



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

**INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA
DOCTORADO EN RECURSOS BIÓTICOS**

**ECOLOGÍA DE LOS ENSAMBLAJES DE LARVAS DE
ODONATOS (INSECTA) Y SU USO POTENCIAL COMO
INDICADORES DE CALIDAD ECOLÓGICA EN LA SIERRA
DE COALCOMÁN, MICHOACÁN, MÉXICO**

TESIS

**Que para obtener el título de:
DOCTOR EN RECURSOS BIÓTICOS**

**PRESENTA:
M. en C. JOSÉ ANTONIO GÓMEZ ANAYA**

DIRECTOR: DR. RODOLFO NOVELO GUTIÉRREZ

MINERAL DE LA REFORMA, HIDALGO

2008

Resumen

Se describen y comparan cinco ensamblajes de larvas de odonatos de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México: río Pinolapa (RP), río la Chichihua (CH), río el Ticuiz (TZ), arroyo el Colorín (CL) y arroyo la Estanzuela (EZ). Los objetivos del estudio fueron, además de describir y comparar los ensamblajes, relacionar la riqueza y composición de estos con algunas variables del medio y juzgar su utilidad como indicadores de conservación. Se realizaron dos muestreos por estación del año, generalmente a inicios y finales de cada estación. Simultáneamente se midieron las variables fisicoquímicas pH, temperatura, oxígeno disuelto y conductividad. Otras variables de los arroyos como anchura, profundidad, velocidad de corriente y pendiente se midieron en algunas las salidas adicionales. Los arroyos fueron muestreados en secciones longitudinales de aproximadamente 500 m con red de mano tipo d (D-net) y muestreador Hess. El muestreo fue por estratos (orillas, rápidos y remansos) y dentro de cada estrato fue aleatorio. La fauna se conservó en alcohol 96% con un recambio antes de 24 horas. Todas las larvas se identificaron a nivel de especie independientemente de su estadio de desarrollo. Como descriptivos de cada ensamblaje (diversidad alfa) se calcularon diferentes índices de diversidad (Shannon-Weaver H' , Berger Parker, alfa de Williams), riqueza (Margalef), dominancia (Simpson D), equidad (Pielou). Para comparar y ordenar la diversidad de los cuerpos de agua se utilizó el índice de Renyi. El índice de Bray-Curtis fue utilizado para evaluar la tasa de recambio (diversidad beta) espacial y temporalmente. Se realizó una estimación de la riqueza teórica por métodos no paramétricos (presencia/ausencia: Chao2, Jack2, Bootstrap y Mao Tau; abundancia: ACE y Chao1) y paramétricos (Clench y von Bertalanffy). Asimismo, los datos de abundancia de las especies fueron ajustados a los cuatro modelos clásicos (barra quebrada, log normal, log series y geométrico); adicionalmente, cada ensamblaje fue separado en dos grupos: especies núcleo y especies ocasionales, de acuerdo con los criterios de Magurran & Henderson (2002), y cada grupo fue ajustado mediante los modelos de la serie logarítmica y log normal con el fin de corroborar lo predicho por estos autores. Mediante las técnicas multivariadas exploratorias de Correlación Canónica (CC) y

Análisis de Correspondencias (AC) se exploró la relación entre las variables fisicoquímicas y la abundancia de las especies por un lado y, la asociación entre la insidencia de las especies con las variables tales como hidrofitos, raíces, hojarasca, arena, limo, entre otras, respectivamente. Se utilizó Análisis Discriminante (AD) para corroborar si los ensamblajes de Zygoptera, Anisoptera y del género *Argia* segregaban bien los arroyos, las estaciones del año y los estratos. Entre los resultados sobresale el hecho de que los cuerpos de agua y las estaciones del año mostraron diferencias fisicoquímicas importantes creando un mosaico de variantes geográficas y temporales. Respecto a la fauna, un total de 75 especies de odonatos (diversidad gama) fueron registradas de un total de 380 muestras, siendo mayor el número de especies en Ticuiz (36) y menor en Colorín (18). Estos cuerpos de agua además de representar los extremos en diversidad representaron también los extremos en conservación. Ticuiz representa un ambiente mixto (lotico-léntico) y con un grado de alteración de moderado a alto como probables razones de su mayor riqueza corroborando de alguna manera la hipótesis de perturbación intermedia. Por su parte, CL representa el cuerpo de agua con mayor grado de conservación con un ensamblaje característico de los arroyos de montaña del bosque mesófilo. De acuerdo con los estimadores de riqueza, los listados de los cinco cuerpos de agua son aún incompletos, siendo los más completos los de EZ y CL. Por otro lado, la CC mostró que algunas variables fisicoquímicas pudieran ser responsables de la abundancia de algunas especies, mientras que el AC indicó que existe una asociación diferencial entre las especies y los estratos, siendo las orillas las que soportan la mayor diversidad y abundancia. Por su parte, el AD evidenció que los ensamblajes de Zygoptera, Anisoptera y de *Argia* se segregan bien entre los cuerpos de agua, estaciones del año y estratos. Finalmente, se considera al género *Argia* como adecuado para buscar especies indicadoras, asimismo este ensamblaje, por si solo, puede servir como indicador del estado de conservación.

SUMMARY

Five Odonata larvae assemblages from Coalcomán Range, Michoacán, México were described and compared: Pinolapa (RP), Chichihua (CH), Ticuiz (TZ), Colorín (CL) and Estanzuela (EZ). The objectives of the study were describe and compare the assemblages and to relate them with some environmental variables judging their utility as conservation indicators. Two sampling trips for each year station were carried out, generally to beginning and final of each station. Simultaneously, the physiochemical variables pH, temperature, dissolved oxygen and conductivity were measured. Other variables of the streams like width, depth, current speed and gradient were measured in some additional trips. The streams were sampled in longitudinal sections of approximately 500 m using D-net and Hess sampler. We used a stratified sampling design (shores, rapids and eddies) and inside each stratum sampling was aleatory. The fauna was conserved in alcohol 96% with a replacement before 24 hours. All the larvae were identified to the species level regardless of their development stadium. As descriptive of each assemblage (alpha diversity) different diversity indexes were calculated (Shannon-Weaver H', Berger Parker, Williams's alpha), richness (Margalef), dominance (Simpson D), equitativity (Pielou). To compare and order the diversity of the water bodies the Renyi's index was used. The Bray-curtis' similarity index was used to evaluate the replacement rate (betha diversity) space and temporarily. An estimation of the theoretical richness using non parametric methods (presence/absence: Chao2, Jack2, Bootstrap and Mao Tau; abundance: ACE and Chao1) and parametric methods (Clench and von Bertalanffy) was carried out. Abundance of species was adjusted to the four classic models (stick broken, normal log, log series and geometric); additionally, each assemblage was separated in two groups, core and occasional species, according to Magurran & Henderson (2002). We used Canonical Correlation (CC) and Correspondences Analysis (AC) to explore the possible relationship between the physiochemical and environmental variables with species abundance. Discriminante Analysis (AD) was used to corroborate if the assemblages of Zygoptera, Anisoptera and *Argia* was able to segregate well the streams, the year stations and the strata. Among the

results, the water bodies showed important physiochemical differences creating a temporal and geographical mosaic of variation. A total of 75 Odonata species (gamma diversity) were registered of a total of 380 samples. Number of species was higher at Ticuiz (36) and smaller at Colorín (18). These water bodies represented the ends in diversity and conservation in Coalcomán Range. Additionally, Ticuiz represents a mixed environment (lotic-lentic) with a moderate degree of stress being this fact the possible reason of its highest diversity and corroborating the intermediate-disturbance hypothesis. On the other hand, Colorín represents the water body more conserved with a characteristic Odonata assemblage of mountain streams of cloud forest. According to the richness estimators, the five lists of species are still incomplete, being the most complete those of Estanzuela and Colorín. CC showed that some physiochemical variables could be responsible for the abundance of some species, while the AC indicated that a possible association can exist between the species and the strata, being the shores that support the highest diversity and abundance. AD evidenced that the assemblages of Zygoptera, Anisoptera and *Argia* can segregate well among the water bodies, year stations and strata. Finally, we considered convenient to looking for indicator species of conservation among the *Argia* genus.

DEDICATORIA

A mis padres y hermanos en vida y recuerdo.

A mi familia con quien comparto todos los días de mi vida.

Para todos aquellos interesados en el estudio de los odonatos.

Para tí donde quiera que estés.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio se realizó al amparo de un proyecto financiado por CONACyT, "Diversidad alfa, beta y gamma de los odonatos de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México" (43091-Q), cuyo responsable es el director de la presente tesis. Un estudio esencialmente faunístico de las formas adultas de los odonatos desde una perspectiva de presencia-ausencia, al cual se sumó el interés por evaluar diferentes aspectos cuantitativos de las larvas de estos organismos.

Una tesis doctoral requiere la colaboración de un gran número de personas y medios, sin los cuales no sería posible llegar a buen término. Por lo anterior, cualquier omisión en este apartado solo se excusa en mi mala memoria, por lo que pido disculpas anticipadamente.

Inicialmente quiero agradecer a nuestro bien recordado amigo y colega el Dr. Lamberto González Cota, gracias al cual dimos nuestros primeros pasos en el área de estudio, una tierra desconocida y harto peligrosa. Aunque hubiera sido un éxito completo que hubiera podido ver mi trabajo concluido, para él y su amable familia, mi más profundo agradecimiento.

A Don Ulises y su esposa por su amable hospitalidad durante nuestra estancia en Coalcomán.

Al Instituto de Ecología, A.C. de Xalapa, Ver., lugar donde laboro, y al Departamento de Entomología de esta Institución por las facilidades otorgadas para realizar mis estudios de doctorado en el Centro de Investigaciones Biológicas (CIB) de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca.

Para todos mis amigos y compañeros del Departamento de Entomología y del CIB-UAEH.

Al CIB-UAEH, por darme la oportunidad de ser uno de sus estudiantes.

A los profesores de asignatura, Dr. Atilano Contreras Ramos y Dr. Juan Márquez Luna y Gerardo Sánchez Rojas por sus enseñanzas en el aula de clases.

A los doctores integrantes del comité tutorial, Claudia E. Moreno Ortega, Rodolfo Novelo Gutiérrez, Ignacio Castellanos Sturemark y Juan Márquez Luna, por su interés en mi manuscrito, sus consejos, sugerencias y su paciencia.

Son pocos unos cuantos renglones para poder agradecer tanto a mi amigo y maestro el Dr. Rodolfo Novelo, gracias al cual y a su profesionalismo, tomé interés hace algunos años por el estudio de los insectos, algo que me acompañara ya siempre. Le agradezco su paciencia en todo momento, su interés y apoyo en mis aspiraciones de superación tanto académicas como personales.

CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN • 1

- 1.1. Biodiversidad y alteración de los ecosistemas acuáticos • 2

2. ANTECEDENTES • 10

- 2.1. Generalidades del Orden Odonata • 10
- 2.2. Distribución y diversidad • 15
- 2.3. Estudios ecológicos de los Odonata • 16
- 2.4. Odonata como bioindicadores • 18
- 2.5. Antecedentes particulares • 23

3. JUSTIFICACIÓN • 25

4. OBJETIVOS GENERALES • 26

- 4.1. Objetivos particulares • 26

5. HIPÓTESIS DE TRABAJO • 27

6. MATERIALES Y MÉTODOS • 29

- 6.1. Descripción del área de estudio • 29
- 6.2. Ubicación de los sitios de muestreo • 35
 - 6.2.1. El Ticuiz (TZ) • 35
 - 6.2.2. La Estanzuela (EZ) • 36
 - 6.2.3. El Colorín (CL) • 37
 - 6.2.4. La Chichihua (CH) • 38
 - 6.2.5. Río Pinolapa (RP) • 39
- 6.3. Trabajo de campo • 40
- 6.4. Trabajo de laboratorio • 41
- 6.5. Análisis de datos • 42
 - 6.5.1. Variables hidrológicas • 42
 - 6.5.2. Análisis de datos fisicoquímicos • 42
 - 6.5.3. Abundancia de larvas • 43
 - 6.5.4. Índices de diversidad (diversidad alfa) • 43
 - 6.5.5. Diversidad beta • 46
 - 6.5.5.1. Técnicas multivariadas • 48
 - 6.5.6. Diversidad gamma • 51
 - 6.5.6.1. Estimadores de riqueza paramétricos • 52
 - 6.5.6.2. Estimadores no paramétricos • 53

6.5.7. Patrones de abundancia de especies • 54

7. RESULTADOS • 57

7.1. Datos hidrológicos • 57

7.1.1. Pendiente • 57

7.1.2. Anchura, profundidad, velocidad y descarga • 58

7.2. Datos fisicoquímicos • 60

7.3. Diversidad Alfa • 73

7.3.1. Río Pinolapa • 73

7.3.1.1. Riqueza y composición • 73

7.3.1.2. Dominancia numérica estacional • 74

7.3.1.3. Diversidad y abundancia • 76

7.3.1.4. Curvas de acumulación de especies • 82

7.3.1.5. Análisis de Correspondencias • 84

7.3.2. La Chichihua • 88

7.3.2.1. Riqueza y composición • 88

7.3.2.2. Dominancia numérica estacional • 89

7.3.2.3. Diversidad y abundancia • 92

7.3.2.4. Curvas de acumulación de especies • 98

7.3.2.5. Analisis de correspondencias • 100

7.3.3. La Estanzuela • 104

7.3.3.1. Riqueza y composición • 104

7.3.3.2. Dominancia numérica temporal • 105

7.3.3.3. Diversidad y abundancia • 109

7.3.3.4. Curvas de acumulación de especies • 115

7.3.3.5. Análisis de correspondencias • 117

7.3.4. El Colorín • 121

7.3.4.1. Riqueza y composición • 121

7.3.4.2. Dominancia numérica temporal • 122

7.3.4.3. Diversidad y abundancia • 125

7.3.4.4. Curvas de acumulación de especies • 129

7.3.4.5. Análisis de Correspondencias • 131

7.3.5. El Ticuiz • 135

7.3.5.1. Riqueza y composición • 135

7.3.5.2. Dominancia numérica temporal • 136

7.3.5.3. Diversidad y abundancia • 139

7.3.5.4. Curvas de acumulación de especies • 144

7.3.5.5. Análisis de Correspondencias • 145

7.4. Análisis integral de los ensamblajes • 150

7.4.1. Riqueza y composición • 150

7.4.2. Diversidad • 153

7.4.3. Dominancia numérica estacional • 155

7.4.4. Ordenamiento de la diversidad • 158

- 7.4.5. Proporciones de abundancia y especies • 160
- 7.4.6. Abundancia • 166
- 7.4.7. Similitud • 177
 - 7.4.7.1. Índice de Whittaker • 179
- 7.4.8. Ensamblajes por estación del año • 179
- 7.4.9. Ensamblajes por estratos • 182
- 7.4.10. Curvas de acumulación de especies • 185
 - 7.4.10.1. Especies raras • 185
 - 7.4.10.2. Estimadores no paramétricos • 186
 - 7.4.10.3. Estimadores paramétricos • 188
- 7.4.11. Curvas para Zygoptera y Anisoptera • 190
 - 7.4.11.1. Estimadores no paramétricos • 190
 - 7.4.11.2. Estimadores paramétricos • 192
- 7.4.12. Modelos de abundancia de especies • 195
- 7.4.13. Análisis de la rareza • 204
- 7.4.14. Correlación • 205
 - 7.4.14.1. Correlaciones del número de especies • 209
 - 7.4.14.2. Correlación Canónica • 210
- 7.4.15. Análisis de Correspondencias • 216
 - 7.4.15.1. Asociaciones entre especies y estratos • 216
 - 7.4.15.2. Asociación entre especies y estaciones • 217
 - 7.4.15.3. Asociación entre especies y muestras • 218
- 7.4.16. Análisis Discriminante • 220
 - 7.4.16.1. Zygoptera • 220
 - 7.4.16.2. Anisoptera • 226
 - 7.4.16.3. *Argia* • 231

