17:193-20.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis, 5th edition. Upper Saddle River, Pearson Education, Inc. New Jersey. 944 p.

DISCUSIÓN

Aún cuando los cenotes son el sistema acuático más importante de la península de Yucatán, la mayor parte de su dinámica abiótica y los factores que se relacionan con la estructura de las comunidades de peces son poco conocidas. Esta investigación es una línea de base para dilucidar aquellos factores que afectan directamente a la estructura de la comunidad de peces en pequeños sistemas oligotróficos. La alta influencia que las variables de tipo alóctono juegan en los cenotes, que se caracterizan por no tener una zona de la costa, sugiere que existen dinámicas acuáticas en estos sistemas peculiares que quedan por descubrir, en comparación con otros sistemas con zonas costeras. Los resultados presentados en este manuscrito plantean la necesidad de una mayor investigación ecológica en la región.

Las especies de peces encontradas en estos cenotes están ampliamente distribuidas los humedales de la RBSK, en pocetas y otros cenotes de la península de Yucatán. Las especies de peces encontradas en los cenotes estudiados representan el 52% de todas las especies continentales registradas para la RBSK (Zambrano, *et al.*, 2006).

Las pequeñas diferencias entre las principales variables abióticas en la época de estaciones y entre años, sugieren, que los peces que viven dentro de este tipo de sistemas acuáticos pueden estar relacionados con una estrategia de historia de vida de equilibrio (Southwood, 1977; Townsend y Hildrew, 1994). Las especies de peces con una estrategia de equilibrio tienen cuidado parental en las épocas de reproducción y viven en hábitats más profundos y más estables, tales como los estanques con una baja corriente, canales fluviales y la mayoría de los lagos (Lamouroux *et al.*, 2002; Vila-Gispert *et al.*, 2002). Esta estrategia es utilizada por algunas especies de la familia Cichlidae (por ejemplo, *C. urophthalmus*, *C. friedrichthali* y *P. splendida*) (Greenfield y Homerson 1997) y otras familias, como Pimelodidae (*R. guatemalensis*) y

Symbranchidae (*O. aenigmaticum*) (Schmitter-Soto, 1998), que son abundantes en los cuerpos de agua permanentes del RBSK (Escalera-Vázquez y Zambrano, 2010).

Además, la estabilidad de la estructura de la comunidad de peces en el período de muestreo de cuatro años sugiere un bajo cambio en la dinámica hidrológica y variables fisicoquímicas del agua en un ambiente con una meteorología muy variable. Los períodos lluviosos y secos no tienen impacto sobre la dinámica de las variables fisicoquímica del agua de los cenotes estudiados. Al contrario de los humedales, los cenotes no están sometidos a cambios bruscos en el nivel del agua (Escalera-Vázquez y Zambrano, 2010). Esta diferencia en la dinámica hidrológica entre los dos tipos de sistemas, que se encuentran en una misma región y con la misma dinámica ambiental, se puede explicar por el suelo de tipo kárstico. Este tipo de suelo absorbe el agua de lluvia en pocos días, provocando un cambio rápido en el nivel del manto freático (Gaona-Vizcayano *et al.*, 1980). En las tierras bajas del nivel del manto freático, el agua se eleva por encima de la superficie, generando humedales temporales (= 1.5 m de profundidad). En la estación seca el nivel de manto freático baja, ocasionando la desaparición de la mayoría de los humedales, quedando solamente pequeños charcos permanentes muy dispersos. Los cenotes son sistemas más profundos (> 5 m) que los humedales que son capaces de amortiguar cualquier cambio local en el nivel del manto freático ocasionado por la época de lluvias y de secas (entre 0,5 y 1,2 m). Por lo tanto, los humedales y charcas permanentes son sometidos a cambios hídricos estacionales en los dos períodos, afectando variables tales como concentraciones de oxígeno disuelto (Escalera-Vázquez y Zambrano, 2010) y la temperatura. Por el contrario, nuestros resultados muestran que la mayoría de las variables fisicoquímicas de los cenotes son relativamente constantes.

Los factores que afectan a la estructura de la comunidad de peces en los humedales son la temperatura, la profundidad, el pH y la cobertura de macrófitas (Escalera-Vázquez y Zambrano, 2010). Algunos de estas variables también afectan a la estructura de la comunidad de peces en los cenotes estudiados, como la temperatura y el pH. Parece que estas variables tienen una fuerte relación con la estructura de la

comunidad de peces analizando en conjunto a estos sistemas acuáticos. Sin embargo, no son los únicos factores que afectan a la estructura de la comunidad de peces en los cenotes, también se incluye el oxígeno disuelto y las concentraciones de fósforo. La concentración de oxígeno parece limitar la riqueza de especies, pero no su abundancia. Este hallazgo puede explicarse por qué algunas especies no sobreviven en estas condiciones tan extremas y como algunas especies si lo pueden hacer, tal es el caso de *R. guatemalensis* y *G. yucatanana*. Las concentraciones de fósforo tienen un papel importante en la dinámica de los ecosistemas (véase más arriba), que influyen en la estructura de la comunidad de peces en función de la productividad del sistema.

Para entender la estructura de la comunidad de peces dentro de un sistema estable, es necesario analizar la estructura trófica del lago y el flujo de energía, teniendo en cuenta variables tales como la concentración de nutrientes y la disponibilidad y tipo de alimento (Sterner *et al.*, 1997). Algunas de estas variables, tales como la producción primaria y la abundancia de insectos, han demostrado estar altamente relacionada con la estructura de la comunidad de peces. La producción primaria se relaciona directamente con la concentración de nutrientes (Dillon y Rigler, 1974). Las concentraciones de nutrientes bajas y la relación N / P ($> 12,3$) en todos los cenotes sugiere que el fósforo es el recurso limitante para los productores primarios. El fósforo entra en el sistema mediante la disolución de la roca y por la erosión de las zonas cercanas (Beddows *et al.*, 2007). La mayor parte del fósforo que entra en la columna de agua se precipita y va al fondo debido a la alta concentración de CaCO_3 , este proceso es característico de estos sistemas cársticos (Roldán, 1992). La precipitación de fósforo tiene diferentes consecuencias, dependiendo de la morfología del cenote. En cenotes profundos con paredes escarpadas, el fósforo queda fuera del alcance de los productores primarios y se precipita directamente al fondo, que es anóxico y con poca luz (Roldán, 1992). En cenotes con una zona de la costa, el fósforo precipitado va a profundidades en las cuales pueden ser aprovechados por el perifiton, macroalgas y plantas acuáticas. Estos sistemas pueden tener mayores tasas de retorno de fósforo y con un flujo de energía más autóctona (Schmitter-Soto *et al.*, 2002).

La baja abundancia de alimento en los cenotes sin una zona de costa, tales como TR y SM, aumenta la proporción de las fuentes de alimentos externos para los peces. En la mayoría de los lagos, los productores primarios acuáticos soportan una parte significativa (> 84%) de la producción heterótrofa (Jansson et al., 1999). Sin embargo, existen otros sistemas acuáticos en los que los recursos de tipo autóctono son los que sostienen las redes tróficas (Cole *et al.*, 1994; Jansson et al., 1999), tal como ocurre en CL y CN. En estudios anteriores de la zona se han encontrado resultados similares (Zambrano *et al.*, 2006); la riqueza de especies de peces fue significativamente mayor en cenotes con vegetación que en cenotes sin vegetación.

Fuentes alóctonas son más importantes cuando el sistema acuático es pequeño, es oligotrófico y está rodeado de bosques (Mehner *et al.*, 2007; Hodgson y Hansen, 2005; Hodgson *et al.*, 1993), que es el caso de estos cenotes, en particular para los que no tienen zona de costa. Fuentes de alimentos importantes como los insectos terrestres, forman la base de algunas redes tróficas en ciertos sistemas acuáticos (Nakano y Murakami, 2001; Sabo y Fuentes, 2002). Un gran número de insectos viven en el borde cenote y pueden estar disponibles para los peces una vez que caen en el agua (Observación personal). Por lo tanto, hay una alta proporción de depredadores, principalmente consumidores de insectos de origen terrestre y con una típica morfología de un depredador tope, como los ojos grandes, boca grande y dientes (Magoulick, 2000). Las principales especies de peces (p.e. *P. splendida*, *C. urophthalmus*, *C. friedrichsthalii*, *O. aenigmaticum*, *B. belizanus* y *A. aeneus*) son depredadores (Neil, 1984), y representan el 42% y el 66,7% de la total de especies en los cenotes. Estas especies también pueden preda a peces herbívoros, como *T. meeki*, *P. mexicana*, *G. yucatanana* y *P. orri* (Reznick y Miles, 1989).

CONSLUSIONES

Los resultados sugieren que las variables físico-químicas y la estructura de la comunidad de pece no se ven afectados por la dinámica hidrología (época de lluvias y secas), como sucede en los humedales cercanos. La estructura de las comunidades de peces en los cenotes no varían entre temporadas, pero sí una pequeña variación entre años.

Estos resultados son completamente diferentes a lo encontrado en los humedales, los cuales tienen una estructura de la comunidad de peces muy dinámica, incluso dentro de las estaciones (Escalera-Vázquez y Zambrano, 2010). Sin embargo, las variables que influyen en los humedales similares también están relacionados con la estructura de la comunidad de peces en los cenotes como el oxígeno disuelto, la transparencia, la clorofila *a*, perfiton y abundancia de insectos acuáticos. Estas variables cambian con la morfología del cenote, y por lo tanto la estructura de la comunidad de peces parece estar relacionada con la forma y composición del sustrato de la pendiente. En cenotes sin una zona de la costa de la baja cantidad de alimentos y la baja heterogeneidad espacial parecen explicar el por qué estos sistemas tienen valores de riqueza de peces inferiores a los cenotes con una zona de la costa. La capacidad de las plantas acuáticas de poderse establecer en las orillas, aumenta la heterogeneidad del hábitat para diferentes especies de peces, lo que aumenta la cantidad de refugios contra la depredación y proporcionar más alimentos a la comunidad.

Estos resultados sugieren que las áreas costeras aumentan la riqueza de especies, pero es necesario muestrear un mayor número de cenotes para poder llegar a conclusiones más robustas.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Alcocer, J. and Escobar, E., 1993. Morphometrics characteristics of six Mexican coastal-lakes related to productivity. *Rev. Biol. Trop.* 41: 171-179.
- Beddows, P. A., P. Blanchon, E. Escobar and O. Torres-Talamante. 2007. Los cenotes de la península de Yucatán. *Arqueología Mexicana* 83:32-35.
- Bedoya, D. G. 2005. Distribución de la familia Poeciliidae a nivel regional en la reserva de la Biosfera de Sian Ka'an. Master thesis, Posgrado en Ciencias Biológicas. Instituto de Biología, UNAM. Mexico, D. F. 44 p.
- Begon, M., Harper, J. L. and Townsend, C.R. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems* 4^a ed. Blackwell Publishing. P. 752.
- Brazner, J. C. And Beals, E. W., 1997. Patterns in fish assemblages from coastal wetland and beach habitats in Green Bay, Lake Michigan: a multivariate analysis of abiotic and biotic forcing factors. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54(8): 1743-1761.
- Cohen, J. E., 1989. Food webs and community structure. In: *Perspectives in ecological theory.* (ed. Levin, S. A.) pp: 181-202, Princeton University Press, Princeton, N. Y.; E.E.U.U.
- Cohen, J. E., Beaver, R. A., Cousins, S. H., Deangelis, D. L., Goldwasser, L., Heong, K. L., Holt, R. D., Kohn, A. J., Lawton, J. H., Martinez, N., O'malley, R., Page, L. M., Patten, B. C., Pimm, S. L., Polis, G. A., Rejmdnek, M., Schoener, T. W., Schoenly, K., Sprules, W. G., Teal, J. M., Ulanowicz, R. E., Warren, P. H., Wilbur, H. M., and P. Yodzis. 1993. Improving food webs. *Ecology* 74: 252-258.
- Collinson, N. H., J. Biggs, A. Corfield, M. J. Hodson, D. Walker, M. Whitfield and P. J. Williams. 1995. Temporary and permanent ponds: an assessment of the effects of drying out on the conservation value of aquatic macroinvertebrate communities. *Biological Conservation* 74:125-133.
- Currie, D. J., P. Dilworth-Christie and F. Chapleau, 1999. Assessing the strength of top-down influences on plankton abundance in unmanipulated lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 427-436.
- Deangelis, D. L., Mulholland, P. J., Palumbo, A. V., Steinman, A. D., Huston, M. A. And Elwood, J. W., 1989. Nutrient dynamics and food-web stability. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 71-95.
- Dillon, P. J. and F. H. Rigler. 1974. The phosphorus-chlorophyll relation ship in lakes. *Limnology and Oceanography* 19: 767-773.

- Escalera-Vázquez, L. H. and L. Zambrano. 2010. The effect of seasonal variation in abiotic factors on fish community structure in temporary and permanent pools in a tropical wetland. *Freshwater Biology* 55:2557-2569.
- Escolastico, L. C., Cabildo, M., M. P., Claramunt, V. R. Y Claramunt, V. R., 2006. *Ecología II, comunidades y ecosistemas*. Universidad de educación a distancia UNED. Unidad Didáctica. Ciencias ambientales. Primera edición. Madrid, 299 p.
- Galacatos, K., R. Barriga-Salazar and D. J. Stewart. 2004. Seasonal and Habitat Influences on Fish Communities within the Lower Yasuni River Basin of the Ecuadorian Amazon. *Environmental Biology of Fishes* 71:33-51.
- Greenfield, D. W. and J. E. Thomerson. 1997. *Fishes of the continental waters of Belize*. University Press of Florida. p. 310.
- Grenouillet, G. and D. Pont. 2001. Juvenile fishes in macrophyte beds: influence of food resources, habitat structure and body size. *Journal of Fish Biology* 59:939-959.
- Grenouillet, G, D. Pont and K. L. Seip. 2002. Abundance and species richness as a function of food resources and vegetation structure: juvenile fish assemblages in rivers *Ecography* 25:641-650.
- Hodgson, J. R. and E. M. Hansen. 2005. Terrestrial prey in the diet of largemouth bass, *Micropterus salmoides*, in a small north temperate lake. *Journal of Freshwater Ecology* 20:793-794.
- Hodgson, J. R., X. He and J. F. Kitchell. 1993. The fish populations. In *The trophic cascade in lakes*, S. R. Carpenter and J. F. Kitchell (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. p. 43-68.
- Jansson, M, A. K. Bergström, M. P. Blomqvist, A. Isaksson and A. Jonsson. 1999. Impact of allochthonous organic carbon on microbial food web carbon dynamics and structure in Lake Örrträsket. *Archives for Hydrobiology* 144:409-428.
- Lamouroux, N, N. L. Poff and P. L. Angermeier. 2002. Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients *Ecology* 83:1792-1807.
- Lampert, W. and U. Sommer. 1997. *Limnoecology: the ecology of lakes and streams*. Oxford University Press. New York. 382 p.
- Loftus, W. F. and J. A. Kushlan. 1987. Freshwaters fishes of southern Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 31:147-344.
- Lot, A., Novelo, R. A. And Ramirez, G. P., 1998. Diversidad de la flora acuática mexicana. p 563 - 578 En: Ramamoorthy T. P., Bye, R., Lot, A. y FA, J. 1998. *Diversidad biológica de México*. Orígenes y distribución. Instituto de Biología. UNAM, 792 p.

- Magoulick, D. D., 2000. Spatial and temporal variation in fish assemblages of drying stream pools: The role of abiotic and biotic factors. *Aquatic Ecology*. Volume 34, Number 1: 29-41.
- Matthews, K.R. And Berg, N. H., 1997. Rainbow trout responses to water temperature and dissolved oxygen stress in two southern California stream pools. *Journal of Fish Biology*. 50:50-67.
- Nakano, S. and M. Murakami. 2001. Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 98:166-179.
- Neil, S. 1984. Field studies of the behavioral ecology and agonistic behavior of *Cichlasoma meeki* (Pisces: Cichlidae). *Environmental Biology of Fishes* 10:59-68.
- Perry, E. L., Marrin, L., McClain, J. And Velásquez, G., 1995. Ring of cenotes (sinkholes), northwest Yucatan, Mexico: its hydrogeologic characteristics and possible association with the Chicxulaub impact crater. *Geology*. 23: 17-20.
- Polis, G. A., Holt, R. O., Menge, B. A. And Winemiller. K. O., 1996. Time, space, and life history: influences on food webs. En: Plois, G. A. y K. O. Winemiller (eds.). *Food Webs Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman & Hall, Londres, pp 435-461.
- Reznick, D. E. and D. B. Miles. 1989. Systematic overview of the poeciliidae. In *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)*, G. K. Meffe and F. F. J. Snelson (eds.). Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. p. 453.
- Roldán, G. P. 1992. *Fundamentos de limnología neotropical Ciencia y Tecnología*. Universidad de Antioquia, Antioquia 529 p.
- Sabo, J. L. and M. E. Power. 2002. River-watershed exchange: effects of riverine subsidies on riparian lizards and their terrestrial prey. *Ecology* 83:1860-1869.
- Scheffer, 1998. *Ecology of Shallow Lakes*. Springer Science & Business Media, 357 p.
- Schmitter-Soto, J., Comín, F. A., Escobar-Briones, E., Herrera-Silveira, J., Alcocer, J., Suárez-Morales, E., Elías-Gutiérrez M., Díaz-Arce, V. Marín, L. E. And B. Steinich, 2002. Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatan Peninsula (SE Mexico). *Hydrobiologia* 467: 215-228.
- Schwartz, S. S. and D.G. Jenkins. 2000. Temporary aquatic habitats: constraints and opportunities. *Aquatic Ecology* 34:3-8.
- Somers, K. M. And Harvey, H. H., 1984. Alterations of fish communities in like steered by acid depositions and heavy metals near Wawa, Ontario, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 41:20-29.

- Steinich, B., 1996. Investigaciones geofísicas e hidrológicas en el noroeste de la Península de Yucatán, México. PH. D. Thesis. Instituto de Geofísica. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Stoessell, R. K., Ward, W.C., Ford, B. H., and Schuffert, J. D., 1989. Water chemistry and CaCO₃ dissolution in the saline portion of an open-flow mixing zones coastal Yucatan Peninsula. Mexico, *Geological Society American Bulletin* 101, no. 2: 159-169.
- Trexler, J., W. Loftus and S. Perry. 2005. Disturbance frequency and community structure in a twenty-five year intervention study. *Oecologia* 145:140-152.
- Vila-Gispert, A., R. Moreno-Amich and E. García-Berthou, 2002. Gradients of life-history variation: an intercontinental comparison of fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12:417-427.
- Willis, S. C., Winemiller, K. O. And Lopez-Fernandez, H., 2005. Habitat Structural Complexity and Morphological Diversity of Fish Assemblages in a Neotropical Floodplain River. *Oecologia*, Vol. 142, No. 2, 284-295.
- Wootton, R. J., 1992. *Fish Ecology*. Chapman & Hall. Nueva York, 212 p.
- Zambrano, L., E. Vázquez-Domínguez, D. García-Bedoya, W. F. Loftus and J. C. Trexler. 2006. Fish community structure in freshwater karstic waterbodies of the Sian Ka'an Reserve in Yucatán peninsula, Mexico. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 17:193-20.

CAPITULO II
ESTRUCTURA TRÓFICA DE PECES EN CENOTES DE QUINTANA ROO

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de la zona de estudio, Estado de Quintana Roo - México..

Figura 2. Cenotes muestreados en Quintana Roo: a. Cenote Tres Reyes, b. Cenote Santa María, c. Cenote Joven Sur y Viejo Sur, d. Cenote Límite y e. Cenote Norte. Las fotos aéreas (a', c', d' y e') fueron tomadas de Google Earth 2013.

Figura 3. Perfiles batimétricos realizados a cuatro de los seis cenotes: a. Tres Reyes, b. Sta. María, c. Norte y d. Límite. Las dos líneas representan los dos perfiles batimétricos realizados en 1. dirección N-S y 2. en dirección E-W.

Figura 4. Peso de los items consumidos por los peces para los cuatro cenotes estudiados, expresado en porcentaje.

Figura 5. Contenidos estomacales de: a. moni encontrado en *T. meeki*, b. y c. diferentes grupos de algas encontrados en el moni, d. Larva de odonato, e. Bacillariophyceae (Pennada) f. Cyanophyta (Ossillatoriales), g. vista del moni al microscopio y estereoscopio, h. Chlorophyta (Zignematales), i. Eulenophyta, j. Cyclopoidea (copépodo), k. cladócero, l. Insectos de origen terrestre encontrado en *P. splendida*, y m. Alga encontrada en *C. urophthalmus*.

Figura 6. Diversidad trófica (SW bel nat) de las diferentes especies de peces encontradas en los Cenotes. Aa = *A. aeneus*, Cm = *T. meeki*, Cu = *C. urophthalmus*, Cf = *C. friedrichsthalii*, Gy = *G. yucatanensis*, Ps = *P. splendida* y Rg = *R. guatemalensis*.

Figura 7. Valores promedio del índice trófico (longitud del intestino/longitud total del pez) de las especies capturadas en los cenotes. Aa = *A. aeneus*, Cm = *T. meeki*, Cu = *C. urophthalmus*, Cf = *C. friedrichsthalii*, Gy = *G. yucatanensis*, Ps = *P. splendida* y Rg = *R. guatemalensis*. Las líneas verticales indican la desviación estándar.

Figura 8. Porcentaje de alimento de origen alóctono consumidos por los peces en los cenotes, teniendo en cuenta todos los individuos por cenote, sin tener en cuenta la especie. Las líneas verticales corresponden a la desviación estándar.

Figura 9. Porcentaje de alimento de origen alóctono consumidos por los peces en los cenotes, teniendo en cuenta todos los individuos de cada especie por cenote. *Cichlasoma friedrichsthalii* (Cf), *Rhamdia guatemalensis* (Rg), *Cichlasoma urophthalmus* (Cu), *Gambusia yucatanensis* (Gy), *Astyanax aeneus*

(Aa), *Petenia splendida* (Ps) y *Thorichthys meeki* (Cm). Cenote tres Reyes (TR), cenote Sta. María (SM), cenote Limite (CL) y cenote Norte (CN). Las líneas verticales corresponden a la desviación estándar.

Figura 10. Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) para los peces en los cenotes a. Tres Reyes (TR), b. Santa María (SM), c. Cenote Joven Sur (CJS), d. Cenote Límite (CL), e. Cenote Norte (CN) y f. Cenote Viejo sur (CVS). Aa, *Astianax aeneus*; Bb, *Belonesox belizanus*; Cf, *Cichlasoma friedrichsthali*; Cm, *Thorichthys meeki*; Cs, *Cichlasoma salvini*; Cu, *Cichlasoma urophthalmus*; Gsp. *Gambusia sp.*; Gy, *G. yucatanana*; Ps, *Petenia splendida*; Po, *Poecilia orri* y Rg, *Ramdia guatemalensis*. Las líneas horizontales y verticales indican la desviación estándar. También se incluyen los valores estadísticos de las comparaciones.

Figura 11. Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) para las especies de peces que se comparten. Cenotes Tres Reyes (TR), cenote Sta. María (SM); cenote Joven Sur (CJS); cenote Límite, (CL); cenote Norte (CN) y viejo Sur (CVS). Las líneas horizontales y verticales indican la desviación estándar. También se incluyen los valores estadísticos de las comparaciones.

Figura 12. Valores $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) para los peces de cenotes: TR, Tres Reyes; SM, Sta. María; CJS, Cenote Joven Sur; CL, Cenote Límite; CN, Cenote Norte y CVS, cenote viejo Sur. Las líneas horizontales y verticales indican la desviación estándar. También se incluyen los valores estadísticos de las comparaciones.

Figura 13. Valores promedio de todos los peces de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) para los peces de los dos grupos de cenotes “jóvenes” (CJ) y “viejos” (CV). En estos resultados se incluyen dos cenotes más. Uno de cada grupo: CJS, cenote Joven Sur y CVS, cenote Viejo Sur. Las líneas horizontales y verticales indican la desviación estándar. También se incluyen los valores estadísticos de las comparaciones. T = prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.

Figura 14. Amplitud de intervalos del $\delta^{13}\text{C}$ (CR, ‰) y de $\delta^{15}\text{N}$ (NR, ‰) para las especies de peces encontradas en los cenotes Tres Reyes (TR), Sta. María (SM), joven Sur (CJS), Limite (CL), Norte (CN) y Viejo Sur (VS). Ps = *P. splendida*, Cs = *C. salvini*, Po = *P. orri*, Gsp = *Gambusia sp.*, Cu = *C. urophthalmus*, Cm = *T. meeki*; Aa = *A. aeneus*, Cf = *C. friedrichsthali*, Bb = *B. belizanus*, Rg = *R. guatemalensis* y Gy = *G. yucatanana*.

Figura 15. Análisis de envoltura convexa para cada una de las especies de peces encontrados en cada cenote estudiado, representando el nicho trófico (TA) y el traslape. Los puntos indican los valores $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de capa pez. TR = Tres Reyes; SM = Sta. = María, CJS = Joven Sur; CL = Límite; CN - Norte y CVS = Viejo Sur.

Figura 16. Análisis de envoltura convexa incluyendo todos los individuos de peces encontrados en cada cenote estudiado, representando el nicho trófico (*TA*) y el traslape. Los puntos indican los valores $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de capa pez. TR = Tres Reyes; SM = Sta. = María, CJS = Joven Sur; CL = Límite; CN = Norte y CVS = Viejo Sur.

Figura 17. Porcentaje promedio y DS del traslape de los valores $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de todos los peces en los cenotes: TR = Tres Reyes; SM = Sta. María, CJS = Joven Sur; CL = C. Límite; CN = C. Norte y CVS = C. Viejo Sur. El valor del CJS, se debe al bajo número de muestras (2) que no permitió formar el polígono en una de las especies presentes en este cenote (*C. salvini*).

Figura 18. Porcentaje promedio y DS del traslape de los valores $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de los peces del cenote Tres Reyes, Sta. María, Límite, Norte y Viejo Sur. T = prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.

Figura 19. Valores de diversidad trófica (*CD*) mediante $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de los peces encontrados en cada cenote estudiado. TR = Tres Reyes; SM = Sta. = María, CJS = Joven Sur; CL = Límite; CN = Norte y CVS = Viejo Sur.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Coordenadas de los cenotes muestreados. RBSK=Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an; RSM = Rancho Santa María.

Tabla 2. Características generales de peces a los que se les realizó los análisis de contenidos estomacales (octubre del 2004, abril, julio y octubre del 2005).

Tabla 3. Características generales de peces a los que se les realizó los análisis de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$.

Tabla 4. Índice de Lauzanee, donde se representa la importancia de las presas. P = medición del peso por cada grupo o ítem en un volumen total y F = frecuencia de ocurrencia. *Estómagos que se encontraron vacíos.

Tabla 5. Valores para NR (intervalo del isótopo de nitrógenos), CR (intervalo del isótopo de Carbón), TA (área), CD (Media de la distancia del centroide) para las especies de peces del cenote Tres reyes: *C. friedrichsthalii* (Cf) y *R. guatemalensis* (Rg), por el método propuesto por Layman et al., 2007. Los valores más altos están en negrilla.

Tabla 6. Valores para NR (intervalo del isótopo de nitrógenos), CR (intervalo del isótopo de Carbón), TA (área), CD (Media de la distancia del centroide) para las especies de peces del cenote Sta. María: *C. urophthalmus* (Cu); *G. yucatanana* (Gy) y *R. guatemalensis* (Rg), por el método propuesto por Layman et al., 2007. Los valores más altos están en negrilla.

Tabla 7. Valores para NR (intervalo del isótopo de nitrógenos), CR (intervalo del isótopo de Carbón), TA (área), CD (Media de la distancia del centroide) para las especies de peces del cenote Límite: *A. aeneus* (Aa), *C. friedrichsthalii* (Cf), *T. meeki* (Cm), *C. urophthalmus* (Cu), *G. yucatanana* (Gy) y *P. splendida* (Ps), por el método propuesto por Layman et al., 2007. Los valores más altos están en negrilla.

