



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN
NICOLÁS DE HIDALGO**



Facultad de Biología

División de Estudios de Posgrado

*“Variaciones en la diversidad y composición de comunidades de
insectos hemimetábolos de sistemas lóticos permanentes e
intermitentes de la microcuenca Xichú, Guanajuato”*

TESIS

Que como requisito para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Área temática: Ecología y Conservación

Presenta:

Biol. Cloe Xóchitl Pérez Valladares

Directora de Tesis:

Yvonne Herrerías Diego

Co-Director:

Raúl Pineda López

Morelia, Michoacán, México. Noviembre del 2012



A todos los que apoyaron directa e indirectamente en la culminación de este trabajo,
principalmente a SUPER Y A DOÑA JULIETA.

AGRADECIMIENTOS

A mi familia por su apoyo incondicional. Por creer siempre en mí, aún con desencuentros. Muchísimas gracias por todo lo que me ofrecen y me enseñan, por aceptarme como soy, por respetar mis decisiones y a la mujer en quien me he convertido, pero muchas más gracias a mis padres por la vida y por la oportunidad de compartirla con ellos y mis hermanas, los quiero con todo mi corazón.

Agradezco a todos los integrantes de la mesa revisora de este trabajo.

A Tsinsuni, por la amistad y el amor perdurables, por el gran cariño que mantenemos y engrandecemos. Por el gran apoyo, el cuidado, el respeto y el amor que me brindas.

A Alejandro mi gran amigo, que estuvo conmigo en los momentos difíciles de este periodo de mi vida y cuyo apoyo nunca me faltó.

A Ulises, por su compartir, aparte de lo obvio, por la bonita amistad que fraguamos. Por el acompañamiento, los consejos, el apoyo y los ratos de ocio.

A todo el barrio, por que siempre me apoyan, me aconsejan y me acompañan; por la amistad tan grande y tan bonita que me ofrecen, especialmente a las mujeres, que estamos aprendiendo juntas a serlo. Las quiero a todas, ustedes saben quienes somos.

A todas las criaturas que me acompañan y que me muestran las miles de formas en las que se puede vivir, enseñándome que cada uno tiene la decisión de pararse en esta vida como quiere y así vivirla.

Gracias a la Universidad Michoacana de San Nicolas de Hidalgo, así como al Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas y a todo el personal que ahí labora, al CONACyT por la beca otorgada y al apoyo del M.C. Gabriel Vázquez Sánchez, director de la reserva de la biosfera “Sierra Gorda de Guanajuato” por su decidido apoyo para el trabajo de campo y los permisos de trabajo, dentro del marco de elaboración del programa de manejo y conservación de la reserva.

Y en fin, a muchísimos más que apoyaron a la realización de este trabajo, pero que por cuestiones de espacio y de la mala memoria que me caracteriza no están aquí:

¡Infinitas gracias!

Por todas mis relaciones.

ÍNDICE

Resumen	4
Abstract	5
Introducción	7
Objetivo General	16
Objetivos Particulares	16
Hipótesis	17
Materiales y métodos	18
Resultados y discusión	30
Conclusiones	82
Bibliografía	85
Anexos	98

RESUMEN: Los insectos acuáticos representan entre el 60-90% de la diversidad y abundancia de las comunidades acuáticas, cumpliendo funciones en el procesamiento de materia orgánica, reciclaje de nutrientes y estableciendo vínculos esenciales en los flujos de energía. En México, las zonas semiáridas del centro del país presentan sistemas fluviales con cauces que experimentan desecación total del lecho en ciclos anuales, de las cuales se carece de información acerca de cómo se integran las comunidades de insectos acuáticos y si éstas presentan diferencias con las comunidades establecidas sobre cauces permanentes. La microcuenca Xichú, es uno de estos sistemas, en donde fueron analizadas las comunidades de insectos hemimetábolos sobre ocho de sus arroyos principales que presentan diferencia en el hidropereodo. Se estudiaron cuatro cauces de condición permanente y cuatro de condición intermitente, colectando ocho submuestras en cada uno, tomando en cuenta las características del sustrato y tratando de representar la mayor cantidad de hábitats presentes. Se cuantificaron 22 familias y 44 géneros de insectos hemimetábolos, con la aportación de 27 nuevos registros de géneros para el estado de Guanajuato, de los órdenes Ephemeroptera (13), Odonata (13) y Plecoptera (1). Los sitios que presentan permanencia de agua a lo largo del año exhibieron mayor riqueza de géneros ($S_g\bar{x}$: 21.5, DE: 5.06, para sitios permanentes; $S_g\bar{x}$: 18, DE:1.82, para sitios intermitentes), presentándose diferencias significativas ($R=0.32$, $p \leq 0.05$) en las composiciones taxonómicas de las comunidades de insectos hemimetábolos establecidas en cauces de diferente condición hidrológica, que se atribuyen a las diferencias en requerimientos ecológicos y rasgos biológicos de los organismos (p.e. distribución, tiempo de desarrollo ninfal y preferencia por cuerpos de agua estables). Los valores de diversidad más altos ($\alpha= 4.027$) se presentaron en los sitios permanentes y mostraron menor dominancia en sus comunidades. Se reportaron valores altos de diversidad beta, con porcentajes de complementariedad entre comunidades de hasta 83% para sitios de diferente condición hidrológica. A pesar de las diferencias en composición taxonómica reportadas, no se presentó un cambio en las proporciones de gremios tróficos entre cauces con diferente hidrología, lo que indica que no existen cambios funcionales entre las comunidades de insectos hemimetábolos establecidas en diferentes condiciones. Los sitios permanentes presentaron una riqueza genérica mayor hacia el final de la temporada de lluvias ($S_g\bar{x}$: 21.5, DE: 5.06), en relación con la temporada seca ($S_g\bar{x}$: 17,

DE: 4.54), en la cual se presentaron pérdidas en la abundancia de organismos de casi el 50%. La elevada proporción de organismos recolectores (\bar{x} : 75% de abundancia en los sitios) indican una alta disponibilidad de materia orgánica particulada fina y denotan la importante función que desempeñan los insectos en su procesamiento en el sistema. El estudio sobre gremios tróficos y la riqueza de géneros es coincidente con la Teoría del Continuo del Río, con los valores de riqueza más altos en cauces de tercer y cuarto orden, así como presentándose un cambio de condiciones heterotróficas en la cabecera de los ríos hacia condiciones autotróficas a partir de cauces de tercer orden.

ABSTRACT: Aquatic insects account for 60-90% of diversity and abundance of biotic communities, playing mayor roles in processing of organic matter, nutrients cycling and essential bonds in energy flux. In México, semiarid zones from the center of the country present fluvial systems with streams which experience complete annual dissection, these systems are lacking information about how the aquatic insects communities are integrated and if these communities present differences with those establish in permanent streams. Xichu's microbasin conform a fluvial net just like the ones describe above, in this system were analyzed hemimetabola insects communities over eight principal streams of the microbasin which experienced differences in its hydroperiod. Four intermittent and four permanent streams were studied, taking eight subsamples in each, contemplating substrate characteristics and trying to represent as many habitat heterogeneity as posible. A total of 22 families and 44 genera of hemimetabola insects were report and 27 new records of genera from Ephemeroptera (13), Odonata (13) and Plecoptera (1) for Guanajuato state. Streams which present water throughout the year show higher richness ($S_g\bar{x}$: 21.5, SD: 5.06 for permanent sites; $S_g\bar{x}$: 18, SD: 1.82, for intermitent sites), with significant differences in the taxonomic composition among communities establish on permanent and intermittent sites ($R=0.32$, $p \leq 0.05$), differences in biological traits and ecological requirements are accounting for this (i.e. distribution patterns, time of ninfal development and preference for more stable conditions). Permanent sites show higher diversity values ($\alpha= 4.027$) and present lower dominance in their communities. Elevated beta diversity values were report for the study zone, with percentages of complementarity among communities as high as 83% for sites on different hydrological condition. Despite the differences in taxonomic

composition, no change in functional traits was found between hemimetabola insect communities establish on different hydrological condition. Permanente sites show higher genera richness at the rainy season ($S_g\bar{x}$:21.5, SD: 5.06), in relation with the dry season ($S_g\bar{x}$: 17,SD: 4.54), which experienced losses of organisms abundances of almost 50%. The high proportion of collector-gatherers organisms (\bar{x} : 75% abundance of sites) indicates a high disponibility of fine particulate organic material in the system and highlight the important role of insects in its processing. The analysis of trophic guilds and genera richness is in agreement with the River Continuum Concept, showing greater richness values on third and fourth order streams, and a change from heterotrophic conditions on the headwaters to autotrophic, observed after third order streams.

INTRODUCCIÓN

México es reconocido como un país megadiverso (Mittermeier-Goettsh, 1997). Con tan sólo el 1.29% de la superficie terrestre, se estima que el territorio nacional alberga entre el 10% y el 12% de la diversidad mundial, ocupando el tercer lugar en el mundo con mayor cantidad de especies (Durand y Neyra, 2010). Esta gran diversidad es atribuida en parte a la ubicación de la República Mexicana en la zona de transición de dos grandes regiones biogeográficas: la Neártica y la Neotropical, así como a la accidentada geografía que despliega, lo que le provee la cualidad de presentar gran cantidad de microclimas sobre gradientes ambientales diversos (Rzedowski, 1981).

En términos de diversidad entomológica, se estima que el país concentra aproximadamente el 2.53% de la diversidad mundial, con cerca de la mitad de las especies estimadas para el país aun sin conocerse (Durand y Neyra, 2010). De acuerdo con Llorente-Bousquets *et al.*, (1996), en cuestiones entomológicas, el país permanece aún poco explorado a pesar de la importancia que reviste este grupo taxonómico en los ciclos de nutrientes de los ecosistemas, particularmente en los sistemas lóticos, donde pueden llegar a representar hasta el 85% de la riqueza total (Pérez-Munguía, 2007) y el 95% de la abundancia (Alonso-EguíaLis, 2007), realizando funciones como desintegración de materia orgánica, procesamiento de detritus, regulación de producción primaria, producción secundaria, depredación, entre otras (Ramírez, 2007), constituyendo así, vínculos fundamentales en el flujo de energía y en el mantenimiento de la funcionalidad del ecosistema (Campbell, 2007).

En México, los estudios sobre insectos comenzaron a finales del siglo XVIII, principalmente se trató de estudios taxonómicos (Llorente-Bousquets *et al.*, 1996), práctica que continua extendida y que constituye bibliografía fundamental en la investigación. Actualmente el interés sobre los recursos entomológicos del país se ha incrementado, sin embargo en relación a estudios de insectos acuáticos, el conocimiento se genera aún en baja proporción. En las últimas décadas se han producido trabajos dirigidos al estudio de insectos acuáticos en relación a la riqueza taxonómica (Delgado-Gallardo *et al.*, 1994; Dinger *et al.*, 2005), diversidad y estructura trófica (Juárez-Flores, 2007), el impacto antropogénico sobre las comunidades (Hurtado *et al.*, 2005; Torres-García, 2010), el efecto de la temporalidad en sistemas salinos (Peralta *et al.*, 2007) y

estudios de tipo biogeográfico (Llorente-Bousquets, 1996; Morrone y Márquez, 2008); no obstante, la mayor proporción de los trabajos son enfocados al estudio de grupos que representan utilidad en el reconocimiento del grado de contaminación de sistemas lóticos y su monitoreo (Weigel *et al.*, 2002; Houle *et al.*, 2005; Pérez-Munguía y Pineda-López 2005; Pérez-Munguía, 2007; Alonso-EguiaLis, 2007), permaneciendo un vacío de información en relación a estudios de tipo ecológico, los cuales aún son generados en muy baja cantidad (Michan y Llorente-Bousquets, 2003). Por otra parte Novelo-Gutiérrez (2007) ha remarcado de manera particular la falta de estudios que impliquen aspectos de conservación y señala la gran cantidad de información generada que permanece sin ser publicada, lo que limita su uso como referencia bibliográfica.

En relación a esto, Llorente-Bousquets *et al.*, (1996) remarcan la falta de esfuerzo en las regiones centrales del país, aun cuando estas zonas pueden presentar una alta diversidad al encontrarse en la región gran heterogeneidad ambiental producto de su historia biogeográfica (Morrone y Márquez, 2006). Hasta la última gran compilación de la artropofauna de la República Mexicana (Llorente-Bousquets *et al.*, 1996), Guanajuato se presenta entre los estados con menor cantidad de especies de insectos reportadas (217), no obstante, los autores señalan que la diversidad real puede estar obscurecida por la falta de estudios taxonómicos en la zona (Llorente-Bousquets *et al.*, 1996). Debido a la alta diversidad biológica que alberga esta zona, recientemente la subprovincia fisiográfica de la Sierra Gorda de Guanajuato, que abarca la parte Noreste del estado se incluyó en los planes de protección nacional en el proyecto de Reserva de la Biósfera Sierra Gorda de Guanajuato (Secretaría de Gobernación, 2007). El proyecto presenta amplia información sobre los grupos faunísticos terrestres más conspicuos, mientras que en relación a los ecosistemas acuáticos dentro de la reserva únicamente se cuenta con información detallada en relación a anfibios.

La zona Norte y Este del estado de Guanajuato se caracteriza como una región semiárida, que presenta amplias variaciones altitudinales que le proveen de una gran diversidad de ambientes (Iracheta, 2005), en esta zona es común encontrar redes de drenaje que abarcan corrientes de agua con flujo permanente a lo largo del año y corrientes intermitentes que presentan una dinámica de desecación total del lecho en época de sequía. Este tipo de sistemas que presentan variaciones en el hidropериodo en

distintos puntos de la red lítica, se encuentran entre los menos explorados a pesar de representar una parte substancial de las descargas de ríos a nivel mundial y ser ecosistemas fluviales bastante comunes (Tooth, 2005; Larned *et al.*, 2010).

En los últimos años, el interés sobre éstos sistemas se ha incrementado debido al riesgo que presentan diversos sistemas perennes de devenir a intermitentes a consecuencia de actividades antrópicas (p.e. extracción de agua) y por efecto del cambio climático, presentando considerables avances en el conocimiento sobre su funcionamiento y ecología a partir de la última década (Véase Larned *et al.*, 2010). Actualmente la mayoría de los estudios se encuentran enfocados a la evaluación de la riqueza taxonómica, presentándose carencias en el conocimiento de las características que presentan las comunidades de insectos (García-Roger *et al.*, 2010), así como de los rasgos biológicos que poseen los organismos que se establecen en estos sistemas (Bonada *et al.*, 2007).

En cauces intermitentes, la dispersión aérea ha probado ser uno de los factores más importantes en la determinación del establecimiento de organismos en comunidades (Larned *et al.*, 2010), siendo la principal forma de colonización de nuevos territorios a través de adultos voladores, que arriban al lugar para ovopositar (Velasco *et al.*, 1993; Hall *et al.*, 2004). Una parte importante de esta función es cumplida por los insectos hemimetábolos, un grupo de insectos que deben su nombre a que presentan metamorfosis incompleta, comprendiendo su ciclo de vida únicamente tres fases: huevo, ninfa y adulto, estando ausente la fase pupal, que es un carácter evolutivo más reciente (Merritt *et al.*, 2008). Este tipo de metamorfosis involucra cambios graduales del estado ninfal al adulto, en donde estas dos fases de vida presentan morfologías semejantes; algunos autores reconocen una subdivisión de este grupo, en donde se denominan organismos paurometábolos a aquellos en los que las fases inmaduras viven en el mismo ambiente que los adultos (p.e. hemípteros) y heterometábolos, a aquellos que presentan fases inmaduras de vida acuática, con adultos aéreos (p.e. plecópteros, odonatos y efemerópteros) o terrestres (Arnaldos *et al.*, 2010). Los órdenes de insectos hemimetábolos estudiados en este trabajo presentan adultos voladores, organismos que se reconocen por representar un papel fundamental en la recolonización de sitios

perturbados y en la colonización de nuevos territorios (Velasco *et al.*, 1993; Hall *et al.*, 2004).

Insectos hemimetábolos de sistemas lóticos

Los órdenes con miembros que presentan su fase juvenil acuática y se incluyen en el grupo de los hemimetábolos son Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera y Hemiptera. Los miembros de estos órdenes forman parte de distintos gremios tróficos que cumplen diversas funciones en los ecosistemas que habitan. De acuerdo a su forma de alimentación, se presentan diferentes grupos: los organismos que aparatos bucales modificados para alimentarse de la película de microorganismos o de algas que proliferan sobre las superficies rocosas del lecho del río, se les denomina raspadores (Smith y Smith, 2001). Estos organismos tienen una función importante en el ecosistema, ya que regulan la productividad primaria; en una primera fase estimulan la productividad de las algas al remover el tejido deteriorado sobre estas, sin embargo, cuando el consumo es mayor la productividad se ve reducida por la remoción de células fotosintéticas (Ramírez, 2007). Distintos géneros del orden Ephemeroptera pertenecen a este gremio alimenticio.

En ausencia de productores primarios mucha de la energía en el sistema se obtiene a través de fuentes externas, como la hojarasca o el material leñoso que entra a los ríos. Este material es atacado por bacterias y hongos, que forman una capa sobre la superficie que es muy nutritiva (Smith y Smith, 2001). Los organismos fragmentadores se alimentan de esta película de bacterias y hongos, ocasionando la fragmentación de materia orgánica de mayor tamaño y dejándola disponible para otros grupos que se alimentan de este subproducto (Smith y Smith, 2001). En los ecosistemas fluviales de montaña la mayoría de los nutrientes provienen de la vegetación ribereña, en donde los insectos fragmentadores presentan una función esencial en el procesamiento y la disposición de materia orgánica para otros gremios alimenticios (Ramírez, 2007).

La materia orgánica particulada fina y gruesa, los restos de organismos acuáticos, así como sus heces, conforman el detritus, recurso alimentario del cual se alimentan los organismos colectores. Estos son separados en dos subgrupos dependiendo de la estrategia que utilizan para obtener el recurso. Los organismos

filtradores toman el alimento de la columna de agua, mientras que los recolectores son organismos que lo obtienen directamente del substrato; a este último grupo pertenecen la mayoría de los miembros de orden Ephemeroptera (Merritt *et al.*, 2008).

Todos los miembros de Odonata son organismos depredadores, encontrándose también dentro de este grupo la mayoría de los plecópteros y hemípteros (Merritt *et al.*, 2008). Estos se alimentan de otros organismos, cumpliendo funciones importantes en la regulación de las poblaciones de las especies-presa (Merritt *et al.*, 2008). Los odonatos son depredadores generalistas (Tennessee, 2003), lo que se ha señalado también para los plecópteros y los hemípteros de la parte Sur de Norteamérica (Voshell, 2002). De acuerdo con Tennessee (2003) el consumo generalista muestra pocas probabilidades de afectar severamente las poblaciones de las especies-presa.

La vida adulta de los órdenes mencionados es corta, para los Ephemeroptera, esta no dura más de un par de días en los organismos más longevos (Brittain y Sartori, 2003), mientras que para Plecoptera y Odonata pueden llegar a vivir por semanas, alcanzando los plecópteros un periodo de vida adulta máximo de 4 semanas y hasta 2 meses para los odonatos (Tennessee, 2003; Merritt *et al.*, 2008). Contrariamente a los tres órdenes anteriores los Hemíptera presentan vidas prolongadas como adultos (Voshell, 2002). Uno de los aspectos importantes de los estadios inmaduros de insectos, es que es en éste periodo en donde estos grupos presentan la mayor abundancia y de manera general concentran el grueso de vida de estos organismos (Brailovsky *et al.*, 1992), lo que implica que la mayoría de las funciones e interacciones ecológicas de estos grupos ocurren en esta fase de vida.

Los insectos hemimetábolos desarrollan sus periodos ninfales en el medio acuático, al llegar a la madurez dejan este medio y se dispersan a través del vuelo, este fenómeno es parte de su ciclo de vida y es esencial para la reproducción y la búsqueda de alimento, de esta manera pueden colonizar sitios relativamente alejados de sus lugares de residencia y actuar como los nuevos colonizadores de sitios perturbados, función que se potencializa en aquellos sitios que carecen de zonas de refugio para los organismos residentes y donde se presenta desecación completa del cauce de manera estacional (Velasco *et al.*, 1993).

La capacidad de dispersión entre los hemimetábolos se presenta de manera diferenciada. Se ha reconocido que la capacidad de dispersión es más limitada en Plecóptera, con algunos de sus organismos presentando alas reducidas e incluso ausentes (Brittain, 1990). Para el orden Ephemeroptera, se reconocen capacidades dispersivas mayores que Plecoptera pero menores que las mostradas en Odonata y Hemiptera, debido a que son organismos frágiles y con lapsos de vida cortos (Brittain y Sartori, 2003). Los odonatos se reconocen por ser fuertes voladores llegando a alcanzar algunos géneros velocidades de hasta 65 km/hr (Merritt *et al.*, 2008) y pudiendo recorrer distancias de cientos de kilómetros (Tennessee, 2003), La mayoría de sus vuelos se producen para satisfacer necesidades inmediatas de alimento, reproducción o para escapar de la depredación (Tennessee, 2003). Vuelos largos se deben a movimientos entre hábitats, que son denominados vuelos migratorios, estos se describen como desplazamientos espaciales que comprenden parte o totalmente a una población que deja un hábitat de donde han emergido. Este comportamiento es una manera de sobrellevar la desecación de algunos hábitats donde habitan. La capacidad de dispersión sobre grandes distancias es limitada en miembros del suborden Zygoptera (Tennessee, 2003). El orden Hemiptera se reconoce por presentar la mayor capacidad de migración de este grupo, esto en parte debido a que presentan periodos de vida adulta más prolongados. Esta capacidad se ha registrado como vuelos migratorios en masa, aunque también se reconoce la dispersión de organismos solitarios. De acuerdo con Stevens *et al.*, (2007), en sistemas áridos estos vuelos se dan como resultado de la desecación de cuerpos de agua que habitan y la búsqueda de hábitats favorables.

Estudios en México

En los últimos años, se han desarrollado estudios de monitoreo con insectos acuáticos en el centro de México (Weigel *et al.*, 2002; Pérez-Munguía y Pineda-López, 2005; Pérez-Munguía, 2007; Pineda-López *et al.*, 2009) debido a la gran utilidad que reflejan sus comunidades para la evaluación de la calidad del agua (Jones y Hernández, 2009). De manera general estos estudios se basan en métricas relacionadas con la composición y estructura de las comunidades acuáticas, siendo los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera de amplio interés debido a que el porcentaje de riqueza genérica de estos en las comunidades acuáticas, es una métrica ampliamente

utilizada (Weigel *et al.*, 2002). En el 2009, la Universidad Autónoma de Querétaro generó un manual de identificación de la biota de arroyos y ríos de las Cuencas Lerma-Chapala y Panuco (Pineda-López *et al.*, 2009), sin embargo en relación a los insectos la resolución taxonómica es manejada a nivel de orden y hasta nivel familia para el caso de Hemiptera, lo que le hace poco informativo para trabajos como este.

McCafferty y Lugo-Ortiz (1996) remarcan la importancia del conocimiento, registro e identificación de ninfas de Ephemeroptera en el país, ya que actualmente los sistemas de agua dulce presentan tasas de transformación aceleradas que ponen en riesgo la diversidad faunística de estos sistemas, por lo que es importante la documentación de estas especies antes de que desaparezcan. Si bien los autores se refieren a este grupo en particular, la necesidad de conocimiento se puede extrapolar a todos los grupos que habitan estos ecosistemas.

En México el orden Ephemeroptera cuenta con 35 familias y 116 especies registradas, 30 de las cuales son endémicas. Para el estado de Guanajuato hasta la fecha no se tiene ninguna especie reportada, aun cuando se espera para el estado una alta diversidad (McCafferty y Lugo-Ortiz, 1996). Para el orden Odonata se conocen 357 especies en 82 géneros, teniendo registro para el estado de Guanajuato únicamente de 6 géneros: *Aeshna* (Aeshnidae), *Argia* (Coenagrionidae), *Archilestes* (Lestidae), *Anisagrion* (Coenagrionidae), *Hetaerina* (Calopterygidae) y *Libellula* (Libellulidae) (González-Soriano y Novelo-Gutiérrez, 1996). Para el orden Plecoptera se tienen registradas 47 especies, en 12 géneros, dentro de 7 familias para México, se desconocen las tasas de endemismo para este grupo y se carece de registros para el estado de Guanajuato (Baumann y Kondratieff; 1996). El orden Hemiptera es considerado un grupo hiperdiverso y en México se tienen descritas 5609 especies, sin información sobre endemismos. Para el estado de Guanajuato se tienen descritos 26 taxones de este grupo (Llorente-Bousquets y Oseguera, 2008).

Los insectos hemimetábolos se han reconocido como típicos habitantes de redes lóxicas de regiones áridas y semiáridas que presentan variaciones en el hidropериодо (Moreno *et al.*, 2010), ya que además de la dispersión presentan rasgos biológicos que los facultan para habitar con efectividad condiciones adversas (Bonada *et al.*, 2007). Recientemente el interés sobre estos sistemas se ha incrementado debido a la gran

cantidad de sistemas fluviales permanentes a nivel global que han devenido en intermitentes, así como el riesgo que presentan muchos otros de modificar su hidrología en los próximos años (Larned *et al.*, 2010). Sin embargo, por no constituir una de las principales fuentes de aprovechamiento hidrológico debido al bajo flujo que con frecuencia presentan, los sistemas lóticos intermitentes han sido ignorados en los planes de manejo y protección en otros países (Larned *et al.*, 2010), mientras que en México la falta de conocimiento de los procesos ecológicos que ocurren en los ríos son una de las principales justificaciones de las agencias gubernamentales para la falta de gestión y legislación que proteja y regule el uso de estos y otros recursos hídricos (Alonso-EguíaLis, 2007).