8. DISCUSIÓN • 234

- 8.1. Diversidad • 234
- 8.2. Comparación con otros estudios • 237
- 8.3. Curvas de acumulación de especies • 239
- 8.4. Modelos de abundancia de especies • 240
- 8.5. Rareza • 244
- 8.6. Correlaciones • 249
 - 8.6.1. Temperatura • 249
 - 8.6.2. pH • 250
 - 8.6.3. Oxígeno • 252
 - 8.6.4. Conductividad • 254
- 8.5. Conservación y uso potencial de los odonatos • 255

9. CONCLUSIONES • 258

10. LITERATURA CITADA • 265

11. ANEXOS • 281

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Ubicación municipal y coordenadas geográficas de los sitios de colecta • 35

Cuadro 2. Pendiente o inclinación de los arroyos estudiados. Media= pendiente promedio, Menor= pendiente menor y Mayor= pendiente mayor. RP= Pinolapa, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, TZ= Ticuiz y CH= Chichihua. La numeración del 1 al 7 son mediciones. La pendiente (gradiente) se da en grados, minutos y segundos y, en decimales producto de la función $\tan^{-1} \theta = \text{cateto opuesto} / \text{cateto adyacente}$ de las mediciones realizadas en el campo • 57

Cuadro 3. Medias e intervalos de confianza al 95% para la anchura (metros), profundidad (metros), velocidad (metros/segundo) y descarga (metros cúbicos/segundo) de los cinco arroyos. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz. Temperatura en grados centígrados, pH en unidades, conductividad en Siemens/centímetro y oxígeno en partes por millón. N= número de mediciones • 59

Cuadro 4. Coeficientes de correlación de Spearman (r_s) entre las variables fisicoquímicas de los cinco arroyos. Temperatura en grados centígrados, pH en unidades, conductividad en Siemens/centímetro y oxígeno en partes por millón. Un * significa correlación significativa con $p < 0.05$ • 60

Cuadro 5. Valores promedio e intervalos de confianza al 95% para los parámetros fisicoquímicos de los cuerpos de agua de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz. Temperatura en grados centígrados, pH en unidades, conductividad en Siemens/centímetro y oxígeno en partes por millón. N= número de mediciones • 62

Cuadro 6. Medias e intervalos de confianza al 95% para los parámetros fisicoquímicos de las estaciones. N= número de mediciones. Temperatura en grados centígrados, pH en unidades, conductividad en Siemens/centímetro y oxígeno en partes por millón • 63

Cuadro 7. Medias e intervalos de confianza al 95% para las variables temperatura, pH, conductividad y oxígeno considerando los efectos cruzados de los factores arroyo* estación del año • 72

Cuadro 8. Riqueza y composición de los ensamblajes estacionales y total de larvas de Odonata del río Pinolapa, Michoacán, México. Se muestran las abundancias totales y relativas de cada especie por estación del año. P= Primavera, V= Verano, O= Otoño, I= Inverno • 73

Cuadro 9. Parámetros ecológicos de los ensamblajes estacionales de larvas de Odonata del río Pinolapa, Michoacán, México • 77

Cuadro 10. Parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de odonatos de los estratos del Pinolapa, Michoacán, México • 79

Cuadro 11. Riqueza y composición de los ensamblajes de larvas de odonatos en los estratos del Pinolapa, Michoacán, México • 79

Cuadro 12. Distribución de la abundancia y número de especies por tipo de muestra en el Pinolapa. Dado que el muestreo fue por estratos y dentro de éstos fue aleatorio, la mayoría de las condiciones están representadas en las muestras. La clasificación de "tipo de muestra" se realizó con los datos de las etiquetas de campo. Las combinaciones son importantes porque permiten apreciar preferencias específicas por uno o una combinación de sustratos • 81

Cuadro 13. Riqueza y composición de los ensamblajes de larvas de Odonata del río la Chichihua, Michoacán, México, por estación y en total. Se muestran las abundancias relativas de cada especie. P= Primavera, V= Verano, O= Otoño, I= Inverno • 88

- Cuadro 14. Parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de Odonata por estación del año en La Chichihua, Michoacán, México • 93
- Cuadro 15. Parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de odonatos de los estratos muestreados en la Chichihua, Michoacán, México • 96
- Cuadro 16. Riqueza y composición de los ensamblajes de larvas de odonatos de los estratos en la Chichihua, Michoacán, México • 97
- Cuadro 17. Abundancia y número de especies de larvas de odonatos por tipo de muestra en la Chichihua, Michoacán, México • 98
- Cuadro 18. Riqueza y composición del ensamblaje de larvas de Odonata en la Estanzuela, Michoacán, México. Se muestran las abundancias relativas de cada especie por estación y en total. P= Primavera, V= Verano, O= Otoño, I= Inverno • 104
- Cuadro 19. Parámetros ecológicos del ensamblaje de larvas de Odonata por estación del año en la Estanzuela, Michoacán, México • 110
- Cuadro 20. Parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de odonatos de los estratos en la Estanzuela, Michoacán, México • 113
- Cuadro 21. Composición específica porcentual de los ensamblajes de larvas de odonatos de los estratos en la Estanzuela, Michoacán, México • 113
- Cuadro 22. Distribución de la abundancia y número de especies por tipo de muestra en la Estanzuela. Se considera que si el muestreo fue por estratos y dentro de éstos aleatorio, entonces la mayoría de las condiciones están representadas en las muestras. La clasificación de “tipo de muestra” se realizó con los datos de las etiquetas de campo. Las combinaciones son importantes porque permiten apreciar preferencias específicas por uno o una combinación de sustratos • 114
- Cuadro 23. Abundancia y frecuencia muestral de las especies de odonatos en la Estanzuela, Michoacán, México • 115
- Cuadro 24. Riqueza y composición del ensamblaje de larvas de Odonata en el Colorín, Michoacán, México. Se muestran las abundancias relativas de cada especie por estación y en total. P= Primavera, V= Verano, O= Otoño, I= Inverno • 121
- Cuadro 25. Parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de Odonata por estación del año en el Colorín, Michoacán, México • 125
- Cuadro 26. Parámetros ecológicos de los ensamblajes por estratos de larvas de odonatos del arroyo el Colorín, Michoacán, México • 128
- Cuadro 27. Distribución de la abundancia y número de especies entre los tipos de muestras del arroyo el Colorín, Michoacán, México • 128
- Cuadro 28. Riqueza y composición de los ensamblajes estacionales de larvas de Odonata en el Ticuiz, Michoacán, México. Se muestran las abundancias relativas de cada especie por estación y en total. P= Primavera, V= Verano, O= Otoño e I= Invierno • 135
- Cuadro 29. Parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de Odonata por estación del año en el Ticuiz, Michoacán, México • 139
- Cuadro 30. Parámetros ecológicos de los ensamblajes de especies de larvas de odonatos de los estratos del Ticuz, Michoacán, México • 142

Cuadro 31. Riqueza y composición de los ensamblajes de larvas de odonatos de los estratos en el Ticuiz, Michoacán, México • 142

Cuadro 32. Distribución de la abundancia y número de especies entre los tipos de muestras en el Ticuiz, Michoacán, México • 143

Cuadro 33. Riqueza y composición de los ensamblajes de especies de larvas de odonatos de los cuerpos de agua muestreados en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. EZ, Estanzuela; TZ, Ticuiz; RP, Pinolapa; CH, Chichihua; CL, Colorín. Se muestra la abundancia total y porcentual por especie. Clave, abreviaturas que son utilizadas en los gráficos • 152

Cuadro 34. Parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de odonatos de los arroyos muestreados en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. H' calculado con Log_2 . EZ= Estanzuela, TZ= Ticuiz, RP= Pinolapa, CH= Chichihua y CL= Colorín • 155

Cuadro 35. Debajo de la diagonal, comparaciones pareadas de los perfiles de diversidad de Renyi, NC= perfiles no comparables. Arriba, valores de t de la prueba de Poole (1974) cuando se comparan dos valores de diversidad de Shannon-Weaver. EZ= Estanzuela, TZ= Ticuiz, RP= Pinolapa, CH= Chichihua y CL= Colorín • 161

Cuadro 36. Abundancias de larvas totales y porcentuales por suborden y familia de los arroyos muestreados de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. CH= Chichihua, CL= Colorín, TZ= Ticuiz, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa • 162

Cuadro 37. Número de especies de odonatos (larvas) por suborden y familia para los arroyos muestreados de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. CH= Chichihua, CL= Colorín, TZ= Ticuiz, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa • 154

Cuadro 38. Matriz de similitud generada con el índice de Bray-Curtis • 178

Cuadro 39. Riqueza, composición y abundancia de los ensamblajes de larvas de odonatos por estaciones en los cinco arroyos de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México • 180

Cuadro 40. Parámetros de los ensamblajes de larvas de odonatos para las estaciones del año. En cada estación se realizaron dos colectas, generalmente a principios y finales de cada estación • 182

Cuadro 41. Comparaciones pareadas de la diversidad de los ensamblajes de larvas de odonatos usando el índice de Renyi. La interpretación de cada celda es, por ejemplo: la diversidad en primavera es mayor que la diversidad en verano (en negritas) • 182

Cuadro 42. Riqueza, composición y abundancia de los ensamblajes de larvas de odonatos de los estratos de los cinco arroyos de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México • 184

Cuadro 43. Parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de odonatos para los estratos • 185

Cuadro 44. Estimadores no paramétricos para los arroyos muestreados y para la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Se presenta la eficiencia del muestreo de acuerdo con cada estimador y los límites de confianza al 95% para algunos de ellos • 188

Cuadro 45. Parámetros generados por las funciones de Clench y de von Bertalanffy para SC= Sierra de Coalcomán, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, TZ= Ticuiz, CH= Chichihua y RP= Río Pinolapa. Donde n = esfuerzo de colecta, S_{obs} = número de especies observadas, a = la pendiente al inicio del muestreo, b = un parámetro relacionado con el modo en que se acumulan las especies nuevas durante el muestreo, a/b = asíntota, R^2 = es el coeficiente de determinación, E_f = eficiencia del muestreo y P_{dte} = pendiente. La pendiente fue evaluada utilizando la primer derivada de la

función de Clench $[a/(1+b*n)^2]$ y la primer derivada de la función de von Bertalanffy a $[a * \exp(-b*n)]$.
● 191

Cuadro 46. Parámetros generados por las funciones de Clench y de von Bertalanffy para los subordenes Zygoptera y Anisoptera con el fin de evaluar la perfección de los listados. Donde n = esfuerzo de colecta, $Sobs$ = número de especies observadas, a = la pendiente al inicio del muestreo, b = un parámetro relacionado con el modo en que se acumulan las especies nuevas durante el muestreo, a/b = asíntota (número de especies esperado), R^2 = es el coeficiente de determinación, Ef = eficiencia del muestreo y $Pdte$ = pendiente. La pendiente fue evaluada utilizando la primer derivada de la función de Clench $[a/(1+b*n)^2]$ y la primer derivada de la función de von Bertalanffy a $[a * \exp(-b*n)]$ ● 195

Cuadro 47. Parámetros estimados por cuatro modelos de abundancia de especies para los ensamblajes de larvas de Odonata. Para todos los modelos se utilizó una prueba Chi^2 como prueba de bondad del ajuste. El estadístico Chi^2 se calculó con la fórmula: $Chi^2 = \sum (\text{observado} - \text{esperado})^2 / \text{esperado}$, con $k-1$ categorías o clase como grados de libertad. Se acepta H_0 (distribuciones iguales) cuando $Chi^2 < Chi^2$ tablas con $k-1$ gl, en caso contrario se rechaza. Los valores de $p > 0.05$ indican que los datos no se ajustan bien al modelo ● 200

Cuadro 48. Distribución taxonómica, espacial y temporal de las especies raras (larvas) de Odonata de SC. Anis= Anisoptera, Zyg= Zygoptera, Aesh=Aeshnidae, Lib= Libellulidae, Coena= Coenagrionidae, Prot= Protoneuridae ● 205

Cuadro 49. Coeficientes de correlación de Spermán (r_s) entre las variables fisicoquímicas y las abundancias de las especies más abundantes y frecuentes en las muestras. * = correlación significativa con $p < 0.05$, $N = 220$ ● 208

Cuadro 50. Coeficientes de correlación de Spermán entre las abundancias de las especies de Odonata. *= correlación significativa con $p < 0.05$, $N = 220$ ● 209

Cuadro 51. Coeficientes de correlación de Spermán (r_s) entre el número de especies y las variables fisicoquímicas ● 211

Cuadro 52. Coeficientes Canónicos para los dos conjuntos de variables analizados ● 212

Cuadro 53. Coeficientes Canónicos para los dos conjuntos de variables analizados para Anisoptera ● 214

Cuadro 54. Número de especies en los 21 tipos de muestras principales en la Sierra de Coalcomán. Los últimos tres grupos, A, Ml y P representan a su vez agrupaciones mayores de muestras con algas, materia muerta y con plantas respectivamente. Algas se refiere a cualquier tipo de algas (filamentosa o gelatinosa), materia muerta a toda muestra que contuviera exclusivamente dicha condición (detrito, arena, rocas, hojarasca, grava), plantas a cualquier tipo de planta o parte de ellas (pasto, raíz, lentejilla, lirio). El número de especies fue mayor en el grupo P y en las muestras de detrito ● 219

Cuadro 55. Coeficientes estandarizados para las variables canónicas. A mayor valor absoluto del coeficiente mayor importancia en la segregación independientemente del grupo en el que se encuentren las especies, sin embargo, el signo de cada coeficiente es importante porque tiende a "jalar" la muestra hacia un punto del plano carteciano (positivo o negativo) ● 222

Cuadro 56. Distancias cuadradas de Mahalanobis para las comparaciones pareadas. Un * significa diferencias significativa con $p < 0.05$ ● 222

Cuadro 57. Coeficientes estandarizados para las variables (especies de Zygoptera) de las raíces ● 224

Cuadro 58. Distancias cuadradas de Mahalanobis para las comparaciones pareadas de los estratos. Un * significa diferencias significativa con $p < 0.05$ • 224

Cuadro 59. Coeficientes estandarizados generados por el Análisis Discriminante para las variables canónicas • 225

Cuadro 60. Distancias de Mahalanobis para las comparaciones pareadas por estaciones. Un * significa diferencia significativa con $p < 0.05$ • 226

Cuadro 61. Coeficientes estandarizados para las variables canónicas • 227

Cuadro 62. Distancias de Mahalanobis para las comparaciones pareadas de los arroyos. Un * significa diferencia significativa con $p < 0.05$ • 227

Cuadro 63. Coeficientes estandarizados para las variables canónicas. Con negritas están marcados aquellos de mayor peso • 229

Cuadro 64. Distancias cuadradas de Mahalanobis entre para las comparaciones pareadas. Un * significa diferencia significativa con $p < 0.05$ • 229

Cuadro 65. Coeficientes estandarizados para las variables canónicas • 230

Cuadro 66. Distancias cuadradas de Mahalanobis entre los centroides de grupo. Un * indica diferencia significativa con $p < 0.05$ • 231