Tabla 8. Valores para NR (intervalo del isótopo de nitrógenos), CR (intervalo del isótopo de Carbón), TA (área), CD (Media de la distancia del centroide) para las especies de peces del cenote Norte: *Astianax aeneus* (Aa), *Thorichthys meeki* (Cm), *Cichlasoma urophthalmus* (Cu), *Gambusia yucatanana* (Gy), *Poecilia orri* (Po) y *Petenia splendida* (Ps), por el método propuesto por Layman et al., 2007. Los valores más altos están en negrilla.

Tabla 9. Valores para *NR* (intervalo del isótopo de nitrógenos), *CR* (intervalo del isótopo de Carbón), *TA* (área), *CD* (Media de la distancia del centroide) para las especies de peces del cenote viejo Sur: *A. aeneus* (Aa), *C. salvini* (Cs), *T. meeki* (Cm), *C. urophthalmus* (Cu), *G. yucatanana* (Gy), *P. orri* (Po) y *P. splendida* (Ps), por el método propuesto por Layman *et al.*, 2007. Los valores más altos están en negrilla.

Tabla 10. Valores para *NR* (intervalo del isótopo de nitrógenos), *CR* (intervalo del isótopo de Carbón), *TA* (área), *CD* (Media de la distancia del centroide) para los cenotes Tres Reyes (TR), Sta. María (SM), Cenote Joven Sur (CJS), cenote Límite (CL), cenote Norte (CN) y cenote viejo sur (CVS), por el método propuesto por Layman *et al.*, 2007. Los valores más altos están en negrilla.

Tabla 11. Valores para *NR* (intervalo del isótopo de nitrógenos), *CR* (intervalo del isótopo de Carbón), *TA* (área), *CD* (Media de la distancia del centroide) los cenotes “jóvenes” (CJ) vs. “viejos” (CV), por el método propuesto por Layman *et al.*, 2007. Los valores más altos están en negrilla.

LISTA DE ANEXOS

- Anexo I. Comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de peces encontradas en el cenote Sta. María. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.
- Anexo II. Comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de peces encontradas en el cenote Límite. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.
- Anexo III. Comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de peces encontradas en el cenote Norte. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.
- Anexo IV. Comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de peces encontradas en el CVS. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.
- Anexo V. Comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las especie *T. meeki*, encontrada en el CJS, CL, CN y CVS. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.
- Anexo VI. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especie *G. Yucatana*, encontrada en el SM, CL, CN y CVS. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.
- Anexo VII. Comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las especie *C. urophthalmus*, encontrada en SM, CL, CN y CVS. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.
- Anexo VIII. Comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las especie *A. aeneus* encontrada en CL, CN y CVS. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.
- Anexo IX. Comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las especie *P. splendida* encontrada en CL, CN y CVS. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.

- Anexo X. Comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ por cada cenote teniendo en cuenta todas las especies de peces encontradas en cada uno de ellos. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.
- Anexo XI. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especies de peces encontradas en el cenote SM. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.
- Anexo XII. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especies de peces encontradas en el CL. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.
- Anexo XIII. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especies de peces encontradas en el CN. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.
- Anexo XIV. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especies de peces encontradas en el CVS. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.
- Anexo XV. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especie *T. meeki* en CJS, CL, CN y CVS. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.
- Anexo XVI. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especie *G. yucatanana* en SM, CL, CN y CVS. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey.
- Anexo XVII. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especie *C. urophthalmus* SM, CL, CN y CVS. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey.
- Anexo XVIII. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especie *A. aeneus* en el CL, CN y CVS. Utilizando la ANOVA.
- Anexo XIX. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especie *P. splendida* en el CL, CN y CVS. Utilizando la ANOVA.
- Anexo XX. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especies de peces encontradas por cada cenote teniendo en cuenta las especies muestreadas en cada uno de ellos. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.

RESUMEN

La morfología de los cenotes puede ser un factor que modifica la estructura de la red trófica, lo cual puede afectar a la estructura de la comunidad de los organismos que ahí habitan. La morfología puede influir sobre la capacidad de establecimiento de productores primarios, incluso sobre otros organismos (heterótrofos), lo que repercute directamente en la abundancia de los consumidores primarios que dependen de éstas para llevar a cabo sus ciclos biológicos y sobrevivir. Una gran cantidad de perifiton y macrófitas puede repercutir en que la fuente de alimento para los peces sea primordialmente autóctona, mientras que la ausencia de estos productores primeros, indicaría que los peces tienen que alimentarse de recursos que se generan fuera del cuerpo de agua y que caen por azar en el lugar. Para entender esta relación, se determinaron los recursos alimenticios de los peces en dos grupos de cenotes con morfología contrastante: el primer grupo corresponde a los cenotes “jóvenes” (Tres Reyes, Santa. María y C. Joven Sur) que se caracterizan por presentar paredes verticales compuestas de roca, tener comunicación con el acuífero, escasa cantidad y variedad de productores primarios. El segundo grupo, llamados cenotes “viejos” (C. Límite, C. Norte y C Viejo Sur). Este tipo de cenotes presentan orillas compuestas de sedimento y materia orgánica lo que permite una mayor cantidad y variedad de productores primarios, principalmente perifiton, macroalgas y macrófitas. Los cenotes “viejos” presentan una menor profundidad que los cenotes “jóvenes” y la comunicación con el acuífero es mínima debido a la alta acumulación de materia orgánica. Se realizaron análisis de contenidos estomacales de los peces para determinar el origen del alimento (alóctono o autóctono) y el índice trófico (excepto en los cenotes Joven Sur y viejo Sur). También se realizaron análisis de las firmas de $\delta^{13}\text{C}$ y de $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de las especies de peces muestreados en los seis cenotes. Con esta información se determinaron las diferencias isotópicas de los

peces de cada grupo de cenotes. Además, se estimó el nicho trófico (TA), intervalo de $\delta^{13}\text{C}$ (CR), intervalo de $\delta^{15}\text{N}$ (NR), el porcentaje de traslape entre nichos y la diversidad trófica (CD) de las especies y las comunidades de peces en cada cenote. Como resultado se encontró que los recursos de origen alóctono fueron más importantes para la mayoría de las especies de peces que habitan los cenotes “jóvenes”, siendo los insectos el principal aporte de proteína. Es el caso de *Petenia splendida* que aún cuando habitan en los cenotes “viejos” su dieta también se basa en insectos terrestres. De acuerdo con el índice trófico, la mayoría de las especies de peces son carnívoras y el resto omnívoras. El origen del carbono en los peces de los cenotes “jóvenes” apunta a que provienen de las fuentes basadas en fuentes C3 (fundamentalmente terrestres), siendo menos enriquecidos que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de los peces de los cenotes “viejos”, que posiblemente también se alimentan de rutas tróficas que inician con las algas (C3). Comparando las comunidades de peces en los diferentes tipos de cenotes, no se encontró diferencia en la amplitud del nicho trófico ni en el traslape de los mismos. Sin embargo, los peces de los cenotes “jóvenes” presentaron mayor amplitud de intervalo de $\delta^{13}\text{C}$ (5.7 ‰) y de $\delta^{15}\text{N}$ (3.7) que los cenotes “viejos”. Se presentaron diferencias significativas entre los valores $\delta^{13}\text{C}$ y de $\delta^{15}\text{N}$ de los peces de la misma especie que habitan los dos tipos de cenotes, lo que podría indicar diferencias en origen de las fuentes de alimento en cada cenote, y en los diferentes niveles tróficos en el que se encuentran. Sin embargo, no hubo diferencias entre poblaciones de la misma especie que se encuentran en el mismo tipo de cenotes debido a la similitud de los recursos consumidos.

ABSTRACT

The morphology of the sinkhole may be a modifying factor of the structure of the trophic network, which can affect the community structure of the organisms that live there. The morphology may influence the establishment capacity of the primary producers, even on top of other organisms (heterotrophic), which impact directly on the abundance of the primary consumers that depend on them to perform their biological cycles and be able to survive. A great amount of periphyton and macrophytes may have repercussions in the food source for fish by being primarily autochthonous, while the absence of these primary producers indicates that fish must feed of resources outside the body of water and that fall randomly in the place. In order to understand this relationship, the fish food resources were determined from two groups of sinkholes with contrasting morphology: the first group comprises “young” sinkholes (Tres Reyes, Santa Maria y Cenote Joven Sur) that are characterized by vertical walls composed of rock, they communicate with the aquifer and have little amount and variety of primary producers. The second group comprises “old” sinkholes (Cenote Limite, Cenote Norte y Cenote Viejo Sur). This type of sinkholes present shores composed of sediment and organic material which allow a bigger quantity and variety of primary producers, mainly periphyton, macroalgae and macrophytes. The “old” sinkholes present a lower depth than “young” sinkholes and the communication with the aquifer is minimal due to the high accumulation of organic matter. Analysis of stomach contents were conducted to determine the origin of food (allochthonous or autochthonous) and the trophic index (except in Joven Sur and Viejo Sur sinkholes). In addition, analyses of signatures of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of muscle of the species sampled on the six sinkholes were performed. With this information the fish isotopic differences of each sinkhole group were determined. Furthermore, the trophic niche (TN), the interval of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, the overlap percentage between niches and trophic diversity of the fish species and communities in each sinkhole. The

results shown that the allochthonous were more important for the majority of fish species that lives in “young” sinkholes, being insects the principal protein intake. It is the case of *Petenia splendida* that even when they live in “old” sinkholes their diet is based on terrestrial insects. In accordance with the trophic index the majority of fish species are carnivorous and the rest omnivorous. The origin of carbon in fish from the “young” sinkholes indicates that it comes from C3 sources (mainly terrestrial), being less enriched than the $\delta^{13}\text{C}$ values of fish in “old” sinkholes, which possibly feed also from trophic routes that begin with algae (C3). Comparing fish communities in different types of sinkholes, no difference was found in the amplitude of trophic niche overlap or thereof. Nevertheless, the “young” sinkholes’ fish presented a major amplitude of the $\delta^{13}\text{C}$ (5.7 ‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (3.7) interval that the “old” ones. Significant differences were presented between the $\delta^{13}\text{C}$ y de $\delta^{15}\text{N}$ values of fish from the same species that live in both types of sinkholes; this may indicates differences in the origin of food sources in each sinkhole and the different trophic levels in were they are. However, there were no differences between populations of the same species found in the same type of sinkholes due to the similarity of the resources consumed.

INTRODUCCIÓN

La energía en los lagos deriva de dos principales recursos, la que se origina o se produce dentro del cuerpo de agua o sistema conocida como autóctona y material que proviene fuera del cuerpo de agua o de otros sistemas, a la que se le denomina alóctona (Moore *et al.*, 2004). En la teoría ecológica de los lagos siempre se había considerado que la productividad primaria autóctona sostiene la producción de heterótrofos. Hay evidencias que sugieren que los sistemas acuáticos podrían tener redes heterotróficas (Cole *et al.*, 1994; Del Giorgio y Peters 1994; Jansson *et al.*, 1999). Por ello, en los últimos años se ha dado importancia al estudio del origen del carbono en los sistemas acuáticos (Wetzel, 2001).

Algunos trabajos se han enfocado a determinar y cuantificar los efectos directos e indirectos de recursos de origen alóctono (insectos terrestres, frutos, flores, hojas, semillas, etc.), sobre las redes alimenticias (p. e. Power y Rainey, 2000; Polis *et al.*, 2004). La materia orgánica que entra a los cuerpos de agua es incorporada al sistema por varios mecanismos. Por ejemplo, el carbono orgánico disuelto (COD) entra por medio de agua de lluvia y es transformado o degradado por los microorganismos como bacterias y protozoarios; y luego, este es consumido por los depredadores (Tranvik, 1998). Las partículas de carbono orgánico (COP) entran al sistema por medio de la lluvia y por la acción del viento. Este COP puede ser degradado o incorporado por las bacterias o ser directamente ingerido por los consumidores (Cole *et al.*, 1990; Hessen y Nygaard, 1992). El COP es considerado como el recurso de carbono que es mayormente incorporado a las comunidades (Polis *et al.*, 1997). En contraste, un flujo de organismos que viven en el límite de los ecosistemas (p. e. orillas de los cuerpos de agua, zonas inundables) están disponibles directamente para los consumidores que viven dentro del lago. Aun cuando puede ser pequeños en tamaño

y en abundancia, está demostrado la importancia de este recurso que vive en las orillas para las redes alimenticias (p. e. Nakano y Murakami, 2001; Sabo y Power, 2002).

Los recursos alóctonos pueden estabilizar la dinámica de una población, como es el caso de la interacción entre depredador-presa y las redes alimenticias (De Angelis 1992; Huxel y McCann 1998; Takimoto *et al.*, 2002; Loreau y Holt 2004). Estos recursos alóctonos también llamados “subsidios” sugieren que hay una interdependencia entre ecosistemas. Su importancia da pautas para el manejo y conservación de estos ecosistemas (Power *et al.*, 2004; Douglas *et al.*, 2005).

En los lagos oligotróficos la principal entrada de carbono está dada por las hojas de los árboles que se encuentran cercanos a estos sistemas, especialmente en donde se encuentran bosques caducifolios o perennes. Se ha estimado que aproximadamente entran 100 kg/año de material originado de las plantas y 45 kg C /año, el cual representa aproximadamente del 5% de la productividad del fitoplancton. La entrada de las hojas al sistema depende de varios aspectos como la topografía, el clima, las condiciones edáficas, y el área del cuerpo de agua, entre otras. El material alóctono se ha considerado un importante recurso de energía para las poblaciones de invertebrados bénticos en los lagos. En algunos arroyos, la entrada de material alóctono podría contribuir entre un 60 a 100% de energía que entra al sistema (Nakano y Murakami, 2001). Sin embargo, la morfología de los sistemas acuáticos juega un papel preponderante en el aprovechamiento de esta materia orgánica proveniente del exterior. Se ha demostrado que en cuerpos de agua donde la profundidad media (cociente que resulta del volumen del lago entre su área) es un determinante en la productividad (Ryder, 1982). A mayor profundidad media del lago, los nutrientes (N, P, Si) o la materia orgánica (principalmente frutos, hojas y ramas) van al fondo impidiendo que sean aprovechados por los organismos y solo son utilizados por bacterias anaeróbicas (Schallenberg y Kalff, 1993).

En lagos tropicales con profundidades mayores a los 10 m, la termoclina genera una barrera que impide el intercambio de nutrientes entre el fondo y la superficie durante la mayor parte del año. En estos sistemas acuáticos la concentración de nutrientes disueltos en la columna de agua es baja y la mayoría se encuentran en el fondo, en comparación con otros cuerpos de agua más someros (< 2 m) o de zonas litorales. Esto se debe principalmente a las bajas tasas de retorno de los nutrientes (Schmitter-Soto *et al.*, 2002), donde el tiempo de residencia es alto. La estratificación vertical del agua concentra los nutrientes en el hipolimnion en donde se presenta la remineralización, disminuyendo su concentración en el epilimnion (capa superior de un cuerpo de agua generalmente muy oxigenada) (Schmitter-Soto *et al.*, 2002).

La cantidad de nutrientes en un sistema acuático no necesariamente está relacionada con la producción de peces. Esto se debe a que sistemas oligotróficos pueden obtener sus recursos de fuera del sistema. Por ejemplo, dentro de los tipos de agua descritos para la Cuenca Amazónica los tipos de aguas “claras” y “negras” se caracterizan porque la cantidad de nutrientes es extremadamente baja creando como consecuencia una baja productividad primaria (Núñez, 2005). Sin embargo, en estas aguas se encuentran una alta abundancia y variedad de peces. Esta paradoja fue resuelta mediante el estudio de la alimentación de estos peces. Muchas de estas especies de peces se alimentan de recursos de origen alóctono que mantienen la complejidad de las redes alimenticias (Lowe-McConnell, 1987). Las especies generalistas (omnívoras) predominan en la mayoría de los peces (Lowe-McConnell, 1987).

Dentro de los recursos alóctonos para los peces están los insectos, frutos, hojas, flores y semillas que caen en los cuerpos de agua (Prieto, 2000). La cantidad de carbono que entra varía aproximadamente entre el 33 y 73% es utilizado por el zooplancton y entre un 20 y un 50% por los peces, en sistemas donde la cantidad de nutrientes es baja. El aporte de recursos alóctonos como es el caso de pequeñas presas, en los

que se incluyen en su mayoría insectos, pueden contribuir hasta en un 20% el aporte del total de carbono consumido por los peces.

Quizá porque los lagos oligotróficos son escasos en las zonas subtropicales y tropicales, la utilización de varios tipos de recursos alóctonos es pobremente entendida. La mayoría de los estudios relacionados con los recursos externos que entran a los sistemas acuáticos se han realizado en ambientes lóticos, caso contrario de los lagos, en los que hay pocos trabajos al respecto (Cole *et al.*, 2006). Pero la importancia de la energía alóctona puede llegar a ser muy importante en lagos pues el material de tipo alóctono puede ser igual o mayor que la productividad primaria (Caraco y Cole, 2004).

En el caso de los cuerpos acuáticos con características mesotróficas y eutróficas en los que hay una alta producción de autótrofos, como por ejemplo los cenotes “viejos”, la entrada de carbono puede ser menos notoria e importante.

Los cenotes son cuerpos de agua que están distribuidos principalmente en la Península de Yucatán; muchos de ellos presentan morfologías contrastantes que dependen del proceso geomorfológico en el que se encuentran (Stoessel *et al.*, 1989; Perry *et al.*, 1995; Steinich, 1996). Por un lado, los cenotes se pueden clasificar de acuerdo a su etapa de formación. Por ejemplo, los cenotes “jóvenes” se caracterizan por que no han sido expuestos a una sedimentación continua y la mayoría de ellos todavía tienen una comunicación directa con el manto freático (Schmitter-Soto *et al.*, 2002). Por consiguiente, estos cenotes tienen paredes rocosas verticales, que no permiten el desarrollo de productores primarios acuáticos. Generalmente estos cenotes presentan una profundidad mayor a 10 m. Con el tiempo, estos cenotes reciben materia orgánica del bosque seco tropical que se va directamente al fondo, disminuyendo la profundidad y a la vez que bloquean la comunicación con el manto freático (Schmitter - Soto *et al.*, 2002). Los ácidos producidos por la descomposición de materia orgánica acumulada contribuyen a la disolución

de la roca de CaCO_3 lo que genera una pendiente y un sustrato en el cual los productores primarios se pueden establecer (Lot *et al.*, 1998). Con el pasar de los siglos, la morfología del cenote cambia. A este tipo de cenotes se les denomina “viejos”. El paso de un cenote joven a viejo está influenciado por varios factores como el clima, la geología y aspectos biológicos, cuyo periodo de cambio puede durar de cientos a miles de años. La ausencia o presencia de productores primarios es capaz de modificar la estructura de la red trófica (Cohen, 1989). Las fuentes de alimento como zooplancton, moluscos (caracoles) e insectos acuáticos usan las macrófitas como refugios y zona de reproducción. La inexistencia de productores primarios reduce la abundancia de alimento para los peces. Por consiguiente, la morfología puede alterar el origen del recurso de los peces. En sistemas donde los productores primarios se pueden establecer, los recursos alimenticios para los peces pueden ser de origen autóctono, mientras que en sistemas sin productores primarios, los peces pueden depender de recursos externos o alóctonos.

Los peces se han adaptado a las condiciones ambientales y a la disponibilidad de recursos de los ecosistemas que habitan. Para esto han desarrollado adaptaciones fisiológicas, órganos y estructuras (forma y número de los dientes, longitud del intestino, etc.) que les permiten aprovechar de la mejor manera los recursos alimenticios que les ayudarán a sobrevivir a las condiciones imperantes dentro del medio acuático.

Cuando hay escases de alimento como es el caso de los cenotes “jóvenes”, la diversidad de peces y su abundancia es baja. Es posible que la energía que fluye en estos sistemas no pueda soportar mayor cantidad de peces, incluso con el subsidio de origen alóctono. Lo que conllevaría a que la estructura trófica dentro de este tipo de cenotes no sea tan compleja y los peces podrían tender a ser generalistas (aquellos que consumen varios recursos alimenticios) y omnívoros. En contraste, cuando hay una mayor abundancia y variedad de alimento para los peces, como es el caso de los cenotes “viejos”, estos pueden

soportar una mayor riqueza y abundancia de peces e incluso mayores tallas (caso de *Petenia splendida*, de 35 cm longitud total). Por lo tanto, es posible que al haber más alimento la estructura trófica sería más compleja y los peces tenderían a ser más especialistas que generalistas.

La estructura trófica es una representación del flujo de materia y energía entre los seres vivos que resulta de las interacciones tróficas entre los organismos (Cohen *et al.*, 1993). La caracterización de la estructura trófica de un sistema acuático permite vislumbrar la importancia de los recursos alóctonos y autóctonos, además de ver las relaciones entre los organismos debido a las interacciones depredador-presa que tienen un importancia en la dinámica de las poblaciones y en la estructuración de las comunidades.

Existen varios métodos para determinar las interacciones tróficas y el origen de los recursos alimenticios, uno de ellos es el análisis de contenidos estomacales, el cual es uno de los métodos más usados. Este método permite entender el origen y lo que están consumiendo los peces en un determinado momento. El análisis de contenidos estomacales presenta algunas deficiencias, como la dificultad para determinar de manera precisa las presas en especial cuando el alimento está muy degradado. También es imposible saber qué cantidad de lo que el pez ha consumido es lo que este puede asimilar. Para corregir algunas de las deficiencias que presentan los análisis de contenidos estomacales, se han propuesto otros métodos, como el análisis de isótopos estables, principalmente de carbono y nitrógeno (Bearhop *et al.*, 2004). Estos dos métodos se complementan muy bien cuando se trata de investigar las relaciones tróficas de una comunidad.

El análisis de isótopos estables (son formas del mismo elemento que difieren en el número de neutrones) de carbono y nitrógeno se ha utilizado para caracterizar las estructuras tróficas. Este análisis proporciona

información sobre el origen de la fuente alimenticia y la posición trófica de los organismos respectivamente (Peterson y Fry, 1987; Vander Zanden y Rasmussen, 2001).

El carbono tiene dos isótopos estables (^{13}C y ^{12}C), el valor de $\delta^{13}\text{C}$ cambia poco (0.5-1‰) de un nivel trófico a otro, siendo la base de la cadena alimentaria la única fuente de variación (Peterson y Fry, 1987). Por lo tanto, este elemento se utiliza para determinar la fuente alimenticia de los consumidores (Vander Zanden *et al.*, 1999; Fry, 2006). Las diferencias isotópicas en la base de la cadena alimentaria se deben al fraccionamiento isotópico diferencial derivado de las distintas rutas metabólicas de asimilación de CO_2 de los productores primarios (Peterson y Fry, 1987). El $\delta^{13}\text{C}$ de las plantas con metabolismo C_3 va desde -30 hasta -24‰ (Farquhar *et al.*, 1989), las plantas C_4 presentan valores $\delta^{13}\text{C}$ altos (-17 a -9‰, valores medios de -13‰; Schmidt y Gleixner, 1998), el $\delta^{13}\text{C}$ de las macrófitas sumergidas va desde -24 a -13‰ (LaZerte y Szalados, 1982), y el $\delta^{13}\text{C}$ del fitoplancton entre -42 hasta -21‰ (Boutton, 1991; Van Dover *et al.*, 1992).

El nitrógeno presenta dos isótopos estables (^{15}N y ^{14}N), el valor de $\delta^{15}\text{N}$ se utiliza para estimar la posición trófica de un organismo. El valor la firma isotópica de un consumidor se encuentra enriquecido entre 3 y 4‰ en comparación con su presa (Vander Zanden y Rasmussen, 2001). Esto se debe a que los organismos excretan una mayor cantidad de ^{14}N que de ^{15}N , por lo que un depredador conserva una mayor cantidad de átomos con los isótopos pesados que contenían los tejidos de su presa (Minagawa y Wada, 1984).

Los isótopos estables se han utilizado para responder a ciertas cuestiones sobre el funcionamiento ecológico de los sistemas acuáticos continentales. Por ejemplo, evaluar la contribución de los aportes de los materiales orgánicos de origen terrestre a los sistemas acuáticos lóticos (ríos) (Rosenfeld y Roff, 1992)

y marinos (Fry y Sherr, 1984); evaluar la contribución del metabolismo de las comunidades de microorganismos a las redes tróficas (Caraco *et al.*, 1998); estudiar el funcionamiento ecológico de los estuarios (Connolly *et al.*, 2005); estudiar las implicaciones ecológicas de las migraciones de peces (Garman y Macro, 1988; Doucett *et al.*, 1999).

Además, los isótopos estables son útiles para evaluar la influencia antropogénica y su impacto generado en los ecosistemas, tales como: evaluar el origen de los contaminantes y de su bio-magnificación en las redes tróficas (Cabana y Rasmussen, 1994; DeBruyn y Rasmussen, 2002) y analizar la influencia de las especies exóticas introducidas (Vander Zanden *et al.*, 1999).

La comparación de las estructuras tróficas de sistemas acuáticos se puede realizar por medio del análisis de envoltura convexa, que consiste en encerrar en un polígono las firmas isotópicas promedio de todos los componentes tróficos comunes entre las diferentes estructuras. Este análisis proporciona información sobre las características intrínsecas de una comunidad trófica a partir de seis parámetros (Layman *et al.*, 2007), de cuales solo se utilizaron cuatro en este estudio y de los que se tratará. Uno de ellos es el intervalo de variación de nitrógeno (*NR*), es la distancia entre la especie con el valor más enriquecido de $\delta^{15}\text{N}$ y la especie con el valor más empobrecido. *NR* representa la estructura vertical dentro de una red trófica. Un valor más alto de *NR* sugiere que existen más niveles tróficos y una mayor diversidad trófica. El intervalo de carbono (*CR*) es la distancia entre la especie con el valor más enriquecido de $\delta^{13}\text{C}$ y la especie con el valor más empobrecido. *CR* representa la variación de la base de una red trófica. Un valor más alto de *CR* sugiere que existe una mayor diversidad de recursos en la base del sistema trófico. El área total (*TA*) es el área de la envoltura convexa que contiene a todos los componentes tróficos. Representa una medida del nicho trófico ocupado por las especies del sistema, lo que sugiere la diversidad trófica total dentro de una red. *TA* es influenciado por especies con posiciones en los extremos tanto para $\delta^{15}\text{N}$

como para $\delta^{13}\text{C}$, por lo que generalmente se encuentra asociado con *NR* y *CR*. La distancia media al centroide (*CD*) es la media de la distancia euclidiana de cada especie al centroide, donde el centroide es el valor medio de $\delta^{15}\text{N} - \delta^{13}\text{C}$ para todas las especies de la red trófica. Provee una medida del promedio de diversidad dentro de una red trófica y no se ve tan afectada por las especies en posiciones extremas como el *TA*.

El análisis de envoltura convexa no solamente se puede aplicar a una comunidad, sino que también se puede aplicar a nivel de especie representando la variación trófica de las especie o especies objeto de estudio. Esta información, obtenida de los valores isotópicos de cada individuo de la misma especie, proporciona una herramienta útil que permite conocer el nivel de especificidad o generalidad trófica de una especie y la amplitud del nicho trófico ocupado (Bearhop *et al.*, 2004). El nicho isotópico es una herramienta muy útil para responder preguntas ecológicas (Rodríguez y Herrera, 2010).

Por otro lado, la tendencia de una especie de pez a ser carnívoro, omnívoro o herbívoro se puede presuponer por medio de su morfofisiología. Por ejemplo, un análisis de la forma y tamaño de la boca y los ojos, de la presencia de estructuras como los ciegos pilóricos, de la forma y tamaño el estómago, de lo largo del intestino, se puede determinar el nivel trófico en el que se puede encontrar una especie (Gerking, 2014). La alimentación de los peces pueda variar por diversos factores, uno de ellos es la temporalidad, dada por las estaciones o las épocas de secas o lluvia, o de la etapa de desarrollo en la que el pez se encuentre (Wootton, 1998). Es así como se ha establecido que en edades tempranas de algunas especies de peces, estos se pueden alimentan de organismos pequeños como el perifiton y el zooplancton dependiendo de su abundancia y de las especies que conforman estas comunidades (Wootton, 1998). A medida que crecen necesitan alimento de mayor tamaño, que por lo general se encuentran en un nivel

trófico cada vez más alto, esto es aplicable a los peces que son depredadores. En el caso de los herbívoros, generalmente no cambian sus hábitos alimenticios durante su vida (Bond, 1996).