Cualquier propuesta de protección y conservación de la biodiversidad debe basarse sobre la mayor cantidad de conocimiento posible acerca de los procesos biológicos, ecológicos y biogeográficos que la han modelado (Moreno y Halffter 2000); a pesar de que aún no hay un consenso en los métodos a ser utilizados para evaluar la diversidad de las comunidades ecológicas (Moreno y Rodríguez, 2010; Jurasinski, 2010; Jost, 2007; Crist *et al.*, 2002), parece haber un acuerdo en la importancia de generar información sobre los componentes emergentes de las comunidades, las diversidades α , β y γ (Moreno, 2001); sin embargo la baja disponibilidad de sistemas que se encuentren en condiciones naturales o poco impactadas por la perturbación antrópica limita la posibilidad de realizar trabajos sobre comunidades de insectos que no han sido perturbadas, no obstante, la investigación de las comunidades biológicas en sistemas conservados o poco perturbados como es el caso de la microcuenca Xichú, es imprescindible para el reconocimiento del impacto que producen las alteraciones antropogénicas sobre los procesos y las relaciones ecológicas en los sistemas fluviales.

El estudio en conjunto de la diversidad local (diversidad α) y el recambio de especies (diversidad β) sobre las distintas condiciones espaciales y temporales que se presentan sobre la red de drenaje, son necesarios para lograr una representación completa de los taxa estudiados (Moreno y Halffter, 2000), de igual manera es útil el reconocimiento de las particularidades de las comunidades establecidas sobre las distintas condiciones que se presentan en estos sistemas.

El objetivo de este trabajo es generar información de relevancia ecológica en relación a las diferencias que presentan las comunidades de insectos hemimetábolos en sistemas lóticos con cauces permanentes e intermitentes, así como reconocer la variación de las comunidades en cauces permanentes entre temporadas. También se pretende reflexionar sobre la relación que pueden presentar estas variaciones con algunos de los factores ambientales más evidentes (p.e. variación en el hidroperiodo, altitud). Debido a lo anterior la pregunta de investigación planteada fue ¿Existen diferencias entre las comunidades de insectos hemimetábolos establecidas en sitios permanentes e intermitentes?

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar y comparar la diversidad y composición de las comunidades de insectos hemimetábolos acuáticos en sistemas lóticos intermitentes y permanentes de la microcuenca Xichú, Guanajuato, México.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Determinar la riqueza de géneros de insectos hemimetábolos presentes en la microcuenca Xichú.
- Determinar y comparar la diversidad y composición de la comunidad de insectos hemimetábolos entre condiciones de intermitencia y permanencia de agua en los arroyos, así como entre temporadas en los sitios permanentes.
- Determinar y comparar la variación en gremios tróficos y hábitos de vida en las comunidades de insectos hemimetábolos acuáticos entre las condiciones de intermitencia y permanencia de agua en los arroyos, así como entre temporadas en los sitios permanentes.

HIPÓTESIS

- Debido a que el área de estudio se encuentra ubicada dentro de una región recientemente sujeta a protección por la alta diversidad registrada en otros grupos biológicos y ser una zona que presenta alta heterogeneidad ambiental, se espera encontrar una alta riqueza y diversidad de insectos hemimetábolos en la zona de estudio.
- Los arroyos de condición permanente representan un medio heterogéneo en el cual los cambios en las variables ambientales a lo largo del año son apropiados para albergar un mayor número de especies, mientras que la permanencia de agua en el cauce, permite una mayor estabilidad de las poblaciones, por lo que se espera que sea esta condición la que presente los valores de diversidad y abundancia más altos. La reducción en el cauce que experimentan en temporada de secas estos arroyos, representa un fuerte disturbio que actúa disminuyendo las poblaciones, por lo que se espera encontrar los valores más bajos de abundancia en esta temporada.
- La variación en la disponibilidad de alimento afectará la estructura de los gremios tróficos entre temporadas. Se presentará una diferenciación en los gremios y proporciones en sentido espacial y temporal, en donde los arroyos de menor orden presentarán mayor proporción de gremios relacionados con la fragmentación de materia orgánica gruesa, con un aumento progresivo de organismos que se alimenten de materia orgánica fina o disuelta en los arroyos de mayor orden. El gremio raspador estará mejor representado en sitios de condición permanente, ya que esta condición les garantiza la disponibilidad de alimento durante todo el año, mientras que en los sitios de condición intermitente, estos gremios se encontrarán sub-representados al contar con menor disponibilidad de alimento debido a la desecación anual que presentan estos cauces. Los depredadores ostentarán la mayor riqueza en sitios de condición permanente, puesto que es en esta condición en donde se espera se presente la mayor riqueza taxonómica y la existencia de hábitos especialistas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Zona de estudio

El estado de Guanajuato se ubica en las provincias fisiográficas del Altiplano Mexicano, el Eje Volcánico Transmexicano (Morrone y Márquez, 2008) y la Sierra Madre Oriental (CONANP, 2005), dentro de la Zona Mexicana de Transición (Morrone 2004; 2006). La accidentada fisiografía que presenta la zona le confiere al estado, una gran heterogeneidad ambiental, sumado a esto la compleja historia geológica y ecológica de la región, caracterizan a esta zona con una diversidad biótica excepcional (Halffter *et al.*; 2009), que en el estado se expresa en la gran cantidad de diversidad de plantas reportada (Rzedowski y Rzedowski, 1996; Carranza-González, 2005), así como de mamíferos (Elizalde-Arellano *et al.*, 2010), reptiles y anfibios (Campos-Rodríguez *et al.*, 2009); sin embargo en términos entomológicos el estado permanece en un claro rezago a pesar del potencial de albergar gran diversidad de este grupo (Llorente-Bousquets *et al.*, 1996).

La zona Noreste del estado de Guanajuato se caracteriza por presentar climas de tipo semiseco cálido y semicálido, con tasas de evaporación que exceden a las de precipitación, en donde cerca de la mitad de los cauces que se originan en la Sierra Gorda que integran la cuenca hidrológica del Pánuco (INFDM, 2005), corresponden a arroyos de tipo intermitente que se caracterizan por presentar anualmente una dinámica de desecación total del lecho durante la época de sequía (Iracheta, 2009).

La unidad de estudio es la microcuenca Xichú, ubicada al Noreste del estado de Guanajuato entre los paralelos 21° 9' 18.66'' y 21° 26' 58.07'' de Latitud Norte, y los meridianos 99° 52' 22.50'' y 100° 10' 28.78'' de Longitud Oeste (Figura 1), con una superficie aproximada de 65,701.34 Ha (INEGI, 2010). Se encuentra dentro de la región fisiográfica de la Sierra Madre Oriental, en la subprovincia de la Sierra Gorda, dentro de la Reserva de la Biosfera "Sierra Gorda de Guanajuato" (Rzedowski y Rzedowski, 1996), por lo que los sitios de estudio permanecen poco impactados. El disturbio antrópico se limita a pequeña infraestructura e influjo de contaminantes en las inmediaciones del poblado de Xichú y la desviación de aguas para agricultura de temporal en el poblado de Llanetes (Cuadro 1).

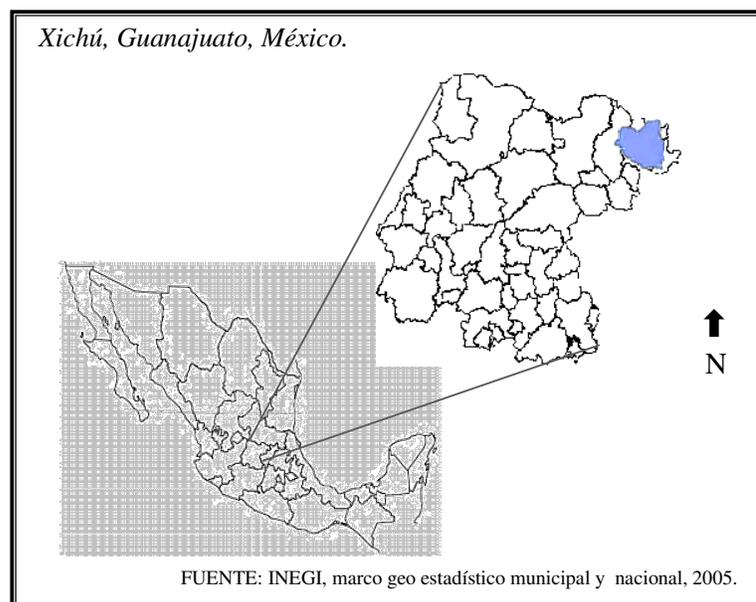


Figura 1. Localización de la zona de estudio. En sombra la microcuenca Xichú ubicada al noreste del estado de Guanajuato.

El área de estudio se ubica en una región semiárida, donde las zonas menos cálidas presentan un clima de tipo templado subhúmedo, con lluvias en verano, pertenecientes al tipo C (w) (Joya Fría). Mientras que la partes más cálidas presentan un clima de tipo BS1h w, que corresponde a semiseco, semicálido con lluvias en verano e invierno fresco, temperatura media anual mayor de 18 °C, con porcentaje de precipitación invernal entre 5-10.2% (en Victoria y Xichú) y BS1h' (h) w (w), que es semiseco cálido, con temperatura media anual mayor de 22 °C, con porcentaje de precipitación invernal menor de 5% (Rzedowski y Rzedowski, 1996), con una precipitación promedio anual estimada en 474 mm (Iracheta, 2009)

La vegetación que se presenta en la microcuenca Xichú incluye mayoritariamente bosque de encino, matorrales xerófilos y bosque tropical caducifolio, aunque también se presentan algunos elementos propios de vegetación de bosque mesófilo de montaña (Carranza, 2005). Existe la presencia de manchones de pastizales, que no conforman una vegetación natural sino al parecer es resultado de la degradación de encinares. Los matorrales xerófilos se encuentran cubriendo la mayor parte del

territorio, estableciéndose sobre las depresiones y las partes inferiores de los valles de los ríos normalmente en altitudes menores a los 1,400 msnm (Rzedowski y Rzedowski, 1996).

La microcuenca Xichú se encuentra en la región hidrológica del Pánuco, en la cuenca del Tamuín que integra la subcuenca del río Sta. María. Debido a la diferencia en el aporte hídrico y el tipo climático de la región, la zona se caracteriza por presentar puntos sobre la red de drenaje que varían en su hidroperiodo, manteniendo arroyos que conservan el flujo de agua a lo largo del año y arroyos que presentan una dinámica de desecación anual en época de sequía, donde más del 50% de las corrientes en la red de drenaje corresponden a arroyos intermitentes naturales de tipo meándrico (Iracheta, 2009).

Los cauces principales se originan en la parte Sureste y Oeste de la microcuenca. Al Oeste se forma el río Xichú en las inmediaciones del rancho Llano Grande, Puerto de Ocote y El Milagro (Iracheta, 2009), con aportes de los arroyos que descienden de las comunidades de La Rosa de Castilla y Santa Rosa, uniéndose aguas abajo de la población de Xichú con el río El Mezquital, este último se forma de los escurrimiento del lado Noroeste, a la altura de la comunidad de Derramaderos, más adelante el arroyo que pasa por la comunidad El Tanque aporta agua a este cauce (INEGI, 2010). Al Sureste de la microcuenca, se encuentra el arroyo Grande, que pasa por la comunidad de Paso de Guillermo, el cual se une mas adelante con el arroyo Los Pablos. Aguas abajo, el Arroyo Grande se une con el río Xichú, esto ocurre solamente durante la temporada de lluvias ya que en época de secas, el agua logra infiltrarse dejando el lecho del río seco (INEGI, 2010). La red fluvial en estudio, conforma arroyos que presentan distinto orden, esto se refiere a un método de clasificación propuesto por Strahler (1957), en el cual los cauces son asignados a distintos niveles de ordenamiento de acuerdo a los tributarios que presentan; de esta manera los cauces que no presentan tributarios son corrientes de primer orden, la unión de dos corrientes de primer orden da como resultado una de segundo orden, la unión de dos corrientes de segundo orden dan una de tercer orden y así, de manera sucesiva.

Elección de los sitios de muestreos

Con la finalidad de comparar las comunidades de insectos en cauces con diferencias en la estacionalidad del agua, se eligieron ocho cauces principales de la microcuenca Xichú, cuatro cauces que presentan agua a lo largo del año, que constituyen la condición de sitios permanentes, y cuatro cauces que presentan una dinámica de desecación anual de manera natural, que constituyen los sitios de condición intermitente (Figura 2).

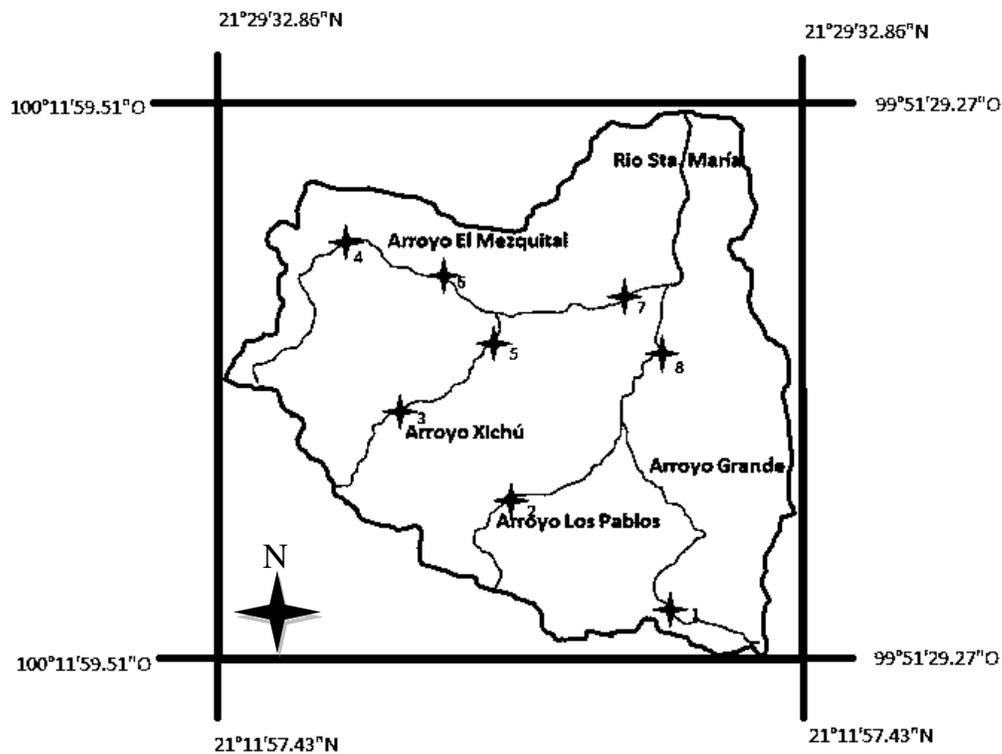


Figura 2. Microcuenca Xichú con la localización de los puntos de muestreo.

Los cauces seleccionados se presentan a diferente altitud (Cuadro 1), siendo los cauces que se ubican en la parte alta de la microcuenca los que presentan la condición permanente de agua y hacia la parte media-baja de la microcuenca, por debajo de los 1300 msnm, se ubican los cauces de condición intermitente.

Cuadro 1. Información de los puntos de muestreo de la microcuenca Xichú. BTC: Bosque tropical caducifolio, MX: Matorral xerófilo, BPE: Bosque de pino-encino. Tipos climáticos: BS1h w: Semiseco calido, BS1h' (h) w (w): semiseco semicálido y Cw: templado subhúmedo.

Sitio	Poblado	Coordenadas	Altitud (msnm)	Orden	Clima	Vegetación	Condición
1	Paso de Guillermo	21°13'36.5"N 99°55'6.8"O	1331	3er.	BS1h w	BTC	Permanente
2	Los Pablos	21°14'35.8"N 100° 1'32.3"O	1525	4to.	BS1h w	BTC y MX	Permanente
3	Llano Grande	21°16'4.3"N 100° 3'50.9"O	1640	3er.	BS1h w	BTC	Permanente
4	Joya Fría	21°23'13.9"N 100° 8'31.0" O	2440	1ro.	C (w)	BPE	Permanente
5	Xichú	21°18'9.7"N 100° 3'23.2"O	1286	5to.	BS1h w	BTC.	Intermitente
6	Organitos	21°21'56.9"N 100° 3'48.9"O	1150	5to	BS1h w	BTC	Intermitente
7	Llanetes	21°20'59.4"N 99°57'56.9"O	926	6to.	BS1h' (h) w (w)	MX y BTC	Intermitente
8	Guamúchil	21°19'40.5"N 99°56'41.7"O	924	5to.	BS1h' (h) w (w)	MX y BTC	Intermitente

Colecta de organismos

Se realizó el muestreo en dos etapas, la primera durante el mes de noviembre del 2010, después de la temporada de máxima precipitación, periodo en el cual los cauces intermitentes presentan agua y al cual para fines prácticos nos referiremos en la sección de resultados como temporada de lluvias. Durante esta temporada se muestrearon los 8 cauces principales de la microcuenca mencionados; la segunda etapa se llevó a cabo en el mes de mayo del 2011, durante la época de máximo estío. Este muestreo se llevó a

cabo únicamente sobre los cauces de condición permanente del primer muestreo, debido a que en esta época los sitios de condición intermitente se encontraban completamente secos, en la sección de resultados nos referiremos a este muestreo como temporada de secas.

Para determinar los puntos de colecta en cada cauce se ubicaron dos tipos de hábitats: estanques y rápidos, dentro de los cuales se identificaron diferentes microhábitats basados en las características del sustrato (i.e. algas, arenas, guijarros, rocas, entre otros). El muestreo fue dirigido con la intención de representar la mayor cantidad de heterogeneidad ambiental y diversidad taxonómica en el sitio (Rosenberg *et al.*, 2001). En cada uno de los sitios se tomó una muestra compuesta de ocho submuestras en donde estuvieran representados la mayoría de hábitats encontrados. Cada una de las submuestras fue colectada utilizando una red tipo “D” de 30cm de ancho y 300 μ de luz de malla (Pérez-Munguía y Pineda-López, 2005). Las muestras tomadas se conservaron en campo en una solución de alcohol etílico a una concentración del 70%.

Trabajo de Laboratorio

Una vez en el laboratorio los organismos en estado ninfal de los órdenes Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera y Hemiptera fueron separados de la materia orgánica y fauna acompañante, después fueron fijados en alcohol etílico a una concentración de 80% para ser preservados y se conservan en el laboratorio de Monitoreo de la Biodiversidad de la Universidad Autónoma de Querétaro. Los individuos fueron cuantificados e identificados hasta el nivel de género con un microscopio estereoscópico marca Leica Z utilizando las claves taxonómicas de Merritt *et al.*, (2008).

Determinación de la riqueza de insectos hemimetábolos para la microcuenca Xichú y para los sitios estudiados.

Se calcularon los valores de riqueza al nivel taxonómico de género (Sg) para la zona de estudio y para cada sitio, así como las curvas de acumulación de especies para cada sitio, las cuales fueron contrastadas con el estimador de riqueza Chao2, que es un método no paramétrico para datos de incidencia, el cual está basado en el número de

taxa que ocurren únicamente en una y dos muestras (*uniques* y *doubles*) (Magurran, 2004). Estos análisis fueron realizados con el programa EstimateS versión 8.2 (Colwell, 2009), con la finalidad de evaluar el esfuerzo de muestreo y su efectividad en la representación de la riqueza esperada de los sitios.

Como la riqueza que se logra representar en un muestreo es altamente dependiente del tamaño de muestra, se obtuvo la curva de rarefacción con los datos obtenidos del programa EstimateS (Colwell, 2009), para comparar los valores de S_g para los sitios, este análisis permite visualizar si las diferencias en S_g se encuentran influenciadas por el número de individuos registrados, tomando como referencia el menor número de individuos registrado para cualesquiera de los sitios, mientras que el comportamiento de los intervalos de confianza nos permite identificar si existen diferencias significativas entre las riquezas presentadas en los sitios (Payton *et al.*, 2003).

Determinación de la diversidad de las comunidades de insectos hemimetábolos en cauces permanentes e intermitentes de la microcuenca Xichú.

Diversidad alfa

Se calcularon los valores de diversidad alfa para cada comunidad muestreada a través del índice de diversidad de Shannon-Wiener, el cual mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una muestra (Moreno, 2001) cuya fórmula es:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

Donde p_i es la abundancia proporcional de la especie i .

Este método está altamente influenciado por el tamaño de muestra y asume que los individuos han sido elegidos aleatoriamente en una muestra de dimensión infinita y que todas las especies se incluyen en el análisis, cuestión rara vez lograda por lo que muchos autores desestiman su uso (Magurran, 2004; Segnini, 1995; Martínez-Cruz *et al.*, 2009), sin embargo es uno de los índices más utilizados para medir la diversidad

entomológica (Segnini, 1995) y se incluye en el trabajo para en su caso, permitir la comparación con otros estudios.

Se obtuvieron los valores de dominancia a través del índice de Simpson (Moreno, 2001), el cual indica la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra sean de la misma especie, cuyo valor es calculado con la formula:

$$D = \sum p_i^2$$

En donde p_i es la abundancia proporcional de la especie i .

Los valores de diversidad de Shannon-Wiener fueron divididos por el logaritmo del número total de taxa, que da una medida de la equitatividad (E), en la que están divididas las abundancias de los organismos entre los taxa registrados (Hammer, 1999). Estos análisis fueron realizados utilizando el programa PAST versión 1.74 (Hammer *et al.*, 2001).

De manera conjunta se calculó el índice alfa de la serie logarítmica (Martínez-Cruz *et al.*, 2009), por ser un índice que ha demostrado ser robusto en medidas de diversidad debido a que es poco afectado por el tamaño de muestra, llegando a ser completamente independiente de esta variable cuando el tamaño de la muestra es superior a los 1,000 individuos (Magurran, 2004). Este índice se calculó utilizando el programa BiodiversityPro versión 2.0 (McAleece, 1997) con base en la formula:

$$\alpha = N (1-x)/x$$

En donde N es el número total de individuos en el sitio de muestreo y x es una variable de ajuste calculada por aproximación: $S/N = [(1-x/x) [-\ln (1-x)]]$ (Martínez-Cruz *et al.*, 2009).

Comparación entre comunidades de insectos hemimetábolos en cauces permanentes e intermitentes de la microcuenca Xichú.

Diversidad beta

La diversidad beta es una medida de variabilidad taxonómica, que mide el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies (u otro nivel taxonómico) que se presenta entre distintas localidades en un paisaje (Moreno, 2001). Una manera de calcular este valor es a través de índices de complementariedad (Colwell y Coddington, 1998), los cuales son una medida de disimilitud obtenida al comparar dos muestras que refleja el grado en que un par de comunidades se complementan en medida de la distinción de sus integrantes. Los autores lo recomiendan porque concibe a la diversidad como parte de un todo, integrado por la adición de sus múltiples elementos. Este índice se calcula obteniendo primeramente la riqueza total para ambos sitios:

$$S_{AB} = a + b - c$$

En donde a es el número de especies del sitio A, b es el número de especies del sitio B y c es el número de especies en común entre los dos sitios. Después se obtiene el número de especies únicas para cada uno de los sitios:

$$U_{AB} = a + b - 2c$$

A partir de estos valores se calcula la complementariedad de los sitios A y B como:

$$C_{AB} = S_{AB} / U_{AB}$$

El valor del índice complementariedad varía desde cero, cuando ambos sitios son idénticos en composición de especies, hasta uno, cuando las especies de ambos sitios son completamente distintas y puede ser expresado en valores porcentuales (Moreno, 2001).

Adicionalmente se efectuó un análisis comparativo de la similitud (ANOSIM), para conocer si se presentaban diferencias estadísticamente significativas entre las composiciones de las comunidades de insectos hemimetábolos analizadas, con la intención de conocer si se presentaban diferencias en los géneros que se establecen en las comunidades sometidas a distintas condiciones de hidroperiodo, y si las comunidades de sitios permanentes presentaban un reemplazo de géneros entre temporadas. Este análisis opera analizando las similitudes entre dos grupos de muestras

y se puede elegir entre distintas medidas de similitud. El Análisis se realizó en el programa PAST versión 1.74 (Hammer *et al.*, 2001), utilizando el índice de Jaccard, el cual es un índice de similitud que toma en cuenta el número de especies compartidas entre dos sitios, cuya formula es:

$$I_J = c / a+b-c$$

En donde *a*, es el número de especies presentes en el sitio A, *b* es el número de especies presentes en el sitio B y *c* el número de especies presentes en ambos sitios.

Adicionalmente se evaluó si existían diferencias significativas en la estructura de las comunidades establecidas en cauces de distintas condición hidrológica, así como entre temporadas para los sitios de condición permanente. Esto se hizo con el análisis comparativo de similitud mencionado anteriormente, pero utilizando como medida el índice de Bray-Curtis, el cual se basa en las abundancias de las especies compartidas y cuya formula es:

$$I = 2pN/aN+bN$$

En donde:

aN y *bN*, es el número total de individuos en el sitio A y B respectivamente y *pN* es la sumatoria de la abundancia más baja de cada una de las especies compartidas entre ambos sitios.

Agrupamientos

Con la finalidad de representar gráficamente las similitudes entre las comunidades analizadas se utilizó un método de agrupamiento con el algoritmo UPGMA (*Unweighted paired-group average*, promedios no ponderados en español), en el cual los grupos se forman con base en la distancia promedio entre todos los miembros de los pares de grupos. El análisis se realizó en el programa PAST versión 1.74

(Hammer *et al.*, 2001) que permite utilizar diferentes medidas de similitud para realizar los agrupamientos, en este caso se utilizó el índice de Bray-Curtis para agrupar a los sitios con base en las abundancias de los géneros compartidos.