Cuadro 67. Coeficientes estandarizados para las variables canónicas • 233

Cuadro 68. Matriz de distancias cuadradas de Mahalanobis para las comparaciones pareadas de los arroyos utilizando las especies de *Argia*. Un * señala diferencia significativa 95% • 233

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Proporción de especies que ocupan los insectos respecto a las restantes formas de vida de acuerdo con Willson 1992. Figura tomada de: <http://entomologia.rediris.es/introento/02cuanta-diversidad-biologica.htm> • 2

Figura 2. Orden Odonata. Imagos de Aeshnidae (1), Libellulidae (2 y 3), Calopterygidae (4 a 7), Pseudostigmatidae (8) y Coenagrionidae (9). Imagen tomada de Tillyard (1917) • 12

Figura 3. Orden Odonata. Larvas de Libellulidae (1, 4 y 5), Aeshnidae (3), Gomphidae (2 y 7), Calopterygidae (6), Coenagrionidae (8), Patystictidae (9) y Polythoridae (10). Imágenes tomadas de Corbet (1999) y Novelo-Gutiérrez (1985, 1994, 2000) • 13

Figura 4. Localización de los sitios de colecta en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Mapa de la zona de estudio extraído y modificado de: <http://maps.google.com/maps?ll=18.468336,-103.23376&z=11&t=h&hl=es> • 30

Figura 5. Diagrama ombrotérmico del estado de Michoacán durante los años de colecta 2005-2006. Generado a partir de datos obtenidos de: <http://smn.cna.gob.mx/productos/emas/> • 31

Figura 6. Localización de la Región Hidrológica Prioritaria 26, denominada ríos Coalcomán y Nexpa, marcada como de alta biodiversidad. (Mapa tomado y modificado de <http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/Hmapa.html>) • 35

Figura 7. El Ticuiz en abril de 2006 (izquierda) y en julio de 2006 (derecha) • 36

Figura 8. Arroyo la Estanzuela en abril de 2005 (izquierda) y en julio de 2005 (derecha). Se observa la gran proliferación de algas filamentosas durante las secas • 37

Figura 9. Arroyo el Colorín en abril de 2005 (izquierda) y en julio de 2005 (derecha) • 38

Figura 10. Río la Chichihua en enero de 2005 (izquierda) y en julio de 2005 (derecha) • 39

Figura 11. Río Pinolapa en enero de 2005 (izquierda) y en julio de 2005 (derecha) • 39

Figura 12. Cuatro modelos de relación entre la abundancia relativa de especies (medida como %) y sus rangos, de la más común (izquierda) a la más rara (derecha) en una comunidad (Magurran, 2004). La mayoría de las comunidades ecológicas (diatomeas, artrópodos edáficos, mamíferos, aves y plantas) se ajustan bien al modelo Log normal, considerándose como casos “extremos” de distribución de la serie geométrica que correspondería a comunidades homogéneas y pobres en especies (tal vez comunidades de zonas muy elevadas con pocas especies y con la mayor abundancia concentrada en muy pocas de ellas); mientras que el otro caso corresponde a una comunidad donde el reparto de la abundancia es más equitativo entre las especies, llamado “vara quebrada” (raro de encontrar). Todos estos modelos que de alguna manera expresan un grado de organización ecológica que a su vez está relacionado con el concepto de nicho ecológico definido por (Whittaker, 1972) que considera la posición de una especie en la comunidad, incluyendo el uso de recursos, tiempo de actividad, ubicación vertical y horizontal, interacción con otras especies, etc. Consecuentemente, los ecólogos han desarrollado varias hipótesis en un intento por explicar estos patrones de distribución de la abundancia de las especies en relación al nicho • 55

Figura 13. Variación de las medias e intervalos de confianza al 95% para las pendientes de los cinco arroyos. RP= Pinolapa, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, TZ= Ticuiz, CH= Chichihua • 58

Figura 14. Variación de la profundidad, anchura, velocidad y descarga entre los arroyos. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa, TZ= Ticuiz. Las barras verticales representan el intervalo de confianza al 95% • 59

Figura 15. Medias e intervalos de confianza al 95% para la temperatura de los cuerpos de agua estudiados en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz • 61

Figura 16. Medias e intervalos de confianza al 95% para la temperatura de las estaciones • 62

Figura 17 Medias e intervalos de confianza al 95% del pH para los cuerpos de agua estudiados en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz • 64

Figura 18. Medias e intervalos de confianza al 95% del pH para las estaciones del año • 64

Figura 19. Medias e intervalos de confianza al 95% para la conductividad de los cuerpos de agua estudiados en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz • 65

Figura 20. Medias e intervalos de confianza al 95% para la conductividad de las estaciones del año en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México • 66

Figura 21. Medias e intervalos de confianza al 95% para el oxígeno de los cuerpos de agua estudiados en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz • 67

Figura 22. Medias e intervalos de confianza al 95% para el oxígeno de las estaciones del año • 67

Figura 23. Variación de la temperatura entre los cuerpos de agua y las estaciones (efectos cruzados de los factores cuerpo de agua x estación). Las barras verticales representan los intervalos de confianza al 95% para la temperatura. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz • 68

Figura 24. Variación del pH entre los cuerpos de agua y las estaciones (efectos cruzados de los factores cuerpo de agua x estación). Las barras verticales representan los intervalos de confianza al 95% para el pH. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz • 69

Figura 25. Variación de la conductividad entre los cuerpos de agua y las estaciones (efectos cruzados de los factores cuerpo de agua x estación). Las barras verticales representan los intervalos de confianza al 95% para la conductividad. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz • 70

Figura 26. Variación del oxígeno entre los cuerpos de agua y las estaciones (efectos cruzados de los factores cuerpo de agua x estación). Las barras verticales representan los intervalos de confianza al 95% para el oxígeno. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz • 71

Figura 27. Dominancia numérica de las especies de Odonata del río Pinolapa, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 8 • 74

Figura 28. Dominancia numérica durante la primavera del ensamblaje de larvas de Odonata en el río Pinolapa, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 8 • 75

Figura 29. Dominancia numérica durante el otoño del ensamblaje de larvas de Odonata en el río Pinolapa, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 8 • 75

Figura 30. Dominancia numérica durante el invierno de las larvas de Odonata en el río Pinolapa, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 8 • 76

Figura 31. Parámetros ecológicos del ensamblaje de larvas de Odonata del río Pinolapa por estación del año entre marzo-2005 y enero-2006. D= Dominancia de Simpson, H'= Diversidad de Shannon-Weaver, RM= Riqueza de Margalef y J= Equidad de Pielou • 77

Figura 32. Dendrograma que muestra la similitud faunística de los ensamblajes de larvas de Odonata estacionales del Pinolapa. Generado a partir de una matriz de similitud de Bray-Curtis y como criterio de amalgamiento la unión de pares por promedio (UPGMA). OTO= Otoño, INVI=Invierno, PRI= Primavera y VER= Verano • 78

Figura 33. Curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores no paramétricos de Chao1, ACE, Mao Tau, Chao2, Jack2 y Bootstrap, para el ensamblaje de larvas de odonatos del Pinolapa, Michoacán, México • 83

Figura 34. Curvas de acumulación de especies generadas por el modelo de Clench ($a= 3.68$, $b= 0.12$, $asíntota=30.67$, $R=0.98$) y de von Bertalanffy ($a=2.63$, $b=0.102$, $asíntota=25.74$, $R=0.95$) para el ensamblaje de larvas de odonatos del Pinolapa, Michoacán, México • 84

Figura 35. Análisis de correspondencias para las especies de odonatos (larvas) del río Pinolapa con relación a los estratos. En el AC solo se han incluido aquellas especies con las mayores frecuencias • 85

Figura 36. Análisis de correspondencias para las especies de odonatos (larvas) del río Pinolapa en relación con las estaciones del año. En el AC solo se han incluido aquellas especies con frecuencias altas • 86

Figura 37. Análisis de correspondencias para las especies en el Pinolapa en relación con los tipos de muestras. Los números corresponden con los indicados en el Cuadro 12 para los tipos de muestras. Solo incluye aquellas especies con frecuencias altas • 37

Figura 38. Dominancia numérica de las especies de Odonata de la Chichihua, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 13 • 89

Figura 39. Dominancia numérica durante la primavera del ensamblaje de larvas de Odonata en la Chichihua, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 13 • 90

Figura 40. Dominancia numérica durante el verano del ensamblaje de larvas de Odonata en la Chichihua, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 13 • 91

Figura 41. Dominancia numérica durante el otoño del ensamblaje de larvas de Odonata en la Chichihua, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 13 • 91

Figura 42. Dominancia numérica durante el invierno del ensamblaje de larvas de Odonata en la Chichihua, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 13 • 92

Figura 43. Parámetros ecológicos del ensamblaje de larvas de Odonata en la Chichihua por estación del año. D= Dominancia de Simpson, H'= Diversidad de Shannon-Weaver, RM= Riqueza de Margalef y J= Equidad de Pielou • 94

Figura 44. Dendrograma que muestra las relaciones faunísticas entre los ensamblajes estacionales de larvas de odonatos de la Chichihua, Michoacán, México. Generada a partir de una matriz de similitud mediante el índice de Bray-Curtis y el criterio de unión de pares por promedios (UPGMA) • 95

Figura 45. Perfiles de diversidad de Renyi para los ensamblajes de larvas de odonatos de los estratos orillas (línea superior) y rápidos (línea inferior) de la Chichihua, Michoacán, México • 96

Figura 46. Curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores no paramétricos para el río la Chichihua, Michoacán, México • 99

Figura 47. Curvas de acumulación de especies de acuerdo con los modelos de Clench ($a=2.974$, $b=0.0782$, $asíntota=38.03$, $R= 0.998$) y de von Bertalanffy ($a=2.283$, $b=0.075$, $asíntota=30.44$, $R= 0.992$) para la Chichihua, Michoacán, México. 100

Figura 48. Diagrama que muestra las asociaciones de las especies de Odonata y los estratos muestreados en la Chichihua. Solo se han incluido en el análisis aquellas especies con frecuencias mayores a dos • 101

Figura 49. Diagrama que muestra las asociaciones de las especies de Odonata con las estaciones en la Chichihua. Solo se han incluido en el análisis aquellas especies con frecuencias mayores a dos • 102

Figura 50. Diagrama que muestra las asociaciones de las especies de Odonata con los tipos de muestras en la Chichihua. Solo se han incluido en el análisis aquellas especies con frecuencias mayores a tres • 103

Figura 51. Dominancia numérica de las especies de Odonata del arroyo la Estanzuela, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 18 • 104

Figura 52. Dominancia numérica durante la primavera del ensamblaje de larvas de Odonata en la Estanzuela, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 18 • 105

Figura 53. Dominancia numérica durante el verano del ensamblaje de larvas de Odonata en la Estanzuela, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 18 • 107

Figura 54. Dominancia numérica durante el otoño del ensamblaje de larvas de Odonata en la Estanzuela, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 18 • 107

Figura 55. Dominancia numérica durante el invierno del ensamblaje de larvas de Odonata en la Estanzuela, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 18 • 108

Figura 56. Variación estacional de la dominancia en la Estanzuela. Sólo se ha graficado la variación de las especies más abundantes. El eje y muestra el porcentaje de abundancia que cada especie tuvo en cada estación del año • 109

Figura 57. Variación estacional de los parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de odonatos en la Estanzuela, Michoacán, México • 111

Figura 58. Dendrograma que muestra las relaciones faunísticas entre los ensamblajes de larvas de odonatos por estaciones del año en la Estanzuela, Michoacán, México • 112

Figura 59. Curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores de riqueza no paramétricos para el ensamblaje de larvas de Odonata de la Estanzuela, Michoacán, México • 116

Figura 60. Curvas de acumulación de especies generadas por el Modelo de Clench ($a= 3.20$, $b= 0.12$, $asíntota =26.67$, $R=0.98$ y proporción de varianza explicada de 97.60%) y el Modelo de von Bertalanffy ($a=2.10$, $b=0.09$, $asíntota = 23.33$, $R=0.94$ y proporción de varianza explicada de 87.42%) para el ensamblaje de larvas de Odonata de la Estanzuela, Michoacán, México • 117

Figura 61. Análisis de correspondencias para las especies de Odonata de la Estanzuela con relación a los estratos. Sólo se incluyen aquellas especies con frecuencias altas • 118

Figura 62. Análisis de correspondencias simple para las especies de odonatos de la Estanzuela en relación con las estaciones del año • 119

Figura 63. Análisis de correspondencias para las especies de Odonata de la Estanzuela en relación con las características de las muestras • 120

Figura 64. Dominancia numérica de las especies de Odonata del arroyo el Colorín, Michoacán, México. Clave de las especies en el Cuadro 24 • 122

Figura 65. Dominancia numérica durante la primavera del ensamblaje de larvas de Odonata en el Colorín, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 24 • 123

Figura 66. Dominancia numérica durante el verano del ensamblaje de larvas de Odonata en el Colorín, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 24 • 123

Figura 67. Dominancia numérica durante el otoño del ensamblaje de larvas de Odonata en el Colorín, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 24 • 124

Figura 68. Dominancia numérica durante el invierno del ensamblaje de larvas de Odonata en el Colorín, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 24 • 124

Figura 69. Variación de los parámetros ecológicos de los ensamblajes estacionales de larvas de Odonata en el Colorín, Michoacán, México • 126

Figura 70. Dendrograma que muestra las relaciones faunísticas entre los ensamblajes estacionales de larvas de Odonata en el Colorín, Michoacán, México, generado a partir de una matriz de similitud de Bray-Curtis y utilizando como criterio de amalgamamiento la unión de pares por promedio (UPGMA) • 127

Figura 71. Curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores de riqueza no paramétricos para el ensamblaje de larvas de Odonata en el Colorín, Michoacán, México • 130

Figura 72. Estimadores paramétricos de riqueza para el ensamblaje de larvas de Odonata del Colorín. Modelo de Clench: $a= 1.84$, $b= 0.086$, asíntota=21.40 con $R= 0.98$ y porcentaje de varianza explicada = 98.62%. Modelo de von Bertalanffy: $a= 1.39$, $b= 0.081$, asíntota= 17.16 con $R= 0.96$ y porcentaje de varianza explicada = 96.06% • 131

Figura 73. Diagrama que muestra las asociaciones de las especies de Odonata y los estratos muestreados en el Colorín. Sólo se han incluido en el análisis aquellas especies con frecuencias mayores a dos • 132

Figura 74. Diagrama que muestra las asociaciones de las especies de Odonata y las estaciones del año en el Colorín, Michoacán, México • 133

Figura 75. Diagrama que muestra las asociaciones de las especies de Odonata con los tipos de muestras en el Colorín, Michoacán, México • 134

Figura 76. Dominancia numérica de las especies de Odonata en el Ticuiz, Michoacán, México. El gráfico sólo considera aquellas especies con abundancias relativas superiores al 1%. Clave de las especies en el Cuadro 28 • 136

Figura 77. Dominancia numérica durante la primavera del ensamblaje de larvas de Odonata en el Ticuiz, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 28 • 137

Figura 78. Dominancia numérica durante el verano del ensamblaje de larvas de Odonata en el Ticuiz, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 28 • 138

Figura 79. Dominancia numérica durante el otoño del ensamblaje de larvas de Odonata en el Ticuiz, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 28 • 138

Figura 80. Dominancia numérica durante el invierno del ensamblaje de larvas de Odonata en el Ticuiz, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 28 • 139