OBJETIVOS

Determinar si existen diferencias en el origen del alimento (autóctono y alóctono) consumido por las especies de peces que se encuentran en los cenotes “jóvenes” (Tres Reyes y Santa. María) y “viejos (Límite y Norte) por medio de análisis de contenidos estomacales y firmas isotópicas.

Establecer si hay diferencias en la diversidad trófica, en la amplitud del nicho trófico, en el traslape, de dietas de los peces de los cenotes Tres Reyes, Sta. María, Joven Sur, Límite, Norte y Viejo Sur, así como entre especies que se comparten por medio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$.

HIPÓTESIS

La morfología propia de los cenotes “jóvenes” y “viejos” propicia una diferencia en la abundancia y variedad de productores primarios, lo cual repercute en la disponibilidad de recursos para la comunidad de peces.

Hipótesis particulares

- Si en los cenotes “jóvenes” se presenta poca abundancia y variación de productores primarios, y por lo tanto bajos recursos de tipo autóctono, tanto en la columna de agua como en el sedimento, la comunidad de peces dependerá de recursos alimenticios externos (alóctonos).
- En los cenotes “jóvenes” la comunidad de peces se sostendrá de recursos alimenticios similares, lo cual se reflejará en un mayor traslape del nicho trófico.

MÉTODO

El estudio fue realizado en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an ubicada en 18° 54'00" N y 87° 24'35" W, en El Rancho Santa María ubicado en 21° 06' 48.39" N y 87° 10' 37.32" W y zona cercana al Municipio de Felipe Carrillo Puerto en Quintana Roo, México. Se muestrearon seis cenotes (Fig. 1 y Tabla 1), seleccionados con base en la morfología característica de los cenotes “jóvenes” y “viejos”.



Fig. 1. Ubicación de la zona de estudio, Estado de Quintana Roo - México.

En la tabla 1 se presentan las referencias geográficas de los cenotes estudiados.

Tabla 1. Coordenadas de los cenotes muestreados. RBSK=Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an; RSM = Rancho Santa María.

NOMBRE	LONGITUD	LATITUD	UBICACIÓN	CENOTE
Tres Reyes	87° 52' 38.50"	19° 41' 29.90"	RBSK	Joven
Santa María	87° 10' 36.64"	21° 06' 47.74"	RSM	Joven
C Joven Sur	87° 59' 17.20"	19° 36' 23.30"	F. Carrillo Pto.	Joven
Límite	87° 52' 51.47"	19° 40' 04.30"	RBSK	Viejo
Norte	87° 60' 00.40"	19° 36' 17.20"	RBSK	Viejo
C Viejo Sur	87° 59' 17.20"	19° 36' 23.30"	F. Carrillo Pto.	Viejo

Los cenotes Tres Reyes (TR), Santa María (SM) y el cenote Joven Sur (CJS), se caracterizan por tener orillas de roca calcárea y con pendientes altas de aproximadamente 90° (paredes verticales), y presentan comunicación directa con el acuífero. En estos cenotes es escaso el perifiton, macroalgas ni vegetación acuática, pero en sus alrededores se encuentra vegetación terrestre conformada principalmente por bosque secundario (Fig. 2). Los cenotes Límite (CL), Norte (CN) y cenote viejo Sur (CVS) tienen una zona poco profunda en el borde y está constituida por materia orgánica, en la que se observaron perifiton, macroalgas y plantas acuáticas (Fig. 2). La comunicación con el acuífero de estos cenotes es reducida por la acumulación de la materia orgánica en la parte inferior. En su alrededor, estos cenotes presentan un área conformada por vegetación semiacuática (“rozadera” o “cortadora”, *Cladium* sp.) (Lot y Novelo, 1986). Al CJS y CVS no se les midieron la batimetría ni se les realizaron a los peces análisis de contenidos puesto que fueron incorporados al final del estudio.



Fig. 2. Cenotes muestreados en Quintana Roo: a. Cenote Tres Reyes, b. Cenote Santa María, c. Cenote Joven Sur y Viejo Sur, d. Cenote Límite y e. Cenote Norte. Las fotos aéreas (a', c', d' y e') fueron tomadas de Google Earth 2013.

La forma y dimensión de los cenotes fueron obtenidas con base en la longitud máxima, la anchura máxima, la profundidad máxima, la profundidad media, el área, el perímetro y el desarrollo de costa (Torres y García, 1995) (Capítulo I). La pendiente de los cenotes fue medida por medio de dos perfiles batimétricos orientados N-S y E-W, perpendicular uno del otro. Para ello se orientó una cuerda previamente marcada (a cada metro) sentido N-S con ayuda de un GPS (Marca Garmin), a esta cuerda se fijó en sus extremos colocándose por encima de la superficie del agua. Posteriormente con otra cuerda, marcada cada 20 cm y con una plomada, se empezó a medir la profundidad. De igual manera se procedió con el segundo perfil, orientado E-W, teniendo en cuenta como referencia la mitad del primer transecto (los resultados se muestran en la Fig. 3). Como se mencionó anteriormente a los cenotes Joven Sur y Viejo Sur no se les realizaron mediciones morfométricas.

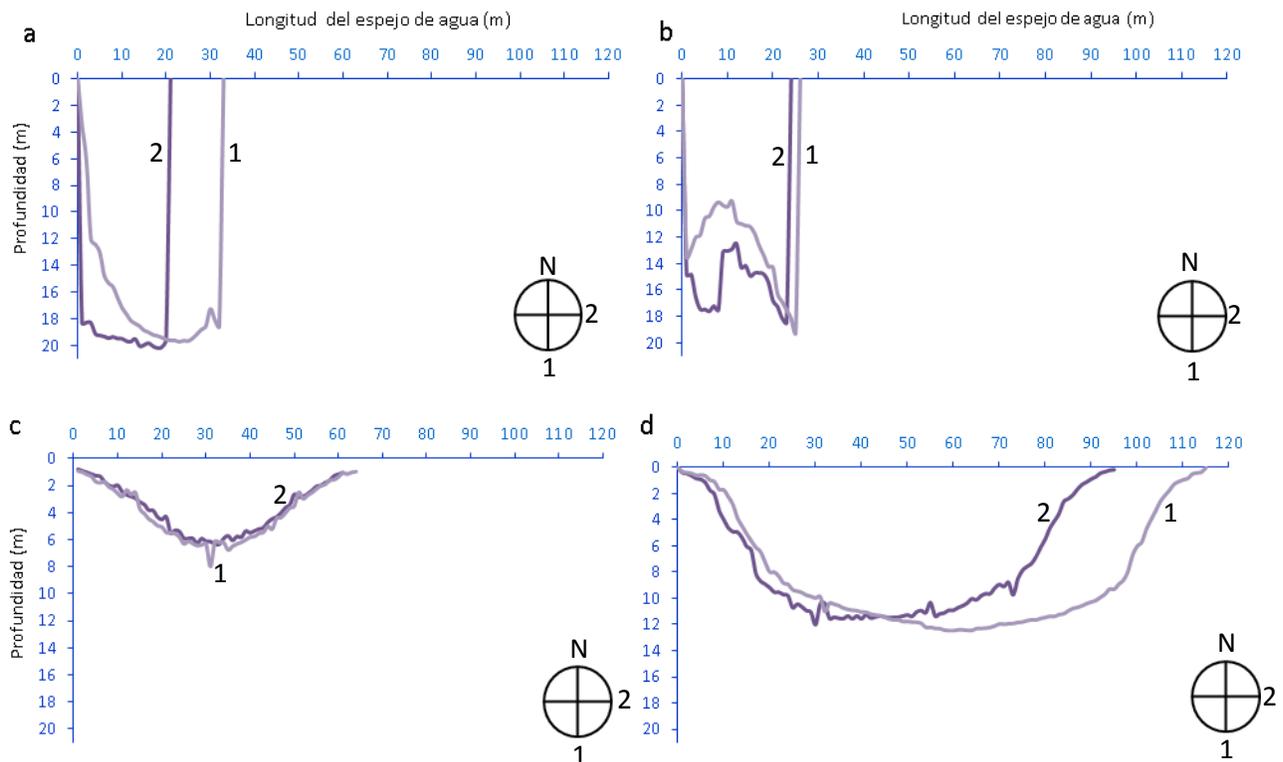


Fig. 3. Perfiles batimétricos realizados a cuatro de los seis cenotes: a. Tres Reyes, b. Santa María, c. Norte y d. Límite. Las dos líneas representan los dos perfiles batimétricos realizados en 1. dirección N-S y 2. en dirección E-W.

Para la captura de los peces se utilizaron mallas (2.4 m x 38 m, con apertura de malla de 1, 1.5, 2, 2.5 y 3 pulgadas), anzuelos, y 2 tipos de nasas las plásticas (20 x 20 x 40 cm, 5 cm de apertura) y metálicas (20 x 30 cm, con 2.5 cm apertura de) con la finalidad de obtener el mayor número de especies de peces y tallas. A los peces de los cenotes Joven Sur y Viejo Sur no se les realizó análisis de contenidos estomacales ya que estos se incorporaron mucho después y sólo se utilizaron para obtener datos de firmas isotópicas (enero del 2008). Para el análisis de contenidos estomacales se muestrearon un total 216 individuos que pertenecieron a los cenotes Tres Reyes, Sta. María, C. Límite y C. Norte (Tabla 2). Las muestras se tomaron en octubre del 2004; abril, julio y octubre del 2005. El número de muestras y las especies a las que se les realizó el análisis de contenidos estomacales dependió de la captura de las mismas, ya que en estos sistemas el número de individuos es bajo, en especial para algunas especies.

Tabla 2. Características generales de peces a los que se les realizó los análisis de contenidos estomacales (octubre del 2004, abril, julio y octubre del 2005).

Cenote	Especie	Longitud promedio (mm)	DS de la Longitud	Mínimo (mm)	Máximo (mm)	Número de muestras
Tres Reyes	<i>Cichlasoma friedrichsthali</i>	85.1	32.1	54	212	21
	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	144.2	29.8	110	222	21
Santa. María	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	137.4	17.5	117	163	4
	<i>Gambusia yucatanana</i>	37.6	12	19	59.6	58
	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	164	21.1	131	195	8
Cenote Límite	<i>Astyanax aeneus</i>	37.5	2.4	32	42	20
	<i>Thorichthys meeki</i>	61.4	15	74	153	5
	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	101	33.8	33	48	8
	<i>Gambusia yucatanana</i>	42.8	5.1	39	97.2	19
	<i>Petenia splendida</i>	45.3	3.5	42	85	19
Cenote Norte	<i>Thorichthys meeki</i>	60.7	11.7	38	47	5
	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	64.7	11.2	42	49	3
	<i>Gambusia yucatanana</i>	40.3	4.5	35	81	25

Para los análisis de contenidos estomacales, los peces fueron eviscerados en el laboratorio, se les extrajo el estómago y el intestino y se midieron con un Vernier (180 mm \pm 0.005). Los estómagos e intestinos se colocaron bajo el microscopio estereoscopio. Se separaron los *ítems* alimenticios: insectos terrestres, insectos acuáticos, peces, algas, vegetales terrestres, semillas, materia orgánica no identificada (moni) y perifiton. Cada *item* fue pesado individualmente (peso húmedo) en una balanza analítica (Ohaus 0.0001

g.), el cual corresponde al método gravimétrico (Granado, 1996). Para determinar los géneros y las especies de insectos se utilizaron claves taxonómicas (Merritt y Webb, 2008; Díaz Valenzuela, 2010). Posteriormente con los géneros y especies obtenidas se determinó el tipo de ambiente en el que se desarrolla (terrestre o acuático) en el que se encontraba cuando fue consumido por el pez. Algunos órdenes de insectos terrestres presentan estadios acuáticos como es el caso de los odonatos, llamados comúnmente “libélulas” o “caballitos” (Merritt y Webb, 2008). Para determinar la composición del moni se tomó una pequeña muestra (0,5 g) a la cual se le agregó 0,5 mililitro de agua, se homogenizó y posteriormente se observó al microscopio a tres submuestras.

Con los pesos de los *items* obtenidos se determinó:

El porcentaje de alimento de origen alóctono mediante la fórmula:

$$\% \text{ alóctono} = (Al/At)*100$$

donde: *Al* = alimento de origen alóctono en miligramos y *At* = alimento total en miligramos consumido por los peces (alimento de origen alóctono más el autóctono).

Los cálculos se realizaron considerando cada individuo por especie en cada cenote, y también se realizaron considerando a todos los individuos de cada cenote sin ser separados por la especie. Se consideraron como *items* alimenticios autóctonos al fitoplancton, fitobentos, perifiton, algas, plantas acuáticas, zooplancton, larvas de insectos acuáticos, caracoles acuáticos y peces. Se consideraron *items* de origen alóctono a los insectos terrestres, semillas y frutos de plantas terrestres.

También se utilizó el índice de Lauzanne que analiza la importancia de cada *ítem* alimenticio.

$$\text{Índice de Lauzanne (IL): } IL = PF / 100; \text{ (Granado, 1996).}$$

donde, *P* = medición del peso por cada grupo o ítem en un volumen total y *F* = frecuencia de ocurrencia: se calcula a través del número de estómagos que contienen uno o más individuos

de la especie-presa en relación con el total de estómagos con contenido.

Para este índice los valores menores a 10 son presas secundarias; valores entre 10 y 25 de importancia moderada y valores mayores de 25 son presas dominantes.

Se calculó la diversidad trófica que es fundamentalmente el índice de Shannon Winner, considerando al estómago del pez como unidad en la comunidad de *ítems* consumidos. Este índice relaciona los ítems encontrados y su abundancia.

$$\text{Diversidad trófica (H):} \quad H = -\sum_{i=1} p_i \ln p_i;$$

También se determinó el *Índice trófico (Rt)* que es la relación entre la longitud total del pez y la longitud total del intestino y se expresa en porcentaje.

$$Rt = (Lt / Li) * 100$$

Donde, Lt = longitud total y Li = es la longitud total del intestino.

Este índice permite ver si los peces son carnívoros, herbívoros u omnívoros. Los valores menores al 100 indican especies que son carnívoras. Valores entre 100 y 200 son especies omnívoras y valores mayores a 200 son herbívoros (Nikolsky, 1963).

Cuantificación de firmas isotópicas de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$

Para conocer las firmas isotópicas de las especies, se realizaron un total de 272 análisis de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de los peces de los seis cenotes (Tabla 3). Los peces de los cenotes Tres Reyes, Santa María, Límite y Norte se colectaron en octubre del 2005; en abril, julio y diciembre del 2006; enero, abril, julio, noviembre del 2007. Y para los cenotes Joven Sur y Viejo Sur abril del 2008.

Tabla 3. Características generales de los peces a los que se les realizó los análisis de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$.

Cenote	Especie	Longitud Total Promedio mm	DS Longitud	Mínimo mm	Máximo mm	Número de Muestras
C. Tres Reyes	<i>C. friedrichsthalii</i>	98.6	38.9	43.0	223.0	22.0
	<i>R. guatemalensis</i>	158.0	27.9	131.0	205.0	10.0
C. Santa María	<i>C. urophthalmus</i>	208.6	20.8	195.0	242.0	5.0
	<i>G. yucatanana</i>	45.6	5.2	37.0	52.0	15.0
	<i>R. guatemalensis</i>	170.1	33.2	132.0	241.0	8.0
C. Joven Sur	<i>T. meeki</i>	41.5	6.4	33.0	53.0	10.0
	<i>C. salvini</i>	42.0	2.8	40.0	44.0	2.0
C. Límite	<i>A. aeneus</i>	62.5	24.4	18.0	102.0	19.0
	<i>B. belizanus</i>	119.0	4.2	116.0	122.0	2.0
	<i>C. friedrichsthalii</i>	81.7	22.3	48.0	117.0	11.0
	<i>T. meeki</i>	68.4	21.2	35.0	125.0	23.0
	<i>C. urophthalmus</i>	107.5	24.9	80.0	158.0	15.0
	<i>G. yucatanana</i>	37.8	7.8	25.0	48.0	11.0
	<i>P. splendida</i>	115.0	100.3	49.0	320.0	11.0
C. Norte	<i>A. aeneus</i>	68.7	13.2	42.0	85.0	16.0
	<i>T. meeki</i>	66.4	17.2	47.0	93.0	12.0
	<i>C. urophthalmus</i>	56.8	16.2	33.0	91.0	22.0
	<i>G. yucatanana</i>	39.6	5.5	32.0	47.0	5.0
	<i>P. orri</i>	47.0	6.3	37.0	55.0	8.0
	<i>P. splendida</i>	51.4	8.7	42.0	62.0	5.0
C. Viejo Sur	<i>A. aeneus</i>	65.8	6.7	56.0	72.0	5.0
	<i>C. salvini</i>	53.8	8.2	44.0	65.0	5.0
	<i>T. meeki</i>	37.6	5.0	33.0	46.0	5.0
	<i>C. urophthalmus</i>	60.4	14.3	45.0	84.0	9.0
	<i>G. yucatanana</i>	43.7	2.2	41.0	47.0	8.0
	<i>P. orri</i>	56.2	2.7	53.0	59.0	4.0
	<i>P. splendida</i>	75.0	15.4	59.0	91.0	4.0

Los peces capturados se colocaron en una hilera con hielo seco; se obtuvo el músculo del área debajo de la aleta dorsal, se colocó en viales con capacidad de 1.5 y 2 mL rotulados con la fecha, nombre de la especie y la longitud total, los cuales se colocaron en el congelador. En el Instituto de Biología se colocaron en el congelador a -10°C hasta su preparación para el análisis. Para la preparación de los tejidos, los métodos que se describen a continuación corresponden a los lineamientos del Laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de California en Davis (UC Davis Stable Isotope Facility, 2009): se

descongelaron los tejidos, se lavaron con agua destilada y se secaron en microtubos (1.5 mL) en una estufa a 50°C por 72 horas. Las muestras ya secas se pulverizaron con ayuda de un mortero, y posteriormente se guardaron en viales (1.5 mL) con su respectiva etiqueta (Goering *et al.*, 1990). Estas muestras se encapsularon de acuerdo con la metodología de la Universidad de California Davis (EEUU), lugar a donde se enviaron para su análisis $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$.

Se obtuvo la composición isotópica de las muestras mediante un espectrómetro de masas de radio de isótopos de flujo continuo (IRM), utilizando un analizador elemental PDZ Europa ANCA-GSL interfaz con un PDZ Europa Hydra 20-20 (Sercon Ltd., Cheshire, UK). Las muestras se incineran a 1000°C en un reactor cargado con óxido de cromo, óxido de plata y cobre. Después de la combustión, los óxidos se eliminan en un reactor de reducción (reducción de cobre a 650°C). El portador helio fluye entonces a través de un colector de agua (perclorato de magnesio) y una trampa de CO₂ opcional (solo para el análisis de N). El N₂ y CO₂ se separan en una columna de Carbosieve GC (65°C, 65 mL / min) antes de entrar en el IRMS. Durante el análisis, las muestras se intercalan con varias repeticiones de al menos dos estándares de laboratorio diferentes. Estos estándares de laboratorio, que son seleccionados por ser de composición similar a las muestras que se analizaron, se han calibrado previamente frente NIST Materiales estándar de referencia (IAEA-N1, N2, IAEA-OIEA-N3, USGS-40, y el USGS-41). (<http://stableisotopefacility.ucdavis.edu/13cand15n.html>).

Los resultados obtenidos se expresaron en valores relativos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ respecto a los estándares internacionales empleados de V-PDB (Viena PeeDee Belemnite) para el C y aire para el N. Las cantidades requeridas para la determinación de isótopos estables fueron: tejido animal entre: 1 mg \pm 0.2. (<http://stableisotopefacility.ucdavis.edu/13cand15n.html>).

La caracterización trófica se realizó graficando los valores promedio y la desviación estándar de las firmas isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) de cada uno de los peces colectados (Fry, 2006).

El análisis de envoltura convexa (polígono) se realizó de acuerdo con el procedimiento establecido por Bearhop *et al.*, (2004) y Layman *et al.* (2007), que consiste en graficar las firmas isotópicas de cada uno de los componentes y trazar un polígono utilizando los valores de los componentes externos para encerrar a todos los elementos del sistema. Con los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ se determinó el nicho trófico (*TA*) por cenote y por especie de pez de cada cenote. Mediante la amplitud del nicho trófico se podría estimar qué especies son más generalistas o especialistas. Para la determinación de *TA*, *CR*, *NR* y *CD* (Layman *et al.*, 2007) y el traslape en porcentaje del nicho trófico se obtuvo corriendo una rutina en MATLAB R2010a.

Se evaluaron las diferencias entre las firmas isotópicas de toda la comunidad de peces en cada uno de los tipos de cenotes con una prueba de t-student. Para distinguir las diferencias en las firmas isotópicas entre las especies del mismo cenote se realizaron pruebas de ANOVA, en caso de ser significativa se sometieron a prueba de Tukey (Post-hoc) con el fin de evaluar que especie era diferente. Esta misma prueba se utilizó para evaluar las diferencias de las firmas isotópicas de la misma especie entre los dos tipos de cenote. Se utilizaron pruebas no paramétricas cuando los datos no cumplieron con la prueba de normalidad o igualdad de varianzas (Zar, 1999). Se utilizó la prueba de Levene para determinar la igualdad de las varianzas, cuando no lo eran se empleó la prueba de Dunnett (1995) para comparar los diferentes variables (índice trófico).

RESULTADOS

Contenidos estomacales

Las diferentes especies de peces contaron con una gran variedad de *items* consumidos (Tabla 4). La dominancia de los *items* cambia dramáticamente entre especies e incluso, existen diferencias en la misma especie en diferentes tipos de cenotes (por ejemplo *Cichlasoma urotrophthalmus* en la Tabla 4). Los insectos fueron el *ítem* dominante consumido por *Cichlasoma friedrichsthalii* (TR) y *P. splendida* (CL). Por su parte moni es el *ítem* dominante para *T. meeki* (CL y CN) (Tabla 4). A nivel de sistemas, los peces que habitaban en los cenotes TR y SM consumieron en primer lugar insectos terrestres como hormigas (Formicidae), avispas (Himenoptera), abejas (Himenoptera), termitas (Ortoptera), saltamontes (Ortoptera), grillos (Ortoptera), mariposas (Lepidoptera) y arañas (Aracnidos), seguidos de frutos (Higo) y restos vegetales no identificados. Los peces del CL y CN consumieron perifiton, macroalgas (*Chara* sp.), larvas de insectos acuáticos (Odonata), caracoles y peces.

Tabla 4. Índice de Lauzanee, donde se representa la importancia de las presas. *P* = medición del peso total por cada grupo o ítem en un volumen total y *F* = frecuencia de ocurrencia. *Estómagos que se encontraron vacíos.

CENOTE	ESPECIE	ITEM	<i>P</i>	<i>F</i>	Índice	Importancia del ítem
					Lauzanee	
C. Tres Reyes (TR)	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	Algas	1.4	5.4	0.1	Secundarias
		Caracoles	0.6	2.7	0.0	Secundarias
		Insectos	63.2	35.1	22.2	Moderada
		Moni	16.5	21.6	3.6	Secundarias
		Peces	4.1	13.5	0.6	Secundarias
		Restos vegeta	9.3	18.9	1.8	Secundarias
		Semillas	4.8	2.7	0.1	Secundarias
	<i>Cichlasoma friedrichsthalii</i>	Insectos	99.9	95	94.9	Dominantes
		Moni	0.01	5.2	0.0	Secundarias
Santa María (SM)	<i>Gambusia yucatanana</i>	Algas	29.9	30.6	9.1	Secundarias
		Copépodos	1.6	2.8	0.0	Secundarias
		Insectos	57.5	41.7	24.0	Moderada
		Moni	9.4	22.2	2.1	Secundarias
		Rotíferos	1.6	2.7	0.0	Secundarias
	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	Frutos	16.5	11.1	1.8	Secundarias
		Insectos	40.3	33.3	13.4	Moderada

		Moni	8.2	11.1	0.9	Secundarias
		Peces	32.5	33.3	10.8	Moderada
		Semillas	2.4	11.1	0.3	Secundarias
	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	Algas	3.0	14.3	0.4	Secundarias
		Frutos	46.3	28.6	13.2	Moderada
		Insectos	48.7	42.9	20.9	Moderada
		Peces	1.2	14.3	0.2	Secundarias
C. Limite (CL)	<i>Thorichthys meeki</i>	Caracoles	11.1	6.2	0.7	Secundarias
		Insectos	0.2	6.2	0.0	Secundarias
		Moni	42.8	81.2	34.7	Dominantes
		Perifiton	45.9	6.2	2.8	Secundarias
	<i>Petenia splendida</i>	Insectos	74.8	40	29.9	Dominantes
		Peces	23.3	20	4.7	Secundarias
		Restos vegeta	2.0	40	0.8	Secundarias
	<i>Gambusia yucatanana</i> *	-	0.0	0.0	0.0	-
	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	Caracoles	2.0	14.3	0.3	Secundarias
		Insectos	74.6	28.6	21.3	Moderada
		MONI	9.7	28.6	2.8	Secundarias
		Perifiton	10.2	14.3	1.5	Secundarias
		Restos vegeta	3.5	14.3	0.5	Secundarias
	<i>Astyanax aeneus</i>	Copépodos	0.3	4.3	0.0	Secundarias
		Insectos	48.1	47.8	23.0	Moderada
		Moni	8.7	4.3	0.4	Secundarias
		Ostracodos	0.5	8.7	0.0	Secundarias
Perifiton		42.2	34.8	14.7	Moderada	
C. Norte (CN)	<i>Gambusia yucatanana</i> *	-	0.0	0.0	0.0	-
	<i>Thorichthys meeki</i>	Caracoles	7.3	18.2	1.3	Secundarias
		Insectos	0.2	4.5	0.0	Secundarias
		Moni	65.6	63.7	41.8	Dominantes
		Peces	7.1	4.5	0.3	Secundarias
		Perifiton	19.7	5.3	1.0	Secundarias
		Restos vegeta	0.3	4.5	0.0	Secundarias
	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	Caracoles	20.1	25.9	5.2	Secundarias
		Insectos	45.2	44.4	20.1	Moderada
		Moni	6.0	14.8	0.9	Secundarias
		Peces	5.1	7.4	0.4	Secundarias
		Perifiton	23.6	7.4	1.7	Secundarias

Realizando un análisis por sistema, es decir, juntando la preferencias alimenticias de los peces en cada cenote, se encontró que en TR, SM y CL el principal ítem en porcentaje en peso consumido por los peces

fueron los insectos terrestres con 72.0%, 40.6 % y 43.2% respectivamente. Mientras que en el cenote Norte el moni tuvo el mayor porcentaje (32.1 %) (Fig. 4).