Análisis de Correspondencia sin tendencia (Detrended Correspondence Analysis)

Se realizó un análisis de correspondencia en el que las muestras (sitios) y las especies (géneros en este caso) se encuentran representados por puntos en el diagrama de ordenación. En este análisis, el espacio de ordenación está determinado por las abundancias de los géneros, en donde los puntos de las muestras se encuentran en el centro de gravitación (*sensu* Cajo *et al.*, 1988) de las especies que ocurren en esa muestra, en este sentido las abundancias o probabilidad de ocurrencia de una especie en una muestra, tiende a decrecer conforme se incrementa la distancia entre ellas. Este análisis se efectuó en el programa PAST versión 1.74 (Hammer *et al.*, 2001).

Determinación y comparación de gremios y hábitos de vida en las comunidades de insectos hemimetábolos en cauces permanentes e intermitentes de la microcuenca Xichú.

Se consultó bibliografía especializada (Merritt *et al.*, 2008) para obtener información de los gremios tróficos y hábitos de vida a los que pertenecen los géneros de insectos hemimetábolos encontrados en la zona de estudio.

Análisis de varianza factorial

Éste método estadístico permite determinar el efecto individual y la interacción de dos o más variables independientes (factores) sobre una variable de respuesta. Se probó la influencia que presentaban las variables de condición (para sitios permanentes e intermitentes) y temporada (para sitios permanentes), así como la interacción de estas con los gremios tróficos y hábitos de vida, sobre las variables de respuesta (abundancia y riqueza por separado), para evaluar si existía un efecto de estas variables que presentara diferencia con significancia estadística entre las comunidades.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Inventario taxonómico de géneros de insectos hemimetábolos registrados en la microcuenca Xichú

Se colectaron 32,701 individuos correspondientes a 22 familias y 44 géneros de insectos hemimetábolos (Cuadro 2), de los cuales 13,887 se registraron en sitios intermitentes y 12,426 en sitios permanentes en época de lluvias, mientras que para la época seca en sitios permanentes se registraron 6,388 individuos. Con esta información se hizo la lista taxonómica comentada con información de gremios tróficos, hábitos de vida y valores de tolerancia conocidos para los géneros registrados (Ver anexo 1).

Cuadro 2. Relación de abundancias, familias y géneros para cada orden de insectos hemimetábolos acuáticos reportados para la microcuenca Xichú. Entre paréntesis el número de nuevos registros de géneros reportados para el estado de Guanajuato. * Para el orden Hemiptera no se cuenta con esta información.

	Individuos	Familias	Géneros
Ephemeroptera	30,299	5	13 (13)
Odonata	838	7	18 (13)
Plecoptera	4	1	1 (1)
Hemiptera	1,560	9	12 *
Total	32,701	22	44 (27)

En términos de entomofauna acuática la zona ha permanecido poco explorada; no obstante ha sido reconocido el potencial que presenta de albergar una alta diversidad de insectos, argumento que encuentra respaldo con la riqueza genérica encontrada para los órdenes estudiados en el presente trabajo, al ser comparada con la reportada en otros estudios (Cuadro 3), en donde se observa que la riqueza de géneros de insectos hemimetábolos en la microcuenca Xichú, supera en distintos grados a la registrada en otros estudios para la zona centro del país y semiáridas similares, aun cuando para algunos casos la unidad de estudio es mayor.

Cuadro 3. Riqueza de géneros de insectos hemimetábolos en distintos estudios. * Metztlán, Hidalgo, Juárez (2007). ** La Ciudadela, Benito Juárez, Nuevo León, Delgado-Gallardo et al., (1994).

Sitio	Unidad de estudio	Ephemeroptera	Plecoptera	Odonata	Hemiptera	Total
Xichú	Microcuenca	12	1	18	13	44
Metztlán*	Cuenca	10	0	6	5	21
La Ciudadela**	Arroyo	2	0	3	5	10

El orden Ephemeroptera registró 13 géneros dentro de cinco familias, siendo el orden dominante con el 92.7% de la abundancia. La indiscutible dominancia de Ephemeroptera puede tener explicación en múltiples factores: los miembros de este orden presentan rasgos biológicos que los facultan para tolerar grandes variaciones en el hidropereodo, como son multivoltinismo, rápido desarrollo, tamaño pequeño, fases de resistencia y dispersión aérea (Mellado-Díaz *et al.*, 2008; Moreno *et al.*, 2010), reconociéndose esta última adaptación como uno de los principales determinantes de la composición de las comunidades en sistemas temporales (Larned *et al.*, 2010). Particularmente las familias Baetidae, Heptageniidae, Leptohyphidae y Caenidae se han reconocido por presentar una alta capacidad de adaptación a condiciones adversas, como son bajas concentraciones de oxígeno, altas temperaturas y ambientes con presencia de partículas finas (Voshell 2002), características comunes de sistemas lóticos de regiones semiáridas. Estas familias registraron las mayores abundancias en la zona de estudio.

La familia Baetidae se registró como la más dominante con el 68% de la abundancia total, ésta se ha reconocido por contener géneros que presentan la particularidad de cambiar de ciclos univoltinos a multivoltinos en estrecha relación con el clima, así como a la presencia de ovoviviparidad, es decir el mantenimiento de los huevos hasta su eclosión y la liberación de crías vivas (Brittain y Sartori, 2003), evitando de esta manera la pérdida de descendencia por depredación de huevos.

En algunos efemerópteros se ha identificado la capacidad de reproducirse por partenogénesis, como un evento facultativo que se inicia una vez que ha pasado el corto

tiempo de apareamiento y fertilización, o cuando existe baja proporción de machos en la población, teniendo de esta manera las hembras mayores probabilidades de lograr la reproducción y contribuir con descendencia en la próxima generación (Tjonneland, 1970; Funk *et al.*, 2010). Esta facultad se ha identificado como un factor que confiere resiliencia a las poblaciones de organismos que se establecen en sistemas temporales, al proveer un gran número de descendientes (Mellado-Díaz *et al.*, 2008).

El fenómeno de partenogénesis se ha estudiado principalmente en la familia Baetidae, sin embargo se cree que puede ocurrir en la mayoría de los Ephemeroptera (Funk *et al.*, 2010). Este tipo de reproducción se ha encontrado para algunas especies del género *Baetis* (Elliot y Humpesh, 1980), el cual se presentó como el más abundante en la zona de estudio, sumando el 42% de la abundancia total. *Baetis* también se ha reconocido por presentar una conducta única a éste género en la depositación de huevos, al entrar al agua y depositar los huevos en el sustrato, comúnmente debajo de rocas donde permanecen mejor protegidos de la depredación, a diferencia de la mayoría de los Ephemeroptera que liberan los huevos en la superficie del agua (Elliot y Humpesh, 1980; Voshell, 2002), lo que promueve que en condiciones adecuadas de temperatura el éxito en la eclosión de huevos de este género alcance hasta el 90% (Brittain, 1990). Para el orden Ephemeroptera el intervalo conocido de producción de huevos va desde 100-12,000, siendo el número común alrededor de 5,000 por hembra (Brittain, 1990).

La serie de rasgos biológicos anteriormente mencionados parecen ser la razón de la presencia tan exitosa de efemerópteros en el sistema, así como la baja proporción de taxa que los depredan, odonatos, plecópteros (Cuadro 2) y peces principalmente, de acuerdo con Voshell (2003) y Merrit *et al.* (2008). Los peces únicamente se visualizaron en dos de los cauces estudiados, probablemente debido a la condición semiárida de la zona, que genera condiciones adversas para sus poblaciones; en los proceso de desecación de los cauces, el aumento de la temperatura y la disminución en la concentración de oxígeno provocan rápidamente la muerte de peces (Boulton, 2003); dichas condiciones, pueden estar limitando el establecimiento de peces en algunos de los cauces analizados, corroborado por la ausencia de peces registrada en el plan de manejo de la subcuenca Sta. María.

Ephemeroptera se ha reportado como el orden dominante en las comunidades de macroinvertebrados investigadas en la cuenca del río Metztitlán en el estado de Hidalgo, compartiendo las abundancias más altas con Coleoptera y Diptera. La zona de estudio presenta un clima semiseco como el de éste estudio, pero la hidrología es distinta (Juárez-Flores, 2007). Es importante señalar que en otros estudios en sistemas lóticos similares, Diptera se ha encontrado como el orden dominante (Feminella, 1996; Hurtado *et al.*, 2005; Ligeiro *et al.*, 2010; García-Roger *et al.*, 2011), mientras en otros se encuentra compartiendo las máximas abundancias con los órdenes Coleoptera, Ephemeroptera y/o Trichoptera (Davies, 1980; Moreno *et al.*, 2010; Piñón-Flores, 2012). Los órdenes mencionados anteriormente no fueron cuantificados para este estudio, de haber sido así, probablemente se encontraría similitud en la distribución de las abundancias con los trabajos mencionados.

El orden Hemiptera fue el segundo mejor representado contribuyendo con el 4.8% de la abundancia total, registrando nueve familias y 13 géneros. La mayoría de los hemípteros son patinadores, nadadores y trepadores, habitantes de estanques y sitios con baja velocidad de corriente (Merritt *et al.*, 2008) y al igual que Ephemeroptera, este orden presenta rasgos biológicos que le permiten habitar con éxito ambientes tan dinámicos como los arroyos intermitentes, presentando fases de resistencia y rápido desarrollo (Moreno *et al.*, 2010), la presencia de un sistema respiratorio abierto que les permite tomar el oxígeno directamente de la atmósfera, así como la presencia de conductas y adaptaciones anatómicas que les permiten la obtención de oxígeno atmosférico debajo de agua (Merritt *et al.*, 2008), lo que representa una ventaja en sistemas en donde las altas temperaturas y altas tasas de evaporación ocasionan baja disposición de oxígeno disuelto en el agua para el intercambio de gases. Se ha reportado que en arroyos intermitentes se beneficia la presencia de organismos con sistemas respiratorios abiertos (Bonada *et al.*; 2007) mientras que Moreno *et al.*, (2010) señalan a los hemípteros como habitantes típicos de cuerpos de agua temporales.

No obstante las bajas proporciones de Odonata, fue el orden que ostentó la mayor riqueza con un total de siete familias y 18 géneros, conformando el 2.6% de la abundancia total, en concordancia con lo reportado en otros trabajos en los que este orden mantiene abundancias bajas (Ramírez *et al.*, 1998; Juárez-Flores, 2007; Piñón-

Flores, 2012), sin embargo en términos de riqueza la zona de estudio presentó mayor número de géneros y/o familias que estos estudios. Odonata se reconoce por que la mayoría de sus miembros exhiben preferencia por cuerpos de agua permanentes (Merritt *et al.*, 2008) ya que estas zonas les proveen de condiciones ambientales más estables para completar su ciclo de vida (Moreno *et al.*, 2010). En el sistema bajo estudio, los cauces mantienen una dinámica hidrológica que ocasiona que en la parte alta de la microcuenca, donde se localizan los sitios que presentan agua a lo largo del año sufren reducciones considerables del cauce, mientras que en la parte baja los arroyos experimentan pérdida total del agua, representando hábitats menos adecuados para el establecimiento de miembros de este orden.

El orden Plecoptera sumó el 0.01% de la abundancia, registrándose únicamente 4 individuos del género *Anacroneuria*. Este orden se reconoce por tener miembros con baja capacidad de dispersión y alta afinidad por ambientes fríos y aguas bien oxigenadas (Brittain, 1990; Merritt *et al.*, 2008), estos rasgos biológicos pueden ser la razón por la que este género presentó un registro tan restringido, ya que por ser semiárida, la zona de estudio presenta altas tasas de evaporación, lo que ocasiona que la disponibilidad de oxígeno disuelto se reduzca debido a las altas temperaturas (Boulton, 2003).

De las 22 familias reportadas el 59% se encuentran representadas únicamente por un género (Leptophlebiidae, Caenidae, Leptoxyphidae, Lestidae, Cordulegastridae, Calopterygidae, Perlidae, Hebridae, Notonectidae, Nepidae, Naucoridae, Saldidae y Belostomatidae). Las familias que presentaron mayor riqueza de géneros corresponden a Libellulidae (Odonata) y Baetidae (Ephemeroptera) con 7 géneros cada una, siendo esta última la más abundante con el 68% de los individuos, seguida de Leptoxyphidae con el 16%, también del orden Ephemeroptera. El resto de las familias presentaron abundancias relativas por debajo del 10% (Figura 3).

Se presentan los primeros registros de Ephemeroptera para el estado, que incluyen 13 géneros: *Apobaetis*, *Baetis*, *Baetodes*, *Caenis*, *Callibaetis*, *Camelobaetis*, *Cloeon*, *Cloeodes*, *Thraulodes*, *Epeorus*, *Leucrocuta*, *Plauditus* y *Vacupernius*. Para el orden Plecoptera el género *Anacroneuria* corresponde al primer registro de este grupo para el estado, así como 13 nuevos registros de Odonata de los géneros: *Anax*, *Boyeria*,

Brechmorhoga, *Cordulegaster*, *Dythemis*, *Erpetogomphus*, *Erythemis*, *Paltothemis*, *Perithemis*, *Progomphus*, *Pseudoleon*, *Ophiogomphus* y *Zonagrion*.

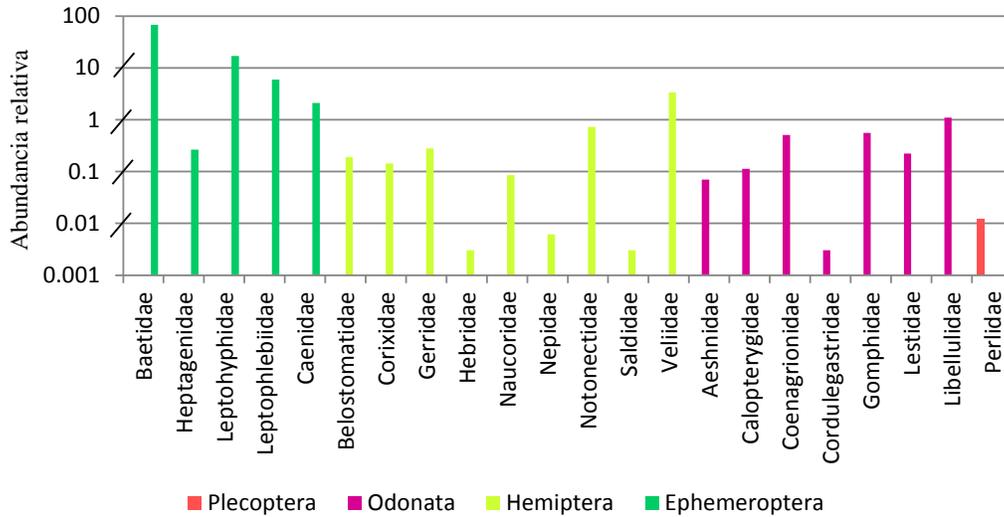


Figura 3. Abundancia relativa de individuos por familia de insectos acuáticos hemimetábolos reportada para la microcuena Xichú. En la parte inferior se muestran los órdenes a los que pertenecen las familias. Nótese la escala log 10 del eje Y, y la ruptura del eje.

El número de registros nuevos (Cuadro 2) para la zona de estudio se debe al marcado rezago en la generación de listados taxonómicos en esta zona del país (Llorente-Bousquets *et al.*, 1996) o debido a que mucha de la información generada permanece sin publicarse (Novelo-Gutiérrez, 2007), por lo que es difícil asumir que en otros estudios no se hayan encontrado lo que en este estudio se reportan como nuevos registros. Se determinó el género *Leucrocuta* (Ephemeroptera), que de acuerdo con la base de datos de Mayfly Central (2012) no se encuentra registrado para la República Mexicana, aunque esto puede ser una cuestión de sinonimia y no un nuevo registro real para México (Flowers, comentario personal¹).

Los géneros *Baetis* (Ephemeroptera) y *Microvelia* (Hemiptera) estuvieron presentes en todos los sitios en ambas condiciones y temporadas, junto a estos, los géneros *Thraulodes* (Ephemeroptera) y *Argia* (Odonata) estuvieron presentes en todos

¹PhD. Robert W. Flowers. Especialista en Ephemeroptera. Florida A&M University rflowers7@earthlink.net

los sitios de condición permanente e intermitente en época de lluvias, mientras que para las temporadas de lluvias y secas *Notonecta* (Hemiptera) se presentó en todos los sitios permanentes.

Los géneros *Lipogomphus* (Hemiptera), *Pseudoleon*, *Cordulegaster*, *Erpetogomphus* y *Aeshna* (Odonata) se presentaron únicamente en los muestreos realizados en época de secas en sitios permanentes, mientras que los géneros *Progomphus* (Odonata) y *Pentacora* (Hemiptera) se presentaron únicamente en sitios de condición intermitente; los géneros *Cloeon* (Ephemeroptera), *Anax*, *Dythemis*, *Zonagrion* (Odonata) y *Anacroneuria* (Plecoptera) se registraron únicamente en los sitios permanentes en época de lluvias. Los odonatos *Brechmorhoga* y *Libellula* sólo se presentaron en época de lluvias tanto en sitios de condición intermitente como permanente, mientras que el género *Erythemis* (Odonata) se presentó en sitios de condición permanente en época de secas y en sitios de condición intermitente.

El 25% de los géneros registrados fueron únicos a un sitio: *Cloeon* (Ephemeroptera), *Aquarius*, *Lipogomphus*, *Pentacora* (Hemiptera), *Anax*, *Zonagrion*, *Cordulegaster*, *Erpetogomphus*, *Progomphus*, *Dythemis* (Odonata) y *Anacroneuria* (Plecoptera). Con excepción de *Cloeon*, *Aquarius*, *Anax* y *Anacroneuria*, el resto de los géneros fueron representados únicamente por un individuo, lo que podría indicar que sus poblaciones son pequeñas y por lo tanto difíciles de registrar, por lo que no puede descartarse la posibilidad de que se encuentren formando parte de la comunidad de otros sitios donde no fueron registrados, particularmente puede ser el caso para los géneros que se registraron únicamente en sitios de condición intermitente (*Progomphus* y *Pentacora*), ya que es muy factible que los arroyos permanentes de la microcuenca se encuentren funcionando como fuentes de especies de los arroyos intermitentes (García-Roger *et al.*, 2011).

Comparación de comunidades de insectos hemimetábolos entre arroyos permanentes e intermitentes

Riqueza y diversidad alfa

El esfuerzo de muestreo fue evaluado obteniendo un porcentaje de la riqueza representada en relación a la riqueza observada y a la estimada por el método de Chao2

(Cuadro 4); en todos los casos se obtuvo una representación mayor al 65%, con las mejores representaciones mostrando valores mayores al 90%. El sitio con el porcentaje más bajo de representación fue el sitio 1 (68%), lo que nos indica que de haberse realizado más muestreos, este sitio sumaría mayor riqueza genérica que el sitio 3 (Ver Cuadro 5), el cual presentó el valor más alto, pero en cuyo caso la representación se encuentra en el 93%.

Cuadro 4. Valores de riqueza observada, riqueza estimada con el método de Chao2 y porcentaje de riqueza representada con el esfuerzo de muestreo realizado. Los números subrayados indican los sitios intermitentes.

SITIO	Sobs	Chao 2	S representada
<u>1</u>	25	37.03	68%
2	20	28.75	70%
<u>3</u>	26	27.88	93%
4	15	18.28	82%
<u>5</u>	16	19.28	83%
<u>6</u>	19	21.63	88%
<u>7</u>	17	17.29	98%
<u>8</u>	20	21.75	92%

La curva de rarefacción muestra diferencias significativas en las riquezas mostradas entre los sitios 7 y 1, mientras que el resto de los sitios no presentan sobrelape de sus intervalos de confianza, por lo que no se presentan riquezas significativamente distintas entre las condiciones hidrológicas estudiadas. Al comparar las riquezas registradas en los sitios sobre el valor mínimo de individuos registrado, se aprecian diferencias numéricas en los valores de riqueza que pueden ser atribuidos a las características particulares de los sitios y no a un efecto del muestreo (Figura 4).

La riqueza a nivel genérico de los sitios varió entre 15 y 26 géneros (\bar{x} : 19.75, DE: 3.99) (Cuadro 5), presentándose los valores más altos de riqueza en los sitios permanentes, con excepción del sitio 4 que mostró la menor riqueza. Este sitio se encuentra ubicado a la mayor altitud, exhibiendo características ambientales muy diferentes al resto de los sitios (Ver cuadro 1) y es un arroyo de primer orden, lo que es congruente con lo encontrado en otros estudios en donde las cabeceras de los ríos

presentan menor riqueza taxonómica (Clarke *et al*; 2008), debido a que se limita el número de especies que se establecen, al presentar condiciones ambientales poco heterogéneas e intervalos de temperatura menores en relación con arroyos de mayor orden (Concepto del Continuo del Río (CCR), Vannote *et al*; 1980).

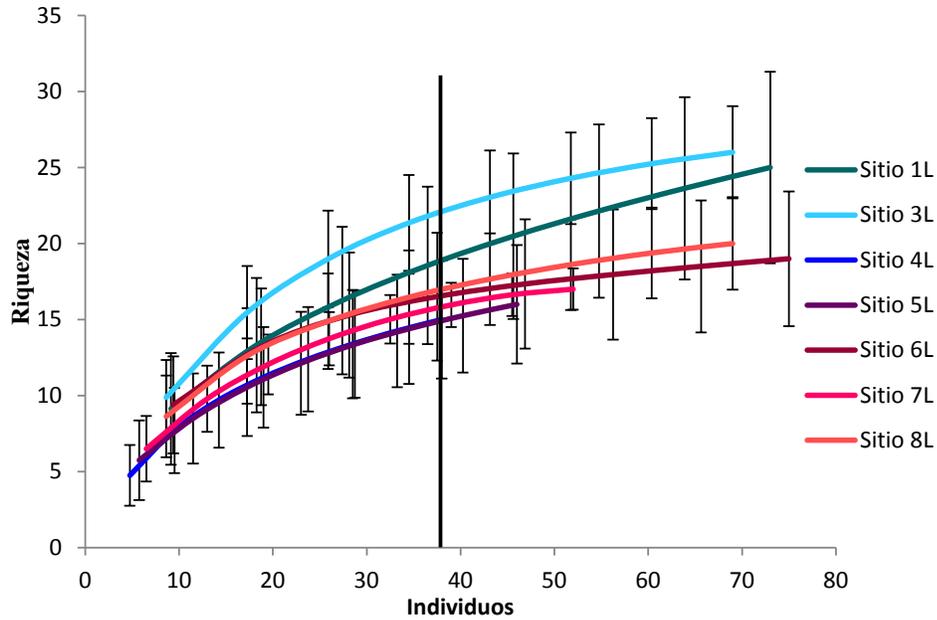


Figura. 4. Curva de rarefacción con intervalos de confianza para sitios permanentes e intermitentes de la microcuenca Xichú.

Los valores de abundancia presentaron un amplio intervalo de variación ($i= 599-8,136$ individuos; $\bar{x}: 3289$, DE: 2718.6). De manera comparativa la condición de intermitencia mostró mayor abundancia de individuos, aunque la abundancia entre sitios presentó mayor fluctuación que en los sitios de condición permanente. Se registraron siete géneros únicos a sitios de condición permanente y dos géneros únicos a sitios de condición intermitente (Cuadro 5).

De acuerdo con los índices de Shannon-Wiener y Simpson, el mayor valor de diversidad se registró en el sitio 7 de condición intermitente, con el resto de los valores de diversidad altos presentándose en los sitios de condición permanente. Las

abundancias registraron una alta variación entre los sitios (Cuadro 5), con el valor más alto en el cauce intermitente del sitio 6 con 8136 individuos, presentando también los valores de diversidad y de equitatividad más bajos. Este sitio mostró una alta dominancia del género *Baetis* con una abundancia de 4724 individuos, lo que ocasiona los bajos valores de diversidad para este sitio.

Cuadro 5. Valores de diversidad reportados para sitios con diferente condición hidrológica. Riqueza a nivel de género para cada sitio (S_g), índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), índice de diversidad de Simpson ($1-D$), índice alfa(α), equitatividad (E) y riqueza total observada para ambas condiciones (γ).

Condición	Permanente llluvias				Intermitente Lluvias			
	1	2	3	4	5	6	7	8
Sitios								
Individuos	5548	3584	2596	698	599	8136	621	4531
S_g	25	20	26	15	16	19	17	20
H'	1.541	1.777	1.88	1.802	1.283	1.229	2.034	1.553
1-D	0.712	0.782	0.784	0.785	0.618	0.594	0.792	0.660
α	3.391	2.8	4.027	2.701	3.025	2.336	3.232	2.704
E	0.186	0.295	0.252	0.404	0.225	0.179	0.449	0.236
Especies únicas	2	1	1	3		1		1
Total Individuos		12,426				13,887		
S_g Condición		35				28		
γ					39			

El mayor valor de diversidad otorgado al sitio 7, por los índices de diversidad antes mencionados, se debe a que las abundancias de los géneros registrados presentan menor discrepancia en este sitio. De manera particular la abundancia de *Baetis* (el género dominante en la zona de estudio) presentó mucha variación entre los sitios, influyendo en los valores de diversidad. En el sitio 4, *Baetis* tuvo la menor representatividad con 189 individuos y la mayor representatividad en el sitio 6 con 4724 individuos; en el sitio 7 la abundancia de *Baetis* (284) mostró menor disparidad con las abundancias relativas de los demás géneros presentes en las muestras, mostrándose una

mayor equitatividad de las abundancias en este sitio, razón por la cual los índices de Shannon-Wiener y Simpson le otorgan los valores más altos de diversidad, aún cuando la riqueza específica en este sitio se encuentra por debajo del promedio ($\bar{x}= 19.75$, $i = 15-26$) y presenta una riqueza significativamente menor que el sitio 3, que presentó el mayor número de géneros.