Figura 81. Variación de los parámetros ecológicos del ensamblaje de larvas de Odonata en el Ticuiz por estación del año • 140

Figura 82. Dendrograma que muestra las relaciones faunísticas entre los ensamblajes estacionales de larvas de Odonata en el Ticuiz, Michoacán, México, generado a partir de una matriz de similitud de Bray-Curtis y utilizando como criterio de amalgamiento la unión de pares por promedio (UPGMA) • 141

Figura 83. Perfiles de diversidad de Renyi para los ensamblajes de larvas de odonatos de los estratos rápidos (línea de arriba) y orillas (línea de abajo) en el Ticuiz, Michoacán, México • 143

Figura 84. Curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores de riqueza no paramétricos para el ensamblaje de larvas de Odonata en el Ticuiz, Michoacán, México • 145

Figura 85. Curvas de acumulación de especies generadas por el modelo Clench ($a=3.022$, $b=0.063$, $asíntota=47.97$, $R^2=99.40\%$) y de von Bertalanffy ($a=2.55$, $b=0.072$, $asíntota=35.42$, $R^2=98.50\%$) para el ensamblaje de larvas de odonatos del Ticuiz, Michoacán, México • 146

Figura 86. Análisis de Correspondencias que muestra las asociaciones de las especies de larvas de Odonata con los estratos orillas, rápidos e hidrofitos en el Ticuiz • 148

Figura 87. Análisis de Correspondencias que muestra las asociaciones de las especies de larvas de Odonata con las estaciones del año en el Ticuiz • 149

Figura 88. Análisis de Correspondencias que muestra las asociaciones de las especies de larvas de Odonata con los tipos de muestras en el Ticuiz. Solo se consideraron en el análisis aquellas especies y tipos de muestras con mayor frecuencia • 150

Figura 89. Dominancia numérica de las especies de Odonata de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Sólo se han graficado las especies con abundancia relativa superior al 1%. Ver los valores numéricos y clave de las especies en Cuadro 33 • 154

Figura 90. Gráfico de barras que compara los parámetros de los ensamblajes de larvas de odonatos de los arroyos muestreados en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. La abundancia ha sido dividida /1000 para hacerla comparable con las escalas de los índices • 155

Figura 91. Dominancia numérica de las especies de Odonata en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México durante la primavera. Sólo se han graficado las primeras 22 especies (de 54). Valores numéricos y clave de las especies en Cuadro 33 • 156

Figura 92. Dominancia numérica de las especies de Odonata en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México durante el verano. Sólo se han graficado las primeras 18 especies (de 42). Valores numéricos y clave de las especies en Cuadro 33 • 157

Figura 93. Dominancia numérica de las especies de Odonata en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México durante el otoño. Sólo se han graficado las primeras 20 especies (de 54). Valores numéricos y clave de las especies en Cuadro 33 • 158

Figura 94. Dominancia numérica de las especies de Odonata en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México durante el invierno. Sólo se han graficado las primeras 20 especies (de 49). Valores numéricos y clave de las especies en Cuadro 33 • 159

Figura 95. Perfiles de diversidad de Renyi para los cinco ensamblajes de larvas de Odonata de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. EZ= Estanzuela, TZ= Ticuiz, RP= Pinolapa, CH= Chichihua y CL= Colorín • 160

Figura 96. Perfiles de diversidad de Estanzuela y Ticuiz generados con el índice de Renyi. No es posible definir qué diversidad es mayor en virtud de que los perfiles se cruzan, lo cual implica sentidos diferentes en el ordenamiento de la diversidad causados por diferentes índices • 160

Figura 97. Composición porcentual de la abundancia de las familias de larvas de Odonata en cada ensamblaje. EZ= Estanzuela, TZ= Ticuiz, RP= Pinolapa, CH= Chichihua y CL= Colorín • 162

Figura 98. Comparación porcentual de algunas proporciones entre las familias más abundantes y constantes en los cinco cuerpos de agua. Coena= Coenagrionidae, Gomph= Gomphidae, Libll= Libellulidae, Anis= Anisoptera, Zypg= Zygoptera. EZ= Estanzuela, TZ= Ticuiz, RP= Pinolapa, CH= Chichihua y CL= Colorín • 163

Figura 99. Composición porcentual específica de las larvas de Odonata en cada ensamblaje. 164

Figura 100. Comparación porcentual de algunas proporciones entre las familias más especiosas en los cinco cuerpos de agua. Coena= Coenagrionidae, Gomph= Gomphidae, Libll= Libellulidae, Anis= Anisoptera, Zypg= Zygoptera • 165

Figura 101. Número de especies de odonatos por familia en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Ordenadas de mayor a menor • 166

Figura 102. Número de especies por género en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Se incluyen todos los géneros en orden decreciente • 166

Figura 103. Número promedio de larvas de Odonata por cuerpo de agua e intervalo de confianza al 95%. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz • 167

Figura 104. Número promedio de larvas de Odonata e intervalo de confianza al 95% para la abundancia por estación del año • 168

Figura 105. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Zygoptera por cuerpo de agua. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz • 169

Figura 106. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Zygoptera por estación del año • 170

Figura 107. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Anisoptera por cuerpo de agua. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz • 171

Figura 108. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Anisoptera por estación del año • 171

Figura 109. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Coenagrionidae por cuerpo de agua. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz • 172

Figura 110. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Zygoptera por estación del año. 173

Figura 111. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Gomphidae por cuerpo de agua. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz • 174

Figura 112. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Gomphidae por estación del año • 174

Figura 113. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Libellulidae por cuerpo de agua. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz • 175

Figura 114. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Libellulidae por estación del año • 176

Figura 115. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Calopterygidae por cuerpo de agua. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz • 177

Figura 116. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Calopterygidae por estación del año • 177

Figura 117. Dendrograma que muestra las relaciones faunísticas entre los arroyos muestreados en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Generado a partir de una matriz de similitud de Bray-Curtis y utilizando el UPGMA como método de amalgamiento • 179

Figura 118. Representación gráfica mediante diagramas de Venn de la similitud faunística menor (TZ y CL) y mayor (RP y EZ) en función de los tamaños de las faunas y el número de especies compartidas. Los diámetros de los círculos representan el número de especies de cada arroyo y el grado de solapamiento (similitud) se hizo recorriendo los diámetros de los círculos sobre si mismos en proporción al número de especies compartidas • 179

Figura 119. Similitud faunística entre las estaciones del año, generada a partir de una matriz de similitud de Bray-Curtis y como método de unión el UPGMA • 184

Figura 120. Perfiles de diversidad de Renyi para orillas (arriba) y rápidos (abajo). Diversidad de orillas > diversidad de rápidos • 186

Figura 121. Gráfico que muestra como se acumulan las especies *singletons*, *doubletons*, únicas y duplicadas en las muestras en la Sierra de Coalcomán. Las líneas indican el crecimiento acumulado en el número de especies según se incrementa el número de muestras. Para todas las curvas, cada punto es la media de 100 valores obtenidos mediante 100 aleatorizaciones del orden de entrada de las muestras. La acumulación de las especies representadas por un solo individuo (*singletons*) continúa creciendo de acuerdo con la curva • 187

Figura 122. Curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores no paramétricos para el ensamblaje de larvas de odonatos de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México • 188

Figura 123. Curvas de acumulación de especies generadas por las funciones de Clench y de von Bertalanffy (Dependencia Lineal). La línea punteada es la asíntota estimada por Clench • 190

Figura 124. Curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores de riqueza no paramétricos para los Zygoptera de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México • 192

Figura 125. Curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores de riqueza no paramétricos para los Anisoptera de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México • 193

Figura 126. Curvas de acumulación de especies generadas por las funciones de Clench y de von Bertalanffy para Zygoptera y Anisoptera. Las líneas punteadas son las asíntotas estimadas por Clench • 194

Figura 127. Modelo Log-normal para la abundancia de las especies de larvas de Odonata de la Estanzuela, Michoacán, México. El ajuste de este modelo a los datos produce una curva teórica con sesgo (oblicuidad) en su extremo izquierdo. También parece ser bimodal • 196

Figura 128. Modelo Log-normal para la abundancia de las especies de larvas de Odonata del Ticuiz, Michoacán, México. El modelo ajustado no presenta oblicuidad en su extremo izquierdo • 197

Figura 129. Modelo Log-normal para la abundancia de las especies de larvas de Odonata del Pinolapa, Michoacán, México. La curva teórica presenta oblicuidad en su extremo izquierdo. También parece haber dos picos (bimodal) • 197

Figura 130. Modelos Log-normal para la abundancia de las especies de larvas de Odonata de la Chichihua, Michoacán, México. La curva teórica presenta oblicuidad en su extremo izquierdo. La distribución parece bimodal • 198

Figura 131. Modelo Log-normal para la abundancia de las especies de larvas de Odonata del Colorín, Michoacán, México. Este ensamblaje presenta muchas especies raras (abundancias de 1 y 2 individuos = *singletons* y *doubletons*), lo cual produce que la primera octava (que contiene dichas especies) sea la de mayor frecuencia. La curva no presenta sesgo (oblicuidad) en su extremo izquierdo • 198

Figura 132. Modelo Log-normal para la abundancia de las especies de larvas de Odonata de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México (izquierda). Lo que se representa en las octavas (categorías de abundancia) es el número de especies, al parecer los patrones de distribución de estos organismos (así como los de otros grupos de insectos) son bimodales (o tal vez multimodales) • 199

Figura 133. Ajuste del modelo log normal a las especies núcleo (izquierda) de la Estanzuela, con parámetros media= 2.37, varianza= 0.18, $X^2 = 2.38$, $p = 0.12$; y el modelo de la serie logarítmica ajustado a las especies ocasionales (derecha), con parámetros $\alpha = 3.53$, $x = 0.97$, $X^2 = 10.73$, $p = 0.15$ • 203

Figura 134. Ajuste del modelo log normal al conjunto de especies núcleo de la Chichihua (izquierda), con parámetros media= 1.68, varianza= 0.22, $X^2 = 1.79$, $p = 0.18$; y el modelo geométrico ajustado al conjunto de especies ocasionales, con parámetros $k = 0.17$, $X^2 = 0.90$, $p = 0.99$ • 203

Figura 135. Ajuste del modelo log normal ajustado al conjunto de especies núcleo del Pinolapa (izquierda), con parámetros media= 2.23, varianza= 0.21, $X^2 = 2.75$, $p = 0.10$; y el modelo de la serie logarítmica ajustado a las especies ocasionales, con parámetros $\alpha = 5.29$, $x = 0.97$, $X^2 = 14.93$, $p = 0.13$ • 204

Figura 136. Ajuste del modelo log normal al conjunto de especies núcleo de la Sierra de Coalcomán (izquierda), con parámetros media= 2.58, varianza= 0.17, $X^2 = 3.19$, $p = 0.074$; y el modelo geométrico ajustado a las especies ocasionales, con parámetros $k = 0.09$, $X^2 = 26.65$, $p = 0.97$ • 204

Figura 137. Análisis de Correspondencias generado a partir del cuadro 49, con el fin de explorar si la condición de especie rara (rareza) está asociada a una cualidad taxonómica, espacial o temporal • 206

Figura 138. Análisis de Correspondencias global entre las especies y los estratos en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Solo considera a las especies con las mayores frecuencias • 217

Figura 139. Análisis de Correspondencias entre las especies y las estaciones en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México • 218

Figura 140. Análisis de Correspondencias entre especies y los tipos de muestras en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México • 220

Figura 141. Proyección de las muestras, clasificadas por cuerpo de agua, en las que se registraron larvas de Zygoptera en el plano generado por las dos primeras raíces • 221

Figura 142. Proyección de las muestras, clasificadas por estratos, en las que se registraron larvas de Zygoptera en el plano generado por las dos primeras raíces • 223

Figura 143. Proyección de las muestras, clasificadas por estación del año, en las que se registraron larvas de Zygoptera en el plano generado por las dos primeras raíces • 225

Figura 144. Proyección de las muestras, clasificadas por cuerpo de agua, en las que se registraron larvas de Anisoptera en el plano generado por las dos primeras raíces • 227

Figura 145. Proyección de las muestras, clasificadas por estratos, en las que se registraron larvas de Anisoptera en el plano generado por las dos primeras raíces • 228

Figura 146. Proyección de las muestras, clasificadas por estaciones del año, en las que se registraron larvas de Anisoptera en el plano generado por las dos primeras raíces • 230

Figura 147. Proyección de las muestras en el espacio bidimensional generado por las dos primeras raíces a partir de la riqueza y abundancia de larvas del género *Argia* en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México • 232

1. INTRODUCCIÓN

Por "biodiversidad" o "diversidad biológica" se entiende la variabilidad de la vida en todas sus formas, niveles y combinaciones (Solbrig, 1991). La "diversidad biológica" se describe convenientemente, pero no exclusivamente, en términos de tres niveles conceptuales: 1) Diversidad de ecosistemas: la variedad y frecuencia de los diferentes ecosistemas. 2) Diversidad de especies: la frecuencia y diversidad de las diferentes especies. 3) Diversidad genética: la frecuencia y diversidad de los diferentes genes y/o genomas. En la definición de la diversidad biológica, la diversidad genética está incluida en la diversidad dentro de cada especie. Incluye las variaciones tanto dentro de una población como entre poblaciones. Este concepto amplio de biodiversidad o diversidad biológica es el que se encuentra en el Convenio sobre la Diversidad Biológica, por lo que no sólo es relevante desde el punto de vista científico, sino jurídico, ya que debe de tenerse en cuenta en la aplicación del Convenio en cada país signatario y en el Derecho Internacional (Glowka *et al.*, 1996).

Según Wilson (1994), el número de organismos conocido asciende a 1.4 millones (Figura 1). Otros autores suponen entre 1.5 y 1.8 millones de especies (Wheeler, 1995). Cualquier estimación coincide con el hecho de que más de la mitad son insectos (751,000), aunque las cifras son conflictivas, debido a que sólo se considera a las especies descritas por la sistemática, pero no las existentes. Sobre estas cifras sólo pueden hacerse estimaciones que oscilan entre 100 millones (Erwin, 1988, 1997) y otras más moderadas de 5-10 millones de especies. Los especialistas coinciden en que la mayor parte de las especies no descritas son artrópodos, principalmente insectos. Eso dejaría entre 3 y 8 millones de insectos por describir.

Por otro lado, no existe una base mundial completa de las especies existentes por lo que no es fácil saber el número exacto de especies descritas por los taxónomos. Aunado a lo anterior está el problema de la sinonimia. Por ejemplo, se considera que se han descrito hasta la fecha unos 550,000 escarabajos, de los

que 'sólo' serían 'especies válidas' unas 350,000 (<http://entomologia.rediris.es>). No es de extrañar que haya otras estimaciones diferentes. La cifra de insectos conocidos que podemos aventurar asciende a algo más de 1000,000 de especies. Si la diversidad es la característica fundamental de la vida, los insectos son, sin duda alguna, su mejor ejemplo.