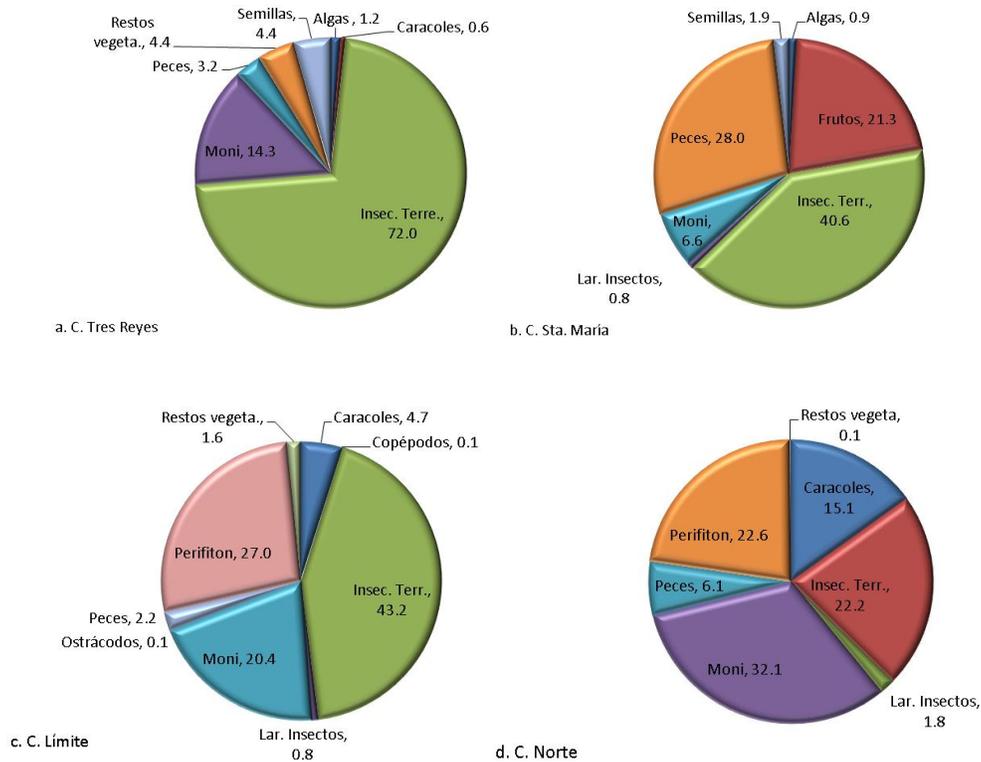


Fig. 4. Peso de los *items* consumidos por los peces para los cuatro cenotes estudiados, expresado en porcentaje.

El análisis de contenido estomacal mostró resultados variados entre moni y perifiton. Por ejemplo, lo consumido por *T. meeki* en CL y CN el moni y el perifiton fue prácticamente igual, lo único que lo diferenciaba era el grado de degradación. Al analizar las muestras al microscopio se observó que este moni estaban compuesto principalmente de algas filamentosa (*Cyanophyta*, *Oscillaoria* sp.), Bacillariophyceae (Pennadas), Euglenophyta y Chlorophyta (*Zignematales*) y zooplankton como restos de copépodos (Calanoidea), cladóceros, rotíferos, ostrácodos y larvas de insecto principalmente odonatos (Figura 5).

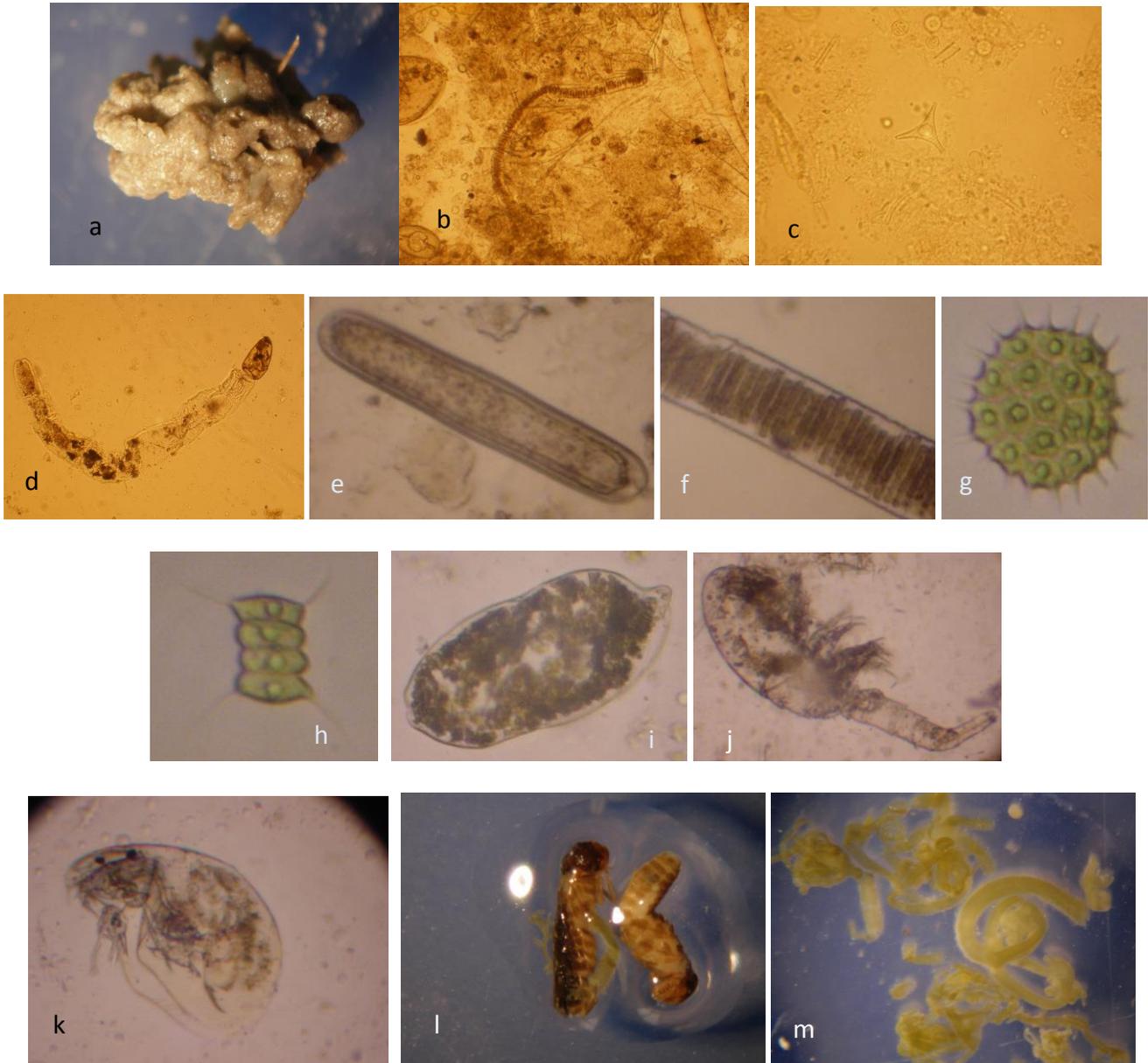


Fig. 5. Contenidos estomacales de: a. moni encontrado en *T. meeki*, b. y c. diferentes grupos de algas encontrados en el moni, d. Larva de odonato, e. Bacillariophyceae (Pennada) f. Cyanophyta (Ossillatoriales), g. vista del moni al microscopio y estereoscopio, h. Chlorophyta (Zignematales), i. Eulenophyta, j. Cyclopoidea (copépodo), k. Cladocero, l. Insectos de origen terrestre encontrado en *P. splendida*, y m. Alga encontrada en *C. urophthalmus*.

En cuanto al análisis de la diversidad de los alimentos que consumió cada pez, la mayor diversidad trófica (H') se presentó en *R. guatemalensis* y la más baja en *C. friedrichsthalii* (Fig. 6). No hubo diferencia significativa ($p = 0.74$) en el índice de diversidad trófica (H') de los ítems consumidos por las especies de peces entre los cenotes “jóvenes” ($=1.59$ bel nat) y los cenotes “viejos” ($=1.41$ bel nat).

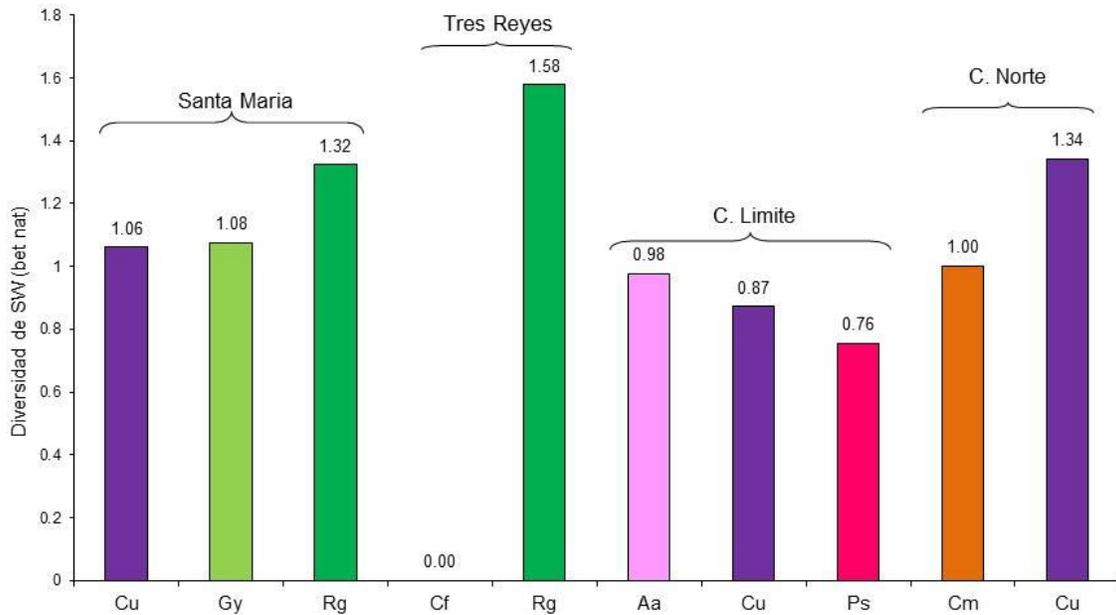


Fig. 6. Diversidad trófica (SW bel nat) de las diferentes especies de peces encontradas en los Cenotes. Aa = *A. aeneus*, Tm = *T. meeki*, Cu = *C. urophthalmus*, Cf = *C. friedrichsthalii*, Gy = *G. yucatanana*, Ps = *P. splendida* y Rg = *R. guatemalensis*.

En cuanto al índice trófico, la mayoría de las especies de peces presentaron valores menores a 100, indicando que son especies carnívoras (Gerking, 1994) (Fig. 7). Sin embargo, hay algunas especies con cierta tendencia a ser omnívoras como es el caso de *C. urophthalmus* en el CL y CN, y *C. friedrichsthalii* y *R. guatemalensis* del cenote TR. Hubo una diferencia significativa en el índice trófico de *R. guatemalensis* de los cenotes TR y SM.

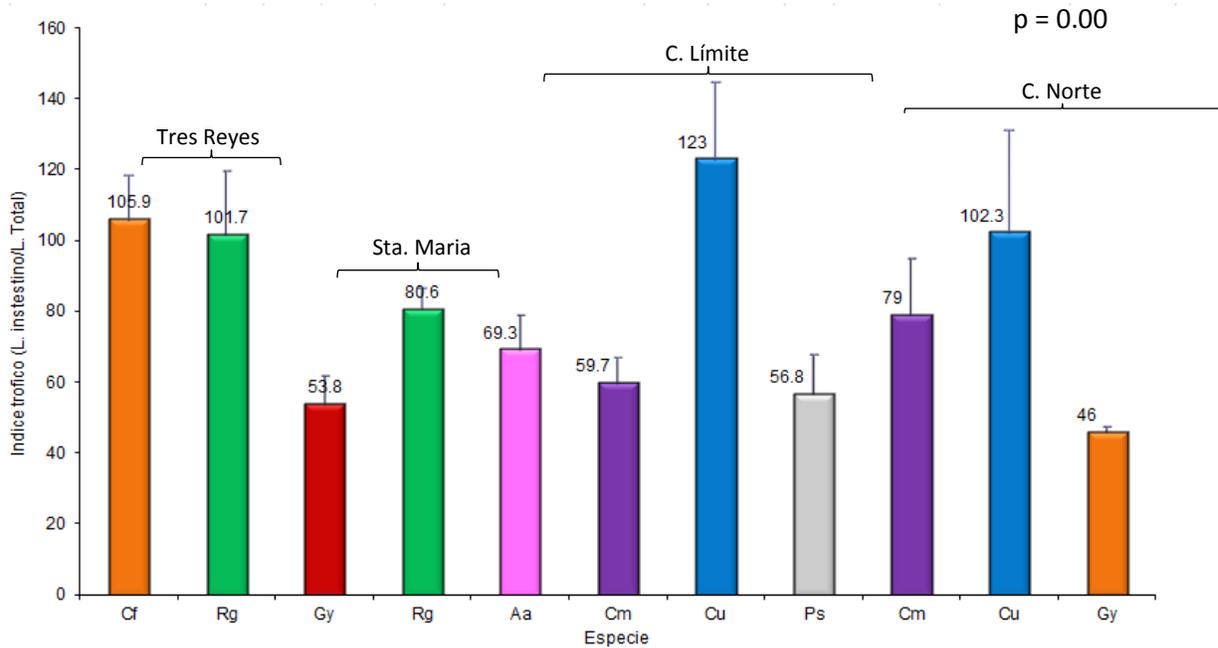


Fig. 7. Valores promedio del índice trófico (longitud del intestino/longitud total del pez) de las especies capturadas en los cenotes. Aa = *A. aeneus*, Cm = *T. meeki*, Cu = *C. urophthalmus*, Cf = *C. friedrichsthalii*, Gy = *G. yucatanensis*, Ps = *P. splendida* y Rg = *R. guatemalensis*. Las líneas verticales indican la desviación estándar.

Al realizar el análisis de contenido estomacal dividiendo a los cenotes “jóvenes” de los “viejos” se encontró que el porcentaje de alimento alóctono es más importante para los peces de los cenotes “jóvenes” (TR y SM) que para los peces de los cenotes “viejos” (CL y CN) (Fig. 8). Se observa de igual manera que hay una mayor variación (mayor DS) de alimento de origen alóctono en los cenotes “viejos”. Al comparar estos cenotes la mayoría presentó diferencia significativa ($P < 0.015$), los únicos que no presentaron diferencia significativa, fue el CL vs. SM y CN.

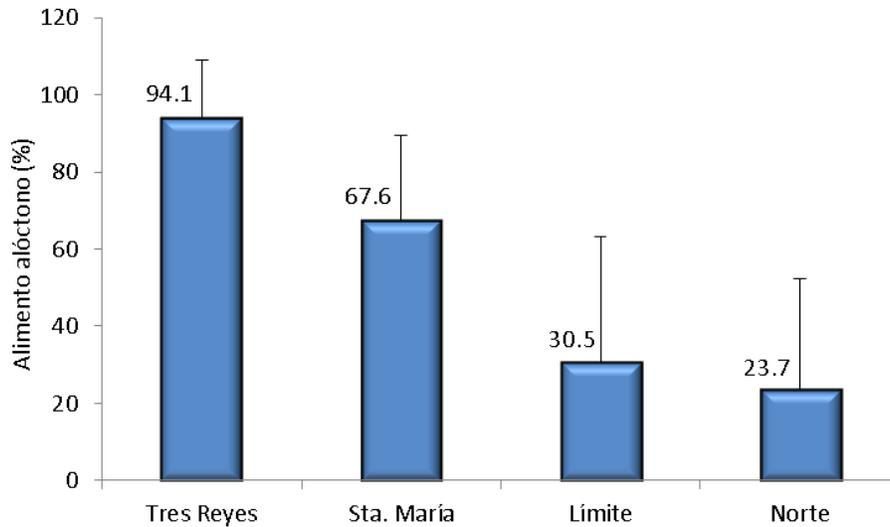


Fig. 8. Porcentaje de alimento de origen alóctono consumidos por los peces en los cenotes, teniendo en cuenta todos los individuos por cenote, sin tener en cuenta la especie. Las líneas verticales corresponden a la desviación estándar.

El porcentaje de alimento alóctono consumido por cada especie de pez indica que las especies *C.*

friedrichsthalii (TR), *R. guatemalensis* (TR y SM) y *C. urophthalmus* (SM), *G. yucatanana* (SM) y *P.*

splendida (CL) consumieron más recursos de origen alóctono que el resto (Fig. 9).

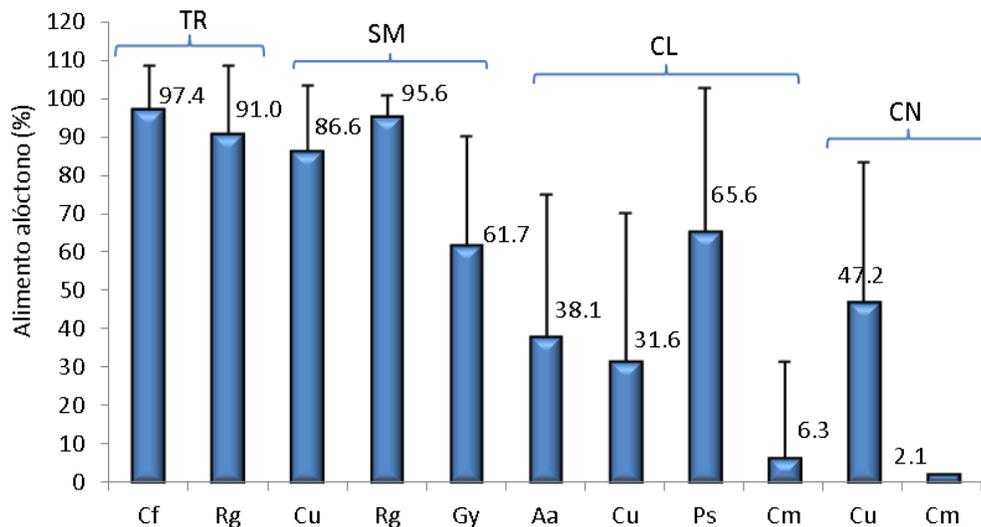


Fig. 9. Porcentaje de alimento de origen alóctono consumidos por los peces en los cenotes, teniendo en cuenta todos los individuos de cada especie por cenote. *Cichlasoma friedrichsthalii* (Cf), *Rhamdia guatemalensis* (Rg), *Cichlasoma urophthalmus* (Cu), *Gambusia yucatanana* (Gy), *Astyanax aeneus* (Aa), *Petenia splendida* (Ps) y *T. meeki* (Cm). Cenote tres Reyes (TR), cenote Sta. María (SM), cenote Límite (CL) y cenote Norte (CN). Las líneas verticales corresponden a la desviación estándar.

Se presentaron diferencias significativas entre *C. friedrichsthalii* (TR) vs. *G. yucatanana* (SM); *C. friedrichsthalii* (TR) y *C. urophthalmus* (CN) con las especies existentes en el cenote SM; y *T. meeki* del CL y CN vs. las demás especies.

Firmas isotópicas de los peces

Aún cuando las figuras que se presentan incluyen ambas firmas isotópicas, a continuación se realiza una descripción de cada firma isotópica por separado, puesto que indican diferentes dinámicas en la red trófica.

Valores de $\delta^{13}C$

Los valores de las firmas isotópicas de cada especie en cada cenote surgieron una fuente similar de alimentación para cada sistema (Fig. 10). Sin embargo, existen diferencias significativas entre las especies de peces dentro cada cenote. Por ejemplo, en el cenote SM, entre *G. yucatanana*, *C. urophthalmus* y *R. guatemalensis* (Fig. 10; ver valores estadísticos en el Anexo I).

En el CN las especies *A. aeneus* vs. *T. meeki* y *C. urophthalmus* (Fig. 10; ver más detalle Anexo III). De igual manera también hubo diferencia significativa en el Cenote Viejo Sur, entre las especies *A. aeneus* vs. *T. meeki*, *C. urophthalmus* y *Gambusia* sp. y *P. splendida*; *T. meeki* y *P. orri*; *P. orri* y *Gambusia* sp. y *P. splendida* (Fig. 10; ver más detalle Anexo IV). En los demás cenotes (TR y CL) no hubo diferencia significativa para los valores de $\delta^{13}C$ para los peces encontrados en estos cenotes.

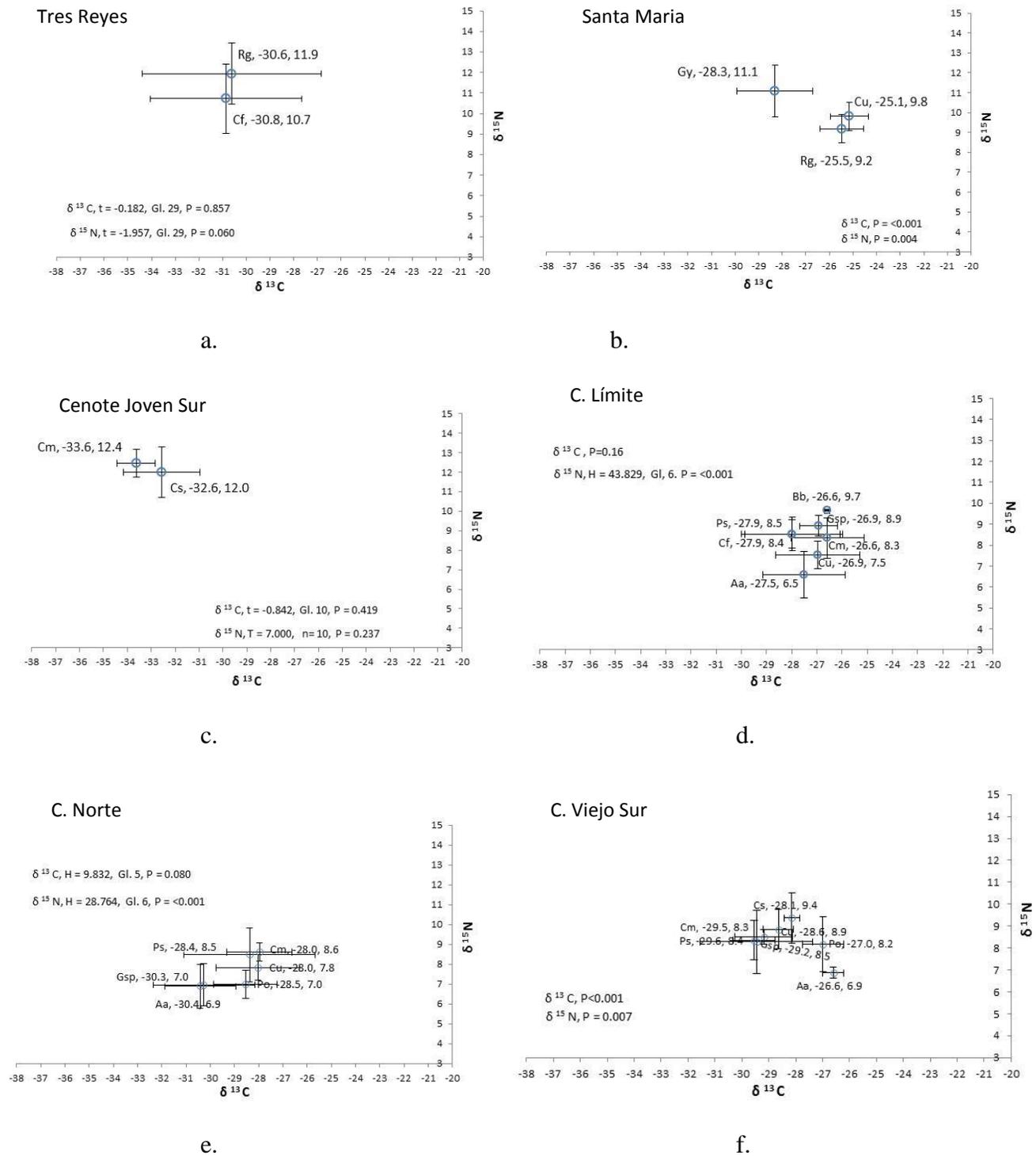
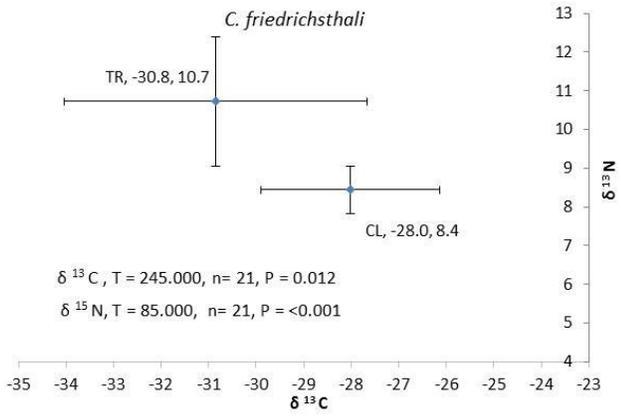


Fig. 10. Valores promedio de $\delta^{13}C$ (‰) y $\delta^{15}N$ (‰) para los peces en los cenotes a. Tres Reyes (TR), b. Santa María (SM), c. Cenote Joven Sur (CJS), d. Cenote Límite (CL), e. Cenote Norte (CN) y f. Cenote Viejo sur (CVS). Aa, *Astianax aeneus*; Bb, *Belonesox belizanus*; Cf, *Cichlasoma friedrichstali*; Cm, *Thorichthys meeki*; Cs, *Cichlasoma salvini*; Cu, *Cichlasoma urophthalmus*; Gsp, *Gambusia sp.*; Gy, *G. yucatanana*; Ps, *Petenia splendida*; Po, *Poecilia orri* y Rg, *Ramdia guatemalensis*. Las líneas horizontales y verticales indican la desviación estándar. También se incluyen los valores estadísticos de las comparaciones.

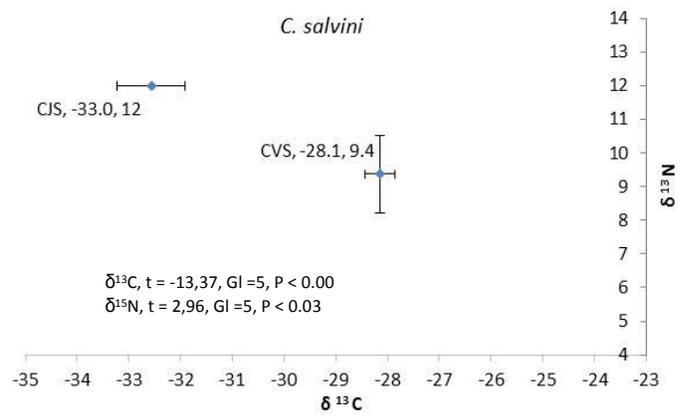
Los valores $\delta^{13}\text{C}$ de todas las especies de peces que se comparten y de diferente grupo de cenote fueron significativamente diferentes. Tal fue el caso de *C. friedrichstali*, en los cenotes TR y CL, *C. salvini* en CJS y CVS; *T. meeki* en CJS vs. CN, CL y CVS (Fig.11, ver más detalle en el Anexo V). En estas especies, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ del CJS fueron menos enriquecidos. Sin embargo, esta misma tendencia no se observó en la especie *G. yucatanana* del cenote SM la cual mostró un valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ intermedio entre CL, CN y CVS (Fig. 11, ver más detalle Anexo VI). El valor promedio más enriquecido en $\delta^{13}\text{C}$ fue en un cenote “joven” (SM) para *C. urophthalmus*, presentando diferencia significativa en peces que se encontraron en diferente grupo de cenotes (SM y CN; SM y CVS) y el del mismo grupo (CVS y CL; Fig. 11, ver más detalle en el Anexo VII). Para el caso de *A. aeneus* se encontró diferencia del mismo grupo de cenotes (CL y CN; CN y CVS, Fig. 11, ver más detalle en el Anexo VIII).

Al analizar los valores de la firma isotópica cada especie dentro del mismo tipo de cenote se encontró que existieron diferencias significativas en *R. guatemalensis* (Fig. 11) de los cenotes “jóvenes” (TR y SM). Lo mismo ocurrió en los cenotes “viejos” (CL, CN y CVS) en *T. meeki* del CL vs CN (ver Anexo V), *G. yucatanana* (ver Anexo VI) y *A. aeneus* (ver Anexo VIII), *C. urophthalmus* del CL vs CVS (ver Anexo VII) y *P. orri* (Fig. 11). *P. splendida* del grupo de cenotes “viejos” que no presentaron diferencias significativas en $\delta^{13}\text{C}$ entre sí (ver Anexo IX).