Diversos autores desestiman el uso del índice de Shannon-Wiener debido a que sus valores son altamente influenciados por el tamaño de muestra y a los supuestos que asume este método (Magurran, 2004; Martínez-Cruz *et al.*, 2009). Por otro lado al aplicar el índice Alfa se obtuvieron resultados que difieren con los índices anteriores, otorgando el valor más alto de diversidad al sitio 3 en coherencia con los valores de riqueza específica. Magurran (2004) alienta el uso de este índice para análisis de diversidad debido a que es poco afectado por el tamaño de muestra, mientras que al parecer ha sido mejor evaluador que los índices anteriores al presentar mayor congruencia con los valores de riqueza específica, tomando en cuenta de esta manera los géneros raros que se presentan en bajas proporciones y que otorgan bajos niveles de diversidad a las comunidades por presentar baja equidad (Melo y Froehlich, 2001).

El índice Alfa ha sido recomendado por diversos autores por mostrar baja o nula sensibilidad al tamaño de muestra, ser eficaz para determinar la magnitud en las diferencias de diversidad entre muestras, así como presentar robustez ante muestras que presentan alta cantidad de géneros raros o especies muy abundantes (Rice y Demarais, 1996; López y Duque, 2009; Magurran 2011), como es el caso de las comunidades estudiadas, en donde existen pocos géneros dominando profusamente las abundancias y una alta cantidad de géneros que se presentan en muy bajas proporciones o como individuos únicos. Este índice se encuentra directamente relacionado con el número de individuos en la muestra (López y Duque, 2009), por lo que observamos en los resultados que, a pesar de presentar una fuerte correlación con la riqueza de especies (Magurran, 2011), los valores de diversidad se encuentran determinados también por el número de individuos registrados (Cuadro 5), de esta manera tenemos que los sitios 3 y 1 se muestran como los más diversos, coherentemente con la riqueza registrada en estos sitios, mientras que los sitios 7 y 5, que muestran algunos de los valores más bajos de riqueza, presentan diversidades más altas que sitios con mayor número de géneros

registrados, debido a que estos sitios a pesar de presentar una baja cantidad de individuos, presentan mayor cantidad de géneros repartidos en esos individuos, lo que de acuerdo con este índice indica mayor diversidad, debido a que entre más individuos muestreados crecen las posibilidades de encontrar nuevas especies. Mientras que el sitio 6, que presenta mayor riqueza que los sitios anteriormente mencionados, ostenta el valor más bajo de diversidad de este índice, debido a la alta cantidad de individuos registrados y al número relativamente bajo de géneros encontrados.

De manera general los sitios de condición permanente presentaron mayor riqueza y diversidad que los sitios intermitentes, con las excepciones antes dichas. Esto puede tener explicación en que esta condición presenta mayor estabilidad del hidropериодо; el flujo constante en estas condiciones así como el aumento de flujo en época de lluvias conecta los arroyos permanentes con las áreas inundables circundantes y las corrientes intermitentes, creando mayor variabilidad de hábitats y nichos durante los periodos de disponibilidad de agua y manteniendo el intercambio de individuos entre distintas poblaciones (FISRGW, 1998), permitiendo el establecimiento de una mayor cantidad de especies.

Por el contrario la perturbación que produce la pérdida de agua de manera estacional en la condición intermitente, mantiene en un estado de inestabilidad al sistema, provocando una mortalidad parcial ó total de las poblaciones de organismos que lo habitan (Velasco *et al*, 1993), esta fluctuación incrementa las probabilidades de que algunas poblaciones disminuyan su densidad por debajo del tamaño de población mínima necesaria para recuperarse y mantenerse en el lugar, pudiendo ser conducidas hacia la extinción local y restringiendo de esta manera la diversidad en estos sitios (Tilman y Pacala, 1993).

Los patrones de riqueza encontrados en las comunidades de insectos hemimetábolos estudiadas, coinciden con lo propuesto por el Concepto del Continuum del Río (CCR) (Vanote *et al.*, 1980), donde los patrones de riqueza presentan una curva unimodal, con los cauces de bajo orden que se encuentran en las cabeceras de los ríos presentando una riqueza taxonómica menor que la que se encuentra en corrientes de mediano orden (tercero y cuarto orden), quienes ostentan la mayor riqueza, la cual tiende a disminuir nuevamente hacia los cauces de mayor orden.

Uno de los factores ambientales más evidentes que determina cambios en la estructura y composición de las comunidades, así como en la distribución de insectos hemimetábolos acuáticos, es la temperatura (Sweeney y Vannote, 1978; Vannote *et al.*, 1980). La variación en la temperatura permite la existencia de un rango adecuado para un mayor número de especies, lo que permite un mayor establecimiento de las mismas (Vannote *et al.*, 1980); estos amplios rangos de temperaturas se presentan sobre corrientes de entre tercer y quinto orden, ya que usualmente son ríos de mayor anchura en donde se presenta un incremento en la insolación del cauce (Vannote *et al.*, 1980). En la zona de estudio el sitio sobre la corriente de primer orden, presentó la menor riqueza genérica y la composición taxonómica más distintiva de todas (Cuadros 1 y 5), con las mayores riquezas taxonómicas en cauces de tercer y cuarto orden, así como una disminución de riqueza en cauces de mayor orden, en congruencia con lo que indica el CCR.

Diversidad beta

El análisis de complementariedad mostró la alta distinción de las comunidades de insectos hemimetábolos presentes en los sitios (Cuadro 6). La complementariedad más alta se presentó entre el sitio 4 con el resto de los sitios, en donde los valores se mostraron siempre por encima de 60%, presentando mayor disimilitud con los sitios de condición intermitente. Este sitio presenta características físico-ambientales muy distintas al resto de los sitios, siendo un cauce de primer orden que se encuentra a mayor altitud, presenta variaciones en el clima, la vegetación (Cuadro 1) y las condiciones geomorfológicas asociadas a esta variable. La mayor complementariedad se presentó entre el sitio 4 y el 8, en donde el 83% de los géneros se presentan únicos a un sitio, esto coincide con la diferencia más alta en altitud entre sitios (Cuadro 1).

Sin considerar al sitio 4 que, como se ha mencionado presenta condiciones ambientales muy distintas al resto de los sitios permanentes, se observa que las complementariedades más altas se presentan entre sitios de distinta condición hidrológica (Cuadro 6), siendo los sitios que ostentaron la mayor riqueza genérica (1 y 3, de condición permanente) los que presentan los mayores valores de complementariedad con los sitios intermitentes.

Los valores de complementariedad más bajos corresponden a los casos comparados entre cauces de la misma condición, siendo los sitios intermitentes los que presentaron menor complementariedad entre sí. Los valores de complementariedad se encontraron relacionados con la distancia geográfica, mostrando una correlación significativa ($R^2=0.32$, $p=0.0016$), donde los sitios más cercanos entre sí muestran una mayor similitud de sus comunidades, indicando que la distancia geográfica entre los sitios se encuentra directamente relacionada con las diferencias en composición taxonómica observadas en las comunidades.

Cuadro 6. Distancia geográfica y valores de complementariedad obtenidos de manera pareada para sitios de distinta condición hidrológica. Los números subrayados indican los sitios de condición intermitente. Los números en negritas destacan los valores más altos.

	Distancia geográfica (km)								
	Sitios	1	2	3	4	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>
Complementariedad	1		11.2	15.7	29.3	16.3	21	14.5	11.3
	2	45%		4.87	20	7.11	13.9	13.3	12.5
	3	40%	41%		15.5	3.84	10.9	13.6	13.8
	4	70%	70%	63%		13	8.68	18.8	21.5
	<u>5</u>	54%	50%	44%	76%		7	10.7	11.8
	<u>6</u>	53%	37%	39%	78%	33%		10.2	12.9
	<u>7</u>	38%	45%	51%	72%	50%	36%		3.32
	<u>8</u>	44%	46%	51%	83%	50%	44%	31%	

El análisis de diversidad beta denota la variación de géneros de insectos hemimetábolos entre las comunidades estudiadas. Se ha dicho que los valores de complementariedad puede estar sobrestimados en sitios en donde exista la carencia de un listado taxonómico exhaustivo, como es el caso de la zona de estudio, que ha permanecido prácticamente inexplorada (Llorente-Bousquets *et al.*, 1996), aunque esta situación es generalmente la excepción y no la regla en grupos hiperdiversos como los insectos (Colwell y Coddington, 1994); sin embargo, los altos valores de

complementariedad encontrados en la zona pueden tener su origen en la tendencia observada en las distribuciones de insectos, a presentarse a manera de parches, con rangos de distribución relativamente pequeños y con una gran variación estacional (Wolda, 1978; Merritt *et al.*, 2008), así como a las amplias fluctuaciones de abundancia que presentan sus poblaciones lo que aumenta la probabilidad de extinciones locales (Wolda, 1978; Tilman y Pacala, 1993) y la posibilidad de un establecimiento de especies diferenciado entre los sitios.

La zona de estudio se reconoce por presentar una alta heterogeneidad ambiental (Morrone 2004; 2006) lo que incrementa las posibilidades de presentar un aprovechamiento de los recursos más diversificado (Tilman y Pacala, 1993) y el sostenimiento de un mayor número de especies. Los valores de diversidad beta encontrados, denotan una alta diversidad y recambio de géneros para la zona, como se ha encontrado para otros taxa como el grupo de plantas vasculares, que ha reportado también gran número de endemismos en el estado de Guanajuato, particularmente para la región de la Sierra Madre Oriental (Iracheta, 2005), donde se encuentra la zona de estudio.

Método de agrupamientos

El estudio de agrupamientos mostró la distinción entre los sitios de condición permanente e intermitente con base la composición de las comunidades (Figura 5). El análisis muestra a todos los sitios de condición intermitentes separados de los permanentes, en donde las mayores similitudes se presentan en los sitios que presentan la menor distancia geográfica entre sí (Ver cuadro 6). Por otro lado los sitios de condición permanente muestran diferencia entre si, con el sitio 4 separándose primeramente de este grupo a una similitud del 27%, coincidiendo con los análisis anteriores en donde este sitio muestra diferencia con el resto de los sitios de su misma condición hidrológica.

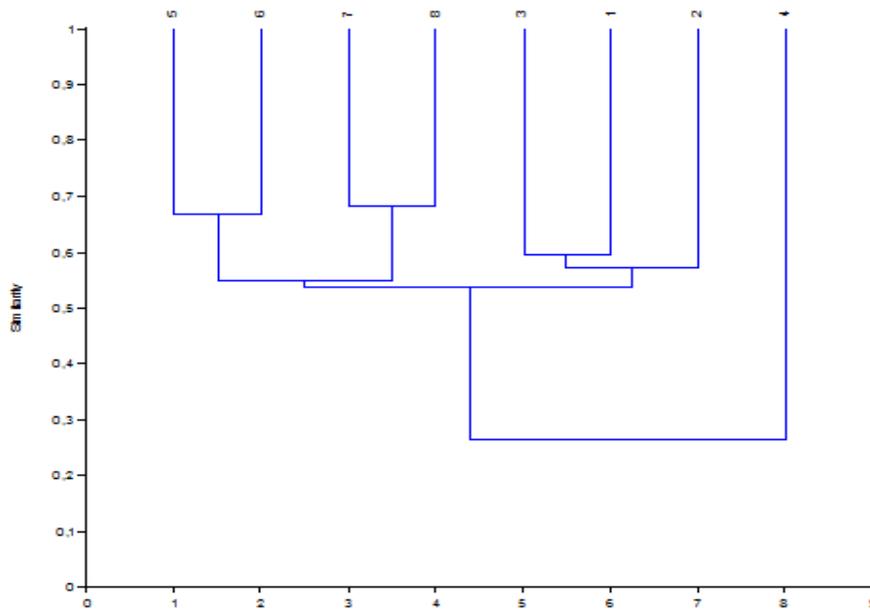


Figura 5. Agrupamientos realizados con el método de promedios no ponderados (UPGMA) con base en el índice de similitud de Jaccard para las comunidades de insectos hemimetábolos de sitios permanentes (1-4) e intermitentes (5-8).

El análisis comparativo de similitud con base en el índice de Bray-Curtis mostró que no existen diferencias significativas en la estructura de las comunidades de insectos hemimetábolos establecidas en arroyos de diferente condición hidrológica ($R = -0.135$, $p \leq 0.71$). Por otro lado, los valores obtenidos por el ANOSIM realizado con el índice de Jaccard indican que existen diferencias estadísticas en la composición de comunidades de insectos hemimetábolos establecidas en sitios permanentes e intermitentes ($R = 0.328$, $p \leq 0.05$). Estas diferencias se deben a la mayor riqueza de Odonata en arroyos permanentes (10 de los 18 géneros, se presentaron únicamente en esta condición hidrológica), los cuales se han reconocido por presentar preferencia por estos cauces, debido a que la permanencia de agua representa condiciones más estables para la consecución de su ciclo de vida, que es más largo que el de Ephemeroptera y Hemiptera (Merritt *et al.*, 2008; Moreno *et al.*, 2010).

Análisis de correspondencia

El análisis de correspondencia sin tendencia mostró valores de 0.342, 0.118 y 0.067, para los ejes 1, 2 y 3 respectivamente, con una varianza explicada acumulada del 53%. Se observaron cinco grupos, con mayor dispersión de los géneros asociados a los sitios 7 y 8 (Figura 6).

Las agrupaciones mostradas se encuentran relacionadas con la altitud, con el sitio 4 que corresponde a una corriente de primer orden, presentándose a mayor altitud (2440 msnm) conformando un grupo separado a la izquierda superior del diagrama (Figura 6), asociado a los géneros *Anax*, *Boyeria*, *Zonagrion* (Odonata) y *Acuarius* (Hemiptera), presentando la composición taxonómica más distintiva y exhibiendo las mayores proporciones de riqueza (40%) y de abundancia (8%) de Odonata para sitios permanentes, con dos géneros del orden únicos a este sitio.

El sitio 3 conforma un grupo asociado a géneros que presentan valores de tolerancia ecológica bajos (Ver anexo 1): *Epeorus*, *Leucrocuta*, *Plauditus*, *Haetarina*, *Notonecta* y *Trepobates*, que presentaron sus mayores abundancias en este sitio, así como el género *Anacroneturia* que solo se registró en el sitio 3. La presencia de estos géneros es indicio de las condiciones ecológicas favorables que presenta este arroyo para el establecimiento de especies, al ser un cauce poco impactado por actividades humanas.

Los sitios 1, 5 y 6 se encuentran formando el tercer grupo, ubicado al centro del diagrama, estos sitios se encuentran a la mitad del intervalo de altitud que presentan los sitios, entre los 1150-1331 msnm, presentando asociaciones altas con los géneros *Camelobaetidius*, *Thraulodes*, *Vacupernius* (Ephemeroptera), *Brechmorhoga*, *Ophiogomphus*, *Paltothemis* (Odonata) y *Abedus* (Hemiptera), ubicándose el sitio 6 separado ligeramente hacia la derecha con mayor asociación a los géneros *Baetis*,

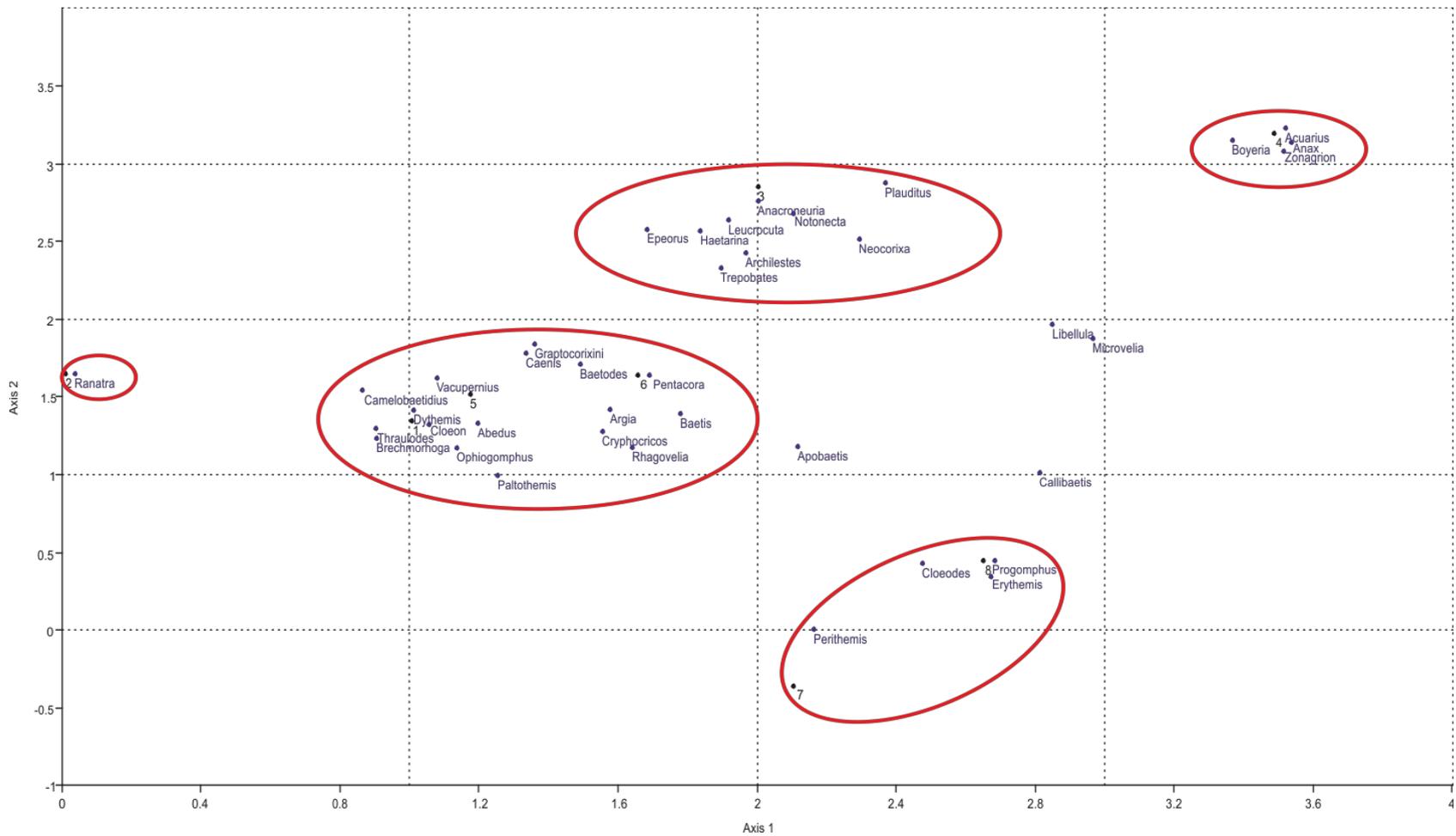


Figura 6. Primeros dos ejes del análisis de correspondencia sin tendencia para sitios permanentes (1-4) e intermitentes (5-8). En círculos se muestran los grupos identificados para explicación.

Baetodes (Ephemeroptera), *Argia* (Odonata) y *Rhagovelia*, géneros que aunque comunes, presentaron sus mayores abundancias en este sitio, así como *Pentacora* (Hemiptera), que se presentó únicamente en el sitio 6. A pesar de presentar una de las comunidades con menor riqueza, el sitio 5 mantiene una comunidad de insectos hemimetábolos constituida por los géneros más comunes registrados en la zona de estudio, ubicándose en este grupo por la semejanza en las abundancias de algunos de estos géneros con los sitios 1 y 6.

El sitio 2 se encuentra separado en la parte izquierda del diagrama en asociación con el género *Ranatra* (Hemiptera) el cual se presentó únicamente en este sitio. El sitio 2, corresponde a un corriente de tercer orden y presenta una altitud de 1525 msnm. Este sitio fue el segundo en presentar la menor abundancia de *Baetis* y es el único en el cual, otro efemeróptero dominó las abundancias (*Vacupernius*). Lo anterior, puede estar asociado a la menor disponibilidad de área de rápidos que presentó este sitio, teniendo como substrato principal roca madre y constituido mayoritariamente de hábitats de estanque, que son ambientes de baja velocidad de corriente en donde son depositados parte de los sedimentos que trae arrastrando la corriente; se ha reconocido que el género *Vacupernius* prefiere este tipo de ambientes de depositación de sedimentos, por sobre hábitats con mayor velocidad en donde el substrato es erosionado (Merritt *et al.*, 2008), mientras que para algunos géneros de *Baetis*, se reconoce la preferencia por ambientes erosivos (Merritt *et al.*, 2008), como son los sitios en donde se presentan las mayores corrientes, en donde se genera la erosión de los márgenes de los ríos o del sustrato.

Los sitios 7 y 8 forman un grupo en la parte central-inferior del diagrama, estos sitios se ubican en la parte más baja de la microcuenca, compartiendo el clima más adverso de la zona y presentando el tipo de vegetación más seco (Cuadro 1).

Los géneros *Microvelia*, *Libellula*, *Callibaetis* y *Apobaetis* no se asocian a ningún sitio en particular, ya que fueron comunes a la mayoría de los sitios (*Microvelia* se presentó en todos los sitios), presentándose en abundancias semejantes.

La altitud en conjunto con otras variables asociadas (Clima, vegetación, entrada de materia orgánica, tipo de substrato, etc.) pero no analizadas, representan un factor importante

en la distribución de géneros hemimetábolos en la microcuenca Xichú, que a escala regional se encontró influyendo en la composición de las comunidades de géneros hemimetábolos.

Para el orden Ephemeroptera fue el caso más evidente, encontrándose una relación negativa con esta variable (Figura 7), mostrando las curvas de abundancia un decrecimiento hacia las zonas de mayor altitud. Se presentan bajas proporciones de este orden a los 924 y 1525 msnm de altitud, representados por los sitios 7 y 5 respectivamente, que como se ha mencionado, fueron los únicos con evidencia de perturbación antrópica, de eliminarse estos sitios la curva de distribución de abundancias de este orden muestra una tendencia unimodal con mayor abundancia en los cauces ubicados por debajo de los 1400 msnm (Figura 8).

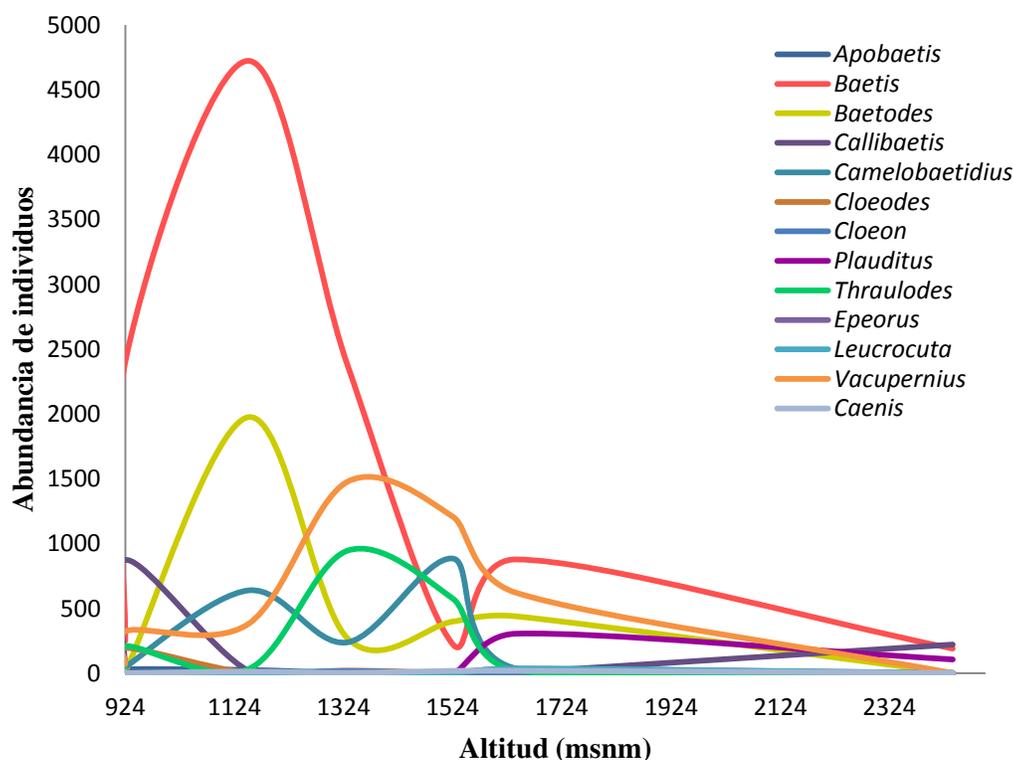


Figura. 7. Curvas de distribución de abundancia de los géneros de Ephemeroptera registrados en la microcuenca Xichú.

Baetis presenta los valores más altos de abundancia alrededor de los 1150 msnm, en coincidencia con *Baetodes*; ligeramente desfasadas hacia mayor altitud, se presentan las mayores abundancias de *Vacupernius*, *Thraulodes* y *Cloeon*, Para todos los géneros se muestra una disminución en la abundancia en relación inversa con esta variable, con excepción del género *Plauditus*, el cual solo aparece en los arroyos más altos (sitios 3 y 4), indicando un recambio de especies con la altitud.