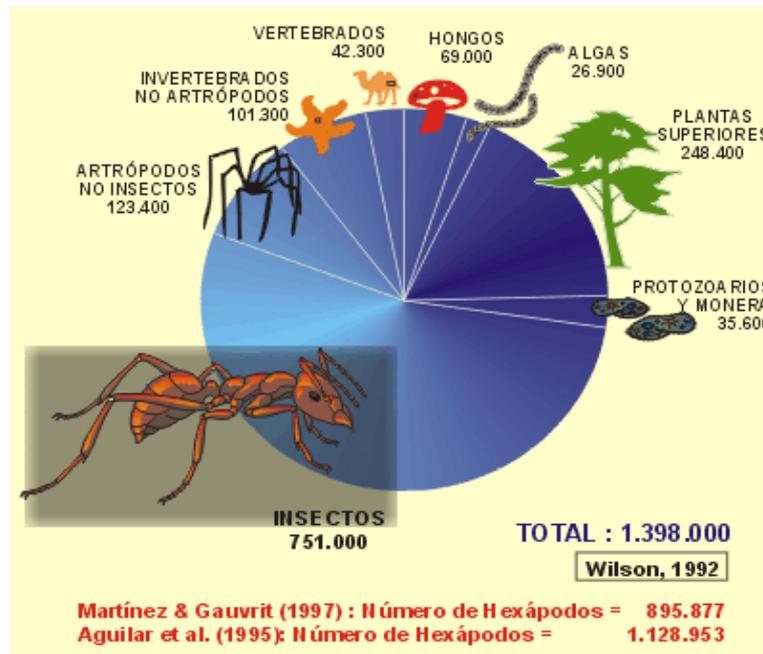


Figura 1. Proporción de especies que ocupan los insectos respecto a las restantes formas de vida de acuerdo con Willson 1992. Figura tomada de: <http://entomologia.rediris.es/introento/>

Particularmente entre los insectos existen 14 ordenes (Merritt & Cummins, 1996) y poco más de 30000 especies consideradas como acuáticas (Williams & Feltmate, 1992).

1.1. Biodiversidad y alteración de los ecosistemas acuáticos

La integridad de los ecosistemas de aguas epicontinentales o superficiales y su diversidad biológica cada vez está más amenazada por las actividades humanas en todo el mundo (Gómez *et al.*, 2001). La gran variedad de actividades intersectoriales se contraponen entre sí y con las necesidades de las especies. La

reducción del volumen de aguas superficiales y subterráneas disponibles y el deterioro de su calidad demuestran claramente que las aguas interiores no son recursos inagotables. El bienestar social y económico de un país depende, en gran medida, de la capacidad que tienen estos ecosistemas acuáticos de brindar sus servicios ambientales; de ahí la importancia de que su uso sea racional y sustentable.

Por otro lado, la accidentada topografía de nuestro país y su ubicación geográfica favorecen el desarrollo de una gran variedad de cuerpos de agua dentro de su territorio, así como una flora y fauna diversificadas y ricas en especies nativas que sólo ahí existen (endémicas). Por ello, estos sistemas acuáticos desempeñan un papel fundamental desde el punto de vista ecológico y es necesario atender los muchos problemas relativos a su integridad, al sostenimiento de sus ecosistemas y a la supervivencia de sus especies. La biodiversidad de las aguas continentales forma parte importante del patrimonio nacional y se encuentra en la actualidad muy degradada por un manejo ineficiente y la falta de planeación.

En las últimas décadas los sistemas fluviales han estado sometidos a una fuerte presión de uso afectando la *calidad del agua* y su *calidad ecológica*, por las principales actividades que se desarrollan asociadas a cuencas hidrográficas como son por ejemplo: ingreso de pesticidas y gran cantidad de material particulado, por actividades agrícolas y deforestación, fragmentación del hábitat, cambios del sustrato por remoción y extracción de materiales a lo cual se suma el incremento de materia orgánica por ingreso de agua no tratada (Jara, 2002).

Actualmente, la evaluación de la *calidad del agua* es un concepto ampliamente utilizado, pero difícil de definir ya que se encuentra directamente relacionado al uso de este vital elemento y lo que se desee proteger en el ambiente natural que sustenta. En este caso el término mencionado, se encuentra enmarcado dentro de las definiciones y variables consideradas en la Norma Secundaria de Calidad Ambiental para la Protección de las Aguas Continentales

Superficiales y la NCh 1333 “Requisitos de calidad del agua para diferentes usos” (1987).

La evaluación de este recurso tradicionalmente se ha basado en análisis fisicoquímicos, pero en la actualidad se ha complementado con monitoreo biológico (biomonitoreo), el cual utiliza una entidad biológica como indicador de contaminantes y su respuesta como una herramienta que permite detectar condiciones ambientales específicas. Otro concepto relevante, corresponde a los criterios biológicos (biocriterios), que son expresiones narrativas o numéricas, que describen la *integridad biológica* de la estructura y función de las comunidades acuáticas, es decir los biocriterios son medidas biológicas basadas en los organismos que habitan un cuerpo de agua determinado.

Los métodos biológicos para determinar calidad de agua, han sido usados en Europa desde el siglo pasado, sin embargo, sólo en la década de los 50 se tuvo mayor consideración en las respuestas que ofrecían plantas y animales como evidencia directa de la contaminación (Hawkes, 1979). Estos métodos trabajan básicamente sobre la premisa que la tolerancia o nivel de respuesta de los organismos que componen el bentos, difiere según el tipo de contaminante a que han sido expuestos, lo que determina que ciertos organismos sean utilizados como bioindicadores (Figuerola *et al.*, 1999).

Los ensamblajes de macroinvertebrados acuáticos han probado ser muy útiles como indicadores de *integridad biológica*, para describir condiciones de calidad y salud del ecosistema acuático, y para identificar causas de deterioro (Alba-Tercedor, 1996; Barbour *et al.*, 1999; Segnini, 2003; Fore *et al.*, 1996; Hilsenhoff, 1988; Marques & Barbosa, 2001; Rincón, 1995; Riss *et al.*, 2002; Toro 2003).

El concepto de bioindicador aplicado a la evaluación de calidad de agua, es definido como: “especie” (o ensamblaje de especies) que posee requerimientos particulares con relación a uno o un conjunto de variables físicas y/o químicas, tal que los cambios de presencia/ausencia, número, morfología o de conducta de esa especie en particular, indique que las variables físicas o químicas consideradas,

se encuentran cerca de sus límites de tolerancia” (Rosemberg & Resh, 1993).

Dentro de este contexto surge la utilización de índices biológicos (bióticos y de diversidad) para determinar la *calidad del agua y estado ecológico*, debido a que éstos tienen la característica de almacenar más información histórica, ya que, los vertidos esporádicos producen cambios cualitativos y una disminución en el número de especies y el medio acuático necesita tiempo para ser recolonizado por las mismas especies. Este tipo de metodología se basa en el conocimiento de cómo responden las comunidades biológicas a las distintas perturbaciones que las actividades humanas infieren al medio acuático (Villalobos, 2001). Los *índices biológicos* se dividen en: *índices bióticos (de contaminación)* e *índices relacionados con la estructura de la comunidad (calidad ecológica)*. Estos últimos a su vez se dividen en: *índices tróficos, taxonómicos, de diversidad y de similitud* (http://www.lagovillarrica.com/es_bioindicadores.php).

Los *índices tróficos* o medidas de *grupos funcionales* difieren de las medidas de la estructura de las comunidades en que éstas miden un aspecto funcional más que de estructura de la comunidad de los macroinvertebrados. Este enfoque se basa en la idea de que los organismos desarrollan ciertos mecanismos conductuales-morfológicos, o adaptaciones locomotoras y pueden ser ubicados en diferentes grupos (grupos tróficos o grupos por hábitat). Consecuentemente, se espera que cada uno de estos grupos ocurra en abundancias proporcionales en acumulaciones de recursos alimenticios particulares, o asociados con hábitat particulares; y que las desviaciones de las abundancias esperadas de los grupos funcionales o de hábitat pudieran indicar perturbaciones de las comunidades.

Los *índices bióticos* examinan la disminución de poblaciones que resulta de la progresiva degradación del medio. Los *índices bióticos* son frecuentemente específicos para un tipo de contaminación o para un área geográfica particular. Son utilizados para clasificar el grado de contaminación en un sistema acuático al determinar la tolerancia o sensibilidad de un organismo por un contaminante dado (el concepto de organismo indicador). Los organismos indicadores en una muestra tienen asignados valores de acuerdo a su tolerancia o intolerancia por el

contaminante en cuestión, algunos índices también consideran la abundancia. La suma de los valores individuales proporciona un valor por medio del cual el estado de alteración (contaminación) de un sitio puede ser identificado. Históricamente los índices bióticos fueron hechos para tratar con contaminación orgánica, su aplicación para otro tipo de contaminantes puede ser problemática, debido a que actualmente las descargas no solo contienen contaminantes orgánicos sino también metales y otros. A pesar de estos inconvenientes en su uso, los índices bióticos resultan muy populares porque incorporan respuestas biológicas en una expresión numérica que puede ser comprendida fácilmente.

Por otro lado, un gran número de *índices de diversidad* han sido propuestos para el biomonitoreo de la "calidad del agua". La idea es que un alto valor de diversidad indica una comunidad estable y balanceada. La confianza en los índices de diversidad en los programas de biomonitoreo ha sido fuertemente criticada (Washington, 1984; Norris & Georges, 1993). Muchos de los argumentos en favor del uso de los índices de diversidad no son teóricamente válidos, el significado biológico o ecológico de lo que dicen medir es pobremente entendido, y muchos defectos son evidentes en su aplicación (Norris & Georges, 1993). Sin embargo, los índices de diversidad son rutinariamente utilizados en programas de monitoreo de calidad del agua, y el requisito para usar este enfoque imperfecto ha sido codificado, en algunos casos, a través de la legislación ambiental.

Entre los índices de diversidad no paramétricos, el de Shannon-Weaver ha sido el más usado para medir la diversidad (Janzen & Schoener, 1968; Murdoch *et al.*, 1972; Pimentel & Wheeler, 1973; Nagel, 1977; Witkowski, 1978; Zuccaro & Bulla, 1985). En general, la elección de este índice se ha hecho con poco criterio y desconociendo sus propiedades (Molinari, 1989). Otros índices no paramétricos han sido poco utilizados en la ecología de insectos, como por ejemplo los números de la serie de Hill (N1 y N2). Estos números, especialmente N2, son preferidos por diversos autores (Whittaker, 1972; Hill, 1973; Peet, 1974; Alatalo & Alatalo, 1977; Routledge, 1979; Daget, 1980). Esta preferencia es consecuencia de que ellos satisfacen algunos criterios que según Molinari (1989) son los siguientes: sencillez

(dependen de una sola variable), coherencia (unidades en número de especies), interpretabilidad (escala aritmética) y valor heurístico.

Por último los *índices de similitud* tratan de comparar distintas comunidades en tramos equivalentes de dos o más cursos de agua. Estos índices funcionan bajo la premisa de que las comunidades impactadas y las no impactadas serán más diferentes conforme aumenta el estrés. Estos índices utilizan ya sea riqueza de taxa (presencia-ausencia, cualitativos) o riqueza de taxa y abundancia (cuantitativos). El uso de los índices de similitud requiere niveles taxonómicos similares entre las comunidades por compararse.

Al describir una comunidad, luego de los análisis y muestreos, se hace necesario comparar con otras en el mismo o diferentes tiempos. Esto conllevará a demostrar la similitud o disimilitud entre las áreas muestreadas y por ende, la heterogeneidad ambiental en la cual se asienta la comunidad. Existen muchas medidas de similitud. *Índices de similitud/disimilitud*: Expresan el grado en que dos muestras (comunidades) son semejantes por las especies presentes en ellas. Estos índices pueden obtenerse con base en datos cualitativos o cuantitativos directamente o a través de métodos de ordenación o clasificación de las comunidades (Baev & Penev, 1995). Entonces, pueden también utilizarse métodos de ordenación y clasificación para obtener las medidas de la diversidad beta.

El principal inconveniente ligado al cálculo de los índices biológicos se centra en la correcta *identificación taxonómica* de los organismos. Dicha dificultad puede reducirse utilizando grupos que, además de ser suficientemente representativos, su taxonomía sea bien conocida (como lo son muchos macroinvertebrados), para poder llevar a cabo una evaluación adecuada (Marques & Barbosa, 2001). Además se deben considerar otros factores importantes relacionados con la distribución de la composición taxonómica como son las características propias del cuerpo de agua: profundidad, anchura, turbidez, detritos, turbulencia e inestabilidad del sustrato (Galdean *et. al.*, 2001).

Basados en el conocimiento taxonómico que se tenga de la fauna acuática en cada país, dicha evaluación podrá hacerse a diferentes niveles de precisión. Así, por ejemplo, Alemania que ha tenido una tradición más larga en el conocimiento de su flora y fauna acuática, ha adoptado el método saprobio, el cual requiere para su aplicación la identificación de los organismos hasta nivel de especie. Otros países como Bélgica, Francia, Gran Bretaña, Italia, Portugal, Dinamarca, Holanda e Irlanda, han adoptado sistemas de evaluación basados en el nivel de órdenes, familias y, en algunos casos, de géneros.

En Estados Unidos el uso de los macroinvertebrados bentónicos en programas de monitoreo de la calidad del agua ha pasado por dos etapas transicionales: durante los 60s se utilizaron aproximaciones cualitativas, tales como correlacionar la presencia-ausencia o la abundancia relativa aproximada de ciertos macroinvertebrados con clasificaciones preestablecidas de calidad medioambiental. Este enfoque estuvo influido por el sistema saprobio europeo durante casi un siglo. Después, durante los 70s se enfatizaron las aproximaciones cuantitativas que incluían cálculos de índices de diversidad, hipótesis formales a probar que requerían de unidades muestrales replicadas, así como análisis estadísticos detallados. Recientemente ha existido un interés renovado en el uso de técnicas cualitativas, debido principalmente al alto costo de las técnicas cuantitativas. Esto ha desembocado en lo que generalmente se conoce como “aproximaciones de evaluación rápidas” (“rapid assessment approaches”). El propósito de aplicar estas técnicas es identificar problemas de calidad del agua asociados con fuentes de contaminación y documentar los cambios regionales a largo plazo en la calidad del agua (Rosenberg & Resh, 1993).

Aunque se han utilizado diferentes tipos de organismos dulceacuícolas (macrófitas, peces, microorganismos), escoger un organismo o taxón como bioindicador implica un conocimiento taxonómico previo de la biota que caracteriza la zona de estudio. La mayor parte de los investigadores consideran a los macroinvertebrados acuáticos como los mejores indicadores de calidad del agua, por las siguientes razones principalmente: 1) Son abundantes, de amplia

distribución y fáciles de recolectar (Hellawell, 1986); 2) La naturaleza sedentaria de muchas especies facilitan la evaluación espacial de efectos adversos a largo plazo en la comunidad (Holloway & Stork, 1991); 3) Son relativamente fáciles de identificar, si se compara con otros grupos menores (Stork, 1994); 4) Integran los efectos de las variaciones ambientales de corto tiempo (Jenkins, 1971); 5) Tienen representantes de todos los niveles tróficos y grupos funcionales mayores (Stork, 1994); 6) Adecuada representación en las muestras (Hammond, 1994); 7) Se pueden cultivar en el laboratorio (Hellawell, 1986); 8) Responden rápidamente a los tensores ambientales (Noss, 1990) y 9) Varían poco genéticamente (Hellawell, 1986).

Además, algunos de estos grupos presentan ventajas técnicas asociadas a los muestreos cuantitativos y análisis de muestras, los que pueden ser realizados con equipos simples y baratos. Por otro lado la taxonomía de varios grupos está bien estudiada (por ej.: Odonata) y se dispone de claves para la identificación de los estadios juveniles. También existen numerosos métodos para el análisis de datos (índices bióticos y de diversidad) desarrollados y utilizados en biomonitoreo a nivel de las comunidades (Rosemberg & Resh, 1993).