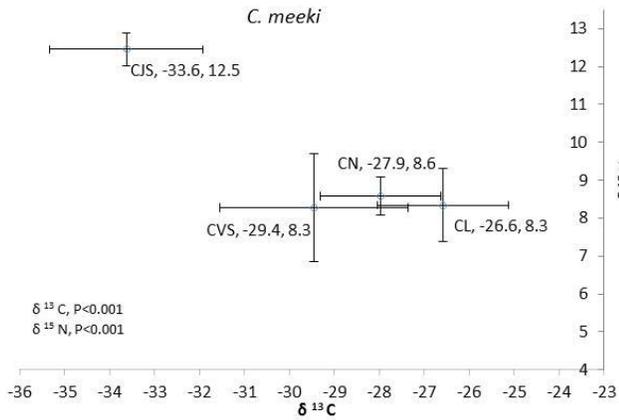
a.



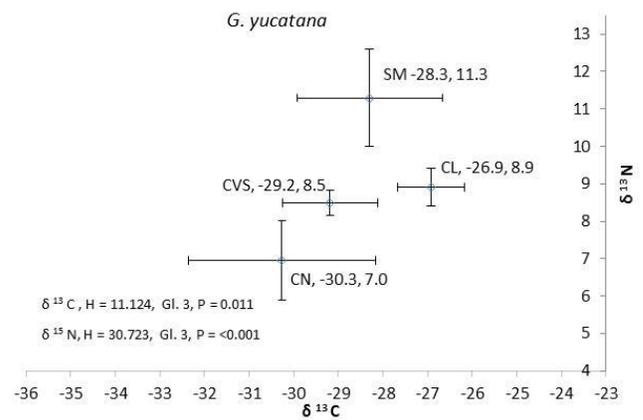
b.



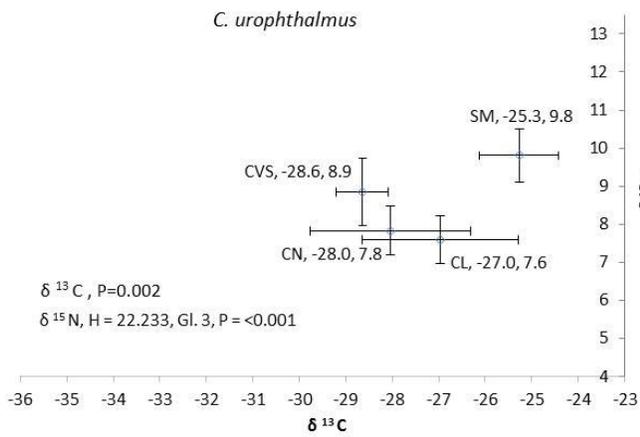
c.



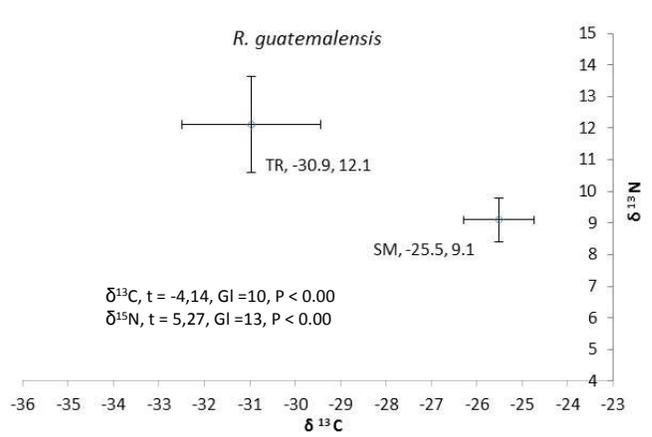
d.



e.



f.



g.

h.

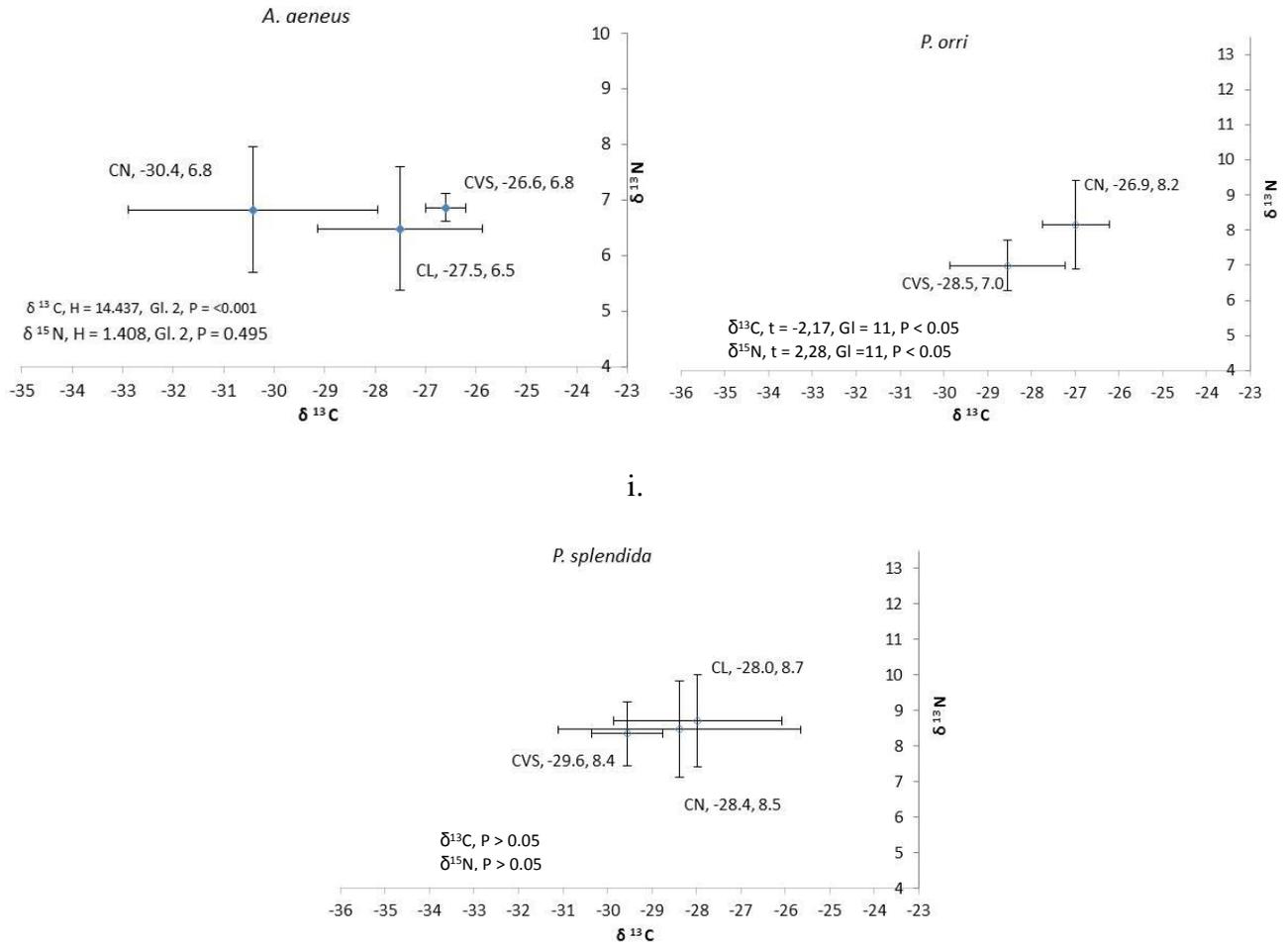


Fig. 11. Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) para las especies de peces que se comparten. Cenotes Tres Reyes (TR), cenote Sta. María (SM); cenote Joven Sur (CJS); cenote Límite, (CL); cenote Norte (CN) y viejo Sur (CVS). Las líneas horizontales y verticales indican la desviación estándar. También se incluyen los valores estadísticos de las comparaciones.

Agrupando a las comunidades de peces de cada cenote en un solo valor de $\delta^{13}\text{C}$ se encontró que hay diferencias significativas entre todos los cenotes excepto entre SM y CL, y CN y CVS (ver Anexo X para más detalle). Los valores isotópicos promedio de los peces en el CJS, fue los menos enriquecidos en $\delta^{13}\text{C}$. La mayor variación se presentó en los peces del cenote TR, y la menor variación en el CVS (Fig. 12).

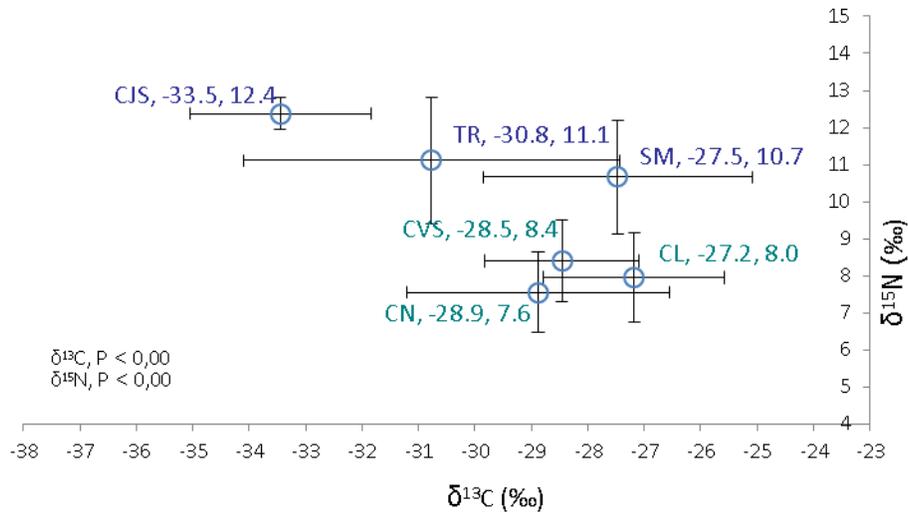


Fig. 12. Valores $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) para los peces de cenotes: TR, Tres Reyes; SM, Sta. María; CJS, Cenote Joven Sur; CL, Cenote Límite; CN, Cenote Norte y CVS, cenote viejo Sur. Las líneas horizontales y verticales indican la desviación estándar. También se incluyen los valores estadísticos de las comparaciones.

Agrupando todos los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de los peces encontrados en los cenotes “jóvenes” y “viejos” se observa un enriquecimiento significativamente mayor en los peces de los cenotes “viejos” que en los “jóvenes” (Fig. 13).

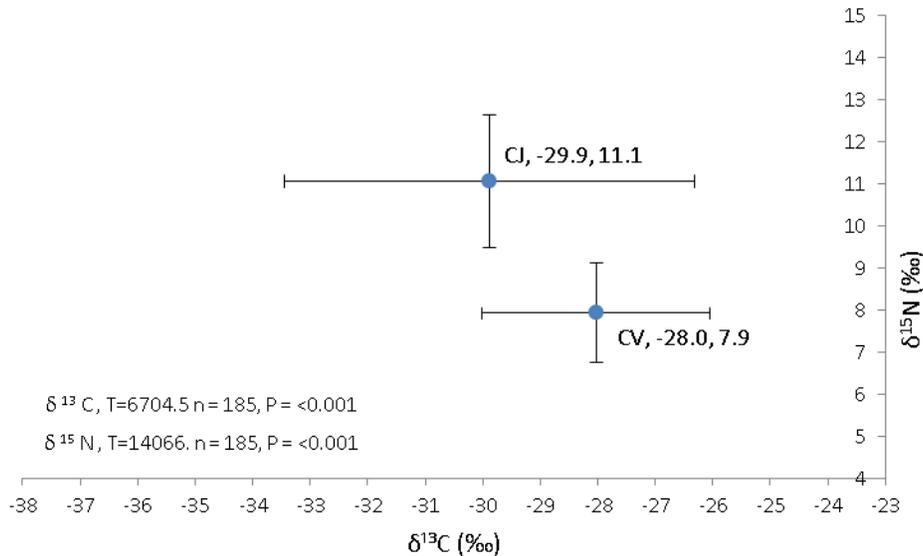


Fig. 13. Valores promedio de todos los peces de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) para los peces de los dos grupos de cenotes “jóvenes” (CJ) y “viejos” (CV). En estos resultados se incluyen dos cenotes más. Uno de cada grupo: CJS, cenote Joven Sur y CVS, cenote Viejo Sur. Las líneas horizontales y verticales indican la desviación estándar. También se incluyen los valores estadísticos de las comparaciones. T = prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.

Los peces de los cenotes “jóvenes” presentaron mayor amplitud de intervalo de $\delta^{13}\text{C}$ (5.7 ‰) que los cenotes “viejos” (3.6 ‰). Las especies con mayor amplitud de intervalo de este isótopo fueron *C. friedrichsthalii* (10.81 ‰) del cenote TR; *R. guatemalensis* (10.12 ‰) del cenote SM y *P. splendida* (8.48 ‰) del CN. Haciendo un análisis de la comunidad de peces, (agrupando a todas las especies en cada cenote), los datos indican que TR cuenta con un intervalo más amplio (12.77 ‰), seguido de SM (10.44 ‰) y CN (8.48 ‰) (Fig. 14).

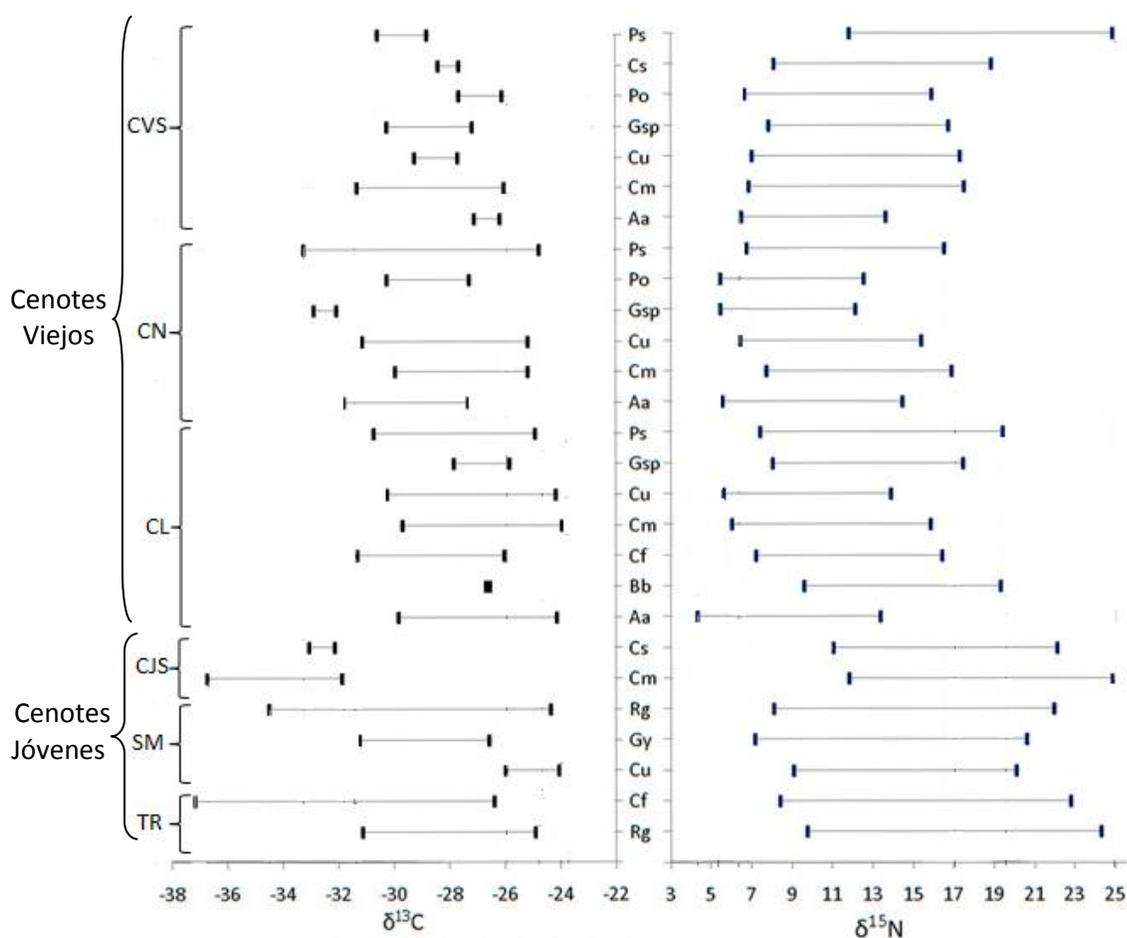


Fig. 14. Amplitud de intervalos del $\delta^{13}\text{C}$ (CR, ‰) y de $\delta^{15}\text{N}$ (NR, ‰) para las especies de peces encontradas en los cenotes Tres Reyes (TR), Sta. María (SM), Joven Sur (CJS), Limite (CL), Norte (CN) y Viejo Sur (VS). Ps = *P. splendida*, Cs = *C. salvini*, Po = *P. orri*, Gsp = *Gambusia* sp., Cu = *C. urophthalmus*, Cm = *T. meeki*; Aa = *A. aeneus*, Cf = *C. friedrichsthalii*, Bb = *B. belizanus*, Rg = *R. guatemalensis* y Gy = *G. yucatanana*

Valores de $\delta^{15}N$

La especie con el valor promedio en $\delta^{15}N$ más alto fue *T. meeki* en el cenote CJS (Fig. 10), sugiriendo que podría ser de las especies que se encuentran en los niveles tróficos más altos. Ahora bien, comparando los valores $\delta^{15}N$ de las especies de peces encontradas para cada cenote, se encontró valores no esperados. Por ejemplo, el cenote SM *G. yucatanana*, un poeciilido pequeño, presentó valores significativamente más enriquecidos que *C. urophthalmus* y *R. guatemalensis* que son dos típicos depredadores de mayor tamaño (ver más detalle en el Anexo XI). Para el cenote CL hubo defenecías entre: *A. aeneus* y las todas las especies; *B. belizanus* contra *C. urophthalmus*; *C. urophthalmus* contra *G. yucatanana* (ver más detallan en el Anexo XII). Para el CN, las diferencias entre los valores de firmas isotópicas se marcaron entre *A. aeneus* vs. *T. meeki*, *C. urophthalmus* y *P. splendida*; *T. meeki* vs. *G. yucatanana* y *P. orri*; y *P. orri* vs. *P. splendida* (ver más detallan en el Anexo XIII). Finalmente en el CVS existieron diferencias entre *A. aeneus* vs. *C. salvini* y *C. urophthalmus* (ver más detallan en el Anexo XIV).

Las especies de peces que se comparten en los dos grupos de cenotes con morfología diferente presentaron diferencias significativas en los valores $\delta^{15}N$ en todos los casos (Fig. 11, ver Anexo XI, XVI y XVII). En general para las especies de los cenotes “jóvenes” sus firmas isotópicas de nitrógeno fueron más enriquecidos (Fig. 11).

Para el caso de las especies que pertenecen al mismo grupo de cenotes se presentó diferencia significativa en *G. yucatanana* del CL vs. CN y CVS (ver Anexo XVI); *C. urophthalmus* de CL vs. CN y CVS (ver Anexo XVII); *R. guatemalensis* de los cenotes TR y SM y *P. orri* de CN y CVS (Fig. 11). Las especies que no tuvieron diferencias significativas cuando se compararon los cenotes se encontraron en la mayoría de los cenotes “viejos”, como es el caso de *T. meeki*, *A. aeneus* y *P. splendida*.

El análisis individual de los cenotes para los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los peces arrojó que TR, SM y CJS fueron los más enriquecidos, presentando una mayor desviación estándar en comparación con los valores isotópicos de los peces de los CL, CN y CVS (Fig. 12). El cenote TR y SM presentaron diferencia significativa con respecto a los otros cenotes, pero no entre sí. Además de estos cenotes, también presentaron diferencias significativas: CJS vs. los demás; el CL vs. CJS; el CN vs. CJS y CVS (para más detalle ver Anexo XX).

Cuando se agruparon todos los valores entre cenotes “jóvenes” y “viejos” se encontraron diferencias significativas entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los peces, siendo más enriquecidos los cenotes “jóvenes” (Fig. 13).

Considerando la amplitud de intervalo por cada especie, se encontró que las especies con mayor amplitud de intervalo fueron *G. yucatanana*. (6.32 ‰) y *R. guatemalensis* (5.72 ‰) del cenote SM, y *C. friedrichsthali* (5.89 ‰) del TR (Fig. 14). Teniendo en cuenta todas las especies de cada cenote, el CL presentó la mayor amplitud de intervalo (7.65 ‰), seguido de SM (6.67 ‰) y CVS con (6.56 ‰). Finalmente, el mayor valor de la amplitud del $\delta^{15}\text{N}$ (NR) se presentó en los peces de los cenotes “jóvenes” (3.7 ‰) y en los cenotes “viejos” el más bajo (2.3 ‰).

Nicho trófico

El análisis de nicho trófico para cada una de las especies fue variable tanto por especie del mismo cenote, como entre especies que se comparten con otros cenotes (Fig. 15). Siendo mayor en *C. friedrichsthali*, (TR), seguido de *A. aeneus* (CL y CN).

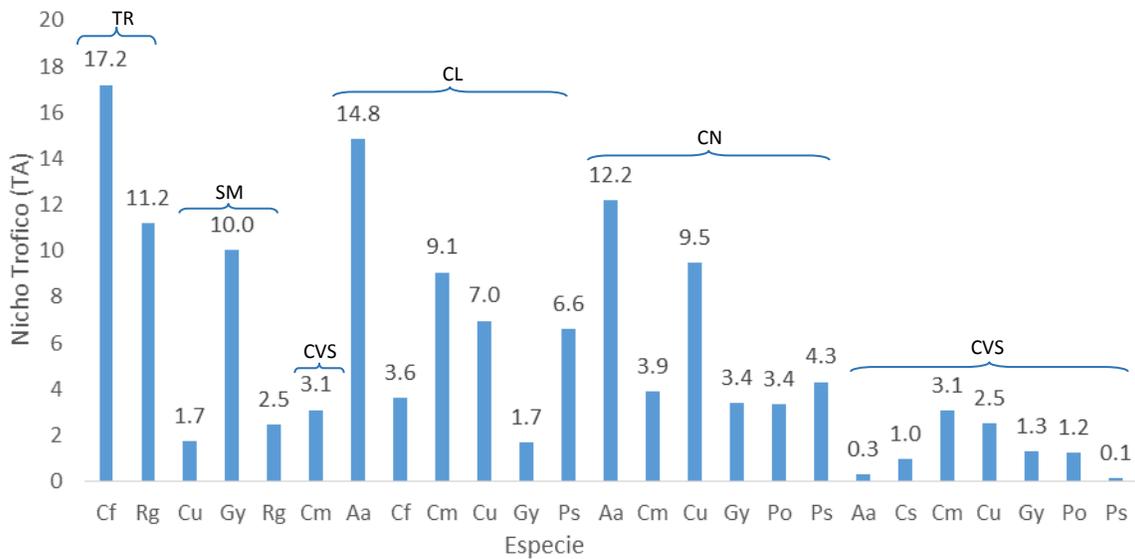


Fig. 15. Análisis de envoltura convexa para cada una de las especies de peces encontrados en cada cenote estudiado, representando el nicho trófico (TA). Los puntos indican los valores $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de capa pez. TR = Tres Reyes; SM = Sta. = María, CJS = Joven Sur; CL = Límite; CN - Norte y CVS = Viejo Sur.

Para el cenote TR, el mayor valor de TA se presentó en *C. friedrichsthalii* (Tabla 5). Para el cenote SM, en *G. yucatanana* (Tabla 6); para el CL y CN *A. aeneus* (Tabla 7 y 8) y para el CVS, *T. meeki* (Tabla 9).

Tabla 5. Valores para NR (intervalo del isótopo de nitrógenos), CR (amplitud de intervalo del isótopo de Carbono), TA (área), CD (Media de la distancia del centroide) para las especies de peces del cenote Tres reyes: *C. friedrichsthalii* (Cf) y *R. guatemalensis* (Rg), por el método propuesto por Layman *et al.*, 2007. Los valores más altos están en negrilla.

	Cf	Rg
NR	5.238	4.795
CR	10.811	10.213
TA	17.20	11.187
CD	3.107	3.349

Tabla 6. Valores para NR (intervalo del isótopo de nitrógenos), CR (amplitud de intervalo del isótopo de Carbono), TA (área), CD (Media de la distancia del centroide) para las especies de peces del cenote Sta. María: *C. urophthalmus* (Cu); *G. yucatanana* (Gy) y *R. guatemalensis* (Rg), por el método propuesto por Layman *et al.*, 2007. Los valores más altos están en negrilla.

	Cu	Gy	Rg
NR	1.700	4.330	1.929
CR	1.937	4.665	2.278
TA	1.719	10.014	2.469
CD	0.893	1.712	0.888

Tabla 7. Valores para *NR* (intervalo del isótopo de nitrógenos), *CR* (amplitud de intervalo del isótopo de Carbón), *TA* (área), *CD* (Media de la distancia del centroide) para las especies de peces del cenote Límite: *A. aeneus* (Aa), *C. friedrichsthalii* (Cf), *T. meeki* (Tm), *C. urophthalmus* (Cu), *G. yucatanana* (Gy) y *P. splendida* (Ps), por el método propuesto por Layman *et al.*, 2007. Los valores más altos están en negrilla.

	Aa	Cf	Tm	Cu	Gy	Ps
<i>NR</i>	4.672	1.912	3.726	2.466	1.372	2.532
<i>CR</i>	5.722	5.268	5.715	6.084	2.001	5.805
<i>TA</i>	14.837	3.632	9.061	6.971	1.665	6.627
<i>CD</i>	1.644	1.803	1.517	1.346	0.809	1.890

Tabla 8. Valores para *NR* (amplitud de intervalo del isótopo de nitrógenos), *CR* (amplitud de intervalo del isótopo de Carbón), *TA* (área), *CD* (Media de la distancia del centroide) para las especies de peces del cenote Norte: *Astianax aeneus* (Aa), *Thorichthys meeki* (Tm), *Cichlasoma urophthalmus* (Cu), *Gambusia yucatanana* (Gy), *Poecilia orri* (Po) y *Petenia splendida* (Ps), por el método propuesto por Layman *et al.*, 2007. Los valores más altos están en negrilla.

	Aa	Cm	Cu	Gy	Po	Ps
<i>NR</i>	3.508	1.390	2.473	2.553	2.177	3.046
<i>CR</i>	7.462	3.933	5.950	6.245	3.387	8.503
<i>TA</i>	12.187	3.885	9.462	3.420	3.357	4.317
<i>CD</i>	2.423	1.227	1.621	2.845	1.321	3.345

Tabla 9. Valores para *NR* (amplitud de intervalo del isótopo de nitrógenos), *CR* (amplitud de intervalo del isótopo de Carbón), *TA* (área), *CD* (Media de la distancia del centroide) para las especies de peces del cenote viejo Sur: *A. aeneus* (Aa), *C. salvini* (Cs), *T. meeki* (Tm), *C. urophthalmus* (Cu), *G. yucatanana* (Gy), *P. orri* (Po) y *P. splendida* (Ps), por el método propuesto por Layman *et al.*, 2007. Los valores más altos están en negrilla.

	Aa	Cs	Tm	Cu	Gy	Po	Ps
<i>NR</i>	0.667	2.615	3.748	3.225	1.013	2.571	2.022
<i>CR</i>	0.918	0.750	5.296	1.599	3.083	1.564	1.801
<i>TA</i>	0.304	0.985	3.062	2.496	1.307	1.246	0.131
<i>CD</i>	0.384	1.017	1.826	0.854	0.906	1.245	0.940

Haciendo un análisis por comunidad para cada cenote se encontró que el mayor valor de *TA* se presentó en los cenotes TR, seguido del CL. Las menores aéreas del nicho trófico se presentaron en CJS y en CVS (Fig. 16; Tabla 10).