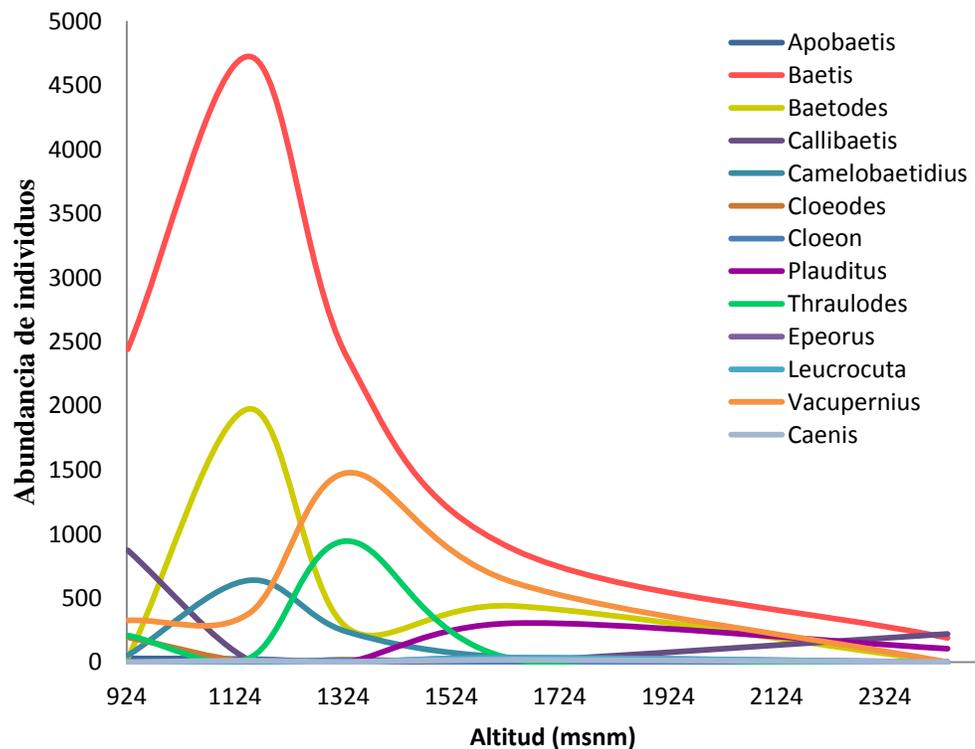


Figura 8. Curvas de distribución de abundancia de los géneros de Ephemeroptera excluyendo a los sitios afectados por actividades antrópicas

Gremios tróficos

A pesar de las diferencias en la composición taxonómica de las comunidades, la estructura trófica no presentó diferencias entre los sitios, registrándose únicamente tres gremios tróficos (recolectores, raspadores y depredadores), siendo los organismos

recolectores los más abundantes y presentándose todos los gremios en abundancias semejantes entre los sitios (Figura 9).

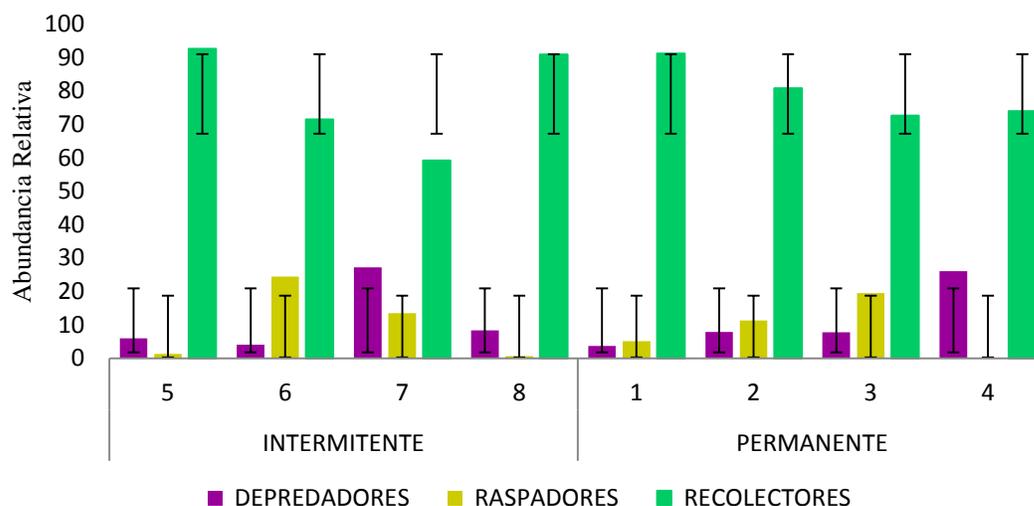


Figura 9. Abundancia proporcional de gremios tróficos de insectos hemimetábolos registrados por condición en la microcuenca Xichú, Guanajuato. Las líneas sobre las barras muestran la desviación estándar.

El análisis de varianza factorial determinó que existen diferencias significativas entre las abundancias de los gremios encontrados (Cuadro 7), presentando el gremio recolector abundancias significativamente mayores que el resto; mientras que no se reportan diferencias significativas en las abundancias de los gremios tróficos por efecto de la condición hidrológica, ni por el efecto cruzado de la condición y el gremio.

Al parecer las adaptaciones particulares de los taxa, los factores ambientales a diferentes escalas (cauce, hábitat, sustrato) y las interacciones ecológicas, se encuentran afectando de manera diferenciada la composición de las comunidades locales, permitiendo un establecimiento diversificado de géneros que está respaldado por los altos valores de diversidad beta obtenidos; mientras que en sentido funcional no se presentan diferencias entre las comunidades estudiadas, manteniéndose una estructura trófica similar en todos los sitios.

Debido a la condición semiárida que prevalece en la zona, la vegetación no se presenta con gran altura ni densidad, la franja donde comienza la vegetación puede contraerse o expandirse en relación al cauce, dependiendo del volumen del mismo, que es muy variado en este tipo sistemas por lo que los procesos involucrados en la entrada de nutrientes al sistema, como la entrada de materia orgánica puede estar limitada y presentarse con poca variación en la microcuenca, razón por la cual no se registraron organismos fragmentadores; mientras que el grupo de los recolectores se encuentra dominando las abundancias en los sitios, como se ha reportado para otros estudios en ríos neotropicales en donde el grupo de los recolectores ha sido el más abundante, mientras los fragmentadores se encuentran sólo en bajas proporciones (Ramírez *et al.*, 1998; Rosemond *et al.*, 1998; Tomanova *et al.*, 2007). Se ha sugerido que el procesamiento de hojas en estos sistemas depende más de la actividad microbiana que por la fragmentación ocasionada por insectos (Irons *et al.*, 1994), aunque es importante aclarar que por ser un estudio enfocado a insectos hemimetábolos, se han dejado fuera otros grupos presentes en el sistema, cuyos miembros pueden constituir parte importante de gremios que no se registraron para este estudio.

Cuadro 7. Resultados del análisis de varianza factorial para los datos de abundancia de gremios tróficos por condición hidrológica. Los valores en negritas señalan las diferencias significativas encontradas para los efectos analizados.

<i>Efectos</i>	<i>gL</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Prob> F</i>
Abundancia				
Gremio	2	29048695	7,33	0,004
Condición	1	83190	0,04	0,839
Condición*Gremio	2	47207	0,01	0,988

El gremio raspador se presentó en muy baja proporción (Figura 9). Los integrantes de este grupo presentan aparatos bucales modificados para alimentarse de la película de microorganismos y algas que proliferan sobre las superficies rocosas del lecho de los ríos (Smith y Smith, 2001). En la zona de estudio los arroyos se caracterizan por presentar grandes variaciones en el hidroperiodo a lo largo del año, donde la disminución en el flujo de los cauces es tal, que en ciertos momentos del año, el cauce llega a representar únicamente estanques apenas conectados por un flujo angosto y de baja velocidad, mientras

que en otros sitios el lecho se llega a secar completamente; esto significa la pérdida total o parcial de la película fotosintética que se establece sobre el substrato y que constituye el alimento de los organismos raspadores. Esta inestabilidad en la disposición de recursos puede ser la razón de las bajas abundancias presentadas por este gremio en la zona de estudio.

En relación a la riqueza de géneros por gremio, el grupo de los recolectores a pesar de presentar las abundancias más altas no presentó la mayor riqueza taxonómica, tampoco se encontró relación entre una mayor abundancia y riqueza de este grupo por sitio. En algunos sitios, los valores más altos de riqueza coincidieron con los valores de abundancias más bajos, como el caso del sitio 1 en donde el grupo de los depredadores presentó el valor más alto en el sitio 1 con 17 géneros (Figuras 9 y 10).

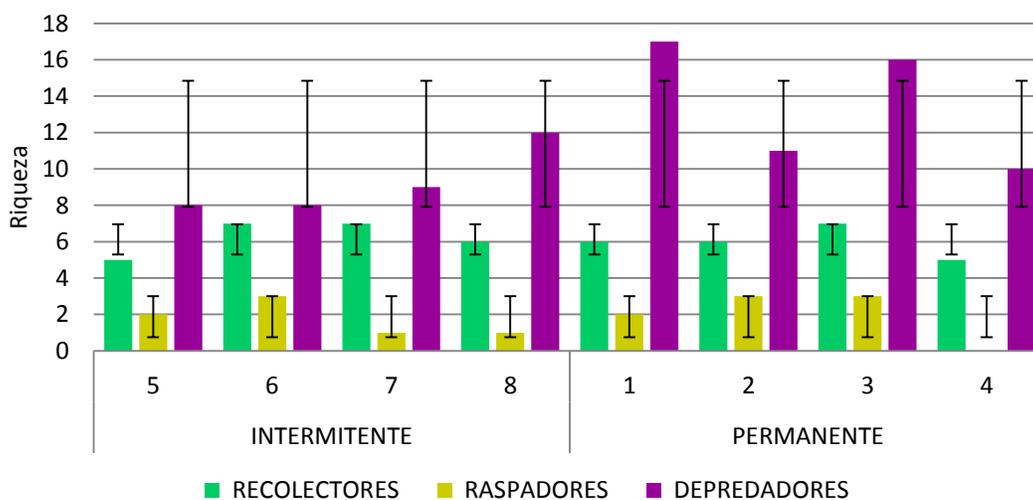


Figura.10 Riqueza de géneros en gremios tróficos de insectos hemimetábolos registrados en sitios con distinta condición hidrológica en la microcuenca Xichú, Guanajuato. Las líneas sobre las barras representan la desviación estándar.

De manera general el grupo de los depredadores presentó los valores más altos de riqueza, con las riquezas de los otros gremios mostrando valores por debajo de la mitad de lo registrado para los depredadores. El grupo de los recolectores fue el segundo con el valor más alto de riqueza contando siete géneros, mostrando más del doble de la riqueza genérica

exhibida por el gremio raspador cuya riqueza, de la misma manera que la abundancia ostento los valores mínimos.

El análisis de varianza factorial realizado con los datos de riqueza (Cuadro 8) establece que existen diferencias significativas entre las riquezas reportadas para cada gremio, sin existir una diferenciación en la riqueza de gremios entre condición hidrológica; mientras que el análisis del efecto cruzado de gremio y condición, determina que existen diferencias estadísticas en las riquezas reportadas entre condiciones para el gremio de los depredadores, presentando una riqueza significativamente mayor en los sitios de condición permanente.

Cuadro 8. Resultados del análisis de varianza factorial para los datos de riqueza de gremios tróficos por condición hidrológica. Los valores en negritas señalan las diferencias significativas encontradas para los efectos analizados.

<i>Efectos</i>	<i>gL</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Prob> F</i>
Riqueza				
Gremio	2	12,04	3,53	<,0001
Condición	1	362,33	53,24	0,0762
Condición*Gremio	2	24,33	3,57	0,0493

El hecho de que existan valores bajos de riqueza mostrados por los otros gremios tróficos en relación con los depredadores, puede indicar la ausencia de hábitos especialistas en este grupo, debido a la baja riqueza de géneros que están disponibles como recurso alimentario.

Voshell (2002) reporta que la mayoría de los insectos acuáticos de Norteamérica pertenecientes a los órdenes estudiados presentan hábitos generalistas. Esta misma situación se ha reportado en otros estudios en arroyos pequeños, en donde las redes tróficas se encuentran dominadas por consumidores generalistas, como una estrategia para reducir el solapamiento de nichos y la competencia interespecífica (Tomanova *et al.*, 2007), de esta manera es posible el establecimiento de un mayor número de especies en el sistema.

La mayor riqueza de géneros depredadores en sitios permanentes, puede deberse al hecho de que en estos cauces la fuente de alimentación es constante, debido a la permanencia de agua en el cauce y a la presencia de otros taxa que no se establecen en condiciones de intermitencia (15 de los 44 géneros registrados en la zona de estudio), de esta manera existe mayor número de taxa que pueden funcionar como recurso alimentario.

La ausencia de organismos raspadores en el cauce de la cabecera (Sitio 4) y la posterior aparición de estos organismos en cauces de mayor orden tiene semejanza con la propuesta de CCR en relación a la presencia de gremios tróficos en los ríos. El sitio 4 se encuentra a una mayor altitud, con una vegetación riparia de bosque de pino-encino bien desarrollada que limita la incidencia de rayos solares sobre el lecho del río, limitando así la formación de la película de organismos fotosintéticos sobre el sustrato y reduciendo la producción autotrófica (Vanote *et al.*, 1980), ésta puede ser la causa de que el gremio de los organismos raspadores que se alimentan de este recurso, se encuentren ausentes de éste sitio. Por el contrario, la densa vegetación riparia provee al cauce de gran cantidad de materia orgánica alóctona, por lo que se esperaba encontrar el grupo de los fragmentadores bien representado en este sitio, circunstancia que no se acontece, lo cual puede deberse no a una ausencia de este grupo en el sistema, sino a que los organismos que se encuentran cumpliendo esta función no se encuentran en los taxones que pertinen a este estudio, por lo cual no fue registrado este gremio. En ríos de mayor orden, se comienza a registrar la presencia de organismos raspadores, alcanzando su mayor proporción en ríos de tercer y cuarto orden, lo que nos indica un cambio a condiciones autotróficas (Vanote *et al.*, 1980), en donde las corrientes no dependen tanto de la entrada de materia orgánica alóctona, pues existe ya la presencia de productores primarios y los organismos que se alimentan de ellos. Este cambio trófico en el sistema depende principalmente de la incidencia solar sobre el cauce que determina la proliferación de organismos fotosintéticos; en sistemas áridos se puede presentar incluso en corrientes de primer orden (Vanote *et al.*, 1980), en este estudio el cambio se observa a partir de corrientes de tercer orden.

Hábitos de vida

Se registraron seis hábitos de vida diferentes en la zona de estudio (Figura 11). El hábito nadador se presentó en todos los sitios dominando las abundancias, llegando a sumar más del 60% de abundancia en algunos sitios, presentando los valores más altos en sitios de condición intermitente; el segundo en dominancia fue el grupo de los deslizadores, que sumó más del 25% de abundancia en la mitad de los sitios, encontrándose mejor representado en los sitios de condición permanente, con excepción del sitio 4 donde sumó menos del 4% de abundancia, mientras que el hábito fijo presente en todos los sitios, se encontró mejor representado en los sitios permanentes con excepción del sitio 4 en donde su abundancia fue menor al 1%, sumando menor abundancia en los sitios intermitentes alcanzando el valor más alto en el sitio 7 con 14% y la menor en el sitio 5 con menos del 1%. Los hábitos patinadores, excavadores y trepadores fueron los menos abundantes sumando menos del 5% de abundancia en la mayoría de los sitios; con excepción del hábito patinador que presentó una abundancia ligeramente mayor alcanzando el máximo en el sitio 4 con el 13%.

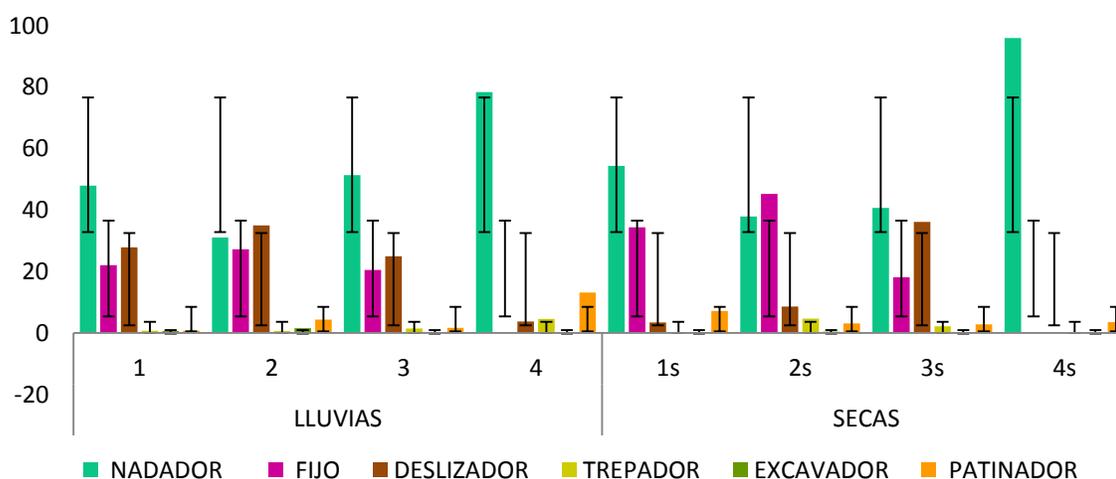


Figura 11. Abundancia relativa de hábitos de vida de insectos hemimetábolos por condición hidrológica en la microcuenca Xichú, Guanajuato. Las líneas sobre las barras muestran la desviación estándar.

El análisis de varianza factorial realizado con los valores de abundancia por hábito de vida (Cuadro 9), mostró que existen diferencias significativas entre los grupos, siendo el hábito nadador significativamente más abundante que el resto. Mientras que la prueba para el efecto de la condición y el efecto cruzado de la condición*hábito indicaron que no existen diferencias significativas en la abundancia que se puedan atribuir a estos factores.

La presencia dominante de organismos nadadores en la zona de estudio tiene relación con la dominación de las abundancias por parte del orden Ephemeroptera, presentando los géneros más abundantes de este orden hábitos nadadores, así como a la mayor disponibilidad de hábitats de estanque que mantiene este sistema por su dinámica hidrológica, y concuerda con lo encontrado en otros sistemas con presencia de arroyos temporales (Bonada *et al.*, 2007). Los organismos nadadores y patinadores se presentaron en mayor proporción en los sitios de condición intermitente; esto se relaciona con la mayor disponibilidad de estanques en relación con los rápidos, cuya disponibilidad en estos sitios se encuentra reducida debido al bajo flujo de agua que presenta esta condición hidrológica (Tomanova *et al.*, 2007).

Cuadro 9. Análisis de varianza factorial para los datos de abundancia de hábitos de vida por condición hidrológica. Los valores en negrita señalan las diferencias significativas encontradas para los efectos analizados.

<i>Efecto</i>	<i>gL</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Prob> F</i>
Abundancia				
Hábito	5	21332576	5,93	0,0004
Condición	1	44469	0,06	0,8050
Condición*Hábito	5	2938050	0,8174	0,5453

El hábito de vida fijo, presentó su mayor abundancia en sitios de condición permanente; este hábito puede encontrar sus mayores proporciones en estos sitios debido a la presencia de flujos de agua constante en esta condición en relación a los sitios intermitentes (Boulton, 2003), cuyo flujo se ve reducido y completamente detenido en época de sequía. El flujo de agua constante garantiza la disponibilidad de hábitats de rápidos y en consecuencia la presencia de organismos que utilizan este recurso.

En relación a la riqueza de géneros encontrada por hábito, los grupos que presentaron menor abundancia mostraron una riqueza ligeramente menor a los hábitos de vida más abundantes (Figura 12), de estos últimos los que presentaron mayor riqueza de géneros fueron los hábitos nadadores y deslizadores con un máximo de ocho y siete géneros respectivamente en los sitios más diversos.

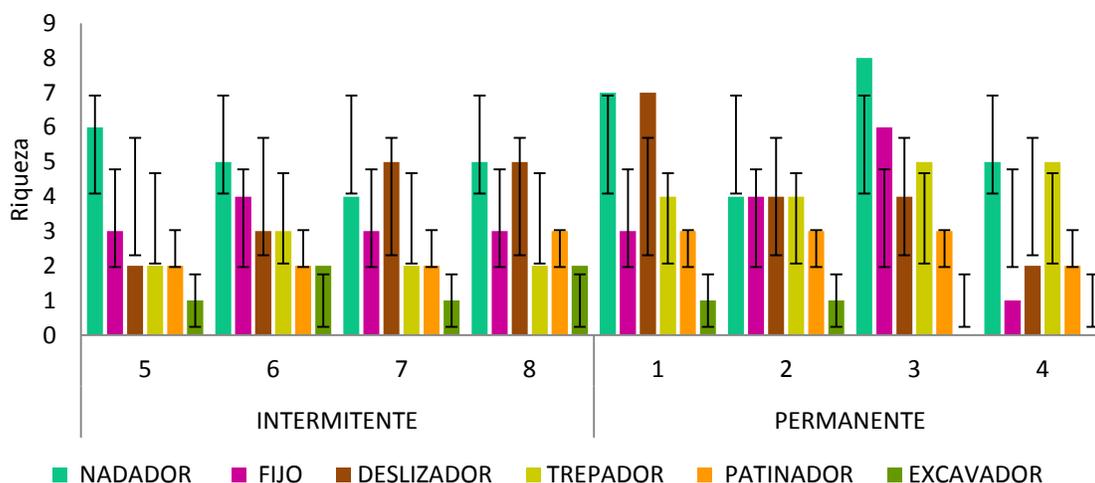


Figura 12. Riqueza de géneros reportada por hábito de vida de insectos hemimetábolos en sitios permanentes e intermitentes de la microcuenca Xichú, Guanajuato. Las líneas sobre las barras muestran la desviación estándar.

Los organismos nadadores a pesar de presentar las mayores proporciones en sitio intermitentes, exhibieron las riquezas más altas en los sitios de condición permanente, mientras que el grupo con la menor riqueza fue el de los excavadores sumando tan sólo dos géneros en los sitios más ricos. Este hábito también fue el menos abundante, mostrándose mejor representado en los sitios de condición intermitente, que fueron los sitios de menor altitud, de manera similar a lo encontrado por Usseglio-Polatera y Biesel (2002), quienes observaron un cambio de hábitos de vida nadador y trepador, hacia deslizadores y excavadores, en relación con una disminución en la altitud. El hábito trepador a pesar de presentar abundancias bajas, presentó valores de riqueza de hasta 5 géneros en sitios en donde la abundancia correspondió a menos del 2% en el sitio 3 y menor al 5% en el sitio 4; este último hábito junto con el de los patinadores, también presentaron las riquezas más altas en los sitios de condición permanente.

El análisis de varianza factorial determino que el hábito nadador presenta una riqueza significativamente mayor que el resto, excepto con el hábito deslizador (Cuadro 10), mientras que los organismos excavadores exhiben una riqueza significativamente menor que el resto, con excepción del hábito patinador, con el cual no mostraron diferencias significativas, así como no se mostraron diferencias en la riqueza de hábitos entre condiciones, ni por el efecto cruzado de condición*hábito (Cuadro10).

Cuadro 10. Análisis de varianza factorial para los datos de riqueza de hábitos de vida por condición hidrológica. Los valores en negritas señalan las diferencias significativas encontradas para los efectos analizados.

<i>Efecto</i>	<i>gL</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Prob> F</i>
Riqueza				
Hábito	5	90,16	12,85	<,0001
Condición	1	4,08	2,91	0,0966
Condición*Hábito	5	11,16	1,59	0,1872

Comparación de comunidades de insectos hemimetábolos de arroyos permanentes entre temporadas.

Riqueza específica y diversidad alfa

De acuerdo con los valores de riqueza estimada y observada, se logró representar entre el 68 y el 93% de riqueza con el método de muestreo utilizado (Cuadro 11). La curva de rarefacción indica que no se presentaron diferencias significativas en la riqueza de los sitios entre distintas temporadas, no obstante los valores más bajos se presentan en temporada de sequía (Figura 13), con excepción del sitio 2 que el fue el único que presentó un aumento en la riqueza la en temporada seca (Cuadro 11).

Cuadro 11. Valores de riqueza observada, riqueza estimada con el metodo de Chao 2 y porcentaje de riqueza representada con el esfuerzo de muestreo realizado, para sitios permanentes entre temporadas. Los numeros con la letra “s” al final indican la temporada seca.

SITIO	Sobs.	Chao 2	S representada
1	25	37.03	68%
2	20	28.75	70%
3	26	27.88	93%
4	15	18.28	82%
1s	17	19.63	87%
2s	22	27.25	81%
3s	18	19.75	91%
4s	11	13	85%

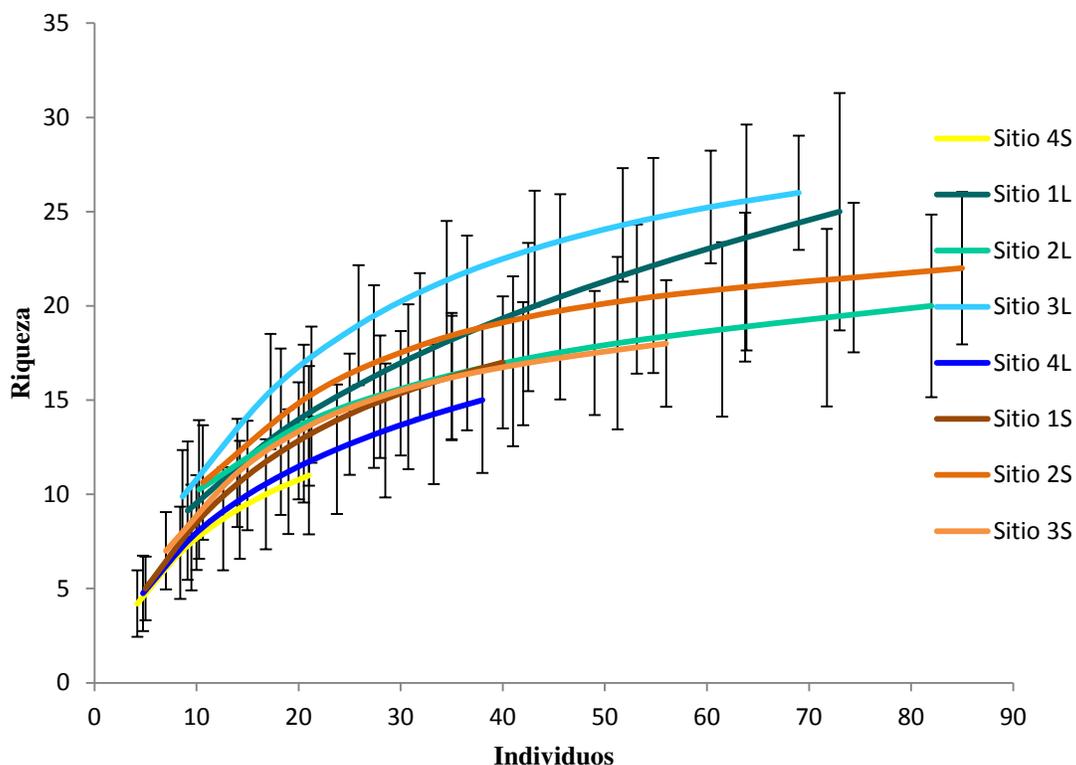


Figura 13. Curva de rarefacción con intervalos de confianza para sitios permanentes entre temporadas. La letra al final del número de los sitios hace referencia a la temporada. “L” indica lluvias y “S” secas.