Dentro de este contexto también es importante mencionar las desventajas de un organismo bioindicador (Zúñiga de Cardoso, 2001) entre las cuales se pueden reconocer las siguientes: 1) Es una comunidad heterogénea y la taxonomía de algunos grupos no es bien conocida; 2) Las variaciones estacionales o de dinámica de la población pueden interferir en la interpretación o comparación de resultados y, 3) Los macroinvertebrados no son sensibles a algunas perturbaciones como los patógenos de origen humano.

Otro aspecto relevante corresponde a aspectos ecológicos en los ríos, en donde la comunidad de macroinvertebrados adquiere importancia para entender la estructura y función de estos ecosistemas, particularmente en la transferencia de materia y energía, además la distribución de estos organismos bentónicos está directamente relacionada con la corriente de agua, calidad y disponibilidad de sustrato (arenoso, pedregoso, bosque, macrófitas acuáticas), temperatura del

agua y concentración del oxígeno disuelto. Por tanto, estos organismos participan en el ciclo de nutrientes, reducen el tamaño de las partículas orgánicas, facilitan la acción de micro descomponedores (bacterias, levaduras y hongos) y transportan la materia orgánica corriente abajo (Marques *et al.*, 2001).

En resumen, los macroinvertebrados bentónicos juegan un papel relevante en la dinámica de los sistemas fluviales como consumidores primarios y secundarios en el proceso de la materia orgánica (Figuroa *et al.*, 1999).

2. ANTECEDENTES

2.1. Generalidades del Orden Odonata

El Orden Odonata contiene a uno de los grupos de insectos alados más primitivos, cuyos ancestros, los Protodonata datan del Pérmico (Grimaldi & Engel, 2005). Incluye a los insectos más grandes que han vivido, como *Meganeuropsis permiana* Carpenter, con una envergadura alar de 70 cm. Tradicionalmente se les ha dividido en tres subordenes: Zygoptera (damselflies en lengua inglesa), Anisoptera (dragonflies) y Anisozygoptera. Los primeros tienen la cabeza ancha con los ojos separados y las alas anteriores y posteriores similares. La mayoría de las especies descansan con las alas cerradas. Los Anisoptera son más grandes y más robustos, sus alas posteriores son distintivamente más anchas en su base que las anteriores, y en muchas familias los ojos se tocan o fusionan en la parte superior de la cabeza; la mayoría de las especies abren sus alas en descanso (Figura 2). Los Anisozygoptera, con dos especies actuales: *Epiophlebia superstes* y *E. laidlawi*, presentan una mezcla de caracteres entre los Anisoptera y los Zygoptera; su ubicación taxonómica fue por mucho tiempo incierta, aunque en estudios filogenéticos modernos se les ha incluido, junto con los Anisoptera, en un grupo monofilético denominado Epiprocta Lohmann (Lohmann, 1996; Rehn, 2003; Kalkman *et al.*, 2008).

Los adultos son depredadores aéreos, y en extremo generalistas en cuanto a la elección de sus presas (Miller, 1987; Johnson, 1991; Corbet, 1999).

Las larvas (Figura 3) son depredadores obligados, y todas ellas utilizan su labio modificado y extensible para sujetar a sus presas. Casi todas las larvas de los odonatos son acuáticas aunque algunas suelen ocupar ambientes semiacuáticos o terrestres, como ocurre con las larvas de *Megalagrion oahuense* de Hawai (Davies, 1983), del aeshnido *Antipodophlebia astenes*, el cordúlido *Pseudocordulia* sp., y el petalúrido *Phenes raptor* que son probadamente terrestres (Corbet, 1999; Watson, 1982). Asimismo, algunas especies de odonatos (Pseudostigmatidae) se desarrollan en ambientes muy especializados como el agua que se acumula en las plantas epífitas, o como es el caso del megapodagrionido *Podopterix selysi*, que ocupa el agua contenida en los agujeros de troncos (fitotelmata) (Corbet, 1999).

Las larvas viven en todos los tipos de hábitats dulceacuícolas y aún en aguas salobres en ciertas áreas tropicales (Paulson, 1977), ventilando por branquias internas o externas (Santos, 1981), donde ocupan ambientes tanto lóticos como lénticos. En los ambientes acuáticos lóticos (ríos y arroyos) viven enterradas bajo las piedras o entre los detritos de los remansos, mientras que en los ambientes lénticos (lagos, charcas, pantanos, aguas temporales y depósitos menores) son subterráneas, viven en el perifitón o sobre el sustrato.

Las larvas de los zigópteros presentan tres apéndices caudales branquiales en forma sacoide (triquetral) o laminar, mientras que en los anisópteros se presentan traqueobranquias a manera de papilas situadas en la superficie interna del recto (Corbet, 1999).

El labio inferior de las larvas ha sufrido un gran perfeccionamiento, aumentando su extensión y presentando espinas adecuadas para asegurar a la presa; este labio modificado puede estirarse hasta un tercio del largo del cuerpo. La larva detecta a su presa generalmente por medio de sus ojos compuestos y/o mecanorreceptores tales como sedas largos en las patas que incrementan el área



Figura 2. Orden Odonata. Imagos de Aeshnidae (1), Libellulidae (2 y 3), Calopterygidae (4 a 7), Pseudostigmatidae (8) y Coenagrionidae (9). Imagen tomada de Tillyard (1917).

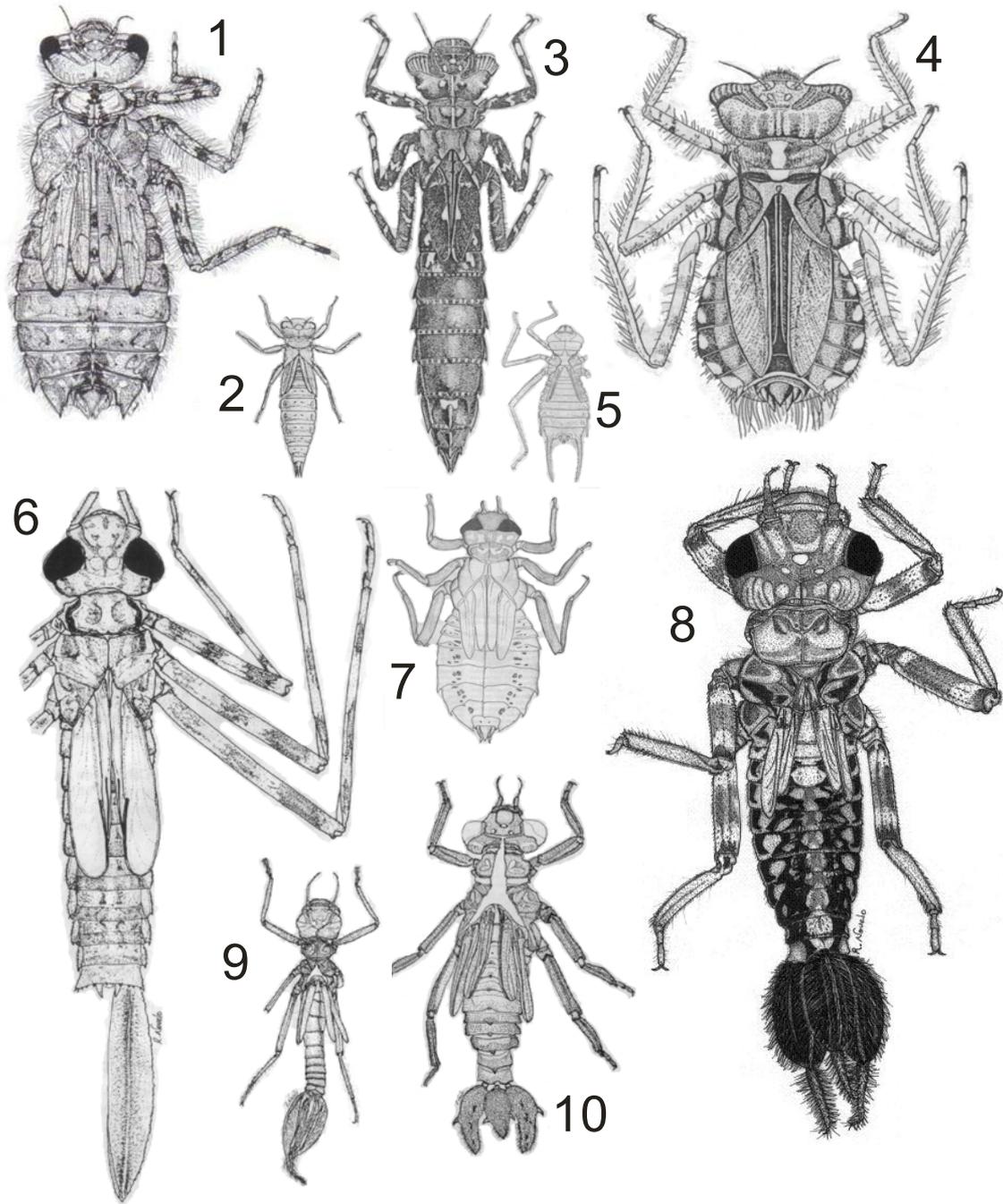


Figura 3. Orden Odonata. Larvas de Libellulidae (1, 4 y 5), Aeshnidae (3), Gomphidae (2 y 7), Calopterygidae (6), Coenagrionidae (8), Patystictidae (9) y Polythoridae (10). Imágenes tomadas de Corbet (1999) y Novelo-Gutiérrez (1985, 1994, 2000).

Sobre la que responder a las vibraciones de la presa; asimismo, utilizan las antenas para localizar la dirección del estímulo (Corbet, 1999; Davies, 1983). Se alimentan de cualquier animal que pase por su frente, atacan presas mayores que ellos mismos y son también caníbales en mayor o menor grado, constituyendo un eslabón importante en las redes tróficas entre los invertebrados más pequeños y abundantes como los Chironomidae (Díptera), Ephemeroptera, y cladóceros por un lado, y los depredadores vertebrados como aves y peces por el otro (Santos, 1981; Paulson, 1977).

Para sufrir la última muda, las larvas abandonan el agua y se sujetan de palos, plantas acuáticas helofíticas, piedras, obstáculos o troncos de árboles o arbustos, a veces apartándose decenas de metros y subiendo más de tres metros de altura (Novelo & González, 1985, 1986).

La ubicación estacional, duración y sincronización de la emergencia depende de una situación climática dada, así, en situaciones más cálidas y entre los Anisoptera más grandes, la emergencia ocurre por la noche, mientras que en situaciones más frías, la emergencia ocurre generalmente por el día comenzando poco después de la salida del sol y durando algunas horas (Corbet, 1999).

Hacia el final de la vida larval los ojos se desarrollan rápidamente, los esbozos alares se expanden y los músculos del vuelo incrementan su tamaño, la tasa de ventilación aumenta y uno o dos días antes la alimentación cesa y los tejidos del labio en su parte terminal son removidos.

Los adultos tenerales son particularmente vulnerables debido a que son débiles voladores y su cuerpo es blando aún, en esta etapa son fácilmente atacados por aves, lagartos, sapos, arañas y otros odonatos, o bien, por peces, chinches acuáticas o arañas acuáticas cuando son ya maduros, se aproximan al agua para copular u ovipositar (Usinger, 1956; Corbet, 1999).

Por su parte, los adultos o imagos son de vida terrestre-aérea y viven poco tiempo, desde algunos días hasta posiblemente cerca de tres meses de acuerdo a la especie (Santos, 1981); son excelentes depredadores, sobre todo de otros

insectos, incluyendo otras libélulas (Paulson, 1977), siendo más abundantes en las regiones Oriental y Neotropical y, exceptuando a Japón, ninguna parte de la zona Paleártica tiene una fauna de odonatos tan abundante. Entre los imagos podemos encontrar formas grandes y veloces que constituyen el suborden Anisoptera y son especies que generalmente cubren grandes extensiones debido a la potencia de su vuelo, como ocurre con *Pantala flavescens*, que ha sido observada en migraciones de millares de individuos e incluso volando 500km mar adentro (Santos, 1981), y por otro lado, formas pequeñas y mucho más delicadas de vuelo débil, abdomen delgado y linear y que generalmente son encontradas cerca de los ríos o lagunas en que nacieron; éstas constituyen el suborden Zygoptera (Alayo, 1968).

Algunas especies son heliófilas, volando en días de sol; otras son umbrófilas criándose y viviendo en el interior de la vegetación y volando en los claros donde pasa un rayo de luz; otras más son enteramente vespertinas siendo atraídas por la luz e invadiendo las residencias o edificios de noche (Santos, 1981), algunas especies son solamente conocidas por volar de noche.

2.2. Distribución y diversidad

En cuanto a su distribución los odonatos son un grupo adaptado primariamente a condiciones cálidas; su abundancia y diversidad disminuyen con el incremento en la latitud y altitud; los límites de distribución del orden corresponden ampliamente con el equivalente bioclimático de la línea de árboles. Muy pocas taxa tienen su centro de distribución a grandes latitudes o altitudes y sólo una especie (*Somatochlora sahlbergi*) está virtualmente confinada a las más grandes latitudes en las cuales existen las libélulas. Los límites globales para especies residentes son casi los 75° N a nivel del mar (en Siberia) y 5000 m de altitud a una latitud de 10° (en Perú, *Aeshna peralta* y *Protallagma titicacae*). En particular, se podría esperar que los adultos de las libélulas subalpinas posean adaptaciones especiales que las hagan resistentes al frío debido a su exposición a bajas temperaturas nocturnas a través de la estación de vuelo (Corbet, 1999).

Se han descrito 5,680 especies de odonatos a nivel mundial, 2,739 del suborden Zygoptera (19 familias) y 2,941 del suborden Anisoptera (12 familias) de acuerdo con la base de datos de van Tol (2005). Se calcula que restan aún por ser descritas entre 1000 y 1500 especies, principalmente de las regiones neotropical, oriental y australiana-asiática. De ser cierto, el número de especies para el Orden se incrementaría a 7000, y de acuerdo con la velocidad a la que se describen (38 especies por año), el 95% de las especies aún no descritas lo estarán para el 2030 (Kalkman *et al.*, 2008). Las regiones Oriental, Australasiática (Australia+ Nueva Zelandia + algunas islas vecinas) y Neotropical son las que contienen los mayores números de especies. Al parecer la distribución actual a nivel familia y género se explica mejor por factores históricos, mientras que a nivel de especie por factores ecológicos (Kalkman *et al.*, 2008).

Particularmente se han registrado 349 especies de odonatos para México (González-Soriano & Novelo-Gutiérrez, 2007), cantidad que representa el 6.14% de la cifra mundial. La mayoría de estas especies pertenecen a las familias Libellulidae (102), Coenagrionidae (91), Gomphidae (61) y Aeshnidae (32) (González-Soriano & Novelo-Gutiérrez, 2007).