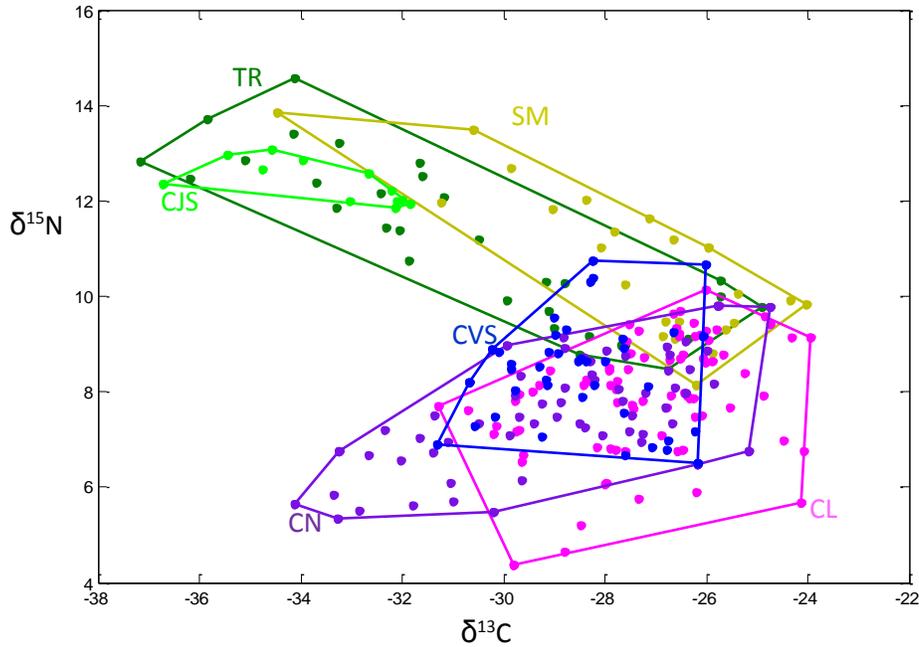


Fig. 16. Análisis de envoltura convexa incluyendo todos los individuos de peces encontrados en cada cenote estudiado, representando el nicho trófico (*TA*) y el traslape. Los puntos indican los valores $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de capa pez. TR = Tres Reyes; SM = Sta. = María, CJS = Joven Sur; CL = Límite; CN - Norte y CVS = Viejo Sur.

Tabla 10. Valores para *NR* (intervalo del isótopo de nitrógenos), *CR* (intervalo del isótopo de Carbono), *TA* (área), *CD* (Media de la distancia del centroide) para los cenotes Tres Reyes (TR), Sta. María (SM), Cenote Joven Sur (CJS), cenote Límite (CL), cenote Norte (CN) y cenote viejo sur (CVS), por el método propuesto por Layman *et al.*, 2007. Los valores más altos están en negrilla.

	TR	SM	CJS	CL	CN	CVS
<i>NR</i>	6.098	5.718	1.226	5.762	4.462	4.239
<i>CR</i>	12.268	10.435	4.858	7.342	9.384	5.295
<i>TA</i>	29.074	19.535	3.095	28.124	25.081	16.180
<i>CD</i>	3.270	2.302	1.440	1.768	2.201	1.520

No hubo diferencia significativa entre los valores de amplitud del nicho trófico (*TA*) de los peces encontrados en los dos grupos de cenotes (C. “jóvenes” vs. C. “viejos”; Tabla 11) con morfología diferente ($t = 1.342$, Gl. 23, $P = 0.193$).

Tabla 11. Valores para *NR* (intervalo del isótopo de nitrógenos), *CR* (intervalo del isótopo de Carbón), *TA* (área), *CD* (Media de la distancia del centroide) los cenotes “jóvenes” (CJ) vs. “viejos” (CV), por el método propuesto por Layman *et al.*, 2007. Los valores más altos están en negrilla.

	CJ	CV
<i>NR</i>	6.432	7.653
<i>CR</i>	13.137	10.197
<i>TA</i>	36.898	47.177
<i>CD</i>	3.477	1.990

Para las especies que se encuentran en los diferentes cenotes, el valor más alto de *TA* se presentó fue en *C. friedrichsthalii* del cenote TR; para *C. urophthalmus* del CN; para *T. meeki* del CL y *G. yucatanana* del cenote SM.

Traslape de dieta por medio de isótopos estables

No hubo diferencia significativa ($T = 91.000$, $n = 51$, $P > 0.51$) en el traslape de la amplitud del nicho trófico, teniendo en cuenta todas las especies de peces por cenote (Fig. 17).

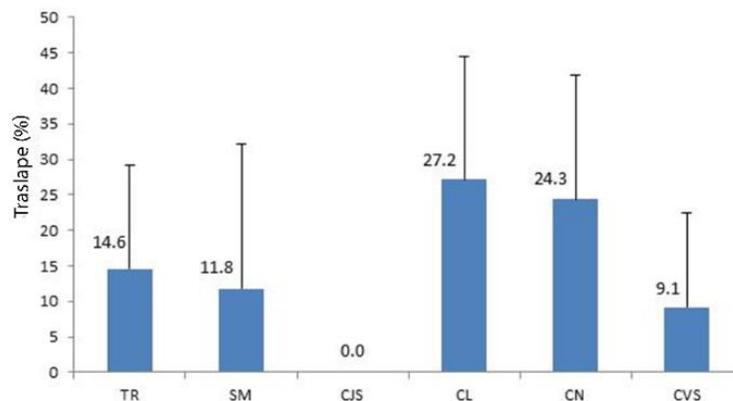


Fig. 17. Porcentaje promedio y DS del traslape de los valores $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de todos los peces en los cenotes: TR = Tres Reyes; SM = Sta. María, CJS = Joven Sur; CL = C. Límite; CN = C. Norte y CVS = C. Viejo Sur. El valor del CJS, se debe al bajo número de muestras (2) que no permitió formar el polígono en una de las especies presentes en este cenote (*C. salvini*). El valor de 0 en CJS se debe a que no hubo datos suficientes para que se formara un polígono.

En la Figura 18 se representa el traslape (%) entre las diferentes especies de peces de cada cenote. Siendo el mayor en *P. splendida* con un 37.2 ± 20.2 , seguido de *T. meeki* con 35.1 ± 11.2 ambos del CL. Las especies *G. yucatanana* del SM y *A. aeneus* del CN no presentaron traslape con las demás especies.

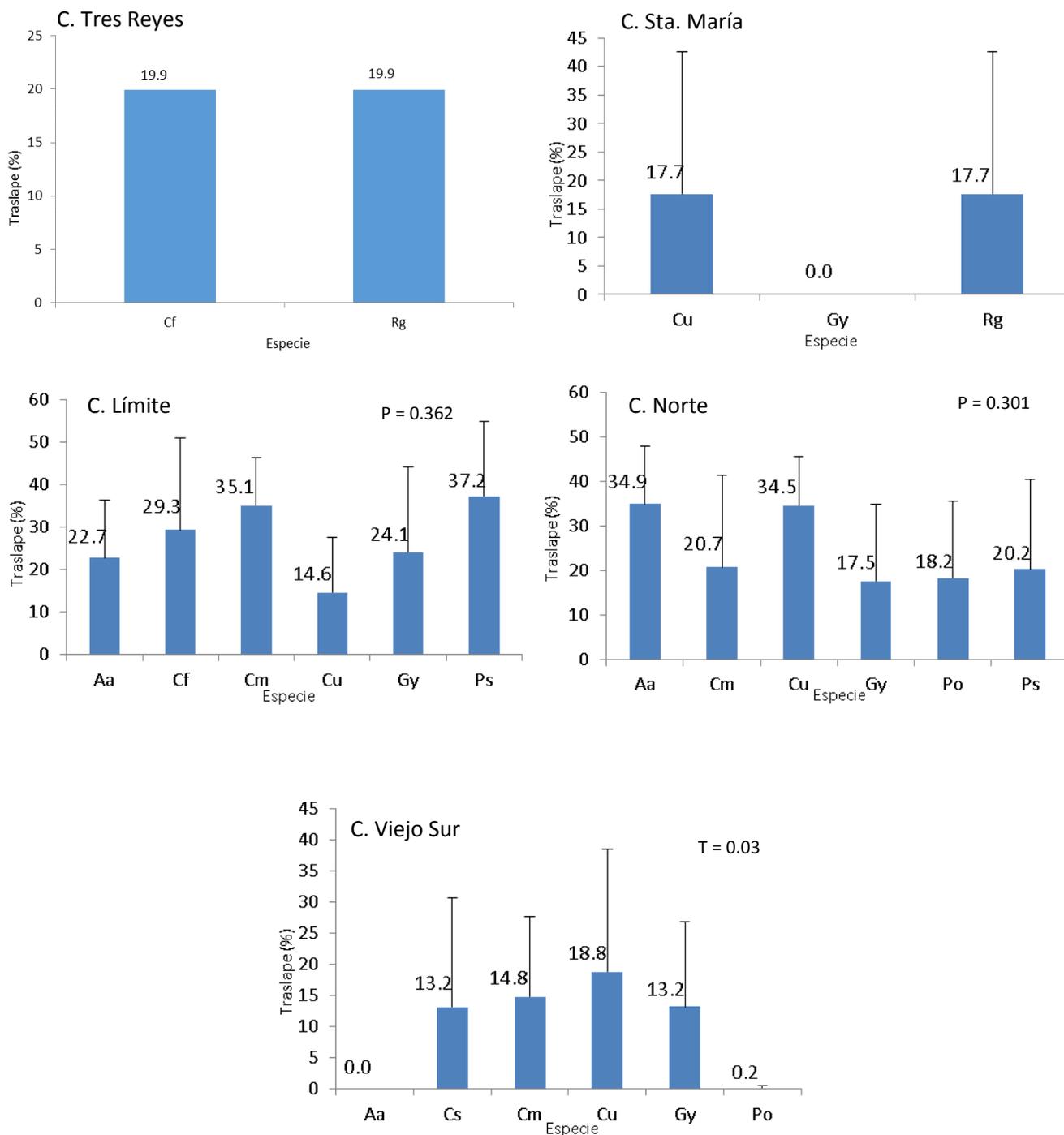


Fig. 18. Porcentaje promedio y DS del traslape de los valores $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de los peces del cenote Tres Reyes, Sta. María, Límite, Norte y Viejo Sur. T = prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.

Si hubo diferencia significativa entre las especies del CL, en el que *A. aeneus* y *P. orri* fueron diferentes de las demás especies ($p < 0.05$), pero no entre sí.

Diversidad trófica (CD)

No hubo diferencia significativa en la diversidad trófica teniendo en cuenta todos los valores de *CD* para los dos grupos de cenotes (“jóvenes” vs. “viejos”; $t = 0.457$, Gl. 23, $P = 0.652$), siendo ligeramente mayor en promedio en los peces del grupo de cenotes “jóvenes”. El promedio de la diversidad dentro de una red trófica (*CD*) de los peces fue mayor en el cenote TR, seguido de CL. Los menores valores de diversidad trófica se dieron en los peces de los CJS y CVS (Fig. 19).

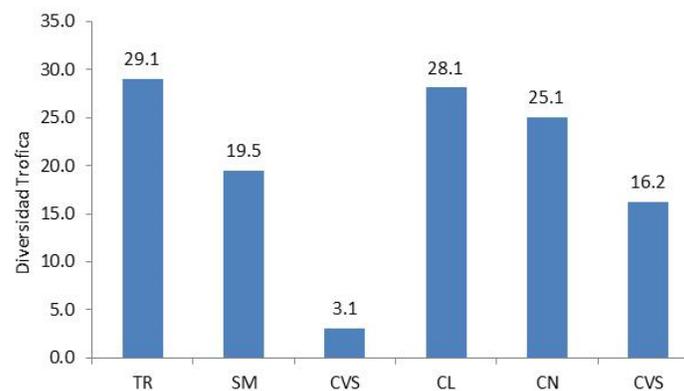


Fig. 19. Valores de diversidad trófica (*CD*) mediante $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de los peces encontrados en cada cenote estudiado. TR = Tres Reyes; SM = Sta. = María, CJS = Joven Sur; CL = Límite; CN = Norte y CVS = Viejo Sur.

DISCUSION

Origen del alimento

En la mayoría de los lagos, los productores primarios acuáticos soportan más del 84% de la producción de heterótrofos (Jansson *et al.*, 1999). Sin embargo, hay sistemas acuáticos en los que el recurso alóctono es la base de las redes tróficas (Cole *et al.*, 1994; Jansson *et al.*, 1999), lo que es una peculiaridad que parece ocurrir con los cenotes Tres Reyes, SM y en CJS.

En estos cenotes las bajas concentraciones de oxígeno disuelto en la columna de agua forman una oxiclina (Camargo *et al.*, 2013), lo que indica que la respiración sobrepasa la producción primaria (Kritzberg *et al.*, 2004). Por consiguiente, es posible considerar que los peces podrían consumir recursos externos (Kritzberg *et al.*, 2004) para poder sobrevivir. Muchos insectos viven en el borde de los cenotes y pueden estar disponibles para los peces cuando caen en el agua. Estos insectos terrestres, al igual que una gran variedad de flores y frutos, han sido la base de las redes tróficas en algunos sistemas acuáticos como es el caso de los ríos de aguas “negras” del Amazonas. Estas aguas “negras” se originan en la planicie selvática y se caracteriza por presentar altos contenidos de sustancias húmicas, ser muy transparentes, con baja conductividad y bajas cantidad de nutrientes, características muy similares a las de los cenotes jóvenes (Sioli, 1967; Nakano y Murakami, 2001; Sabo y Power, 2002). Los recursos de origen alóctono son más importantes cuando los cuerpos acuáticos son pequeños (Mehner *et al.*, 2007), oligotróficos, y no presentan perifiton ni vegetación acuática y rodeados por bosque (Hodgson *et al.*, 1993; Hodgson y Hansen, 2005), como es el caso de los cenotes “jóvenes” (TR y SM). Sin embargo, el consumo de insectos terrestres no es exclusivo de los peces de los cenotes “jóvenes”. En los cenotes “viejos”, el ítem dominante de la especie *P. splendida* se basó en insectos y de manera moderada en *A. aeneus* (del CL) y

de *C. urophthalmus* (del CN). Esto sugiere que la fuente de alimento alóctona puede ser un factor de entrada de energía muy importante para la estructura de la comunidad de peces también en los cenotes viejos. Sin embargo, el mayor porcentaje de alimento autóctono consumido por los peces de los cenotes “viejos” (CL y CN) está relacionado con la abundancia y variedad de productores primarios autóctonos como las microalgas bentónicas, perifiton, plantas acuáticas y macroalgas (Ver Capítulo I). En conjunto con las macrófitas, estos productores primarios incrementan la heterogeneidad espacial, que proporciona fuentes de hábitat y alimento a diferentes organismos acuáticos (Weaver *et al.*, 1997; Pettry *et al.*, 2003).

La heterogeneidad espacial está relacionada de manera positiva con la abundancia, riqueza y diversidad de organismos (Dione y Folt, 1991; Benson y Magnuson, 1992; Camargo, 2004) y por lo tanto del origen de la estructura trófica. Por ejemplo, la riqueza y la diversidad de insectos acuáticos están directamente relacionados con la cobertura de perifiton en estos sistemas (Díaz, 2010). Este patrón es similar a nuestros hallazgos sobre la riqueza de especies de peces para los dos grupos de cenotes (Capítulo I), pudiéndose incluir los resultados del número de especies de los CJS (2 especies) y CVS (7 especies), incluso en los peces capturados en los cenotes. La heterogeneidad generada por los productores primarios proporciona beneficios directos e indirectos para los peces (Jean, 1997; Suárez *et al.*, 2001). Por ejemplo, *Gibba* sp. y *Chara* sp. son abundantes en cenotes “viejos” (CL y CN) y son utilizados por los cíclidos, como *P. splendida*, *C. friedrichsthali*, *C. urophthalmus*, y *T. meeki*, para refugiarse y anidar (observaciones personales). Este es un comportamiento muy común en los cíclidos ya que presentan cuidado parental. Al haber una mayor disponibilidad recursos, no solamente alimenticios, es posible la existencia de un mayor número de nichos que se vería reflejado en una mayor riqueza de peces.

Los valores promedios de $\delta^{13}\text{C}$ de una gran parte de los peces podrían indicar el consumo de alimento de origen terrestre en casi todos los cenotes estudiados, puesto que los valores isotópicos de C de las plantas

C₃ presentan valores $\delta^{13}\text{C}$ entre -34 a -22 ‰ y valores medios de -27 ‰ (Schmidt y Gleixner, 1998). Algunos productores primarios como las algas acuáticas pueden tener valores isotópicos menores a -30 ‰ (Rosenfeld y Roff, 1992). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las macrófitas pueden proporcionar una estima del origen terrestre o autóctono del carbono (LaZerte y Szalados, 1982). Las macrófitas sumergidas presentan valores isotópicos de carbono más altos (-14 a -28 ‰; LaZerte y Szalados, 1982) que las plantas terrestres superiores C₃ (Boutton, 1991). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de la macrófitas comparándolos con los obtenidos en la mayoría de los peces, indica que es muy probable que no haya un consumo por parte de los peces, o al menos no sean asimilados. En los análisis de los contenidos estomacales realizados para la mayoría de las especies de peces no se encontró restos de macrófitas, pero si macroalgas.

Al analizar las figuras del área que generan todos los cenotes a partir de las firmas isotópicas, es muy claro que existe una convergencia de valores de nitrógeno en los cenotes “jóvenes” y “viejos” cuando los valores de carbono se acercan a -24‰. Sin embargo, cuando los valores están cercanos al -35‰ en carbono, existe una separación muy clara en la firma isotópica de los cenotes “jóvenes” que llega a 14‰, mientras que las firmas de los cenotes “viejos” está cerca de 6‰. Esto sugiere que el tipo alimento para los peces de ambos cenotes es similar cuando surge de productores primarios tipo C₃ como las plantas sumergidas, pero también cuando la fuente de alimento es a partir plantas terrestres C₃, entonces existe una diferencia muy grande (prácticamente dos niveles tróficos) entre cenotes. Esta diferencia se puede interpretar a partir de los peces de los cenotes “viejos” se están alimentando de organismos que obtienen su energía de las algas, y por ello tienen valores menores en nitrógeno, mientras que los organismos de cenotes “jóvenes” obtienen su alimento de organismos que tienen como base las plantas C₃ que se encuentran fuera del sistema (como los árboles). La diferencia en los valores de nitrógeno estaría dado por una variación en el tipo de nitrógeno con que las diferentes productores primarios utilizan para hacer fotosíntesis o porque las presas de ambos tipos de cenotes están en diferentes niveles tróficos.

Traslape de dietas

En la mayoría de los casos no hubo un traslape del nicho trófico entre las especies de peces que se encuentran en el grupo de cenotes “jóvenes” (TR, SM y CJS) y los cenotes “viejos” (CL, CN y CVS), excepto en *C. friedrichsthalii* con un 13.4%), confirmando que el consumo de alimento es diferente para la mayoría de las especies de peces que se comparten y pertenecen a diferente tipo de cenote. Lo contrario ocurrió en las especies que se encuentran en el mismo grupo de cenote como *A. aeneus*, *T. meeki*, *C. urophthalmus*, *R. guatemalensis*, *P. splendida*, *P. orri* y *G. yucatanensis* en los que sí se encontró un traslape. Estas tendencias se pueden explicar en la similaridad y disponibilidad de recursos entre los cenotes de cada grupo. Esto también explicaría el mayor traslape presentado entre las diferentes especies de peces dentro del mismo grupo de cenotes.

Amplitud del nicho trófico

La mayor amplitud de nicho trófico se encuentra en los cenotes “jóvenes” (excepto CJS). Esto sugiere que los peces dentro del sistema podrían ser generalistas o a consumir mayor variedad de recursos alimenticios con diferentes valores isotópicos. Por ejemplo, una de las especies es *C. friedrichsthalii* que se encuentra en el cenote Tres Reyes y consume insectos de origen terrestre. Esta especie presenta las características típicas de un carnívoro: ojos grandes, aletas para nadar veloces y dientes para la captura de las presas (Stearns, 1992). El comportamiento de esta especie en el cenote es muy característico, cuando cae cualquier tipo de insecto sobre la superficie del agua. Estos insectos pertenecen a diferentes grupos, los cuales se caracterizan por consumir una gran variedad de alimentos de origen terrestre y se encuentran en diferentes niveles tróficos, lo que ocasiona que haya una mayor variación isotópica.

Contrariamente, una menor amplitud del nicho trófico, como es el caso de los peces de los cenotes “viejos”, sugiere dos posibles explicaciones: 1) Las especies pueden tener una tendencia a ser

especialistas, lo que explicaría el margen reducido entre las firmas isotópicas de cada organismo (Flaherty y Ben-David, 2010). 2) Las especies son generalistas, en ese caso, el nicho trófico reducido refleja en las firmas isotópicas es el promedio de la variedad de *items* asimilado en el músculo de cada pez (Flaherty y Ben-David, 2010). Para que esta explicación sea certera existen dos supuestos fundamentales: que la variedad de *items* a consumir esté a disposición de todos los peces y que la proporción de consumo de los diferentes *items* sea similar en cada organismo analizado. Es posible que las comunidades de peces que cumplen con los supuestos de esta segunda explicación sean reducidas. Sin embargo, los cenotes son sistemas estables y es posible que puedan ofrecer una variedad de *items* constante a los peces. Esto se podría explicar por el hecho de que las especies de peces de estos cenotes tienen una mayor posibilidad de escoger varios tipos de recursos alimenticios.

Aún con esta variedad, el consumo de los *items* depende de los cambios en las dietas en un cierto tiempo. El consumo de alimento puede variar a lo largo del ciclo de vida de los peces, debido a los cambios morfológicos y necesidades nutrimentales especialmente donde hay una mayor cantidad y variedad de recursos alimenticios. Como ejemplo, el caso de *P. splendida*, en la que se encontraron dos tipos de *item* dominantes: insectos y peces. Según Schmitter (1998), ésta especie es netamente piscívora, un depredador innato que se encuentra en el nivel trófico más alto. La razón por la que se encontraron principalmente insectos y peces es el resultado de la selección del tamaño de las presas. Los peces de esta especie menores de 50 mm prefirieron consumir insectos y los peces de más de 120 mm, peces. Sin embargo, se observó a varios individuos de esta especie de mayor tamaño, sobrepasando los 350 mm, alimentándose de peces.

El tamaño de la cadena trófica

Los cenotes “jóvenes” pueden contar con organismos que están en posiciones más altas de la estructura, puesto que las firmas isotópicas de nitrógeno están más enriquecidas. Sin embargo, no necesariamente implica que las cadenas tróficas sean más largas en estos cenotes, sino los primeros niveles son muy débiles o no existen, ocasionando que la red trófica sea menos compleja. Para los cenotes “viejos” los valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ fueron muy similares y con menor variación, lo que sugiere una estructura trófica con fuentes de alimento más homogénea.

Muchas especies de peces que pertenecen a un mismo cenote presentan valores de $\delta^{13}\text{C}$ similares (TR: *C. friedrichsthalii* y *R. guatemalensis*; CJS: *T. meeki* y *C. salvini*; SM: *C. urophthalmus* y *R. guatemalensis*; CL: todas las especies y CN: todas las especies) sugiriendo que el origen del carbono es similar y que podría haber cierto grado de competencia por alimento por parte de estas especies.

G. yucatanensis, un depredador pequeño en cenotes “jóvenes”

En relación a los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los peces en los cenotes “jóvenes”, *G. yucatanensis* del cenote SM fue la única que presentó diferencia significativa con respecto a las otras dos especies (*C. urophthalmus* y *R. guatemalensis*). Curiosamente los valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ de *G. yucatanensis* están por encima de las otras dos especies. *G. yucatanensis* es una especie que no alcanza un gran tamaño (55 mm LT en machos y 80 mm LT en las hembras; www.fishbase.org) y en este estudio no sobrepasó los 52 mm, caso contrario de las otras dos especies que pueden llegar a tamaños de casi 400 mm LT para *C. urophthalmus* (nuestro estudio 242 mm) y de 180 mm LT para *R. guatemalensis* (en nuestro estudio 241 mm). Según los reportes isotópicos de esta especie en sistemas cársticos como son los Envergadles (Florida), los valores de $\delta^{15}\text{N}$ muy variables (5 a 14 ‰) (Kendall *et al.*, 2013). Para esta firma isotópica de las especies se observó una correlación moderada ($R^2=0.6$), entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ con el perifiton. Sin embargo, de acuerdo a los

valores de $\delta^{13}\text{C}$, el perifiton no es el origen del carbono consumido por *G. yucatanana*. Una explicación a los valores altos de $\delta^{15}\text{N}$ en *G. yucatanana* podría ser la desnitrificación en los sedimentos, lo que resulta en N inorgánico disuelto con los valores más altos $\delta^{15}\text{N}$. Este nitrato y amonio ^{15}N enriquecido se incorpora luego a la biomasa (Kendall *et al.*, 2013). Sin embargo, esta explicación no es muy aplicable a un cenote joven de acuerdo a las características morfológicas de este tipo de cenotes, y fisicoquímicas del agua. Una explicación posible podría estar en que los insectos que consume se encuentran en los niveles más altos dentro de la cadena trófica, independientemente del tamaño de estos. Esta especie también se alimenta principalmente de insectos terrestres, copépodos y según Mondragón y Rodas (2011) de dípteros (54 %) y como alimento secundario ostrácodos, gasterópodos e himenópteros. En los Everglades, esta especie se alimenta de plancton, material orgánico detrítico, o algún componente asimilados fácilmente dentro de la comunidad de perifiton (Kendall *et al.*, 2013). En los contenidos estomacales realizados a *G. yucatanana* se encontraron algas filamentosas, estas algas además de estar en las raíces sumergidas de los árboles, se encontraron en una plataforma de madera sumergida.

P. splendida el depredador de los cenotes viejos

En los cenotes “viejos” como es el caso de CL el depredador punta es el cíclido *P. splendida* (aunque no se evidenció en los resultados isotópicos, pero si por observaciones en su comportamiento) junto con el poecílido *B. belizanus*. Esta especie es la única de los poecílicos que presenta características de depredador pudiendo llegar hasta una LT de 20 cm en machos y 15 cm en hebras (www.fishbase.org), en este estudio se encontraron individuos hasta 122 mm. En segundo lugar esta otro poecílido *G. yucatanana*. Curiosamente, *A. aeneus* que presenta estructuras dentales de un depredador nato (muy veloz, aleta caudal delgada y horquillada, la forma y posición de los dientes, ojos grandes) y que se encuentra en los tres cenotes “viejos”, se encontró en el nivel trófico más bajo de todas las especies de peces. En los contenidos estomacales de esta especie se encontraron restos de insectos, perifiton y ostrácodos. Según

Bussing (1998), esta especie se alimenta de algas, semillas, hojas, insectos acuáticos lo cual podría explicar los valores bajos de $N^{15}\delta$, pero también consume insectos terrestres y alevines de cualquier especie, indicando que es una especie omnívora. El resto de especies de peces la mayoría pertenecientes a la familia Cichlidae, se encontraron en niveles tróficos intermedios entre *B. belizanus* y *A. aeneus*, siendo su alimentación variada. Por su parte, *C. urophthalmus* se alimentó de caracoles, insectos, perifiton, restos vegetales y peces. Según Conkel (1993) esta especie se alimenta de pequeños peces y macro-invertebrados. Otro cíclido, *T. meeki* es omnívoro, pero la literatura sugiere que se alimenta principalmente de algas (Lee *et al.*, 1980), en nuestro estudio se alimentó de caracoles, insectos, perifiton. *C. salvini* se alimenta de macro-invertebrados y peces pequeños. Nuestros resultados indican que la fuente de alimentación de estas especies es muy similar, quizá en donde cambian es en la proporción de cada alimento para cada especie.

La estructura trófica en los cenotes

El estudio de análisis de nicho en complemento con el análisis de cada una de estas especies sugiere que en estos cenotes las especies no presentan una especialización particular, siendo una posible limitante el espacio, por el contrario muchas especies de peces parecen compartir esa variedad y disponibilidad de recursos. Contrariamente en lugares donde hay un mayor aporte de recursos alimenticios de tipo alóctono (cenotes “jóvenes”), el origen del carbón puede venir de diferentes fuentes, lo que hace que haya una mayor variación en los valores $\delta^{13}C$.