La abundancia varió entre temporadas para los sitios permanentes, presentándose los valores más altos durante la época de lluvias, registrándose abundancias que sobrepasaron por mucho a las registradas en época de sequía (Cuadro12), con excepción del

sitio 4. Las mayores abundancias presentes en época de lluvias, presenta diferencia con lo encontrado en otros sistemas, donde las altas tasas de precipitación ocasionan “inundaciones” que actúan como un fuerte disturbio que diezma las comunidades bióticas, (Lake, 2000; Boulton, 2003), reconociéndose a la época de lluvias por presentar bajos valores de riqueza y abundancia ocasionada por la inestabilidad que causa al sistema la fuerte entrada de agua al cauce (Baptista *et al.*, 2001). Sin embargo, el tipo climático semiárido en donde se ubica la unidad de estudio, se caracteriza por bajas tasas de precipitación, por lo que la descarga de agua en este sistema en época de lluvias representa una reconexión con hábitats fragmentados y un incremento en la heterogeneidad ambiental debido a una mayor área inundada (Larned *et al.*, 2010), más que un disturbio (Lake, 2000; Boulton, 2003), por lo que las comunidades bióticas en época de lluvias presentan mayor estabilidad, con valores de abundancia y riqueza más altos, en comparación con la temporada de sequía que provoca contracción del cauce y pérdida de heterogeneidad espacial (Boulton, 2003), de manera opuesta a lo encontrado en otros sistemas (Baptista *et al.*, 2001).

El sitio 4 presentó un incremento en época de sequía de cerca de tres veces el registrado en la época de secas (698 individuos en temporada de lluvias, 2043 en temporada seca), que se presentó acompañado de una disminución en los valores de riqueza y diversidad, así como descenso en la equitatividad de menos de la mitad del valor registrado en época de lluvias (Cuadro 12), el cual se acompañó de un alto recambio de géneros.

Para el sitio 4 durante la época de lluvias se presentaron los géneros *Plauditus*, *Thraulodes* (Ephemeroptera), *Anax*, *Argia*, *Archilestes*, *Libellula*, *Zonagrion* (Odonata) y *Neocorixa* (Hemiptera), mismos que desaparecen en el muestreo realizado en época de secas, en donde se registran los géneros *Aeshna*, *Erythemis*, *Pseudoleon* (Odonata) y *Trepobates* (Hemiptera) ausentes en la época de lluvias. Sin embargo, los grandes cambios presentados en la estructura, no se generaron por este recambio de géneros, ya que todos se presentaron en proporciones mínimas. El género *Baetis* que presentó abundancias bajas en la época de lluvias (189 individuos), incrementó su abundancia en cerca del 1000%, sumando en época de secas 1593 individuos, razón por la cual los valores de equitatividad y diversidad se ven reducidos para el sitio en esta época.

Por el contrario, en el resto de los sitios se presentó una disminución considerable de la abundancia en época de sequía (Cuadro 12), con los géneros más comunes como *Baetis*, *Baetodes*, *Camellobaetidius*, *Thraulodes* y *Vacupernius* (Ephemeroptera) reduciendo sus abundancias de manera importante, llegando incluso a desaparecer en muchos sitios, situación que se presentó acompañada por un incremento en los géneros *Callibaetis* y *Leucrocuta* que en época de lluvia presentaron sus abundancias muy reducidas.

Cuadro 12. Valores de diversidad reportados para sitios permanentes en cada temporada. Riqueza a nivel de género (S_g), índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), índice de diversidad de Simpson ($1-D$), índice Alfa (α), equitatividad (E) y riqueza total observada para ambas temporadas (γ). Los números con una "s" al final indican los sitios muestreados en temporada de secas.

Condición	Permanente lluvias				Permanente secas				
	Sitios	1	2	3	4	1s	2s	3s	4s
Individuos	5548	3584	2596	698	776	2140	1429	2043	
S_g	25	20	26	15	17	22	18	11	
H'	1.541	1.777	1.88	1.802	1.774	1.827	1.557	0.754	
1-D	0.712	0.782	0.784	0.785	0.772	0.727	0.714	0.367	
α	3.391	2.8	4.027	2.701	3.074	3.423	2.906	1.531	
E	0.186	0.295	0.252	0.404	0.346	0.282	0.263	0.193	
Especies únicas	1		1	2	1	1	1	1	
Total Individuos		12,426				6,388			
S_g Temporada		35				31			
γ		41							

La menor abundancia registrada de los géneros más comunes de Ephemeroptera en época de secas, puede deberse a que el muestreo se realizó en el mes de mayo, temporada de máximo estiaje. Alba-Tercedor (1984) reportó tres periodos de mayor porcentaje de emergencia en ninfas de Ephemeroptera, en los meses de Mayo, Junio y Octubre, con las emergencias más tempranas presentándose a partir del mes de febrero. Los efemerópteros

son conocidos por el nombre común de moscas de mayo, debido a que los mayores avistamientos de este grupo se producen en este mes, cuando emergen del medio acuático (Gledhill, 1959; Brown, 1961; Peters y Peters, 1977).

Para los efemerópteros y otros organismos acuáticos, la pérdida de hábitat disponible que ocasiona la contracción del cauce en época de sequía, actúa como un disturbio que trae consigo la pérdida de recursos (espaciales y alimentarios) ocasionando una alta mortalidad (Velasco *et al.*, 1993), lo cual también puede ser un factor determinante en las bajas abundancias registradas en esta temporada. Este mismo fenómeno puede ser la causa de los bajos valores de riqueza presentados al final de la época de secas en comparación con los registrados al final de la época de lluvias. La mortalidad que implica la disminución del cauce reduce las poblaciones, lo que hace más difícil el registro de géneros que se presentan en baja proporción o incluso, puede representar la pérdida total de algunas poblaciones (Velasco *et al.*, 1993).

De manera general se presentó una disminución en la riqueza en la época de secas, con excepción del sitio 2, en donde esta aumenta en 2 unidades, presentándose con un alto recambio de especies, observándose la desaparición de los géneros *Brechmorhoga*, *Paltothemis* (Odonata), *Epeorus*, *Thraulodes* (Ephemeroptera) y *Ranatra* (Hemiptera), mientras que se presentan nuevos registros de los géneros: *Cryphocricos* (Hemiptera), *Cloeodes* (Ephemeroptera), *Haetarina*, *Perithemis*, *Plauditus*, *Erythemis* y *Pseudoleon* (Odonata).

En relación a la diversidad, el valor más alto otorgado por el índice de Shannon-Wiener correspondió al sitio 3 en concordancia con la riqueza genérica más alta, sin embargo el resto de los valores no presentaron esta correspondencia; como anteriormente se mencionó para la comparación entre sitios con diferente condición hidrológica, los valores de diversidad de Shannon-Wiener y de Simpson se encuentran influenciados por la baja equitatividad en las abundancias de los géneros reportados, siendo los valores de diversidad del índice Alfa los que presentaron mayor relación con los valores de riqueza reportada para los sitios (Cuadro 12).

El sitio 1 en época de lluvias, a pesar de contener el segundo valor más alto de géneros, fue el segundo sitio en presentar la menor diversidad de acuerdo con los índices de Shannon-Wiener y Simpson, mostrando la equitatividad más baja (Cuadro 12), debido a la presencia de muchos géneros representados por pocos individuos. La curva de rarefacción de este sitio (Figura 13) indica que debido a la cantidad de géneros que tuvieron uno o dos individuos, se espera que este sitio registre mayor cantidad de especies de continuar el muestreo, la tendencia de la curva indica que incluso puede llegar a contener mayor riqueza taxonómica que el sitio que registró la mayor cantidad de géneros (Sitio 3). De acuerdo con esto, se considera que el índice Alfa ha resultado ser mejor evaluador de la diversidad en este trabajo.

Diversidad beta

Los análisis de diversidad beta muestran que existen diferencias en la composición de las comunidades de insectos hemimetábolos entre temporadas (Cuadro 13); los valores de complementariedad presentaron un rango de 37-76% entre los sitios, con el 61% de los casos pareados presentando valores mayores al 50% de complementariedad, mientras que seis de las 28 comparaciones presentaron valores $\geq 70\%$. Los valores más altos se presentaron en las comparaciones de los sitios entre temporadas, siendo el sitio 4s (Joya Fría en época de secas) el más disímil con el resto de los sitios. Este sitio también presentó alta complementariedad incluso con los sitios muestreados en la misma temporada y presentó el máximo valor en la comparación con el sitio 1 (Paso de Guillermo en época de lluvias).

Los resultados indican que todas las comunidades de insectos hemimetábolos estudiadas muestran algún grado de cambio en la composición entre temporadas (entre el 42-63% de complementariedad), siendo las comunidades que presentaron mayor cambio entre temporadas las establecidas en los sitios 1 y 4 (64 y 76% de complementariedad respectivamente), cambios que se deben principalmente a la pérdida de géneros de la temporada de lluvias hacia la época seca. Para el sitio 1 se presenta la pérdida de seis efemerópteros, tres hemípteros y cinco odonatos, con seis nuevos registros de géneros

ausentes en época de lluvias, de los cuales tres son efemerópteros y tres odonatos. Mientras que para el sitio 4, las pérdidas mayores son de géneros de Odonata (5), dos de efemerópteros y un hemíptero, con nuevos registros de Hemiptera (1) y Odonata (3) para la temporada seca.

Cuadro 13. Distancia geográfica y valores de complementariedad obtenidos de manera pareada para los sitios permanentes entre temporadas. Los sitios con la letra “s” al final, representan los sitios permanentes muestreados en época de sequía. Los números en negritas destacan los valores más altos.

		Distancia geográfica							
Valores de complementariedad	SITIO	1	2	3	4	1s	2s	3s	4s
	1		11.2	15.7	29.3	*	*	*	*
	2	45%		4.87	20	*	*	*	*
	3	40%	41%		15.5	*	*	*	*
	4	70%	70%	63%		*	*	*	*
	1s	64%	57%	56%	76%		*	*	*
	2s	43%	44%	40%	72%	37%		*	*
	3s	61%	34%	42%	62%	54%	51%		*
	4s	83%	76%	76%	63%	66%	35%	18%	

El valor más bajo de complementariedad se presentó entre el sitio 2 en época de secas y el sitio 3 en época de lluvias, con el resto de los valores más bajos presentándose entre sitios muestreados en la misma temporada, lo que reafirma que los mayores diferencias en la composición de las comunidades estudiadas, se presentan entre temporadas.

Análisis de agrupamientos

Los agrupamientos observados para los sitios permanentes (Figura 14), muestran que se presentan diferencias en composición y abundancia de los géneros que integran las comunidades entre temporadas, con excepción del sitio 4 que se agrupa con los sitios de temporada de secas, esto ocurre principalmente por la diferencia en las abundancias de Ephemeroptera. Los géneros *Baetodes*, *Thraulodes* y *Vacupernius*, fueron comunes en los sitios 1, 2 y 3 en época de lluvias, presentándose sólo en bajas abundancias o completamente ausentes del sitio 4 en ambas temporadas, lo mismo sucede para el resto de los sitios en temporada de secas, que presentan disminución o pérdida completa de estos géneros tan comunes en época de lluvias. Lo anterior coincide con una alta abundancia de *Callibaetis* en el sitio 4 en ambas temporadas, género que en el resto de los sitios en época de lluvias exhibió bajas abundancias y el cual se incrementa hacia la época de secas.

Lo anterior contrasta con lo observado en el análisis de diversidad beta en donde el sitio 4 siempre presenta una distinción con el resto, esto puede ser resultado de que el índice de Bray-Curtis siendo un método similitud, trabaja con las abundancias mínimas de las especies compartidas entre dos grupos (Martínez-Cruz *et al.*, 2009), cuando son los géneros encontrados únicos para este sitio los que lo distinguen, como lo confirma el análisis de complementariedad (Ver cuadro 12).

Los sitios 2s y 4s se presentan como los más disímiles en la agrupación de la temporada de secas (31% de similitud), esto se debe a que fueron los únicos sitios que presentaron un aumento del género *Baetis* en esta temporada, así como la disminución o pérdida de otros géneros presentes en época de lluvias (p.e. *Thraulodes*, *Camelobaetidius*) y el aumento de otros (*Notonecta* y *Microvelia*), presentando semejanzas en sus abundancias, lo cual puede tener origen en que la época de secas representa un estrechamiento del cauce y una disminución en la velocidad de la corriente, lo que ocasiona una disminución en la abundancia de taxa reoflícos y un aumento de géneros con hábitos nadadores (Boulton, 2003).

La agrupación observada para los sitios muestreados en época de lluvias muestra una similitud de los sitios 1, 2 y 3 (46%). El sitio 3 se muestra como el más disímil, mientras que los sitios 1 y 2 presentan una similitud del 58%, esto se relaciona con la

distancia geográfica (Cuadro 13), siendo los sitios más cercanos entre sí los que presentan la mayor similitud.

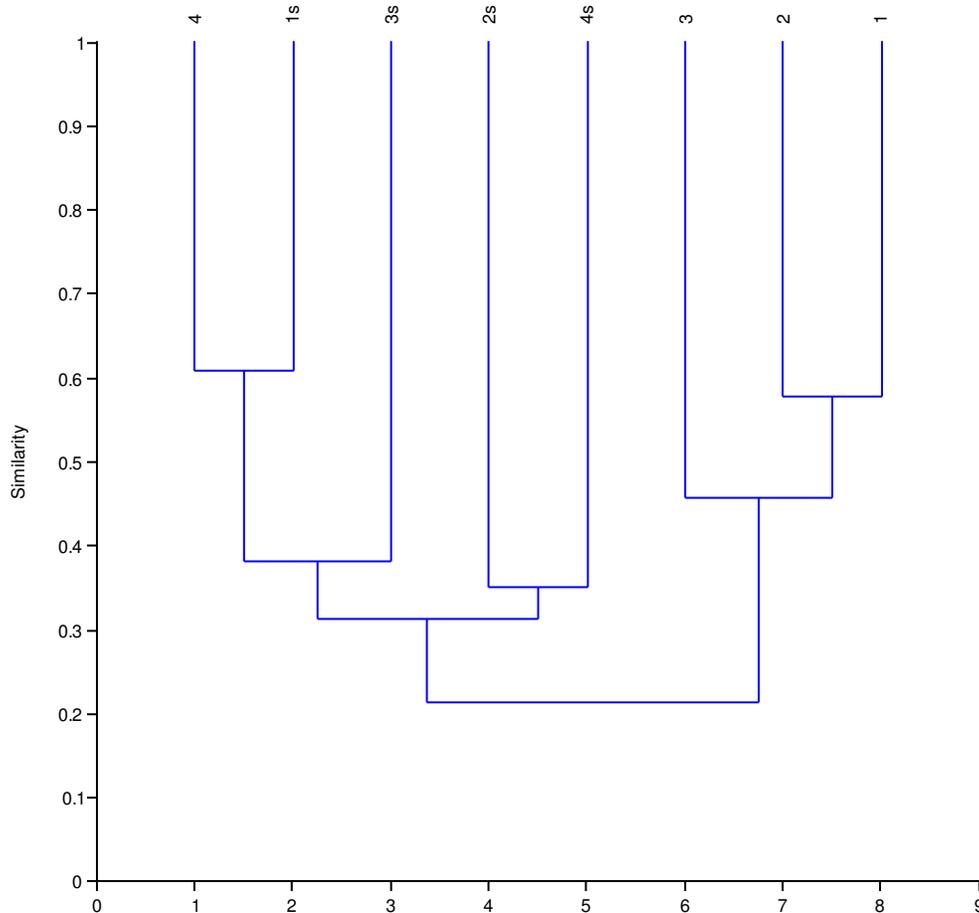


Figura 14. Agrupamientos realizados con base en el índice de Bray-Curtis para las comunidades de insectos hemimetábolos de sitios permanentes entre temporadas. Los sitios con la letra “s” indican los muestreos realizados en época de sequía.

El análisis comparativo de similitud con base en el índice de Jaccard indica que las comunidades no presentan diferencias significativas en la composición taxonómica entre temporadas ($R= 0.14$, $p \leq 0.17$); de la misma manera, el análisis realizado con base en el índice de Bray-Curtis para determinar si existen diferencias estructurales en las comunidades estudiadas, indica que no se presentan diferencias significativas en las comunidades establecidas en distintas temporadas ($R= 0.26$, $p \leq 0.14$).

Análisis de correspondencia sin tendencia

Los valores de los primeros tres ejes del análisis de correspondencias sin tendencia realizado para los sitios permanentes entre temporadas, muestran valores de 0.508, 0.102 y 0.048 para los ejes 1, 2 y 3 respectivamente, con un porcentaje de varianza explicada acumulada del 51%. La distribución de las especies y los sitios muestran una clara diferencia entre temporadas, siendo la única excepción el sitio 4 muestreado en época de secas que se agrupa con los sitios muestreados en época de lluvias. El diagrama de ordenación (Figura 15) muestra la separación en dos grandes grupos, donde los géneros mayormente asociados con la temporada seca son: *Caenis*, *Callibaetis*, *Cloeodes*, *Leucrocuta* (Ephemeroptera), *Argia*, *Archilestes*, *Cordulegaster*, *Erpetogomphus*, *Erythemis*, *Haetarina*, *Perithemis*, *Pseudoleon* (Odonata), *Cryphocricos*, *Ranatra* y *Trepobates* (Hemiptera).

Algunos géneros asociados a la temporada seca presentan ya sea, hábitos de vida más compatibles con las condiciones hidrológicas reinantes en esta temporada, como mayor disponibilidad de hábitats de estanque (Nadadores: *Callibaetis*, *Cloeodes*, *Ranatra*), resistencia a condiciones de bajo oxígeno disuelto (Hemíptera mantiene un tipo de respiración abierto que toma aire directamente de la atmósfera, Merritt *et al.*, 2008), o adaptaciones para sobrellevar ambientes con altas temperaturas y con presencia de partículas finas (*Caenis*, Voshell, 2002). Por otro lado, el orden Odonata con una fase ninfal extendida (~10 meses) de acuerdo con Voshell (2003), presenta un alto número de géneros asociados a la época de secas, factiblemente debido al prolongado estado ninfal que presentan estos organismos en relación a Hemiptera y Ephemeroptera (~3-6 meses), que de acuerdo con Merritt *et al.*, (2008) presentan ciclos de vida cortos, mostrando de manera habitual dos o más generaciones por año (Voshell, 2002), lo que puede ocasionar que su ausencia en esta temporada se deba a la coincidencia con periodos de emergencia del

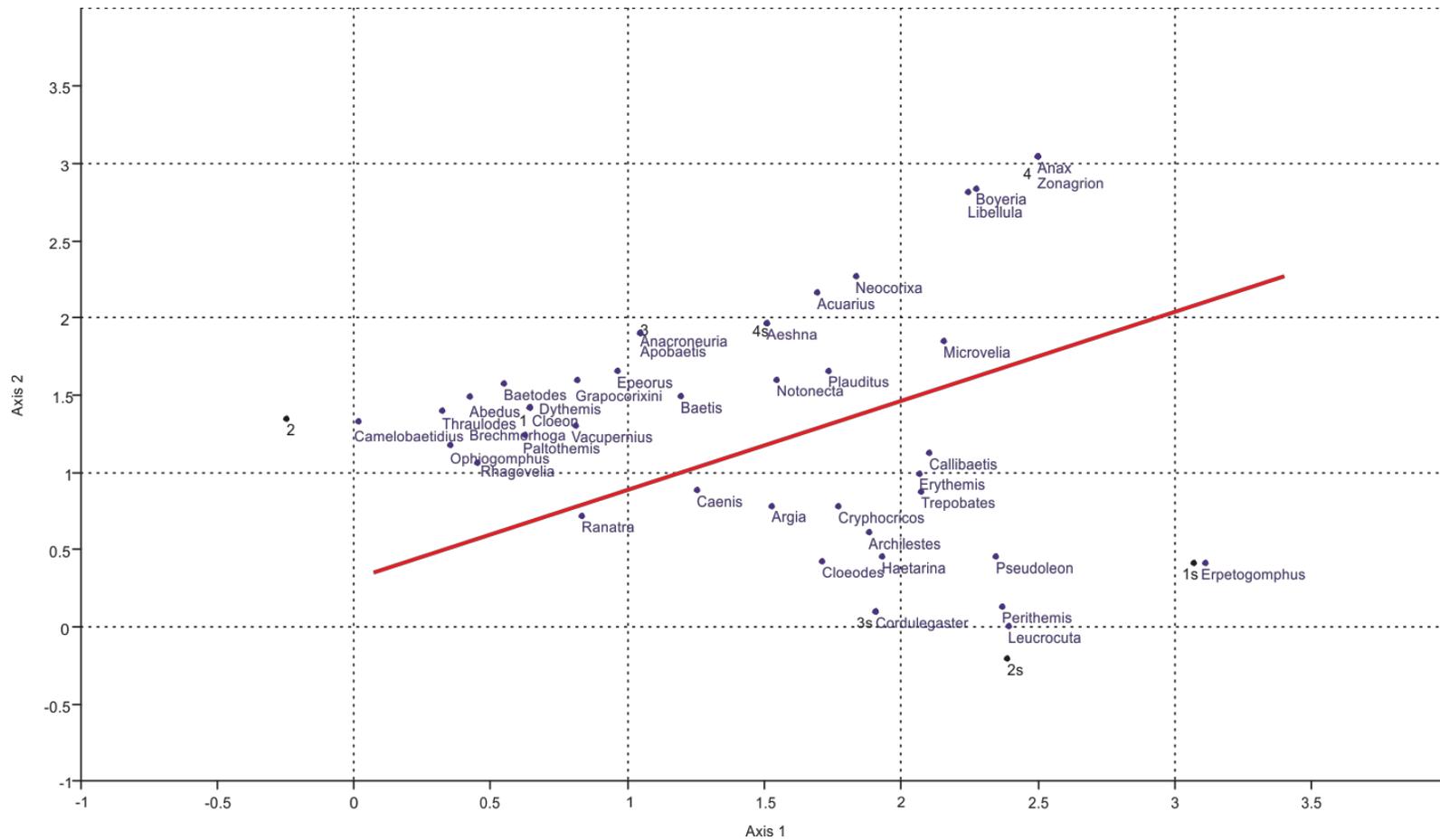


Figura 15. Primeros dos ejes del análisis de correspondencia sin tendencia para los sitios permanentes entre temporadas. Los números con letra “s” al final indican los sitios muestreados en época de secas. La línea en rojo indica la separación de los sitios 1, 2 y 3 muestreados en época de secas del resto de los sitio

medio acuático (particularmente mayo para Ephemeroptera), mientras que para Odonata, la fase ninfal más extendida, puede ser la razón de su registro en esta temporada.

Algunos géneros se presentaron como organismos únicos a un sitio (*Cordulegaster*, *Erpetogomphus* y *Pseudoleon*). Este registro limitado puede deberse a que sus poblaciones son pequeñas y difíciles de registrar, por lo que no puede descartarse la posibilidad de que se encontraran presentes en época de lluvias.

Por otro lado la temporada de lluvias se asocia con una mayor riqueza y abundancia de géneros fijos (*Baetodes*, *Thraulodes*, *Epeorus* y *Anacroneuria*), relacionados con condiciones de mayor afluencia y velocidad de agua que se presentan en los sitios permanentes; así como a una mayor riqueza de géneros raspadores (*Baetodes*, *Cloeon* y *Epeorus*). En esta temporada se presentan la mayor riqueza y abundancia de géneros, debido una mayor área inundada que produce mayor heterogeneidad espacial y disponibilidad de hábitats (Lake, 2000).

El cambio entre temporadas se caracterizó por un reemplazo de géneros de Ephemeroptera (Figura 16), posiblemente debido a una emergencia desfasada del medio acuático. El aumento de *Callibaetis* y *Leucrocuta* en esta temporada puede deberse a una disminución en la competencia por recursos espaciales y/o alimentarios ocasionada por la emergencia de géneros con los que comparten gremio trófico y/o hábito de vida (Ver Anexo 1), pudiendo de esta manera incrementar sus abundancias. Debido a la temporada de muestreo, no se descarta la posibilidad de que las mayores abundancias registradas de estos géneros, puedan deberse a un efecto de concentración, debido a la disminución en el flujo de agua que ocasiona la contracción del cauce y la concentración de organismos en las áreas inundadas, sin embargo la sucesión de géneros entre temporadas es evidente (Figura 16). Es recomendable el estudio de los ciclos de vida y la temporada de emergencia de los géneros relacionados, así como de los rasgos biológicos que los facultan para sobrellevar con éxito el desarrollo en las condiciones más adversas que representa la época seca en la zona de estudio.