2.3. Estudios ecológicos de los Odonata

Desde los años setentas hasta la fecha diferentes aspectos sobre la ecología de los Odonata han sido abordados, entre ellos se incluye el papel éstos que juegan como depredadores de otros macroinvertebrados (Benke, 1976, Thorp & Cothran, 1984), de vertebrados (Caldwell *et al.*, 1980; Travis *et al.*, 1985), canibalismo (Anholt 1994), y como presas de peces (Benke, 1978; Thorp & Bergey, 1981; Bohanan & Johnson, 1983; Morin, 1984; Pierce *et al.*, 1985; Johnson *et al.*, 1995; Lombardo, 1997; Shuling & Lepkojus, 2001; Johannes & Johansson, 2004; Storks *et al.*, 2005) y otros depredadores (Johnson *et al.*, 1975). Otros enfoques han incluido los mecanismos de coexistencia y reparto de recursos (Crowley & Johnson, 1982; Blois, 1985; Johnson *et al.*, 1985), historias de vida, estructura y dinámica poblacional (Benke & Benke, 1975; Garrison & Hafernik,

1981; Wissinger, 1988; 1989), selección del hábitat (Steiner *et al.*, 2000); desplazamiento de caracteres (Waage, 1979; Tynkkynen *et al.*, 2004), estructura de los ensamblajes de imagos (Chovanec, 1998; Martins, 2006) y relativamente pocos estudios sobre la estructura de los ensamblajes de larvas (Johnson & Crowley, 1989; Novelo-Gutiérrez *et al.*, 2002).

Uno de los aspectos ecológicos más trabajados ha sido el de su potencial como bioindicadores, analizando la tolerancia de algunas especies a factores fisicoquímicos (Ferrerías-Romero, 1988; Carchini & Rota, 1985; Rodríguez, 2003, Remsburg *et al.*, 2008), acumulación de metales en larvas de algunas especies (Gupta, 1995); efecto del aumento en la temperatura del agua provocado por reactores nucleares (Gentry *et al.*, 1975; Thorp & Diggins, 1982), efecto provocado por descargas directas de drenaje a ríos (Watson *et al.*, 1982), efecto por contaminación de pesticidas (Takamura *et al.*, 1991; Hurtado-González *et al.*, 2001), impacto provocado por el pastoreo bovino sobre las asociaciones de odonatos adultos (Hornung & Rice, 2003; Lee Foote & Rice, 2005), relación de los ensamblajes con las características del hábitat (Castella, 1987; Bulánková, 1997), uso de las larvas como indicadores de calidad del agua (Trevino, 1997), indicadores de riqueza total (Sahlén & Ekestubbe, 2001), indicadores de calidad riparia (Smith *et al.*, 2007), estudios recientes han sido realizados con un enfoque de diversidad y conservación (Hawking & New, 2002; Clausnitzer, 2002; Bried *et al.*, 2007).

Los odonatos han sido usados como modelos en estudios ecológicos, evolutivos y de comportamiento desde 1950 (Corbet, 1999). En razón de su abundancia, diversidad, interés en conservación o sus exigencias ecológicas, los Odonatos constituyen un grupo taxonómico privilegiado para el estudio y la preservación de los medios acuáticos (Domanget, 1998). Su valor como indicadores de biodiversidad y estado de conservación de los hábitat que ocupan está bien documentado (van Tol & Verdonk, 1988; Collins & Thomas, 1991; Samways, 1994). De esta manera, por ejemplo, la familia Coenagrionidae, ha sido

propuesta como el mejor taxón indicador de biodiversidad de invertebrados en charcas (Briers & Biggs, 2003).

La abundancia relativa de las especies de larvas de odonatos está determinada por una combinación de depredación por vertebrados, depredación intragremial (donde se incluye el canibalismo), y una interferencia en la competencia, mientras que la competencia por los recursos ha sido considerada de importancia menor (Johnson & Crowley, 1980, Johnson *et al.*, 1987, Wissinger & McGrady, 1993). Los ensamblajes de odonatos en sitios donde no hay depredadores superiores (peces) parecen estar dominados por especies activas de rápido crecimiento que son fuertes depredadores intragremiales pero sensibles a la depredación por peces, mientras que en sitios con peces está dominada por especies crípticas de odonatos con baja actividad y baja vulnerabilidad a los peces depredadores. En los sitios sin peces depredadores los odonatos son los depredadores de punta (top predators), mientras que donde sí los hay éstos suelen ser los depredadores de punta (Johnson & Crowley, 1980; McPeck, 1990, 1998; Johansson, 1993, 2000; Johansson & Brodin, 2003). En sitios sin peces se espera fuerte depredación intragremial, mientras que en sitios con peces se espera que la depredación suprima a las especies dominantes, de tal manera que los recursos estarán más homogéneamente repartidos. Esto puede resultar en una mayor equidad en lugares con peces depredadores (Johansson *et al.*, 2006).

2.4. Odonatos como bioindicadores

Los odonatos figuran entre los organismos acuáticos utilizados como indicadores de contaminación en los primeros esquemas de clasificación de la calidad del agua (Rosenberg & Resh, 1993). En éstos, están considerados junto con algunos Crustacea, algunos Ephemerae y con los Trichoptera como indicadores de “agua limpia” (Richardson, 1925, 1929). Asimismo, Gaufin (1958) los considera como “intolerantes”. Los Anisoptera están dentro de las “combinaciones de taxa indicadores” por contaminación minera de plomo (Pb) junto con los Heptageniidae (Ephemeroptera), Tipulidae (Diptera), Trichoptera

(*Macronemum*) y Plecoptera (*Paragnetina*, *Nemoura*) en el Río Chalus (Irán). Estas mismas combinaciones de taxa (géneros y/o especies) se han utilizado en simulación de contaminación por plomo en condiciones de laboratorio (Nehring *et al.*, 1979). De igual manera figuran en algunos estudios como indicadores de contaminación industrial y agrícola de Manganeseo (Mn), Níquel (Ni) y Zinc (Zn) en la parte baja del Río Danubio, incluyendo el Delta Kiliya, y en la ex Unión Soviética (Yevtushenko *et al.*, 1990). De manera inversa a los Crustacea (particularmente varias especies de cangrejos y *Gammarus lacustris*), así como los Mollusca (excepto Sphaeriidae), que son sensibles al pH bajo, los Zygoptera (Odonata), junto con ciertos taxa de Coleoptera, Megaloptera (*Sialis*), Hemiptera (Notonectidae y Corixidae) y los Chaoboridae (*Chaoborus*) (Diptera) son relativamente tolerantes a la acidificación y frecuentemente se incrementan en sistemas acuáticos acidificados, lo cual es evidentemente cierto para los taxa libres de la presión de la depredación por vertebrados (Okland & Okland, 1986). Por otro lado, varias especies de Odonata han sido citadas como importantes indicadores de acidificación y contaminación orgánica (Kolkwitz & Marsson, 1908, 1909).

Las larvas de *Neurothemis tullia* (Libellulidae) son importantes depredadores de plagas del arroz y son muy sensibles a la aplicación de pesticidas y fertilizantes en estos cultivos donde experimentan una alta mortalidad bajo dichas aplicaciones (Che Salmah *et al.*, 1998). Otros estudios han revelado por ejemplo que *Boyeria vinosa* no puede tolerar valores de pH inferiores a 3.25 por periodos cortos de tiempo y que *Ophiogomphus rupinsulensis* es moderadamente tolerante a la acidez (Bell & Nebeker, 1969). Algunos autores reportan que en ciertos ensamblajes de odonatos las especies numéricamente más importantes son las más afectadas después de la liberación de las aguas negras. Otros autores (Castella, 1987; David, 1993) también han reconocido a los odonatos como buenos indicadores de la calidad del agua. Estos autores los consideran sensitivos a cambios en los ecosistemas acuáticos y viceversa, los cambios en los biotopos habitados por los odonatos manifiestan en si mismos los cambios de la estructura de las odonatocenosis.

Las larvas de muchas especies de Odonata están restringidas a hábitats particulares (arroyos permanentes), pantanos, lagos, o pozas (Watson, 1981). Si el agua donde viven llega a contaminarse debe esperarse alguna respuesta de sus poblaciones. Aunque muchos estudios que tratan sobre el efecto de los contaminantes sobre los organismos de aguas dulces han incluido odonatos (Hart & Fuller, 1974), raramente han tratado con ellos a nivel específico, por lo que su valor ha sido limitado. En algunos países, como Australia, en tales estudios el mayor impedimento ha sido taxonómico ya que se desconoce la larva de muchas especies y virtualmente todos los primeros estadios son no identificables (Watson, 1981). Adicionalmente, es difícil determinar la fauna de larvas de odonatos en un hábitat, más aún sus abundancias. Las preferencias por el microhábitat difieren de una especie a otra y aún entre los estadios de una especie; la larva puede ser críptica o nocturna y difícil de coleccionar, al menos cuantitativamente; la mortalidad natural puede ser alta, así que las abundancias de larvas en un grupo bajarían sustancialmente conforme el desarrollo procede; y debido a que las larvas de Odonata son depredadoras, sus abundancias pueden ser bajas (Benke & Benke, 1975; Benke, 1976; Macan, 1977; Watson, 1981). Es posible que la abundancia de los odonatos adultos que se encuentran en un arroyo pueda indicar, al menos en un sentido cualitativo, si la contaminación excede o no los niveles tolerables para el desarrollo de sus larvas.

Varios autores han enfatizado el potencial de los Odonata para el biomonitoreo ambiental, especialmente de las larvas (Carle, 1979; Watson *et al.*, 1982; Schmidt, 1983; Moore, 1984; Trevino, 1997). Sin embargo, existen puntos de vista encontrados respecto de su utilidad como indicadores biológicos, y algunos los han considerado de poco valor en este campo (Roback, 1974), argumentando que los odonatos nunca fueron considerados en los “índices bióticos” de Woodiwiss (1964), en los “índices bióticos” de Verneaux & Tuffery de 1967, en el “indicador biótico” de Chandler de 1970, tampoco en el “Índice global de calidad biológica” de Verneaux de 1976, ni el “índice biótico extendido” de Woodiwiss (1978) y que solo Chutter (1972) los incluyó a nivel de género en su “índice biótico” donde les asignó el valor más bajo de calidad (cero). En contraste,

otros autores muestran que los odonatos son potencialmente valiosos en índices medioambientales aún en condiciones de contaminación. Gentry *et al.* (1975), encontraron 7 especies de Libellulidae en cuerpos de agua sujetos a descargas calientes en las cercanías de plantas nucleares. Inversamente, en otros cuerpos de agua no afectados por las descargas calientes se registraron estas 7 especies más otra de Libellulidae más 15 especies de otras familias (Gomphidae, Aeshnidae, Macromiidae, Corduliidae). Westfall (1983) reportó que las larvas de *Argia* son comúnmente usadas como indicadores de contaminación en ríos de Florida; Wasscher (1983) consideró a *Calopteryx* sp., *Somatochlora metallica* y *Sympecma fusca* como posibles indicadores de variación ambiental, y Moore (1983) supuso que *Ischnura elegans* y *Platycnemis pennipes* son sensitivas a un número de contaminantes. De manera más reciente, los odonatos han tenido gran importancia como indicadores biológicos en los sistemas biológicos recientes de evaluación de la calidad del agua (Verneaux *et al.*, 1982).

Bulánková (1997) reconoció, entre los odonatos, especies o grupos de especies indicadoras de biotopos particulares de la siguiente manera: 1) en biotopos de naturaleza lénticos renovados con corrientes bajas a *Calopteryx splendens*, *Platycnemis pennipes* y la especie pionera *Anax imperator*, 2) en biotopos inestables, eutrófizados y en desecación reconoció la zoocenosis conformada por *Lestes-Sympetrum*; 3) en aguas estancadas a la zoocenosis formada por *Orthetrum-Libellula depressa* y *Erythromma-Anax imperator*, 4) en localidades con vegetación original de las orillas y plantas acuáticas (*Salix* sp., *Phragmites australis*, *Nymphaea alba*, *Nuphar lutea*) encontró la zoocenosis *Lestes-Sympetrum-Aeshna* y, finalmente, 5) en biotopos lóticos del Río Rudava la zoocenosis formada por *Cordulegaster-Ophiogomphus cecilia*.

En general, algunos investigadores sostienen que debido a los complejos requerimientos particulares de hábitat de cada especie, la presencia de una vigorosa y diversa fauna de odonatos será siempre un indicador confiable de estabilidad, salud e integridad de un ecosistema acuático.

Actualmente, los estudios de las comunidades (ensamblajes) de odonatos se han vuelto cada vez más una importante herramienta para la evaluación ecológica de los sistemas acuáticos. Particularmente, se puede evaluar la estructura de la vegetación acuática, las zonas litorales, la heterogeneidad del hábitat y la interfase tierra-agua de los cuerpos de agua. Asimismo, se ha reconocido que ciertos tipos de contaminación del agua pueden reducir la diversidad de especies de odonatos, y esto ha conducido a algunos autores a proponer el uso de grupos de especies como indicadores de perturbación del hábitat por modificación física o contaminación. Algunos sostienen que la manera más fácil de probar el valor utilitario de las larvas de odonatos es simplemente comparando los ensamblajes encontrados en aguas no perturbadas con los que se pueden encontrar en aguas impactadas (Trevino, 1997). De esta forma, por ejemplo, este mismo autor reporta altas abundancias de *Celithemis* sp., *Dythemis* sp. y *Tramea* sp. en aguas no impactadas y abundancias de cero para las mismas especies de partes impactadas.

En general, se ha demostrado que los odonatos son sensibles, y por ello indicadores confiables, de disturbio medioambiental tanto en ríos como bosques (Chovanec *et al.*, 2004, Stewart & Samways, 1998), por lo que representan una herramienta esencial en la caracterización y evaluación de los sistemas acuáticos (Shindler *et al.*, 2003). Esto es debido a la especificidad de su hábitat y diferenciación del nicho (Chovanec *et al.*, 2004). La destrucción del hábitat es la causa más importante del declinamiento de las poblaciones de odonatos (Moore, 1997). La tala de los bosques tiene el mayor daño sobre sus poblaciones, ya que mediante ésta, se elimina el hábitat de los adultos, facilita la entrada de grandes cantidades de sedimentos y conduce a la desecación del hábitat (arroyos y pozas) de las larvas. Otras amenazas importantes para los odonatos incluyen el represar los ríos, dañar su drenaje y la contaminación (Moore, 1997). El cultivo del arroz causa la modificación de pantanos en campos de arroz, destruyendo el hábitat natural de los Odonata (Maitland & Morgan, 1997). Los ríos alterados presentan pocas especies estenotópicas (especies con requerimientos específicos de hábitat), una desproporción mayor de Anisoptera/ Zygoptera y baja riqueza y

equidad de las especies (Stewart & Samways, 1998). Los Odonata también son indicadores de alerta temprana de salud del ecosistema (Hilty & Merenlender, 2000). Los adultos ofrecen la ventaja de ser muy visibles y llenos de color con potencial para utilizarse como especies bandera en programas de protección del medio ambiente. Sin embargo, la larva será, en la mayoría de los casos mejor indicador que el adulto ya que los adultos pueden viajar grandes distancias desde sus sitios de emergencia (Corbet, 1999).

2.5. Antecedentes particulares

Nada se conocía de la riqueza y diversidad de los Odonata de la Sierra de Coalcomán y zonas aledañas antes de la realización del presente trabajo. El inventario más completo de odonatos de México (González-Soriano & Novelo-Gutiérrez, 2007) registraba 53 especies (imago) para todo el estado de Michoacán. En el área de estudio del presente trabajo se han registrado 75 especies en estado de larva; sin embargo, se cuenta ahora con un listado de 116 especies para dicha zona (imago+ larvas) (Novelo-Gutiérrez com. pers.).