La hipótesis de que cada morfología de cenote esté promoviendo una estructura trófica diferente se corrobora con las firmas isotópicas de carbono de las mismas especies en tipos de cenote diferente. La mayoría de las especies de peces que viven en ambos tipos de cenotes consumen alimento de diferente origen. Por su parte, los organismos de la misma especie que viven en cenotes viejos cuentan con valores

$\delta^{15}\text{N}$ menos enriquecidos, lo que sugiere que en estos cenotes las especies consumen organismos de niveles más bajos en la estructura trófica. Quizá esto se debe a la cantidad de productores primarios en este tipo de cenotes que está muy por encima de los cenotes “jóvenes”, donde el alimento es básicamente alóctono. Los valores más altos de *CR* y *NR* en los cenotes “jóvenes” podrían tener dietas amplias indicando una mayor plasticidad alimenticia (Zambrano *et al.*, 2010) lo que les permite sobrevivir. Los depredadores punta generalmente tienen menos variación en la dieta que las especies de niveles tróficos más bajos (Hecky y Hesslein, 1995). Sin embargo, esto no parece que esté ocurriendo en las especies de los cenotes “jóvenes” ya que en su mayoría se comportan como depredadores y con variaciones altas. Pero bajo condiciones de escasez de recursos autóctonos se podrían convertir en omnívoros, dado por esa flexibilidad alimenticia.

CONCLUSIONES

Los recursos de origen alóctono fueron más importantes para los peces que habitan los cenotes “jóvenes”, lo que se sugiere les permite sobrevivir, y donde los insectos terrestres fueron el principal aporte de proteína. En comparación, en la mayoría de los peces de los cenotes “viejos” el principal consumo de alimento fue de origen autóctono. Sin embargo, los recursos alóctonos también fueron importantes en algunas especies de peces de cenotes “viejos”, como el caso de *P. splendida*.

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de los peces de los cenotes “jóvenes” fueron menos enriquecidos y con mayor variación, cuyo origen probablemente sea de fuentes C3, en comparación con los valores $\delta^{13}\text{C}$ de los peces de los cenotes “viejos”. En referencia a los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los peces, éstos fueron más enriquecidos y más variables en los cenotes “jóvenes” que en los cenotes “viejos”.

Para la mayoría de las especies que se comparten en los dos grupos de cenotes, se observaron diferencias significativas en los dos isótopos ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$), lo que podría indicar diferencias en origen del carbono y en los diferentes niveles tróficos en el que se encuentran.

No se encontró diferencia en la amplitud del nicho trófico ni en el traslape en las áreas obtenidas de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los peces de los dos grupos de cenotes.

CONCLUSIÓN GENERAL

La morfología de los cenotes juega un papel preponderante, tanto indirecta como directamente en las variaciones fisicoquímicas y en la abundancia y variedad de productores primarios, heterogeneidad espacial, disponibilidad de recursos de todo tipo, en especial el alimento y variedad de nichos tróficos. Esto repercute en el número de especies de peces que el sistema puede mantener. Con una menor cantidad de recursos hay menos especies de peces como en los cenotes “jóvenes”. Por el contrario, donde hay mayor disponibilidad de recursos existió un mayor número de especies de peces como en los cenotes “viejos”.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A. and Macleod, H., 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73: 1007-1012.
- Benson, B. J. and, Magnuson, J. J., 1992. Spatial heterogeneity of littoral fish assemblages in lakes: relation to species diversity and habitat structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1493-1500.
- Bond, C. E. 1996. *Biology of Fishes*. Saunders College Publishing: 750.
- Boutton, T. W., 1991. Stable carbon isotope ratios of natural materials. 1. Sample preparations and mass spectrometric analysis. In: *Carbon isotope techniques*. (D.C. Coleman and B. Fry esd). Academic Press, NY: 155-171.
- Bussing, W. A., 1998. Peces de las aguas continentales de Costa Rica [Freshwater fishes of Costa Rica]. 2nd Ed. San José Costa Rica: Editorial de la Universidad de Costa Rica: 468.
- Cabana, G. and Rasmussen, J. B., 1994. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature* 372: 255-257.
- Camargo, G. T., 2004. Relación entre la vegetación acuática con la abundancia y diversidad de peces en manantiales de la cuenca del Lerma (Mich), UNAM: 98.
- Caraco, N. F., Lampman, G., Cole, J. J., Limburg, K. E., Pace, M. L. and Fischer, D., 1998. Microbial assimilation of DIN in a nitrogen rich estuary: implications for food quality and isotope studies. *Marine Ecology Progress Series* 167: 59-71.
- Caraco, N. F. and Cole, J. J., 2004. When terrestrial organic matter is sent down the river: importance of allochthonous C inputs to lakes and rivers. In: *Food Webs at the Landscape Level* (eds Polis, G.A., Power, M.E. and Huxel, G.). University of Chicago Press, Chicago, IL: 301-316.
- Cohen, J. E., 1989. Food webs and community structure. En: *Perspectives in ecological theory*. (ed. Levin, S. A.), Princeton University Press, Princeton, N. Y.; E.E.U.U: 181-202.
- Cohen, J. E., Pimm, S. L., Yodzis, P. and Saldan~ J. A. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology* 62:67-78
- Cole, J.J., Caraco, N.F. and Likens, G.E., 1990. Short-range atmospheric transport: a significant source of phosphorous to an oligotrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* 35, 1230-1237.
- Cole, J. J., Caraco, N. F., Kling, G. W. and Kratz, T. K., 1994. Carbon dioxide supersaturation in the surface waters of lakes. *Science* 265: 1568-1570.
- Cole, S. R., Carpenter, M. L., Pac, M. C., Van Debogert, J. L., Kitchell, and Odgson, J. R. H., 2006. Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon. *Ecol. Lett.* 9: 558-568.
- Conkel, D., 1993. *Cichlids of North and Central America*. T.F.H. Publications, Inc., USA.
- Connolly, R. M. Gorman, D. and Guest, M. A., 2005. Movement of carbon among estuarine habitats and its assimilation by invertebrates. *Oecologia* 144: 684-691.
- De Angelis, D. L., 1992. *Dynamics of Nutrient Cycling and Food Webs*. Chapman & Hall, London, UK, 270.
- DeBruyn, A. M. H. and Rasmussen, J. B., 2002. Quantifying assimilation of sewage-derived organic matter by riverine benthos. *Ecological Applications* 12(2): 511-520.
- Del Giorgio, P. A. and Peters, R. H., 1994. Patterns in planktonic P: R ratios in lakes: Influence of lake trophity and dissolved organic carbon. *Limnol. Oceanogr.* 39: 772-787.
- Diaz J., 2010. Relación entre la heterogeneidad ambiental y la comunidad de insectos en cuerpos de agua de una selva inundable. México. UNAM: 44.

- Dionne, M. and Folt, C. L., 1991. An experience analysis of macrophytes growth forms as fish foraging habitat. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48 (1): 123 - 131.
- Doucett, R. R., Booth, R. K., Power, G. And Mckinley, R. S., 1999. Effects of the spawning migration on the nutritional status of anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*): insights from stable-isotope analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 2172-2180.
- Douglas, M. M., Bunn, S. E. and Davies, P. M., 2005. River and wetland food webs in Australia's wet-dry tropics: general principles and implications for management. *Mar. Freshw. Res.*, 56: 329-342.
- Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R. and Kubick. K. T., 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40: 503–537.
- Flaherty, E. A. and Ben-David, m., 2010. Overlap and partitioning of the ecological and isotopic niches. *Oikos*. Volume 119, Issue 9, , September 2010: 1409–1416.
- Fry, B., and Sherr, E. B., 1984. $d^{13}C$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contrib. Mar. Sci.* 27: 13-47.
- Fry, B. 2006. Stable isotope ecology. Springer. Printed in the United States of America: 308.
- Garman, G. C. and Macko, S. A., 1998. Contribution of marine-derived organic matter to an Atlantic coast, freshwater, tidal stream by anadromous clupeid fishes. *Journal of The North American Benthological Society* 17 (3): 277-285.
- Gerking, S. D., 2014. Feeding Ecology of Fish. Academic Press: 416.
- Granado, C. L. 1996. Ecología de peces. Seriado de Publicaciones de la Universidad de Sevilla. España. No. 45: 353.
- Goering, J., Lexander, V. A. and Aubenstock, N. H., 1990. Seasonal variability of stable carbon and nitrogen isotope ratios of organisms in a North Pacific bay. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 30:239–260.
- Hecky, R. E. and Hesslein, R., 1995. Contribution of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *J North Am Benthol Soc.* 14: 631-653.
- Hessen, D. and Nygaard, K., 1992. Bacterial transfer of methane and detritus; implications for the pelagic carbon budget and gaseous state. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 37: 139-148.
- Hodgson, J. R., He, X. and Kitchell, J. F., 1993. The fish populations. In: The Tropic Cascade in Lakes (Eds. Carpenter, S.R. & Kitchell, J.F.). Cambridge University Press, Cambridge, MA: 43-68.
- Hodgson, J. R. and Hansen, E. M., 2005. Terrestrial prey in the diet of largemouth bass, *Micropterus salmoides*, in a small north temperate lake. *J. Freshw. Ecol.*, 20: 793-794.
- Huxel, G. R. and Mccann, K., 1998. Food web stability: the influence of trophic flows across habitats. *Am. Nat.*, 152: 460-469.
- Jansson, M., Bergstrom, A. K., Blomqvist, P., Isaksson, A. and Jonsson, A., 1999. Impact of allochthonous organic carbon on microbial food web carbon dynamics and structure in Lake Ortrasket. *Arch. Hydrobiol.* 144: 409-428.
- Jean, J., 1997. Behavioural Ecology Of Teleost Fishes. Department Of Biology. Oxford University Press. Sackville, New. Bronswick. Canada: 384.
- Kendall, Q. C., Stober, J., Meyer, P., and Silva, S. R., 2013. Spatial Distributions of Isotopic Compositions of Gambusia and Periphyton at REMAP Marsh Sites in the Everglades. http://sofia.usgs.gov/projects/merc_speciation/mercspecab3.html
- Kritzberg, E. S., Cole, J., Pase, M. L., Granéli, W. F. and Darren, B. L., 2004. Autochthonous versus allochthonous carbon sources of bacteria: Results from whole-lake ^{13}C addition experiments. *Limnol. Oceanogr.* 49(2): 588-596.
- LaZerte, D. B. and Szalados, E. J., 19982. Stable carbon isotope ratio of submerged freshwater macrophyte. *Limnol. Oceanogr*, 27(3), 413-418.
- Layman, C. A., Arrington, A., Montana, C. G. and Post, D. M., 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88: 42-48.

- Lee, D. S., Gilbert, C. R., Hocutt, C. H., Jenkins, R.E., Mcallister, D.E. And Stauffer, J. R., 1980. Atlas of North American freshwater fishes. North Carolina State Museum of Natural History: 867 p.
- Loreau, M. and Holt, R. D., 2004. Spatial flows and the regulation of ecosystems. *Am. Nat.*, 163: 605-615.
- Lot, A., Novelo, R. A. And Ramirez, G. P. 1998. Diversidad de la flora acuática mexicana. 563 - 578 En: Ramamoorthy T. P., Bye, R., Lot, A. y F. A. J. 1998. *Diversidad biológica de México*. Orígenes y distribución. Instituto de Biología. UNAM: 792.
- Lowe-Mcconnel, R. H. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press, Cambridge: 382.
- Merritt, R. W. and Webb, D. W., 2008. Aquatic diptera Part two Pupae and adults of aquatic diptera. Páginas 723-800 en R. W. Merritt, K. W. Cummins & M. B. Berg, editores. An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa.
- Mehner, T., Ihlau, J. and Dorner, H., 2007. The role of insectivorous fish in fostering the allochthonous subsidy of lakes. *Limnol. Oceanograp.* 52(6): 2718–2721.
- Minagawa, M. and Wada, E., 1984. Stepwise enrichment of $\delta^{15}\text{N}$ along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim Cosmochim Acta* 48:1135-1140
- Mondragón, A. S. and Rodas, O. R., 2011. Hábitos alimentarios de *Gambusia yucatanensis* en la División Académica de Ciencias Biológicas (UJAT). Villahermosa Tab. Regil División Académica de Ciencias Biológicas. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. 43-48 Vol. XVII o No. 32 Enero - Junio
- Moore, J. C., Berlow, E. L., Coleman, D. C., Rutier, P. C., Dong, Q., Hastings, A., Collins, N., Mccann, K. S., Melville, K., Morin, P. J., Nadelhoffer, K., Rosemond A. D., Post, D. M., Sabo, J. L., Scow, K. M., Vanni, M. J. and Wall, D. H., 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters.* 7: 584-600.
- Nakano, S. and Murakami, M., 2001. Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 98: 166-179.
- Nikolsky, G.V. 1963. The ecology of fishes. Academic Press. Inc. Londres: 352.
- Núñez, A. M., 2005. Información personal. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi. Documentos de la autora: www.sinchi.org.co
- Perry, E.L., Marrin, L., McClain, J. and Velásquez, G., 1995. Ring of cenotes (sinkholes), north Yucatan, Mexico: its hydrogeologic characteristics and possible association with the Chicxulaub impact crater. *Geology* 23:17-20.
- Peterson, B. J. and Fry, B., 1987. Stable Isotopes in Ecosystem Studies Annual Review of Ecology and Systematics. Vol. 18: 293-320.
- Petry, P, Bayley, P. B. and Markle, D. F., 2003. Relationship between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. *Journal Fish Biology.* Sep, Vol. 63 Issue 3, p 547: 33.
- Polis, G. A., Anderson, W. B. and Holt, R. D., 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 28, 289-316.
- Polis, G. A., Power, M. E. and Huxel, G. R., 2004. Food Webs at the Landscape Level. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Power, M. E. And Rainey, W. E., 2000. Food webs and resource sheds: Towards spatially delimiting trophic interactions. In: Ecological Consequences of Habitat Heterogeneity (eds Hutchings, M. J., John, E. A. & Stewart, A. J. A.). Blackwell Scientific, Oxford, UK: 291-314.
- Power, M. E., Vanni, M. J., Stapp, P. T. and Polis, G. A., 2004. Subsidy effects on managed ecosystems: implications for sustainable harvest, conservation, and control. In: Food Webs at the Landscape Level (eds Polis, G.A., Power, M.E. & Huxel, G.R.). Chicago University Press, Chicago, IL: 387-409.
- Prieto, P., 2000. Estudio ictológico de un caño de aguas negras de la Amazonia colombiana, Leticia – Amazonas. Fac. Cien. Dto. Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá: 98.

- Rodriguez, M. M. A. and Herrera, M. L. G., 2013. Isotopic niche mirrors trophic niche in a vertebrate island invader. *Oecologia*, 171: 537–544
- Rosenfeld, J. S. and J.C. Roff, M. E., 1992. Examination of the carbon base in southern Ontario streams using stable isotopes. *Journal of the North American Benthological Society* 11 (1): 1-10.
- Ryder, R. A. 1982. The morphoedaphic index. Use, abuse and fundamental concepts. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 111: 154-164
- Sabo, J. L. and Power, M. E., 2002. River-watershed exchange: effects of riverine subsidies on riparian lizards and their terrestrial prey. *Ecology*, 83: 1860-1869.
- Schallenberg, M., and Kalff, J., 1993. The Ecology of Sediment Bacteria in Lakes and Comparisons with Other Aquatic Ecosystems. *Ecology* Vol. 74, No. 3: 919-934
- Schmidt, H. L. and Gleixner, G., 1998. Carbon isotope effects on key reactions in plant metabolism and ^{13}C -patterns in natural compounds. In: *Stable Isotopes: Integration in Biological, Ecological and Geochemical Processes* (ed. H. Griffiths), BIOS, Oxford: 13–26
- Schmitter-Soto, J., Comín, F. A., Escobar-Briones, E., Herrera-Silveira, J., Alcocer, J., Suárez-Morales, E., Elías-Gutiérrez M., Díaz-Arce, V. Marín, L. E. and Steinich, B., 2002. Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatan Peninsula (SE Mexico). *Hydrobiologia* 467: 215-228.
- Schmitter-Soto, J. J. 1998. Catálogo de los peces de Quintana Roo. El Colegio de La Frontera Sur. 239 p.
- Sioli, H. 1967. Studies in Amazonas waters Atas do simposio sobre abiota Amazonica, Brasil, 1966. Vol. 3: 9-50.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Steinich, B., 1996. Investigaciones geofísicas e hidrológicas en el noroeste de la Península de Yucatán, México. Ph. D. Thesis. Instituto de Geofísica. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Stoessell, R. K., Ward, W. C., Ford, B. H. and Schuffert, J. D., 1989. Water chemistry and CaCO_3 dissolution in the saline portion of an open-flow mix-in zones coastal Yucatan Peninsula. Mexico, *Geological Society American Bulletin* 101, no. 2: 159-169.
- Suarez, Y. R., Petreire, M. J. and Catella, A. C., 2001. Factors determining the structure of fish communities in Pantanal lagoons (MS, Brazil). *Fisheries Management and Ecology* 8: 173 - 186.
- Takimoto, G., Iwata, T. and Murakami, M., 2002. Seasonal subsidy stabilizes food web dynamics: balance in a heterogeneous landscape. *Ecol. Res.*, 17: 433-439.
- Torres-Orozco R. and García-Calderón, J. L., 1995. Introducción al manejo de datos limnológicos. Universidad Autónoma Metropolitana. México: 130.
- Tranvik, L. J., 1998. Degradation of dissolved organic matter in humic waters by bacteria. In: *Aquatic Humic Substances* (eds. Hessen, D.O. & Tranvik, L.J.). Springer-Verlag, New York: 259-283.
- Uc Davis Stable Isotope Facility, Department Of Plant Sciences. 2009. One Shields Avenue, Mail Stop #1. Davis, California, 95616. USA. <http://stableisotopefacility.ucdavis.edu>
- Vander Zanden, M. J., Casselman, J. M. and Rasmussen, J. B., 1999. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature* 401: 464-469.
- Vander Zanden, M. J. and Rasmussen, J. B., 2001. Variation in d^{15}N and d^{13}C trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnol. Oceanogr.* 46: 2061-6.
- Van Dover, C. L., Fry, B. Grassle, J. F., Garritt, R. H. and Starczak, V., 1992. Stable isotopic evidence for entry of sewage-derived organic material into a deep-sea food web. *Nature* 360:153–156
- Weaver, M. J., Magnuson, J. J. and Clayton, M. K., 1997. Habitat heterogeneity and Fish Community Structure: Inferences from North Temperate Lakes: 335 - 346.
- Wetzel, R. 2001. *Limnology. Lake and River Ecosystem*. Third edition. Academic Press. 1006 p.
- Wootton R. J., 1998. *Ecology of teleost fishes*. Springer; 2nd edition Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 386.

- Zambrano L. Valiente, E. and Vander Zaanden, M., 2010. Food web overlap among native axolotl (*Ambystoma mexicanum*) and two exotic fishes: carp (*Cyprinus carpio*) and tilapia (*Oreochromis niloticus*) in Xochimilco, Mexico City. *Biol. Invasions* 12:3061-3069.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 2nd ed. edition, Prentice Hall. Inc. Englewood. Cliffs. New Jersey: 781.

ANEXOS

Anexo I. Comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de peces encontradas en el cenote Sta. María. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.

ANOVA

Isótopo de C	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	48.563	2	24.281	11.393	.000
Within Groups	51.151	24	2.131		
Total	99.714	26			

Multiple Comparisons

Tukey HSD

Especie	Especies	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Cu	Gy	2.89933*	.75389	.002	1.0167	4.7820
	Rg	.36171	.85483	.906	-1.7730	2.4965
Gy	Cy	-2.89933*	.75389	.002	-4.7820	-1.0167
	Rg	-2.53762*	.66825	.002	-4.2064	-.8688
Rg	Cu	-.36171	.85483	.906	-2.4965	1.7730
	Gy	2.53762*	.66825	.002	.8688	4.2064

Anexo II. Comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de peces encontradas en el cenote Límite. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.

ANOVA

Tukey HSD

Isótopo de C	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	22.461	6	3.743	1.494	.162
Within Groups	187.952	75	2.506		
Total	210.413	81			

Anexo III. Comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de peces encontradas en el cenote Norte. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.

ANOVA

Isótopo de C	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	68.700	5	13.740	2.971	.019
Within Groups	258.971	56	4.624		
Total	327.671	61			

Multiple Comparisons

Tukey HSD

Especie	Especies	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Aa	Cm	-2.45900	.87792	.072	-5.0495	.1315
	Cu	-2.38233*	.75181	.028	-4.6007	-.1640
	Gy	-.15600	1.11049	1.000	-3.4327	3.1207
	Po	-1.88178	.90671	.315	-4.5572	.7936
	Ps	-2.04600	1.11049	.448	-5.3227	1.2307
Cm	Aa	2.45900	.87792	.072	-.1315	5.0495
	Cu	.07667	.84815	1.000	-2.4259	2.5793
	Gy	2.30300	1.17786	.381	-1.1725	5.7785
	Po	.57722	.98807	.992	-2.3382	3.4927
	Ps	.41300	1.17786	.999	-3.0625	3.8885
Cu	Aa	2.38233*	.75181	.028	.1640	4.6007
	Cm	-.07667	.84815	1.000	-2.5793	2.4259
	Gy	2.22633	1.08711	.329	-.9814	5.4340
	Po	.50056	.87792	.993	-2.0899	3.0910
	Ps	.33633	1.08711	1.000	-2.8714	3.5440
Gy	Aa	.15600	1.11049	1.000	-3.1207	3.4327
	Cm	-2.30300	1.17786	.381	-5.7785	1.1725
	Cu	-2.22633	1.08711	.329	-5.4340	.9814
	Po	-1.72578	1.19947	.704	-5.2650	1.8135
	Ps	-1.89000	1.36007	.733	-5.9031	2.1231
Po	Aa	1.88178	.90671	.315	-.7936	4.5572
	Cm	-.57722	.98807	.992	-3.4927	2.3382
	Cu	-.50056	.87792	.993	-3.0910	2.0899
	Gy	1.72578	1.19947	.704	-1.8135	5.2650
	Ps	-.16422	1.19947	1.000	-3.7035	3.3750
Ps	Aa	2.04600	1.11049	.448	-1.2307	5.3227
	Cm	-.41300	1.17786	.999	-3.8885	3.0625
	Cu	-.33633	1.08711	1.000	-3.5440	2.8714
	Gy	1.89000	1.36007	.733	-2.1231	5.9031
	Po	.16422	1.19947	1.000	-3.3750	3.7035

Anexo IV. Comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de peces encontradas en el CVS. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.

ANOVA

Isótopo de C	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	40.659	6	6.777	6.884	.000
Within Groups	32.483	33	.984		
Total	73.142	39			

Multiple Comparisons

Tukey HSD

Especie	Especies	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Aa	Cs	1.53800	.62748	.210	-.4304	3.5064
	Cm	2.85000*	.62748	.001	.8816	4.8184
	Cu	2.03800*	.55339	.013	.3020	3.7740
	Gy	2.58425*	.56560	.001	.8099	4.3586
	Po	.38300	.66554	.997	-1.7049	2.4709
	Ps	2.94800*	.66554	.002	.8601	5.0359
Cs	Aa	-1.53800	.62748	.210	-3.5064	.4304
	Cm	1.31200	.62748	.381	-.6564	3.2804
	Cu	.50000	.55339	.969	-1.2360	2.2360
	Gy	1.04625	.56560	.526	-.7281	2.8206
	Po	-1.15500	.66554	.598	-3.2429	.9329
	Ps	1.41000	.66554	.366	-.6779	3.4979
Cm	Aa	-2.85000*	.62748	.001	-4.8184	-.8816
	Cs	-1.31200	.62748	.381	-3.2804	.6564
	Cu	-.81200	.55339	.761	-2.5480	.9240
	Gy	-.26575	.56560	.999	-2.0401	1.5086
	Po	-2.46700*	.66554	.012	-4.5549	-.3791
	Ps	.09800	.66554	1.000	-1.9899	2.1859
Cu	Aa	-2.03800*	.55339	.013	-3.7740	-.3020
	Cs	-.50000	.55339	.969	-2.2360	1.2360
	Cm	.81200	.55339	.761	-.9240	2.5480
	Gy	.54625	.48209	.913	-.9661	2.0586
	Po	-1.65500	.59620	.111	-3.5253	.2153
	Ps	.91000	.59620	.727	-.9603	2.7803
Gy	Aa	-2.58425*	.56560	.001	-4.3586	-.8099
	Cs	-1.04625	.56560	.526	-2.8206	.7281
	Cm	.26575	.56560	.999	-1.5086	2.0401
	Cu	-.54625	.48209	.913	-2.0586	.9661
	Po	-2.20125*	.60756	.015	-4.1072	-.2953

	Ps	.36375	.60756	.996	-1.5422	2.2697
Po	Aa	-.38300	.66554	.997	-2.4709	1.7049
	Cs	1.15500	.66554	.598	-.9329	3.2429
	Cm	2.46700*	.66554	.012	.3791	4.5549
	Cu	1.65500	.59620	.111	-.2153	3.5253
	Gy	2.20125*	.60756	.015	.2953	4.1072
	Ps	2.56500*	.70154	.014	.3642	4.7658
Ps	Aa	-2.94800*	.66554	.002	-5.0359	-.8601
	Cs	-1.41000	.66554	.366	-3.4979	.6779
	Cm	-.09800	.66554	1.000	-2.1859	1.9899
	Cu	-.91000	.59620	.727	-2.7803	.9603
	Gy	-.36375	.60756	.996	-2.2697	1.5422
	Po	-2.56500*	.70154	.014	-4.7658	-.3642

Anexo V. Comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las especie *T. meeki*, encontrada en el CJS, CL, CN y CVS. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.

NOVA

Isótopo de C	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	353.710	3	117.903	48.523	.000
Within Groups	106.914	44	2.430		
Total	460.624	47			

Multiple Comparisons

Tukey HSD

Cenote	Cenotes	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
CJS	CL	-7.04239*	.59045	.000	-8.6189	-5.4659
	CN	-5.66000*	.69712	.000	-7.5213	-3.7987
	CVS	-4.17300*	.85379	.000	-6.4526	-1.8934
CL	CJS	7.04239*	.59045	.000	5.4659	8.6189
	CN	1.38239	.59045	.104	-.1941	2.9589
	CVS	2.86939*	.76917	.003	.8157	4.9231
CN	CJS	5.66000*	.69712	.000	3.7987	7.5213
	CL	-1.38239	.59045	.104	-2.9589	.1941
	CVS	1.48700	.85379	.315	-.7926	3.7666
CVS	CJS	4.17300*	.85379	.000	1.8934	6.4526
	CL	-2.86939*	.76917	.003	-4.9231	-.8157
	CN	-1.48700	.85379	.315	-3.7666	.7926

Anexo VI. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especie *G. Yucatanana*, encontrada en el SM, CL, CN y CVS. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.

ANOVA

Isótopo de C	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	40.031	3	13.344	4.891	.006
Within Groups	92.758	34	2.728		
Total	132.789	37			

Multiple Comparisons

Tukey HSD

Cenote	Cenotes	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
SM	CL	-1.11295	.66122	.348	-2.8988	.6729
	CN	1.96338	.86919	.128	-.3841	4.3109
	CVS	.88163	.74221	.639	-1.1229	2.8862
CL	SM	1.11295	.66122	.348	-.6729	2.8988
	CN	3.07633*	.87919	.007	.7018	5.4509
	CVS	1.99458	.75390	.057	-.0416	4.0307
CN	SM	-1.96338	.86919	.128	-4.3109	.3841
	CL	-3.07633*	.87919	.007	-5.4509	-.7018
	CVS	-1.08175	.94162	.662	-3.6249	1.4614
CVS	SM	-.88163	.74221	.639	-2.8862	1.1229
	CL	-1.99458	.75390	.057	-4.0307	.0416
	CN	1.08175	.94162	.662	-1.4614	3.6249

Anexo VII. Comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las especie *C. urophthalmus*, encontrada en SM, CL, CN y CVS. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.