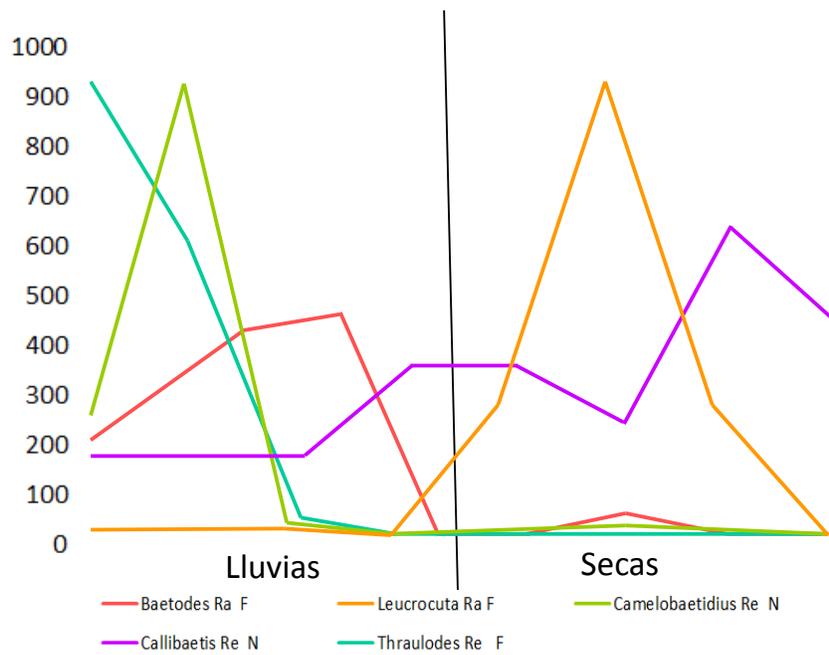


Figura 16. Variación en las abundancias de algunos géneros de Ephemeroptera entre temporadas.

Gremios tróficos

Se presentaron amplias fluctuaciones del gremio de los raspadores entre ambas temporadas (Figura 17), estando completamente ausente en el sitio 4, cuestión ya discutida en la sección anterior. Contrario a lo esperado, este gremio exhibió los valores más altos en los sitios permanentes durante la época seca, en donde alcanzó abundancias por encima del 30%, siendo representada casi en su totalidad por el género *Leucrocuta*, probablemente debido a una disminución en la competencia por el recurso ya que esto coincidió con bajas abundancias del género raspador *Baetodes*, con quien también comparte el hábito de vida fijo (Ver Anexo 1), por lo que también puede reflejar una competencia por el recurso espacial.

El gremio de los depredadores presentó poca variación entre temporadas, los sitios 1 y 2 presentaron un ligero incremento de este grupo en la temporada de secas, mientras que en el sitio 4 se presentó el caso contrario, disminuyendo del 26% de abundancia en la temporada de lluvias, a menos del 7% en temporada de secas.

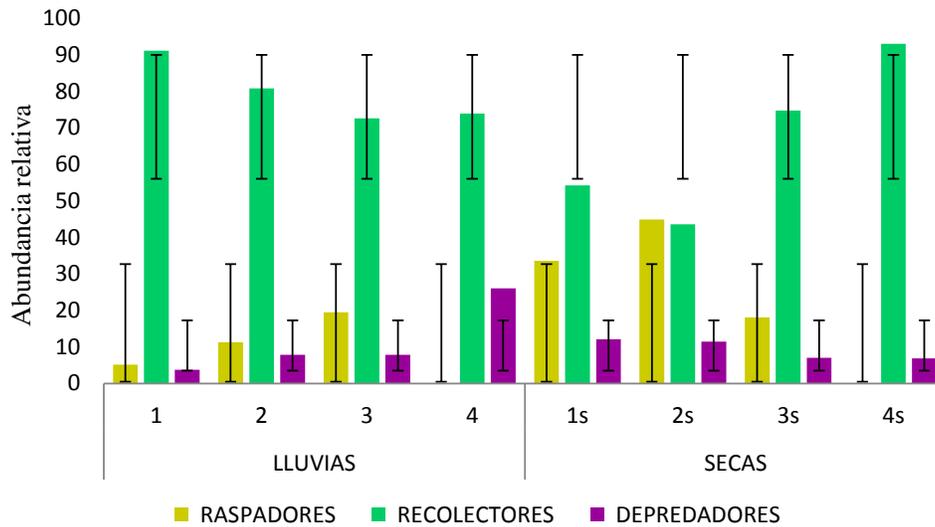


Figura 17. Abundancia relativa de gremios tróficos de insectos hemimetábolos registrados por temporada en la microcuenca Xichú, Guanajuato. Las líneas sobre las barras muestran la desviación estándar.

El sitio 3 es el más estable en relación a los gremios presentando una variación mínima entre temporadas, por el contrario el sitio 2 fue el que más variación mostró: durante la temporada de lluvias, el grupo de los recolectores dominó las abundancias con más del 80%, invirtiéndose las dominancias de los gremios de recolectores y raspadores entre temporadas y presentando una proporción cercana a 1:1 en la época de secas. El gran incremento de organismos raspadores en el sitio 2, puede ser resultado de las condiciones ambientales donde se ubica; este sitio presenta un cauce angosto compuesto mayoritariamente de piedra madre y grandes cantos rodados, en donde la vegetación riparia que consiste en bosque tropical caducifolio (BTC) y matorral xerófilo en las zonas más secas, limita la incidencia solar en el cauce. El BTC se reconoce por que la mayoría de los miembros leñosos presentan pérdida de follaje en temporada de sequía (Rzedowski, 1981), disminuyendo la cobertura vegetal en el cauce y permitiendo una mayor incidencia solar que promueve el desarrollo de organismos fotosintéticos en el cauce, recurso alimentario de los organismos raspadores.

El análisis de varianza factorial determinó que existen diferencias significativas en las abundancias entre los gremios (Cuadro 14), siendo los organismos recolectores significativamente más abundantes en todos los sitios. Sin embargo, no se presentan diferencias significativas en las abundancias de los gremios entre temporadas, ni por el efecto cruzado de temporada y gremio, lo que indica que no existe un cambio funcional en las comunidades de insectos hemimetábolos en los arroyos estudiados, entre temporadas.

Cuadro 14. Resultados del análisis de varianza factorial para los datos de abundancia de gremios tróficos por temporada. Los valores en negrita señalan las diferencias significativas encontradas para los efectos analizados.

<i>Efecto</i>	<i>gL</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Prob> F</i>
Abundancia				
Gremio	2	13346440	9,39	0,001
Temporada	1	1516545	2,13	0,1613
Temporada*Gremio	2	3045073	2,14	0,1463

En términos de riqueza, el gremio de los depredadores fue el que mostró mayor cantidad de géneros (Figura 18), presentando los valores más altos en la temporada de lluvias, con excepción del sitio 2 en donde presentó mayor riqueza durante secas. Todos los sitios presentaron una mayor riqueza en el gremio de los raspadores en la época de lluvias, cuestión similar se presentó para el gremio de los recolectores, exceptuando el sitio 2 en el cual la mayor riqueza de este gremio se presentó en temporada de secas.

Las variaciones en la riqueza se presentaron con altos porcentajes de complementariedad (Cuadro 13), lo que indica que se presenta un remplazo en los géneros que integran los gremios tróficos entre temporadas.

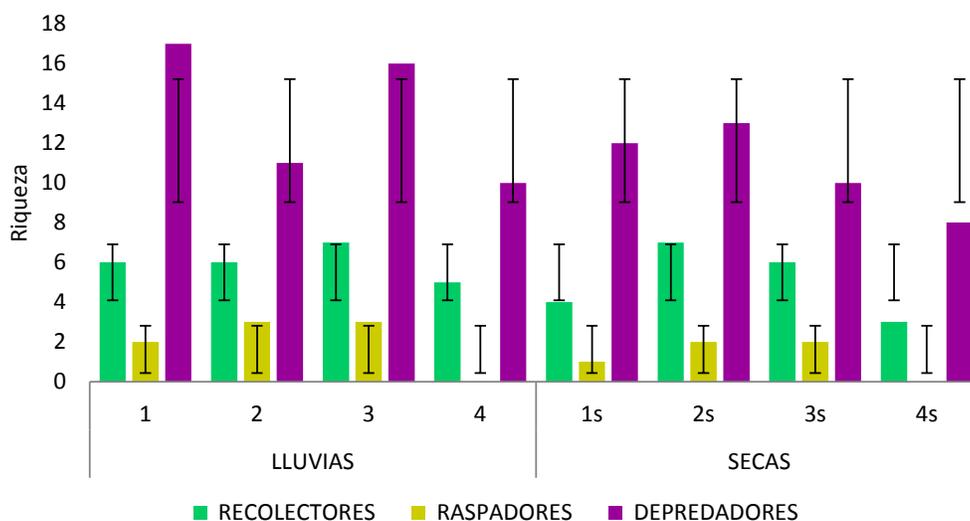


Figura 18. Riqueza de géneros en gremios tróficos de insectos hemimetábolos registrados por temporada en sitios permanentes de la microcuenca Xichú, Guanajuato. Las líneas sobre las barras muestran la desviación estándar.

El análisis de varianza factorial determinó que los gremios presentan diferencias significativas en términos de riqueza (Cuadro 14), siendo el gremio depredador el que presenta la mayor riqueza genérica. El análisis realizado para probar el efecto de la temporada, así como el efecto cruzado de la temporada y el gremio en los valores de riqueza indican que no existen diferencias significativas que puedan ser atribuidas a estos factores, es decir que a pesar de los cambios en composición taxonómica observados entre temporadas (Cuadro 13), las comunidades no presentan diferencias entre temporadas en la riqueza de géneros de insectos hemimetábolos que mantienen.

Cuadro 14. Resultados del análisis de varianza factorial para los datos de riqueza de gremios tróficos por temporada. Los valores en negrita señalan las diferencias significativas encontradas para los efectos analizados.

<i>Efecto</i>	<i>gL</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Prob> F</i>
Riqueza				
Gremio	2	451,08	55,99	<,0001
Temporada	1	13,500	3,351	0,0837
Temporada*Gremio	2	4,7500	0,589	0,5649

Hábitos de vida

El hábito de vida más común fue el nadador exhibiendo las mayores abundancias en todos los sitios (Figura 19), le siguieron en abundancia los hábitos deslizador y fijo, este último estando ausente del sitio 4 en época de secas. El hábito excavador fue el menos común presentando las abundancias más bajas y estando ausente en el sitio 4 en ambas temporadas y en el sitio 3 en época de lluvias. Los hábitos patinador y trepador también se presentaron en bajas abundancias en su mayoría por debajo del 5%, con excepción de los sitios 4 en época de lluvias y 1 en época seca, donde presentó abundancias mayores (13% y 7 % respectivamente).

Los resultados del análisis de varianza (Cuadro 15) indican que existen diferencias significativas en las abundancias de los hábitos de vida encontrados, siendo el hábito nadador significativamente más abundante que el resto, mientras que los análisis realizados para examinar los efectos de la temporada, así como el efecto cruzado de ésta con el hábito, mostraron que no existen diferencias significativas en las abundancias de los hábitos por consecuencia de estos efectos (Cuadro 15).

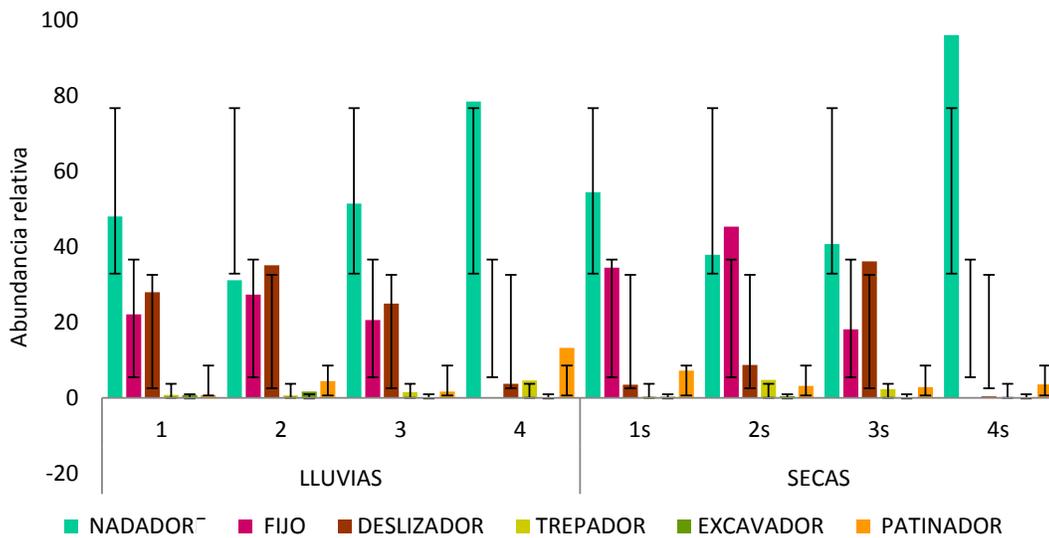


Figura 19. Abundancia relativa de hábitos de vida de insectos hemimetábolos por temporada en sitios permanentes de la microcuenca Xichú, Guanajuato. Se muestran las barras de error con la desviación estándar.

Cuadro 15. Análisis de varianza factorial para los datos de abundancia de los hábitos de vida por temporada. Los valores en negritas señalan las diferencias significativas encontradas para los efectos analizados.

<i>Efecto</i>	<i>gL</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Prob> F</i>
Abundancia				
Hábito	5	8234045	8,73	0,001
Temporada	1	759530	4,02	0,0523
Temporada*Hábito	5	815210	0,86	0,5140

En relación a la riqueza de géneros (Figura 20), el grupo de los nadadores exhibió los valores de riqueza más altos, alcanzando el máximo valor con ocho géneros en el sitio 3 en época de lluvias, el gremio deslizador fue el segundo en mostrar valores altos con el máximo valor en el sitio 1 en época de lluvias, donde igualó el número de géneros de los nadadores. El hábito patinador no mostró gran variación en la riqueza entre temporadas, manteniendo el número de géneros con excepción del sitio 4 en el cual se incrementó la riqueza en un género durante la época seca. Los hábitos fijos y trepadores presentaron las mayores variaciones entre temporadas, con los hábitos fijos exhibiendo los valores de riqueza más altos en la época de lluvias, reduciendo su riqueza para la época seca y quedando completamente ausente en el sitio 4 en esta temporada.

Los hábitos nadador y deslizador que dominaron la abundancia en todos los sitios también presentaron los valores más altos de riqueza, mientras que el hábito trepador a pesar de presentar abundancias muy bajas (por debajo del 5%) en todos los sitios presentó valores de riqueza que variaron entre 1 y 5 géneros, exhibiendo valores más altos que el hábito patinador que presentó abundancias mayores, el grupo de los excavadores presentó los valores más bajos de riqueza con una máximo de dos géneros y estando ausente en 3 sitios.

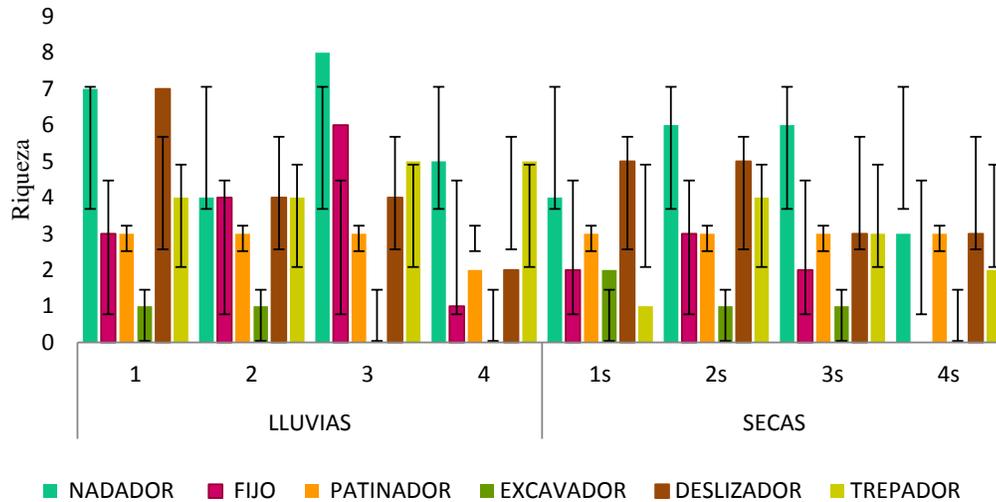


Figura 20. Riqueza de géneros por hábito de vida de insectos hemimetábolos por temporada en sitios permanentes de la microcuenca Xichú, Guanajuato. Las líneas sobre las barras muestran la desviación estándar.

Los resultados de los análisis de varianza (Cuadro 16) indican que existen diferencias significativas en las riquezas de los hábitos de vida encontrados, con los organismos nadadores presentando riquezas significativamente mayores que los hábitos patinadores, fijos y excavadores, sin presentar diferencias con los hábitos deslizador y trepador, mientras que el hábito excavador es significativamente menos rico que todos los demás hábitos con excepción del hábito fijo, con el cual no presenta diferencias significativas. Los análisis realizados para riqueza examinando los efectos de la temporada, así como el efecto cruzado de ésta con el hábito, mostraron que no existen diferencias significativas en la riqueza que se deban a estos efectos (Cuadro 16).

Los organismos nadadores y patinadores presentaron las mayores abundancias en época de sequía, como lo discutido en la sección anterior, esto se relaciona con la mayor disponibilidad de estanques que se presentan en esta temporada por la reducción en el flujo de agua. Como en los análisis anteriores, Ephemeroptera influyó notablemente en estos valores, ya que los géneros de este orden que dominaron las abundancias pertenecen a este hábito de vida. Los valores de riqueza por otro lado, muestran que el resto de los hábitos, a pesar de exhibir bajas abundancias se encuentra representado por una riqueza genérica similar a los nadadores, con la excepción de los excavadores y

patinadores, cuyas riquezas se mostraron evidentemente menores, así como con los organismos fijos.

Cuadro 16. Análisis de varianza factorial para los datos de abundancia y riqueza de hábitos de vida por temporada. Los valores en negritas señalan las diferencias significativas encontradas para los efectos analizados.

<i>Efecto</i>	<i>gL</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Prob> F</i>
Riqueza				
Hábito	5	96,9166	11,43	<,0001
Temporada	1	6,7500	3,983	0,0536
Temporada*Hábito	5	11,250	1,327	0,2746

Existen procesos importantes en el sistema observados durante la realización de este trabajo, que sin embargo no fueron abordados tales como: la importancia que presenta este grupo en el procesamiento de materia orgánica fina en el sistema y su relación con el aprovisionamiento de alimento para la fauna que habita la zona riparia, procesos que necesitan ser considerados para el manejo de la reserva, ya que mucha de la fauna protegida (i. e. pájaros, anfibios) obtiene su alimento de la biomasa que proveen los sistemas fluviales de la zona.

Para lograr una representación más completa de la riqueza taxonómica de una zona es necesario tomar en cuenta los aspectos espaciales y temporales a los que esta sujeta. En sistemas fluviales es necesario el mantenimiento de la heterogeneidad ambiental y la conexión con otros sistemas a través de la conservación de zonas riparias y de flujos naturales, que permitan la migración de organismos, así como la disponibilidad de hábitats adecuados para los diferentes rasgos biológicos que se presentan, cuestiones que deben ser contempladas en los planes de manejo, que entre muchos otros aspectos deben garantizar la protección del mayor número de especies y procesos.

Los insectos son el grupo que generalmente se encuentra dominando las comunidades acuáticas (Merrit *et al.*, 2008) cumpliendo papeles muy complejos en los que con mucha frecuencia pasan desapercibidos por ser poco conspicuos. El estudio de

sus comunidades es imprescindible para conocer el funcionamiento de los sistemas y la manera en la que estos pueden verse afectados por cambios en sus comunidades.

CONCLUSIONES

- La zona de estudio presenta una alta riqueza de géneros de insectos hemimetábolos comparada con lo reportado en otros estudios de sistemas similares.
- Los sitios permanentes constituyen una condición hidrológicamente más estable y heterogénea debido a la permanencia del agua a lo largo del año, lo que provee mayor cantidad de nichos ecológicos y estabilidad a las poblaciones, permitiendo el establecimiento de un mayor número de especies.
- El sistema bajo estudio muestra diferencias en los patrones temporales de riqueza y abundancia en relación con lo encontrado en sistemas ubicados en tipos climáticos más benignos, sujetos a regímenes de precipitación que ocasionan una gran entrada de agua al cauce en época de lluvias que desestabiliza las comunidades bióticas, provocando una alta mortalidad y pérdida de riqueza en esta temporada.
- Los sitios permanentes muestran cambios en la comunidad entre temporadas, presentándose durante la época seca una disminución en la abundancia de cerca del 50% de lo registrado en época de lluvias, cuestión que se atribuye a las temporadas de mayor porcentaje de emergencia conocida para los géneros dominantes, así como una alta mortalidad de organismos al presentarse reducidos los recursos espaciales y alimentarios de los que subsisten en las condiciones de intermitencia.
- En coherencia con nuestra hipótesis los sitios de condición permanente exhibieron las riquezas más altas para el gremio depredador, no obstante no parecen presentarse hábitos especialistas entre los géneros encontrados, aunque se necesitarían otros estudios para aceptar o descartar este argumento.

- El aumento de organismos raspadores al final de la temporada de sequía, aparentemente se presenta como respuesta a una disminución en la competencia ante la ausencia de taxa con la misma afinidad alimentaria y hábito de vida, los cuales se considera que se ausentan en esta temporada debido a una diferenciación en el tiempo de emergencia.
- La mayor riqueza de Odonata en cauces permanentes se relaciona al requerimiento de condiciones más estables para la culminación de su ciclo de vida, mientras que los órdenes Ephemeroptera y Hemiptera presentan rasgos biológicos que los adaptan para soportar condiciones hidrológicas cambiantes, presentando sus mayores abundancias en cauces intermitentes.
- Se presentan diferencias en la composición de las comunidades relacionadas con la altitud, con la presencia de recambio de géneros particularmente para el orden Ephemeroptera, cuya riqueza y abundancia muestra una relación negativa con esta variable.
- Los patrones de diversidad encontrados son congruentes con lo estipulado en el CCR, encontrándose la mayor riqueza taxonómica en arroyos de mediano orden, con los arroyos de menor y mayor orden a estos, mostrando riquezas más bajas.
- La baja variedad de gremios tróficos y su representación longitudinal en el sistema, sugiere diferencias en la disponibilidad de recursos en relación con lo reportado para sistemas lóticos sujetos a otras condiciones climáticas en donde el flujo de agua es mayor, no obstante esto puede estar sesgado por los grupos a los que se restringió el trabajo.
- En relación a la estructura trófica, el sitio de primer orden presentó una ausencia total de organismos raspadores, lo que indica una baja

productividad primaria, con dependencia por la entrada de materia alóctona al cauce, característica de sistemas heterotróficos, con un cambio hacia una producción autotrófica en arroyos de tercer orden, a partir de los cuales este gremio fue registrado.

- Los organismos recolectores dominaron de manera profusa las abundancias, manifestando la particular importancia que representan los insectos en el procesamiento de materia orgánica, el ciclaje de nutrientes y flujo de energía hacia niveles tróficos superiores en el sistema, por lo que se recomienda el uso de esta información en planes de manejo de los recursos lóticos de la reserva, para que se contemple la integridad de sus comunidades.

BIBLIOGRAFÍA

- Alba-Tercedor J. 1996. “*Macroinvertebrados acuáticos y calidad de las aguas de los ríos*”. IV simposio del Agua en Andalucía, Almería 2: 203-213.
- Alonzo-EguíaLis P. E. 2007. “*Importancia del estudio de la entomofauna acuática para la conservación y el manejo sustentable de sistemas dulceacuícolas de México*”. En: Novelo-G. R. y P. E. Alonzo-EguíaLis (Eds). 2007. “*Simposio Internacional de Entomología Acuática: estado actual de conocimiento y aplicación*”. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, Sociedad Mexicana de Entomología. Jiutepec, Morelos 105 pp.
- Arnaldos M., García M. y J. Presa. 2010. “*Fauna entomologica involucrada*”. Material docente, Universidad de Murcia 29 pp.
- Arscott, D. B., Tockner K. y J. V. Ward. 2005. “*Lateral organization of aquatic invertebrates along the corridor of braided floodplain river*”. Journal of the North American Benthological Society 24: 934-954.
- Baptista D. F., Buss D. F. Dorvillé L. F. M. y J. L. Nessimian. 2001. “*Diversity and habitat preference of aquatic insects along the longitudinal gradient of the Macaé River Basin, Rio de Janeiro, Brazil*”. Revista Brasileira de Biologia 61: 249-258.
- Baumann R. y B. C. Kondratieff. 1996. “*Plecóptera*”. En: Llorente-Bousquets J., García A. N. y E. Gonzales. 1996. “*Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México. Hacia una síntesis de su conocimiento*”. Volumen I. Universidad Autónoma de México 660 pp.
- Bonada N., Rieradevall M. y N. Prat. 2007. “*Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network*”. Hidrobiología 589: 91-106.

- Brailovsky A. E., Cervantes L. y C. Mayorga. 1992. "*Hemiptera: Heteroptera de México XLIV: biología, estadios ninfales y fenología de la tribu Pentatomini (Pentatomidae) en la Estación de Biología Tropical, Veracruz, México*". UNAM. Instituto de Biología, publicaciones especiales no. 8. 204 pp.
- Brittain J. 1990. "*Life history strategies in Ephemeroptera and Plecoptera*". En: Campbell I (Ed.). 1990. "*Mayflies and Stoneflies*". 1-12.
- Brittain J. y M. Sartori. 2003. "Ephemeroptera". En: Resh V.H. y R.T Carde (Eds.). 2003. "*Encyclopedia of insects*". Academic press, Elsevier Science 845 pp.
- Brown S. 1961. "*The life cycle of Cloeon dipterum L. (Ephemeroptera: Baetidae)*". The Entomologist 114-120.
- Boulton A. 2003. "*Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages*". Freshwater Biology 48: 1173-1185.
- Cajo J. F., TerBraak y I. Colin. 1988. "*A theory of gradient analysis*". Advances in Ecological Research 18: 271-317.
- Carranza-González E. 2005. "*Conocimiento actual de la flora y la diversidad vegetal del estado de Guanajuato, México*". Flora del Bajío y regiones adyacentes. Fascículo complementario XXI. 23 pp.
- Campbell B. 2007. "*Innovation in evaluating freshwater macroinvertebrates in México: Community-based volunteers and water quality biomonitoring*". En: Novelo-G. R. y P. E. A. Eguía Lis. 2007. "*Simposio Internacional de Entomología Acuática: estado actual de conocimiento y aplicación*". Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, Sociedad Mexicana de Entomología. Jiutepec, Morelos 105 pp.
- Campos-Rodríguez J., Elizalde-Arellano C., López-Vidal J. C., Aguilar-Martínez G., Ramos-Reyes S. y R. Hernández-Arciga. 2009. "*Nuevos registros de anfibios y reptiles para Guanajuato, procedentes de la Reserva de la Biosfera "Sierra Gorda de Guanajuato" y zonas adyacentes*". Acta Zoológica Mexicana. 25: 269-282.

- Clarke A., Nally R. M., Bond N. y P. S. Lake. 2008. “*Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review*”. *Freshwater Biology* 53: 1707-1721.
- Colwell K. R. 2000. “*EstimateS – Statistical estimation of species richness and shared species from samples*”. Version 8.0. Disponible de manera gratuita en internet: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>
- Colwell K. R. y J. Coddigton. 1994. “*Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation*”. *Philosophical Transactions from the Royal Society of London* 345: 101-118.
- Comisión Nacional Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2005. “*Estudio previo justificativo para el establecimiento del Área Natural Protegida Reserva de la Biosfera "Sierra Gorda de Guanajuato "*. CONANP–SEMARNAT
- Covich A., Palmer M. y T. Crowl. 1999. “*The Role of Benthic Invertebrate species in Freshwater Ecosystems*”. *BioScience* 49: 119-127.
- Crist T., Veech J. Gering J. y K. Summerville. 2002. “*Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha, beta and gamma diversity*”. *The American Naturalist* 6:734-743.
- Dang C. K., Harrison S., Sturt M., Giller P. y M. Jansen. 2009. “*Is the elemental composition of stream invertebrates a determinant of tolerance to organic pollution?*”. *Journal of North American Benthological Society* 28:778-784.
- Davies P., Wright I., Findlay S., Jonasson O. y S. Burgin. 2010. “*Impact of urban development on aquatic macroinvertebrates in south eastern Australia: degradation of in-stream habitats and comparison with non-urban streams*”. *Aquatic Ecology* 44: 685-700.
- Delgado-Gallardo M., M. Badii y H. Quiroz-Martínez. 1994. “*Diversidad ecológica de las comunidades acuáticas cohabitando con Anopheles pseudopunctipennis (Diptera: Culicidae) en el arroyo La Ciudadela, en el municipio de Benito Juárez, Nuevo León, México*”. *The Southwestern Entomologist* 1: 71-81.

- Dinger E., Cohen A. Hendrickson D. y J. Marks. 2005. *Aquatic invertebrates of Cuatro Ciénegas, Coahuila, México: Natives and exotics*". The Southwestern Naturalist. 50: 237-246.
- Duran L. y L. Neyra. 2010. "*La diversidad biológica de México: ecosistemas, especies y genes*". En: Toledo M. 2010. "*La biodiversidad de México. Inventarios, manejo, usos, informática, conservación, importancia cultural*". Conaculta. México 356 pp.
- Elizalde-Arellano C., López-Vidal J. C., Uhart E., Campos-Rodríguez J. y R. Hernández-Arciga. 2010. "*Nuevos registros y extensiones de distribución de mamíferos para Guanajuato, México*". Acta Zoológica Mexicana. 26: 73-98
- Elliot J. M. y H. Humpesh. 1980. "*Eggs of Ephemeroptera*". Freshwater Biological Association 48: 41-52.
- Federal Interagency Stream Restoration Working Group (FISRWG). 1998. "*Stream corridor restoration: Principles, processes and practices*". Gobierno de los Estados Unidos de Norteamérica. 637 pp.
- Feminella J. 1996. "*Comparison of benthic macroinvertebrate assemblages in small streams along a gradient of flow permanence*". Journal of North American Benthological Society 15: 651-669.
- Flowers R. y C. De la Rosa. 2010. "*Ephemeroptera*". Revista de Biología Tropical 58: 63-93.
- Funk D. H., Sweeney B. y J. Jackson. 2010. "*Why stream mayflies can reproduce without males but remain bisexual: a case of lost genetic variation*". Journal of the North America Benthological Society 29: 1258-1266.
- García-Roger M., Sánchez-Montoya M., Gómez R., Suárez M., Vidal-Abarca M., Latron J., Rieradevall M. y N. Prat. 2011. "*Do seasonal changes in habitat features influence aquatic macroinvertebrate assemblages in perennial versus temporary Mediterranean streams?*". Aquatic Science 4: 567-579.

- Gledhill T. 1959. "*The life of Ameletus inopinatus (Siphonuridae, Ephemeroptera)*". Freshwater Biological Association 85-90.
- Gonzales-Soriano E. y R. Novelo-Gutiérrez. 1996. "*Odonata*". En: Llorente-Bousquets J., García A. N. y E. Gonzales (Eds.). 1996. "*Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México. Hacia una síntesis de su conocimiento*". Volumen I. Universidad Autónoma de México 660 pp.
- Halffter G., Llorente-Bousquets J. y J. Morrone. 2009. "*La perspectiva biogeográfica histórica*". En: "*Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*". Conabio, México 100 pp.
- Hall D. L., Willig M.R., Moorhead D. L., Sites R. W., Fish E. B. y T. R. Mollhagen. 2004. "*Aquatic macroinvertebrate diversity of playa wetlands: the role of landscape and island biogeographic characteristics*". Wetlands 24: 77-91.
- Hammer O. 1999. "*Paleontological statistics. Version 1.94b. Reference manual*". Universidad de Oslo 175 pp.
- Hammer O., Harper D. A. T. y P. D. Ryan. 2001. "*PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis*". Palaeontologia Electronica 4: 9.
- Houle, R., Herrera. R. y L. Heyer. 2005. "*Macroinvertebrados bentónicos indicadores de la calidad del agua en el Río San Marcos, Cd. Victoria, Tamaulipas*". En: memorias del X Congreso Nacional y IV Internacional de Ciencias Ambientales. Academia Nacional de Ciencias Ambientales A.C. Universidad de Quintana Roo. 132 pp
- Hurtado S., García F. y J. Gutiérrez. 2005. "*Importancia de los macroinvertebrados bentónicos de la subcuenca del río San Juan, Querétaro, México.*" Folia Entomológica Mexicana 44: 271-286.
- Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal (INFDM). 2005. Enciclopedia de los Municipios de México. Estado de Guanajuato. Gobierno

- del Estado de Guanajuato. Pagina en internet, consultada en enero del 2012.
http://www.e-local.gob.mx/wb/ELOCAL/ELOC_Enciclopedia
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2010. “*Simulador de flujos de agua de cuencas hidrológicas*” (SIATL). Consultada en noviembre del 2010.
http://antares.inegi.org.mx/analisis/red_hidro/SIATL/#.
- Iracheta C. A. X. 2009. “*Planes Región 2035 del Estado de Guanajuato. Región I Noroeste*”. Gobierno del estado de Guanajuato 148 pp.
- Irons J., Oswood M., Stout R.J. y C. Pringle. 1994. “*Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important?*”. *Freshwater Biology*, 32: 401–411 p. En: Rosemond A., Pringle C. y A. Ramírez. 1998. “*Macroconsumer effects on insect detritivores and detritus processing in a tropical stream*”. *Freshwater Biology* 39:515–523.
- Jones W. R y G. Hernández. 2009. “*Insectos*”. En: Pineda-López R., Díaz E. y M. Martínez (Coors.). “*Biota acuática de arroyos y ríos. Cuencas Lerma-Chapala y Pánuco*”. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro. México 175 pp.
- Jost L. 2007. “*Partitioning diversity into independent alpha and beta components*”. *Ecology* 10: 2427-2439.
- Juárez-Flores, J. 2007. “*Caracterización de la cuenca del río Metztitlán (Hidalgo, México) con base en la entomofauna acuática y condiciones limnológicas*”. Tesis de maestría. Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa, México D.F. 160 pp.
- Jurasinski G. Retzer V. y C. Beierkuhnlein. 2010. “*Inventory, differentiation and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity*”. *Oecologia* 159: 12-26.
- Lake P. S. 2000. “*Disturbance, patchiness, and diversity in streams*”. *Journal of North American Benthological Society* 19: 573-592.

- Larned S., Thibault D., Arscott D. y K. Tockner. 2010. "*Emerging concepts in temporary-river ecology*". Special Review. *Freshwater Biology* 55: 717-738.
- Ligeiro R., Moretti M., Gonçalves J. F. y M. Callisto. 2010. "*What is more important for invertebrate colonization in a stream with low-quality litter inputs: exposure time or leaf species?*". *Hydrobiologia* 1: 125-136.
- Llorente-Bousquets J., Gonzales E., García A. N. y C. Cordero. 1996. "*Breve panorama de la taxonomía de artrópodos en México*". En: Llorente-Bousquets J., García A. N. y E. Gonzales (Eds.). 1996. "*Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México. Hacia una síntesis de su conocimiento*". Volumen I. Universidad Autónoma de México 660 pp.
- Llorente-Bousquets, J. y S. Ocegueda. 2008. "*Estado del conocimiento de la biota*". En *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México 283-322 pp..
- López W. y Al. Duque. 2009. "*Patrones de diversidad alfa en tres fragmentos de bosques montanos en la región norte de los Andes, Colombia*". *Revista de Biología Tropical* 58: 483-498.
- Novelo-Gutiérrez. 2007. "*El estudio de los odonatos (Insecta: Odonata) en México. Enfoques y perspectivas*". En: Novelo-G. R. y P. E. A. Eguía Lis. 2007. "*Simposio Internacional de Entomología Acuática: estado actual de conocimiento y aplicación*". Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, Sociedad Mexicana de Entomología. Jiutepec, Morelos 105 pp.
- Magurran A. 2004. "*Measuring biological diversity*". Blackwell publishing 215 pp.
- Magurran A. y B. McGill. 2011. "*Biological diversity*". Oxford University Press 345 pp.
- Martínez-Cruz J., Téllez O. y G. Ibarra-Manríquez. 2009. "*Estructura de los encinares de la sierra de Santa Rosa, Guanajuato, México*". *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:145-156.

- May R.M. 1973. "*Stability and complexity in model ecosystems*". Princeton, N. J. Princeton University Press (2, 3, 19, 21). Citado en: Ricklefs R. y D. Schluter. 1993. "*Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*". The University of Chicago Press 414 p.
- Mayfly Central. [Http://www.entm.purdue.edu/mayfly/na-coverage.php](http://www.entm.purdue.edu/mayfly/na-coverage.php). Consultada el 5 de enero del 2012.
- Melo A. y C. G. Froehlich. 2001. "*Evaluation of methods for estimating macroinvertebrate species richness using stones un tropical streams*". *Freshwater Biology* 46: 711-721.
- Mellado-Díaz A. Suárez M. L. y R. Vidal-Abarca. 2008. "*Biological traits of stream macroinvertebrates from a semi-arid catchment: patterns along complex environmental gradients*". *Freshwater Biology* 53: 1-21.
- Merrit, R. W., Cummins K. W. y M. B. Berg. 2008. "*An introduction to the aquatic insect of North America*". Kendall/Hunt publishing company. Estados Unidos de America 1158pp.
- McAleece N. 1997. "*Bioiversity professional. Version 2*". Statistical software package. Natural History Museum and The Scottish Asociation for Marine Science.
- McCafferty W. P. y C. R Lugo-Ortiz. 1996. "*Ephemeroptera*". En: Llorente-Bousquets J., García A. N. y E. Gonzales (Eds.). 1996. "*Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México. Hacia una síntesis de su conocimiento*". Volumen I. Universidad Autónoma de México 660 p.
- Michan y Llorente-Bousquets. 2002. "*Hacia una historia de la Entomología en México*". En Llorente J. y J.J. Morrone (Eds.). "*Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos en México*". Vol III. UNAM. México 690 pp.
- Mittermeier, R. y C. Goettsh. 1997. "*Megadiversidad: los países biológicamente más ricos del mundo*". CEMEX. México 501 pp.

- Moreno, C. E. 2001. “*Métodos para medir la biodiversidad*”. M&T–Manuales y Tesis Sociedad Entomológica Aragonesa 84 pp.
- Moreno C. E. y G. Halfpfer. 2000. “*Spatial and temporal analysis of alpha, beta and gamma diversity of bats in a fragmented landscape*”. *Biodiversity and Conservation* 10: 367-382.
- Moreno C. E. y P. Rodríguez. 2010. “*A consistent terminology for quantifying species diversity?*”. *Oecologia* 163: 279-282.
- Moreno J., Angeler D. y J. De las Heras. 2010. “*Seasonal dynamics of macroinvertebrate communities in a semiarid saline spring stream with contrasting environmental conditions*”. *Aquatic Ecology* 44: 177-193.
- Morrone J. 2004. “*Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición*”. *Revista Brasileira de Entomología* 48: 149-162.
- Morrone J. 2006. “*Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistics analyses of the entomofauna*”. *Annual Review Entomology* 51:467–94.
- Morrone J. y J. Márquez. 2008. “*Biodiversity of mexican terrestrial arthropods (Arachnida and Hexapoda): A biogeographical puzzle*”. *Acta Zoológica Mexicana* 24: 15-41.
- Novelo-Gutierrez R. 2007. “*El estudio de los odonatos. Enfoques y perspectivas*. En: Novelo-G. R. y P. E. Alonzo-Eguía Lis (Eds.). 2007. “*Simposio Internacional de Entomología Acuática: estado actual de conocimiento y aplicación*”. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, Sociedad Mexicana de Entomología. Jiutepec, Morelos 105 pp.
- Larned S., Datry T., Arscott D. y K. Tockner. 2010. “*Emerging concepts in temporary-river ecology*”. *Freshwater Biology* 55:717-737 p.
- Hammer Q. Harper D. y P. Ryan. 2001. PAST. Palaeontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica* 1: 9.

- Payton M., Greenstone M. y N. Schenker. 2003. “*Overlapping confidence intervals or standard error intervals: What do they mean in terms of statistical significance?*”. *Journal of Insects Science* 3: 34-39.
- Peralta L., Deloya C. y P. Moreno-Casasola. 2007. “*Insectos acuáticos asociados a los lagos interdunarios de la región central del Estado de Veracruz, México*”. *Neotropical entomology* 36: 342-355.
- Pérez-Munguía, R. 2007. “*El uso de macroinvertebrados acuáticos en el monitoreo ambiental de ríos y arroyos*”. En: Novelo-G. R. y P. E. A. Eguía Lis. 2007. “*Simposio Internacional de Entomología Acuática: estado actual de conocimiento y aplicación*”. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, Sociedad Mexicana de Entomología. Jiutepec, Morelos 105 pp.
- Pérez-Munguía R. y R. Pineda-López. 2005. “*Diseño de un índice de integridad biótica para ríos y arroyos del centro de México, usando asociaciones de invertebrados*”. *Entomología mexicana* 4: 241-245.
- Peters W. L. y J. Peters. 1977. “*Adult life and emergence of Dolania americana in Northwestern Florida (Ephemeroptera: Behningiidae)*”. *International Revue Hydrobiologie* 62: 409-438.
- Pineda-López R., Díaz E. y M. Martínez. 2009. “*Biota acuática de arroyos y ríos (Cuencas Lerma-Chapala y Pánuco). Manual de identificación*”. Universidad Autónoma de Querétaro 175 pp.
- Piñón-Flores M. 2012. “*Integridad Biótica del Río Chiquito, municipio de Morelia con base en la estructura de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos*”. Tesis de licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolas de Hidalgo 85 pp.
- Ramírez A. 1998. “*Effects of habitat type of benthic macroinvertebrates in two lowland tropical streams, Costa Rica*”. *Revista de Biología Tropical* 6:201-213.
- Ramírez A. 2007. “*Biodiversidad de insectos acuáticos y el funcionamiento del ecosistema*”. En: Novelo-G. R. y P. E. A. EguíaLis (Eds.). 2007. “*Simposio*

- Internacional de Entomología Acuática: estado actual de conocimiento y aplicación*". Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, Sociedad Mexicana de Entomología. Jiutepec, Morelos 105 pp.
- Rice C. y S. Demarais. 1996. "A table of values for Fisher's [alpha] log series diversity index". The Texas Journal of Science. Revisado en línea: <http://www.freepatentsonline.com/article/texas-journal-science/128667026.html>.
- Rosenberg D. M., Davies I. J. y A. Wiens. "Protocols for measuring biodiversity: Benthic macroinvertebrados in freshwaters". Department of Fisheries and Oceans, Freshwater Institute. Manitoba, Estados Unidos de America 43 pp.
- Rosemond A., Pringle C. y A. Ramírez. 1998. "Macroconsumer effects on insect detritivores and detritus processing in a tropical stream". *Freshwater Biology* 39: 515–523.
- Rzedowski J. 1981. "Vegetación de México". Limusa. México 432 pp.
- Rzedowski J. y G. C. Rzedowski. 1996. "Notas sobre la vegetación y la flora del Noreste del estado de Guanajuato, México". *Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascículo complementario XIV* 24 pp.
- Secretaría de Gobernación. 2007. "Decreto por el que se declara área natural protegida, con el carácter de reserva de la biosfera, la zona conocida como Sierra Gorda de Guanajuato localizada en los municipios de Atarjea, San Luis de la Paz, Santa Catarina, Victoria y Xichú en el Estado de Guanajuato". *Diario Oficial* 2 de febrero del 2007: 1- 47.
- Segnini S. 1995. "Medición de la diversidad en una comunidad de insectos". *Boletín de Entomología Venezolana* 10: 105-113.
- Smith R. y T. Smith. 2001. "Ecology and field biology". Benjamín Cummings. Estados Unidos de America 771 pp.
- Stevens L., Polhemus J., Durfee R. y C. Olson. 2007. "Large mixed-species dispersal flights of predatory and scavenging aquatic Hemiptera y Coleoptera, Northern Arizona, USA". *Western North American Naturalist* 67: 587-592.

- Strahler A. 1957. "*A quantitative Analysis of Watershed Geomorphology*". Transactions of the American Geophysical Union 36: 913-920.
- Sweeney B. y R. Vannote. 1978. "*Size variation and the distribution of hemimetabolous aquatic insects: two thermal equilibrium hypothesis*". Science 200: 144-146.
- Tilman D. y S. Pacala. 1993. "*The maintenance of species richness in plant communities*". En: Ricklefs R. y D. Schluter (Eds.). 1993. "*Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*". The University of Chicago Press 414 pp.
- Tennessee K. J. 2003. "*Odonata*". En: Resh V. H. y R. T. Cardé (Eds.). 2003. "*Encyclopedia of insects*". Academic press, Elsevier Science 845 pp.
- Thomas G. M. 2000. Bio-DAP. A biodiversity analysis package.
- Tjonneland A. 1970. "*A possible effect of obligatory parthenogenesis on the flight activity of some tropical larvo-aquatic insects*". Acta Universitatis Bergensis 3: 1-7.
- Torres-García U. 2010. "*Monitoreo de Macroinvertebrados Acuáticos en ríos con impacto al caudal, dos casos: río Chiquito, Morelia y río Lerma, La Piedad, Michoacán*". Tesis de licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México 69 pp.
- Tomanova S., Tedesco P., Campero M., Van Damme P., Moya N. y T. Oberdorff. 2007. "*Longitudinal and altitudinal changes of macroinvertebrate functional feeding groups in Neotropical streams: a test of the River Continuum Concept*". Fundamental and Applied Limnology 3: 233-241.
- Tooth S. 2005. "*Splay formation along the lower streams of ephemeral rivers on the Northern Plains of arid Australia*". Journal of Sedimentary Research 75: 636-649.
- Usseglio-Polatera P. y J. N. Biesel. 2000. "*Longitudinal changes in macroinvertebrate assemblages in the Meuse River: anthropogenic effects versus natural change*". River Research and Applications 18: 197-211.

- Vannote R., Minshall G., Cummins K., Sedell J. y C. Cushing. 1980. "*The river continuum concept*". Canadian Journal of Fishery and Aquatic Sciences 37: 130-137.
- Velasco J., Millán A. y L. Ramírez-Díaz. 1993. "*Colonización y sucesión de nuevos medios acuáticos. I. Composición y estructura de las comunidades de insectos*". Limnética 9: 73-85.
- Voshell J. 2002. "*A guide to common freshwater invertebrates of North America*". The Donald & Woodward publishing company. Blacksburg, Virginia 351 pp.
- Weigel B., Henne L. y L. Martinez. 2002. "*Macroinvertebrate-based index of biotic integrity for protection of streams in west central México*". The North American Benthological Society 21: 686-700.
- Wolda H. 1978. "*Fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects*". The Journal of Animal Ecology 47: 369-381.

ANEXOS

Anexo 1. Listado de géneros de insectos hemimetábolos registrados para la microcuenca Xichú, Guanajuato. Los valores de tolerancia para los géneros fueron consultados en Merrit et al., (2008), los indicados con asterisco () se tomaron de Pérez-Munguía, (2007). Los géneros marcados con el símbolo («) se refieren a los nuevos registros para el estado de Guanajuato.*

Géneros	Habito de vida	Relaciones Tróficas	Valores de Tolerancia
EPHEMEROPTERA			
<u>BAETIDAE</u>			
<i>Apobaetis sp.</i> «	Nadadores	-	-
<i>Baetis sp.</i> «	Nadadores	Recolectores	1.8-8
<i>Baetodes sp.</i> «	Fijos	Raspadores	
<i>Callibaetis sp.</i> «	Nadadores	Recolectores	5.6-9.3
<i>Camelobaetidius sp.</i> «	Nadadores	Recolectores	-
<i>Cloeodes sp.</i> «	Nadadores	Recolectores	-
<i>Plauditus sp.</i> «	Nadadores	Recolectores	4
<u>HEPTAGENIDAE</u>			
<i>Leucrocuta sp.</i> «	Fijos	Raspadores	1-2.4
<i>Epeorus sp.</i> «	Fijos	Raspadores	0-1.5
<u>LEPTOHYPHIDAE</u>			
<i>Vacupernius sp.</i> «	Deslizadores	Recolectores	-
<u>LEPTOPHLEBIIDAE</u>			
<i>Thraulodes sp.</i> «	Fijo	Recolector	-
<u>CAENIDAE</u>			
<i>Caenis sp.</i> «	Deslizadores	Recolectores	3.1-7.6
ODONATA			
<u>CALOPTERIGIDAE</u>			
<i>Haetarina sp.</i>	Trepadores	Depredadores	2.8-6.2
<u>LESTIDAE</u>			
<i>Archilestes sp.</i>	Trepadores	Depredadores	-
<u>COENAGRIONIDAE</u>			
<i>Argia sp.</i>	Trepadores	Depredadores	5.1-7
<i>Zonagrion sp.</i> «	Trepadores	Depredadores	9

<u>GOMPHIDAE</u>			
<i>Erphetogomphus sp.</i> «	Excavadores	Depredadores	1
<i>Ophiogomphus sp.</i> «	Excavadores	Depredadores	1-6.2
<i>Progomphus sp.</i> «	Excavadores	Depredadores	8.7
<u>AESHNIDAE</u>			
<i>Aeshna sp.</i>	Trepadores	Depredadores	3*
<i>Anax sp.</i> «	Trepadores	Depredadores	3*
<i>Boyeria sp.</i> «	Trepadores	Depredadores	3*
<u>CORDULEGASTRIDAE</u>			
<i>Cordulegaster sp.</i> «	Excavadores	Depredadores	3*
<u>LIBELLULIDAE</u>			
<i>Brechmorhoga sp.</i> «	Deslizadores	Depredadores	9*
<i>Dythemis sp.</i> «	Deslizadores	Depredadores	-
<i>Erythemis sp.</i> «	Deslizadores	Depredadores	7.7
<i>Libellula sp.</i>	Deslizadores	Depredadores	8-9.8
<i>Paltothemis sp.</i> «	Deslizadores	Depredadores	-
<i>Perithemis sp.</i> «	Deslizadores	Depredadores	4.0-10
<i>Pseudoleon sp.</i> «	Deslizadores	Depredadores	-
<u>PLECOPTERA</u>			
<u>PERLIDAE</u>			
<i>Anacroneturia sp.</i> «	Fijos	Depredadores	1*
<u>HEMIPTERA</u>			
<u>HEBRIDAE</u>			
<i>Lipogomphus sp.</i>	Trepadores	Depredadores	-
<u>VELIDAE</u>			
<i>Microvelia sp.</i>	Patinadores	Depredadores	6*
<i>Rhagovelia sp.</i>	Patinadores	Depredadores	6*
			6*
<u>GERRIDAE</u>			
<i>Acuaris sp.</i>	Patinadores	Depredadores	5*
<i>Trepobates sp.</i>	Patinadores	Depredadores	5*
<u>SALDIDAE</u>			
<i>Pentacora sp.</i>	Trepadores	Depredadores	10*

<u>NEPIDAE</u>			
<i>Ranatra sp.</i>	Trepadores	Depredadores	-
<u>BELOSTOMATIDAE</u>			
<i>Abedus sp.</i>	Trepadores	Depredadores	10*
<u>CORIXIDAE</u>			
<i>Sub. Fam.</i> <i>Graptocorixini</i>	Nadadores	Depredadores	9*
<i>Neocorixa sp.</i>	Nadadores	Depredadores	9*
<u>NAUCORIDAE</u>			
<i>Cryphocricos sp.</i>	Fijos	Depredadores	5*
<u>NOTONECTIDAE</u>			
<i>Notonecta sp.</i>	Nadadores	Depredadores	4*