ANOVA

Isótopo de C	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	52.171	3	17.390	9.033	.000
Within Groups	75.082	39	1.925		
Total	127.254	42			

Multiple Comparisons

Tukey HSD

Cenote	Cenotes	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
SM	CL	1.50964	.74837	.199	-.4985	3.5178
	CN	2.88767*	.70142	.001	1.0055	4.7698
	CVS	3.48600*	.77392	.000	1.4093	5.5627
CL	SM	-1.50964	.74837	.199	-3.5178	.4985
	CN	1.37803	.53101	.061	-.0469	2.8029
	CVS	1.97636*	.62364	.015	.3029	3.6498
CN	SM	-2.88767*	.70142	.001	-4.7698	-1.0055
	CL	-1.37803	.53101	.061	-2.8029	.0469
	CVS	.59833	.56645	.718	-.9217	2.1183
CVS	SM	-3.48600*	.77392	.000	-5.5627	-1.4093
	CL	-1.97636*	.62364	.015	-3.6498	-.3029
	CN	-.59833	.56645	.718	-2.1183	.9217

Anexo VIII. Comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las especie *A. aeneus* encontrada en CL, CN y CVS. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.

ANOVA

Isótopo de C	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	89.751	2	44.876	11.849	.000
Within Groups	128.764	34	3.787		
Total	218.515	36			

Multiple Comparisons

Tukey HSD

Cenote	Cenotes	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
CL	CN	2.90635*	.68939	.000	1.2171	4.5956
	CVS	-.91565	.99006	.629	-3.3417	1.5104
CN	CL	-2.90635*	.68939	.000	-4.5956	-1.2171
	CVS	-3.82200*	1.00494	.002	-6.2846	-1.3594
CVS	CL	.91565	.99006	.629	-1.5104	3.3417
	CN	3.82200*	1.00494	.002	1.3594	6.2846

Anexo IX. Comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las especie *P. splendida* encontrada en CL, CN y CVS. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.

ANOVA

Isótopo de C	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	7.248	2	3.624	.609	.557
Within Groups	89.310	15	5.954		
Total	96.557	17			

Multiple Comparisons

Tukey HSD

Cenote	Cenotes	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
CL	CN	.44467	1.36101	.943	-3.0905	3.9799
	CVS	1.61667	1.46630	.527	-2.1920	5.4253
CN	CL	-.44467	1.36101	.943	-3.9799	3.0905
	CVS	1.17200	1.63685	.758	-3.0797	5.4237
CVS	CL	-1.61667	1.46630	.527	-5.4253	2.1920
	CN	-1.17200	1.63685	.758	-5.4237	3.0797

Anexo X. Comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ por cada cenote teniendo en cuenta todas las especies de peces encontradas en cada uno de ellos. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.

ANOVA

Isótopo de C	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	682.959	5	136.592	31.596	.000
Within Groups	1072.123	248	4.323		
Total	1755.082	253			

Multiple Comparisons

Tukey HSD

Cenote	Cenotes	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
TR	SM	-3.91600*	.54733	.000	-5.4880	-2.3440
	CJS	2.67382*	.70690	.003	.6435	4.7041
	CL	-3.61232*	.43838	.000	-4.8714	-2.3532
	CN	-1.88952*	.45736	.001	-3.2031	-.5759
	CVS	-2.31552*	.49752	.000	-3.7445	-.8866
SM	TR	3.91600*	.54733	.000	2.3440	5.4880
	CJS	6.58981*	.72137	.000	4.5179	8.6617
	CL	.30368	.46134	.986	-1.0214	1.6287
	CN	2.02648*	.47942	.000	.6495	3.4034
	CVS	1.60048*	.51787	.027	.1131	3.0879
CJS	TR	-2.67382*	.70690	.003	-4.7041	-.6435
	SM	-6.58981*	.72137	.000	-8.6617	-4.5179
	CL	-6.28614*	.64263	.000	-8.1319	-4.4404
	CN	-4.56333*	.65573	.000	-6.4467	-2.6800
	CVS	-4.98933*	.68435	.000	-6.9549	-3.0238
CL	TR	3.61232*	.43838	.000	2.3532	4.8714
	SM	-.30368	.46134	.986	-1.6287	1.0214
	CJS	6.28614*	.64263	.000	4.4404	8.1319
	CN	1.72280*	.34993	.000	.7178	2.7278
	CVS	1.29680*	.40100	.017	.1451	2.4485
CN	TR	1.88952*	.45736	.001	.5759	3.2031
	SM	-2.02648*	.47942	.000	-3.4034	-.6495
	CJS	4.56333*	.65573	.000	2.6800	6.4467
	CL	-1.72280*	.34993	.000	-2.7278	-.7178
	CVS	-.42600	.42167	.914	-1.6371	.7851
CVS	TR	2.31552*	.49752	.000	.8866	3.7445
	SM	-1.60048*	.51787	.027	-3.0879	-.1131
	CJS	4.98933*	.68435	.000	3.0238	6.9549
	CL	-1.29680*	.40100	.017	-2.4485	-.1451
	CN	-.42600	.42167	.914	-.7851	1.6371

Anexo XI. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especies de peces encontradas en el cenote SM. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.

ANOVA

Isótopo de N	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	22.661	2	11.331	8.309	.002
Within Groups	35.455	26	1.364		
Total	58.116	28			

Multiple Comparisons

Tukey HSD

Especie	Especies	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Cu	Gy	-1.32341	.59409	.085	-2.7997	.1528
	Rg	.70743	.68377	.562	-.9917	2.4065
Gy	Cu	1.32341	.59409	.085	-.1528	2.7997
	Rg	2.03084*	.52443	.002	.7277	3.3340
Rg	Cu	-.70743	.68377	.562	-2.4065	.9917
	Gy	-2.03084*	.52443	.002	-3.3340	-.7277

Anexo XII. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especies de peces encontradas en el CL. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.

ANOVA

Isótopo de N	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	57.972	6	9.662	12.870	.000
Within Groups	61.561	82	.751		
Total	119.533	88			

Multiple Comparisons

Tukey HSD

Especie	Especies	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Aa	Bb	-3.04444*	.64582	.000	-4.9966	-1.0923
	Cf	-1.84899*	.33160	.000	-2.8513	-.8467
	Cm	-1.73792*	.27267	.000	-2.5621	-.9137
	Cu	-1.00159*	.30876	.027	-1.9349	-.0683
	Gy	-2.30354*	.33160	.000	-3.3059	-1.3012
	Ps	-1.75444*	.34173	.000	-2.7874	-.7215
Bb	Aa	3.04444*	.64582	.000	1.0923	4.9966
	Cf	1.19545	.66605	.555	-.8178	3.2088
	Cm	1.30652	.63876	.395	-.6243	3.2373
	Cu	2.04286*	.65498	.039	.0630	4.0227
	Gy	.74091	.66605	.923	-1.2724	2.7542
	Ps	1.29000	.67115	.472	-.7387	3.3187
Cf	Aa	1.84899*	.33160	.000	.8467	2.8513
	Bb	-1.19545	.66605	.555	-3.2088	.8178
	Cm	.11107	.31763	1.000	-.8491	1.0712
	Cu	.84740	.34910	.201	-.2079	1.9027
	Gy	-.45455	.36946	.880	-1.5713	.6622
	Ps	.09455	.37858	1.000	-1.0498	1.2389
Cm	Aa	1.73792*	.27267	.000	.9137	2.5621
	Bb	-1.30652	.63876	.395	-3.2373	.6243
	Cf	-.11107	.31763	1.000	-1.0712	.8491
	Cu	.73634	.29371	.170	-.1515	1.6241
	Gy	-.56561	.31763	.565	-1.5257	.3945
	Ps	-.01652	.32820	1.000	-1.0086	.9755
Cu	Aa	1.00159*	.30876	.027	.0683	1.9349
	Bb	-2.04286*	.65498	.039	-4.0227	-.0630
	Cf	-.84740	.34910	.201	-1.9027	.2079
	Cm	-.73634	.29371	.170	-1.6241	.1515
	Gy	-1.30195*	.34910	.006	-2.3572	-.2467

	Ps	-75286	.35875	.363	-1.8373	.3315
Gy	Aa	2.30354*	.33160	.000	1.3012	3.3059
	Bb	-.74091	.66605	.923	-2.7542	1.2724
	Cf	.45455	.36946	.880	-.6622	1.5713
	Cm	.56561	.31763	.565	-.3945	1.5257
	Cu	1.30195*	.34910	.006	.2467	2.3572
	Ps	.54909	.37858	.773	-.5953	1.6934
Ps	Aa	1.75444*	.34173	.000	.7215	2.7874
	Bb	-1.29000	.67115	.472	-3.3187	.7387
	Cf	-.09455	.37858	1.000	-1.2389	1.0498
	Cm	.01652	.32820	1.000	-.9755	1.0086
	Cu	.75286	.35875	.363	-.3315	1.8373
	Gy	-.54909	.37858	.773	-1.6934	.5953

Anexo XIII. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especies de peces encontradas en el CN. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.

ANOVA

Isótopo de N	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	30.649	5	6.130	8.506	.000
Within Groups	46.121	64	.721		
Total	76.770	69			

Multiple Comparisons

Tukey HSD

Especie	Especies	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Aa	Cm	-1.72208*	.32418	.000	-2.6745	-.7697
	Cu	-.94158*	.27636	.014	-1.7535	-.1297
	Gy	-.07375	.43494	1.000	-1.3515	1.2040
	Po	-.10597	.35371	1.000	-1.1451	.9332
	Ps	-1.58175*	.43494	.007	-2.8595	-.3040
Cm	Aa	1.72208*	.32418	.000	.7697	2.6745
	Cu	.78051	.30230	.117	-.1076	1.6686
	Gy	1.64833*	.45187	.007	.3208	2.9758
	Po	1.61611*	.37433	.001	.5164	2.7158
	Ps	.14033	.45187	1.000	-1.1872	1.4678
Cu	Aa	.94158*	.27636	.014	.1297	1.7535
	Cm	-.78051	.30230	.117	-1.6686	.1076
	Gy	.86783	.41888	.315	-.3628	2.0984
	Po	.83560	.33377	.138	-.1450	1.8162
	Ps	-.64017	.41888	.648	-1.8708	.5904
Gy	Aa	.07375	.43494	1.000	-1.2040	1.3515
	Cm	-1.64833*	.45187	.007	-2.9758	-.3208
	Cu	-.86783	.41888	.315	-2.0984	.3628
	Po	-.03222	.47350	1.000	-1.4233	1.3588
	Ps	-1.50800	.53690	.069	-3.0853	.0693
Po	Aa	.10597	.35371	1.000	-.9332	1.1451
	Cm	-1.61611*	.37433	.001	-2.7158	-.5164
	Cu	-.83560	.33377	.138	-1.8162	.1450
	Gy	.03222	.47350	1.000	-1.3588	1.4233
	Ps	-1.47578*	.47350	.031	-2.8668	-.0847
Ps	Aa	1.58175*	.43494	.007	.3040	2.8595
	Cm	-.14033	.45187	1.000	-1.4678	1.1872
	Cu	.64017	.41888	.648	-.5904	1.8708
	Gy	1.50800	.53690	.069	-.0693	3.0853
	Po	1.47578*	.47350	.031	.0847	2.8668

Anexo XIV. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especies de peces encontradas en el CVS. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.

ANOVA

Isótopo de N	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	18.757	6	3.126	3.682	.007
Within Groups	28.019	33	.849		
Total	46.776	39			

Multiple Comparisons

Tukey HSD

Especie	Especies	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
Aa	Cs	-2.50800*	.58277	.002	-4.3362	-.6798
	Cm	-1.41800	.58277	.217	-3.2462	.4102
	Cu	-1.99222*	.51395	.008	-3.6045	-.3799
	Gy	-1.63500	.52530	.053	-3.2829	.0129
	Po	-1.30500	.61812	.370	-3.2441	.6341
	Ps	-1.49750	.61812	.221	-3.4366	.4416
Cs	Aa	2.50800*	.58277	.002	.6798	4.3362
	Cm	1.09000	.58277	.513	-.7382	2.9182
	Cu	.51578	.51395	.950	-1.0965	2.1281
	Gy	.87300	.52530	.645	-.7749	2.5209
	Po	1.20300	.61812	.466	-.7361	3.1421
	Ps	1.01050	.61812	.662	-.9286	2.9496
Cm	Aa	1.41800	.58277	.217	-.4102	3.2462
	Cs	-1.09000	.58277	.513	-2.9182	.7382
	Cu	-.57422	.51395	.918	-2.1865	1.0381
	Gy	-.21700	.52530	1.000	-1.8649	1.4309
	Po	.11300	.61812	1.000	-1.8261	2.0521
	Ps	-.07950	.61812	1.000	-2.0186	1.8596
Cu	Aa	1.99222*	.51395	.008	.3799	3.6045
	Cs	-.51578	.51395	.950	-2.1281	1.0965
	Cm	.57422	.51395	.918	-1.0381	2.1865
	Gy	.35722	.44774	.984	-1.0474	1.7618
	Po	.68722	.55372	.873	-1.0498	2.4243
	Ps	.49472	.55372	.971	-1.2423	2.2318
Gy	Aa	1.63500	.52530	.053	-.0129	3.2829
	Cs	-.87300	.52530	.645	-2.5209	.7749
	Cm	.21700	.52530	1.000	-1.4309	1.8649
	Cu	-.35722	.44774	.984	-1.7618	1.0474
	Po	.33000	.56426	.997	-1.4401	2.1001
	Ps	.13750	.56426	1.000	-1.6326	1.9076

Po	Aa	1.30500	.61812	.370	-.6341	3.2441
	Cs	-1.20300	.61812	.466	-3.1421	.7361
	Cm	-.11300	.61812	1.000	-2.0521	1.8261
	Cu	-.68722	.55372	.873	-2.4243	1.0498
	Gy	-.33000	.56426	.997	-2.1001	1.4401
	Ps	-.19250	.65156	1.000	-2.2365	1.8515
Ps	Aa	1.49750	.61812	.221	-.4416	3.4366
	Cs	-1.01050	.61812	.662	-2.9496	.9286
	Cm	.07950	.61812	1.000	-1.8596	2.0186
	Cu	-.49472	.55372	.971	-2.2318	1.2423
	Gy	-.13750	.56426	1.000	-1.9076	1.6326
	Po	.19250	.65156	1.000	-1.8515	2.2365

Anexo XV. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especie *T. meeki* en CJS, CL, CN y CVS. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.

ANOVA

Isótopo de N	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	131.249	3	43.750	61.003	.000
Within Groups	32.990	46	.717		
Total	164.239	49			

Multiple Comparisons

Tukey HSD

Cenote	Cenotes	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
CJS	CL	4.11152*	.32078	.000	3.2565	4.9666
	CN	3.84667*	.36260	.000	2.8801	4.8132
	CVS	4.17700*	.46384	.000	2.9406	5.4134
CL	CJS	-4.11152*	.32078	.000	-4.9666	-3.2565
	CN	-.26486	.30157	.816	-1.0687	.5390
	CVS	.06548	.41787	.999	-1.0484	1.1793
CN	CJS	-3.84667*	.36260	.000	-4.8132	-2.8801
	CL	.26486	.30157	.816	-.5390	1.0687
	CVS	.33033	.45078	.883	-.8712	1.5319
CVS	CJS	-4.17700*	.46384	.000	-5.4134	-2.9406
	CL	-.06548	.41787	.999	-1.1793	1.0484
	CN	-.33033	.45078	.883	-1.5319	.8712

Anexo XVI. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especie *G. yucatanana* en SM, CL, CN y CVS. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey.

ANOVA

Isótopo de N	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	90.294	3	30.098	30.001	.000
Within Groups	36.116	36	1.003		
Total	126.410	39			

Multiple Comparisons

Tukey HSD

Cenote	Cenotes	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
SM	CL	2.44967*	.38792	.000	1.4049	3.4944
	CN	4.24800*	.51723	.000	2.8550	5.6410
	CVS	2.71300*	.43850	.000	1.5320	3.8940
CL	SM	-2.44967*	.38792	.000	-3.4944	-1.4049
	CN	1.79833*	.53315	.009	.3624	3.2342
	CVS	.26333	.45717	.939	-.9679	1.4946
CN	SM	-4.24800*	.51723	.000	-5.6410	-2.8550
	CL	-1.79833*	.53315	.009	-3.2342	-.3624
	CVS	-1.53500	.57101	.051	-3.0729	.0029
CVS	SM	-2.71300*	.43850	.000	-3.8940	-1.5320
	CL	-.26333	.45717	.939	-1.4946	.9679
	CN	1.53500	.57101	.051	-.0029	3.0729

Anexo XVII. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especie *C. urophthalmus* SM, CL, CN y CVS. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey.

ANOVA

VAR00003

Isótopo de N	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	23.829	3	7.943	16.282	.000
Within Groups	22.441	46	.488		
Total	46.270	49			

Multiple Comparisons

Tukey HSD

Cenote	Cenotes	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
SM	CL	2.15985*	.36755	.000	1.1801	3.1396
	CN	1.97817*	.34464	.000	1.0595	2.8968
	CVS	.95378	.38958	.082	-.0846	1.9922
CL	SM	-2.15985*	.36755	.000	-3.1396	-1.1801
	CN	-.18167	.24236	.876	-.8277	.4643
	CVS	-1.20607*	.30287	.001	-2.0134	-.3988
CN	SM	-1.97817*	.34464	.000	-2.8968	-1.0595
	CL	.18167	.24236	.876	-.4643	.8277
	CVS	-1.02440*	.27462	.003	-1.7564	-.2924
CVS	SM	-.95378	.38958	.082	-1.9922	.0846
	CL	1.20607*	.30287	.001	.3988	2.0134
	CN	1.02440*	.27462	.003	.2924	1.7564

Anexo XVIII. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especie *A. aeneus* en el CL, CN y CVS. Utilizando la ANOVA.

ANOVA

Tukey HSD

Isótopo de N	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	.733	2	.366	.314	.732
Within Groups	41.964	36	1.166		
Total	42.696	38			

Anexo XIX. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especie *P. splendida* en el CL, CN y CVS. Utilizando la ANOVA.

ANOVA

Isótopo de N	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	.027	2	.014	.014	.986
Within Groups	16.524	17	.972		
Total	16.551	19			

Anexo XX. Comparación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especies de peces encontradas por cada cenote teniendo en cuenta las especies muestreadas en cada uno de ellos. Utilizando la ANOVA y post-hoc la prueba de Tukey. Los valores en rojo indican que si hay diferencia significativa.

ANOVA

Isótopo de N	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	554.275	5	110.855	75.437	.000
Within Groups	390.888	266	1.470		
Total	945.163	271			

Multiple Comparisons

Tukey HSD

Cenote	Cenotes	Mean Difference (I-J)	Std. Error	Sig.	95% Confidence Interval	
					Lower Bound	Upper Bound
TR	SM	.70638	.31317	.216	-.1926	1.6054
	CJS	-1.24508*	.41214	.033	-2.4282	-.0620
	CL	3.11520*	.25245	.000	2.3905	3.8399
	CN	3.49471*	.26153	.000	2.7440	4.2454
	CVS	2.71117*	.29007	.000	1.8785	3.5439
SM	TR	-.70638	.31317	.216	-1.6054	.1926
	CJS	-1.95147*	.41609	.000	-3.1459	-.7570
	CL	2.40881*	.25884	.000	1.6658	3.1519
	CN	2.78832*	.26770	.000	2.0198	3.5568
	CVS	2.00478*	.29565	.000	1.1561	2.8535
CJS	TR	1.24508*	.41214	.033	.0620	2.4282
	SM	1.95147*	.41609	.000	.7570	3.1459
	CL	4.36028*	.37254	.000	3.2909	5.4297
	CN	4.73979*	.37875	.000	3.6525	5.8270
	CVS	3.95625*	.39899	.000	2.8109	5.1016
CL	TR	-3.11520*	.25245	.000	-3.8399	-2.3905
	SM	-2.40881*	.25884	.000	-3.1519	-1.6658
	CJS	-4.36028*	.37254	.000	-5.4297	-3.2909
	CN	.37951	.19319	.366	-.1751	.9341
	CVS	-.40403	.23036	.497	-1.0653	.2572
CN	TR	-3.49471*	.26153	.000	-4.2454	-2.7440
	SM	-2.78832*	.26770	.000	-3.5568	-2.0198
	CJS	-4.73979*	.37875	.000	-5.8270	-3.6525
	CL	-.37951	.19319	.366	-.9341	.1751
	CVS	-.78354*	.24027	.016	-1.4733	-.0938
CVS	TR	-2.71117*	.29007	.000	-3.5439	-1.8785
	SM	-2.00478*	.29565	.000	-2.8535	-1.1561

CJS	-3.95625*	.39899	.000	-5.1016	-2.8109
CL	.40403	.23036	.497	-.2572	1.0653
CN	.78354*	.24027	.016	.0938	1.4733

Pruebas de efectos inter-sujetos

Variable dependiente: valor

Origen	Tipo II de suma de cuadrados	gl	Cuadrático promedio	F	Sig.
Modelo corregido	80058,692 ^a	10	8005.869	62.253	.000
Interceptación	805523.252	1	805523.252	6263.681	.000
ndice	80058.692	10	8005.869	62.253	.000
Error	15560.869	121	128.602		
Total	901142.813	132			
Total corregido	95619.561	131			

a. R al cuadrado = ,837 (R al cuadrado ajustada = ,824)

Comparaciones múltiples

Variable dependiente: valor

Dunnnett C

(I) indice		Diferencia de medias (I-J)	Error estándar	Intervalo de confianza al 95%	
				Límite inferior	Límite superior
AaCL	CfTR	-31.241	7.52	-63.11	0.63
	CmCL	9.358	5.46	-28.65	47.36
	CmCN	-6.885	4.50	-26.28	12.51
	CuCL	-54.022	9.92	-145.27	37.23
	CuCN	-38426883714711400	4.47	-57.84	-19.02
	GyCN	25182696378591600	4.16	6.29	44.08
	GySM	21272948398680600	4.15	2.90	39.65
	PsCL	14.414	8.61	-232.72	261.55
	RgSM	-15.718	10.77	-116.43	84.99
	RgTR	-31389043964917200	5.72	-54.53	-8.25
CfTR	AaCL	31.241	7.52	-0.63	63.11
	CmCL	40.599	7.27	-0.38	81.58
	CmCN	24.357	6.58	-2.65	51.36
	CuCL	-22.781	11.02	-113.12	67.56
	CuCN	-7.186	6.56	-34.19	19.82
	GyCN	56423812925794000	6.35	29.82	83.03

	GySM	52514064945883000	6.34	26.25	78.77
	PsCL	45.655	9.86	-179.41	270.72
	RgSM	15.524	11.79	-84.13	115.18
	RgTR	-0.148	7.47	-29.98	29.68
CmCL	AaCL	-9.358	5.46	-47.36	28.65
	CfTR	-40.599	7.27	-81.58	0.38
	CmCN	-16.242	4.07	-52.00	19.51
	CuCL	-63.380	9.73	-162.38	35.62
	CuCN	-47784692094714500	4.04	-83.71	-11.86
	GyCN	15.825	3.69	-21.24	52.89
	GySM	11.915	3.68	-24.64	48.47
	PsCL	5.056	8.39	-255.41	265.52
	RgSM	-25.075	10.60	-132.92	82.77
	RgTR	-40746852344920300.00	5.39	-76.12	-5.38
CmCN	AaCL	6.885	4.50	-12.51	26.28
	CfTR	-24.357	6.58	-51.36	2.65
	CmCL	16.242	4.07	-19.51	52.00
	CuCL	-47.138	9.23	-138.51	44.24
	CuCN	-31542316996132600	2.60	-41.09	-21.99
	GyCN	32067263097170300	2.02	23.80	40.33
	GySM	28157515117259300	2.00	20.99	35.33
	PsCL	21.299	7.80	-243.44	286.04
	RgSM	-8.833	10.14	-109.72	92.05
	RgTR	-24504477246338400	4.42	-40.46	-8.55
CuCL	AaCL	54.022	9.92	-37.23	145.27
	CfTR	22.781	11.02	-67.56	113.12
	CmCL	63.380	9.73	-35.62	162.38
	CmCN	47.138	9.23	-44.24	138.51
	CuCN	15.595	9.21	-75.87	107.06
	GyCN	79.205	9.07	-12.83	171.24
	GySM	75.295	9.06	-16.53	167.12
	PsCL	68.436	11.79	-176.16	313.03
	RgSM	38.305	13.45	-98.54	175.15
	RgTR	22.633	9.88	-67.26	112.53
CuCN	AaCL	38426883714711400	4.47	19.02	57.84
	CfTR	7.186	6.56	-19.82	34.19
	CmCL	47784692094714500	4.04	11.86	83.71
	CmCN	31542316996132600	2.60	21.99	41.09
	CuCL	-15.595	9.21	-107.06	75.87
	GyCN	63609580093303000	1.95	55.34	71.88
	GySM	59699832113392000	1.93	52.56	66.84
	PsCL	52.841	7.79	-212.44	318.12

	RgSM	22.709	10.13	-78.26	123.68
	RgTR	7.038	4.38	-8.90	22.98
GyCN	AaCL	-25182696378591600	4.16	-44.08	-6.29
	CfTR	-56423812925794000	6.35	-83.03	-29.82
	CmCL	-15.825	3.69	-52.89	21.24
	CmCN	-32067263097170300	2.02	-40.33	-23.80
	CuCL	-79.205	9.07	-171.24	12.83
	CuCN	-63,609580093303090*	1.95	-71.88	-55.34
	GySM	-3.910	1.04	-9.41	1.59
	PsCL	-10.769	7.62	-280.96	259.42
	RgSM	-40.900	9.99	-142.39	60.59
	RgTR	-56571740343508800	4.07	-71.76	-41.39
GySM	AaCL	-21272948398680600	4.15	-39.65	-2.90
	CfTR	-52514064945883000	6.34	-78.77	-26.25
	CmCL	-11.915	3.68	-48.47	24.64
	CmCN	-28157515117259300	2.00	-35.33	-20.99
	CuCL	-75.295	9.06	-167.12	16.53
	CuCN	-59699832113392000	1.93	-66.84	-52.56
	GyCN	3.910	1.04	-1.59	9.41
	PsCL	-6.859	7.61	-276.99	263.27
	RgSM	-36.991	9.99	-138.29	64.31
	RgTR	-52661992363597800	4.06	-67.30	-38.02
PsCL	AaCL	-14.414	8.61	-261.55	232.72
	CfTR	-45.655	9.86	-270.72	179.41
	CmCL	-5.056	8.39	-265.52	255.41
	CmCN	-21.299	7.80	-286.04	243.44
	CuCL	-68.436	11.79	-313.03	176.16
	CuCN	-52.841	7.79	-318.12	212.44
	GyCN	10.769	7.62	-259.42	280.96
	GySM	6.859	7.61	-263.27	276.99
	RgSM	-30.132	12.52	-274.88	214.62
	RgTR	-45.803	8.57	-292.24	200.63
RgSM	AaCL	15.718	10.77	-84.99	116.43
	CfTR	-15.524	11.79	-115.18	84.13
	CmCL	25.075	10.60	-82.77	132.92
	CmCN	8.833	10.14	-92.05	109.72
	CuCL	-38.305	13.45	-175.15	98.54
	CuCN	-22.709	10.13	-123.68	78.26
	GyCN	40.900	9.99	-60.59	142.39
	GySM	36.991	9.99	-64.31	138.29
	PsCL	30.132	12.52	-214.62	274.88
	RgTR	-15.671	10.74	-115.14	83.80

RgTR	AaCL	31389043964917200	5.72	8.25	54.53
	CfTR	0.148	7.47	-29.68	29.98
	CmCL	40746852344920300	5.39	5.38	76.12
	CmCN	24504477246338400	4.42	8.55	40.46
	CuCL	-22.633	9.88	-112.53	67.26
	CuCN	-7.038	4.38	-22.98	8.90
	GyCN	56571740343508800	4.07	41.39	71.76
	GySM	52661992363597800	4.06	38.02	67.30
	PsCL	45.803	8.57	-200.63	292.24
	RgSM	15.671	10.74	-83.80	115.14

Se basa en las medias observadas.
El término de error es la media cuadrática(Error) = 128,602.

*. La diferencia de medias es significativa en el nivel .05.