De las especies endémicas de odonatos de México con distribución restringida dentro del estado están dos: *Ophiogomphus purepecha* (Gomphidae) (González-Soriano & Villeda-Callejas, 2000) la cual fue descrita de bosque de coníferas de Los Azufres y, *Macrothemis ultima* (Libellulidae) (González-Soriano, 1992) restringida en bosques tropicales y templados tanto de Jalisco como de Michoacán. Adicionalmente y de manera reciente, Novelo-Gutiérrez (2007a) describió a *Progomphus lambertoi* (Gomphidae) y a *Progomphus marcelae* (Novelo-Gutiérrez, 2007b) de ambientes lóticos de la Sierra de Coalcomán. Además, se sabe de 3 especies más que son nuevas para la Ciencia (Novelo-Gutiérrez com. pers.).

Asimismo, en el área de estudio y zonas aledañas, se han descrito varias nuevas especies de otros grupos faunísticos. Por ejemplo, Ponce & Francke (2004) describieron a *Centuroides balsasensis* (Scorpiones, Buthidae) de la depresión del Balsas; un año más tarde Ponce & Francke (2005) describieron a

Diplocentrus churumuco (Arachnida, Scorpiones) también de la depresión del Balsas; Saavedra & Sissom (2004) describieron otro escorpión endémico *Vaejovis cisnerosi* (Scorpiones, Vaejovidae) de la región de Tepalcatepec (Depresión del Balsas); Delgado (2001) describió una nueva especie del género *Ceraspis* (Coleoptera, Melolonthidae; Melolonthinae) de la Sierra de Coalcomán. Para los vertebrados, Campbell & Murphy (1977) describieron una nueva especie de *Geophis* (Reptilia, Serpentes, Colubridae) de la Sierra de Coalcomán.

En relación con los trabajos que tratan sobre ensamblajes de larvas de odonatos de ambientes lóticos para México, cabe decir que estos son aún muy escasos. Novelo-Gutiérrez *et al.* (2002) estudian dos ensamblajes de larvas de odonatos de dos tributarios de la Presa Zimapán (ahora Hidroeléctrica Ing. F. Hiriarte Balderrama) en el estado de Hidalgo, el río San Francisco y el arroyo El Saucillo, describiendo y comparando ambos ensamblajes, con el fin de poder utilizar los parámetros comunitarios en futuras evaluaciones de impacto (cambios en la biodiversidad de odonatos). Cabe mencionar que esa ha sido, tal vez, la primera ocasión que se ha intentado utilizar un grupo de insectos acuáticos para fines de biomonitorio en México desde una perspectiva de “la comunidad bioindicadora”. Poco después, Alonso-Eguía (2004) realizó un trabajo de este mismo carácter y a manera de tesis doctoral, ampliando el área de colecta (más arroyos tributarios) de la misma Hidroeléctrica y relacionando la estructura de los ensamblajes con las variables medioambientales. En fecha más reciente, Campbell y Novelo-Gutiérrez (2007), utilizando los datos de Novelo-Gutiérrez *et al.* (2000) y Alonso-Eguía (2004) hacen una evaluación sobre la pérdida de diversidad filogenética de odonatos en el área de influencia de la Presa Zimapán.

Lo anterior ha sido posible gracias a que en los últimos 20 años se ha logrado generar suficiente conocimiento taxonómico sobre las larvas de Odonata de México, con lo cual se han puesto en marcha estudios que consideran, entre sus objetivos, su posible utilidad como bioindicadores, bondad de este grupo suficientemente argumentada por numerosos trabajos en el mundo (Carle, 1979; Watson, *et al.*, 1982; Schmidt, 1983; Moore, 1984; Trevino, 1997). El trabajo descriptivo de las larvas de último estadio de las especies de odonatos mexicanos

ha sido un factor clave y presenta un grado de avance alto en nuestro país (González-Soriano & Novelo-Gutiérrez 2007). Tal vez reste una parte pequeña de los odonatos mexicanos cuya larva no se ha descrito. Esto ha brindado la posibilidad de poder cuantificar los numerosos ejemplares de las colectas a un nivel taxonómico poco visto en trabajos de ecología cuantitativa de insectos acuáticos. Anterior a esto, los estudios de faunas regionales han sido lo más parecido y se han realizado con el fin de dar a conocer la riqueza y composición de los odonatos de diferentes zonas mexicanas (Novelo-Gutiérrez *et al.*, 1988; Novelo-Gutiérrez & Peña-Olmedo, 1991; Novelo-Gutiérrez & González-Soriano, 1991; Gómez-Anaya & Novelo-Gutiérrez, 1993). Sin embargo, son aún muy escasos los trabajos que den a conocer la composición y estructura real de la comunidad (ensamblaje) de odonatos de una determinada región o cuerpo de agua, basados en colectas sistematizadas de estados inmaduros.

El presente estudio es principalmente descriptivo-comparativo y da a conocer la riqueza y composición de especies de odonatos en estado de larva de cinco cuerpos de agua de naturaleza lítica, que a su vez, integran la riqueza y composición de odonatos de la Sierra de Coalcomán en el estado mexicano de Michoacán.

3. JUSTIFICACIÓN

Frente a la problemática ambiental que actualmente se vive en torno a la conservación de los recursos naturales y debido a que el estado de Michoacán posee una gran diversidad de ecosistemas que aún presentan un aceptable grado de conservación, los estudios sobre biodiversidad como argumentos que fortalezcan las propuestas para la creación y manejo adecuado de Áreas Naturales Protegidas, son imprescindibles. Particularmente, la Sierra de Coalcomán, ubicada dentro de una de las Regiones Prioritarias Terrestres e Hidrológicas para la Conservación dentro del estado de Michoacán, representa una de las zonas más interesantes desde el punto de vista de su biodiversidad. Es

por ello que se abordó el estudio ecológico de los Odonata, un grupo de insectos cuya taxonomía larval y del adulto es bien conocida en nuestro país.

4. OBJETIVOS GENERALES

1) Describir la diversidad alfa, beta y gamma de los odonatos (larvas) de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México, con el fin de sentar un marco referencial para evaluaciones futuras de la diversidad a mediano y largo plazo.

2) Realizar un estudio descriptivo y comparativo de la abundancia de las especies en estado larval y explorar la relación de ésta con las características bióticas y abióticas del medio con el fin de contribuir al conocimiento integral de la ecología de estos organismos.

4.1. Objetivos particulares

1) Analizar el efecto de los factores cuerpo de agua (Ticuiz, Chichihua, Estanzuela, Colorín y Pinolapa) y estaciones del año (primavera, verano, otoño e invierno) sobre las variables variables fisicoquímicas (pH, oxígeno, temperatura y conductividad) con la finalidad de generar un marco referencial para poder explicar las posibles semejanzas o diferencias faunísticas.

2) Describir la riqueza y composición de larvas de odonatos de cinco ensamblajes (mencionados en el objetivo 1) y calcular para cada uno diferentes parámetros de su estructura como son diversidad, dominancia, riqueza y equidad, con el fin de proveer un marco de referencia para futuros estudios a mediano y largo plazo de cambios en la diversidad (perdida) de odonatos ocasionados por diferentes factores antrópicos.

3) Ordenar la diversidad mediante el índice de Renyi y analizar si este ordenamiento se coincide bien con un gradiente de conservación.

4) Analizar el efecto de los factores cuerpo de agua (Ticuiz, Chichihua,

Estanzuela, Colorín y Pinolapa), estaciones del año (primavera, verano, otoño e invierno) y estrato (orillas, rápidos y remansos) sobre la abundancia total y por familias de larvas de odonatos.

5) Evaluar el componente beta de la diversidad y determinar su contribución a la diversidad gamma en la Sierra de Coalcomán.

6) Estimar y comparar la riqueza teórica en los sitios de colecta y en la Sierra de Coalcomán usando diferentes estimadores de riqueza tanto paramétricos como no paramétricos.

7) Explorar la utilidad de los modelos de abundancia de especies (log normal, log series, geométrico y vara quebrada) como indicadores de disturbio.

8) Explorar la posible relación entre la riqueza y composición de los ensamblajes con los parámetros físicoquímicos (variables abióticas) como pH, oxígeno, temperatura, conductividad y con otras variables del medio como plantas, algas, hojarasca, raíces, etc.

9) Probar si cada ensamblaje de larvas de odonatos se puede considerar como una entidad faunística discreta o si algunos ensamblajes se agrupan para conformar entidades mayores.

5. HIPÓTESIS DE TRABAJO

Si la Sierra de Coalcomán presenta una alta heterogeneidad ambiental (biótica y abiótica) y si es posible evaluar tal heterogeneidad mediante las variables altitud, vegetación, alteración, pH, temperatura, conductividad, oxígeno, gradiente, anchuras, profundidades, velocidades, descargas, así como a nivel de la heterogeneidad de las muestras por la presencia y/o combinación de los sustratos, limo, hojarasca, arena, raíces, rocas, macrofitos, algas, etc., entonces los patrones de diversidad se corresponderán, esto es: a mayor heterogeneidad será mayor la diversidad. Esto debe verificarse tanto a nivel de la Sierra como entre los arroyos.

Relacionada con la hipótesis anterior se encuentra también la de Connell (1978) sobre la alteración intermedia. Esta hipótesis predice que la mayor diversidad se registrará en un estado intermedio de alteración.

Adicionalmente, se sabe que existe una reducción de la diversidad producida por un gradiente latitudinal y altitudinal. Se espera registrar mayor diversidad de odonatos en tierras bajas y más cálidas.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Descripción del área de estudio

La Sierra Madre del Sur, en Michoacán, recibe los nombres de Sierra de Coalcomán, Sierra de Chinicuila, Sierra de Arteaga y Sierra de Pinzandarán, entre otros. El área de estudio del presente trabajo comprende principalmente la Sierra de Coalcomán (SC), localizada entre los estados de Michoacán y Jalisco (Figura 4); que se corresponde bien con la Región Prioritaria Número 115 (RTP 115) propuesta por la CONABIO e incluye los municipios de Aguililla, Aquila, Chinicuila, Coahuayana, Coalcomán de Vázquez Pallares, Tecalitlán y Tepalcatepec. Se levanta entre la Cuenca del Balsas y el Océano Pacífico hasta alcanzar una altura superior a los 2800m snm. Tiene una superficie de 5551 km². Sus coordenadas extremas son: 18° 06' 02" a 19° 03' 24" de Latitud N y 102° 44' 13" a 103° 36' 25" de Longitud W. El Río Tepalcatepec queda comprendido dentro de la cuenca del Río Tepalcatepec de la Región Hidrológica 18 (RH 18) denominada del Río Balsas); los arroyos Chichihua, Colorín y Estanzuela quedan comprendidos dentro de la cuenca del Río Coalcomán (o Cachan) de la RH 16 denominada Armería-Coahuayana y, finalmente, el Ticuiz queda comprendido dentro de la cuenca del Río Coahuayana también de la RH 16 (INEGI, 2006). Con relación al clima en el estado la precipitación es mayor de junio a septiembre-octubre mientras que la temperatura se incrementa de abril a junio-julio (Figura 5).

La SC es una región prioritaria por contener una alta riqueza e integridad biológicas y alto endemismo en muchos taxa. Posee un valor de 3 (Alto) para la conservación (Arriaga *et al.*, 2000). Es un área poco estudiada. Las áreas de vegetación conservada son todavía extensas e incluyen bosques de pino, encino, selvas bajas caducifolias, selvas medianas subcaducifolias, algunos fragmentos de mesófilo y de áreas de cultivo. En relación con el clima, el 63% de SC presenta clima Aw1, cálido subhúmedo con temperatura media anual de 22° C y la temperatura del mes más frío mayor de 18° C, precipitación media anual de 500 a 2500 mm y precipitación del mes más seco entre 0 y 60 mm; lluvias de verano del 5% al 10.2% anual (Arriaga *et al.*, 2000).

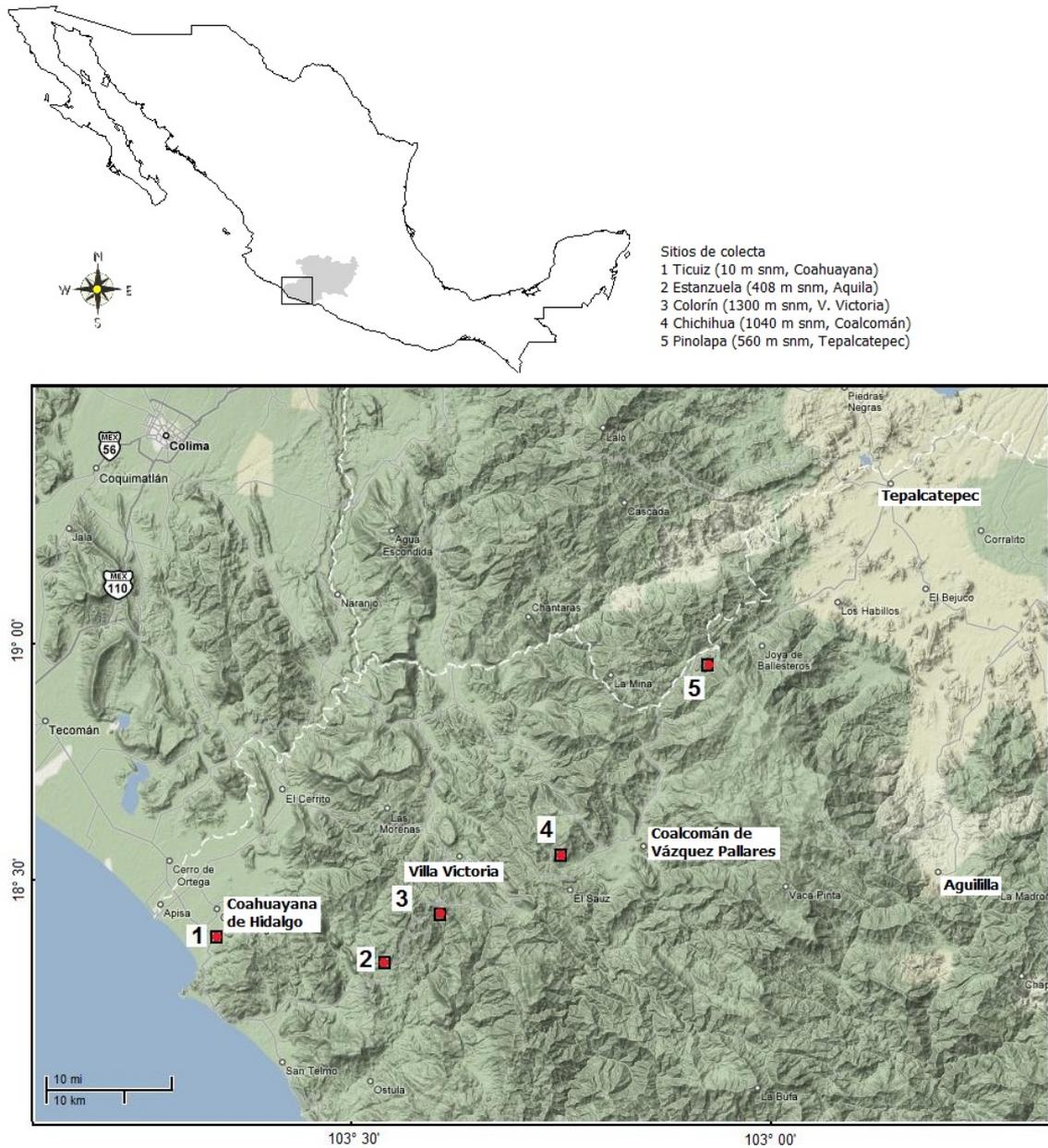


Figura 4. Localización geográfica de los sitios de colecta en la Sierra de Coacomán, Michoacán, México. Mapa de la zona de estudio extraído y modificado de: http://maps.google.com/maps?ll=18.468336_-103.23376&z=11&t=h&hl=es

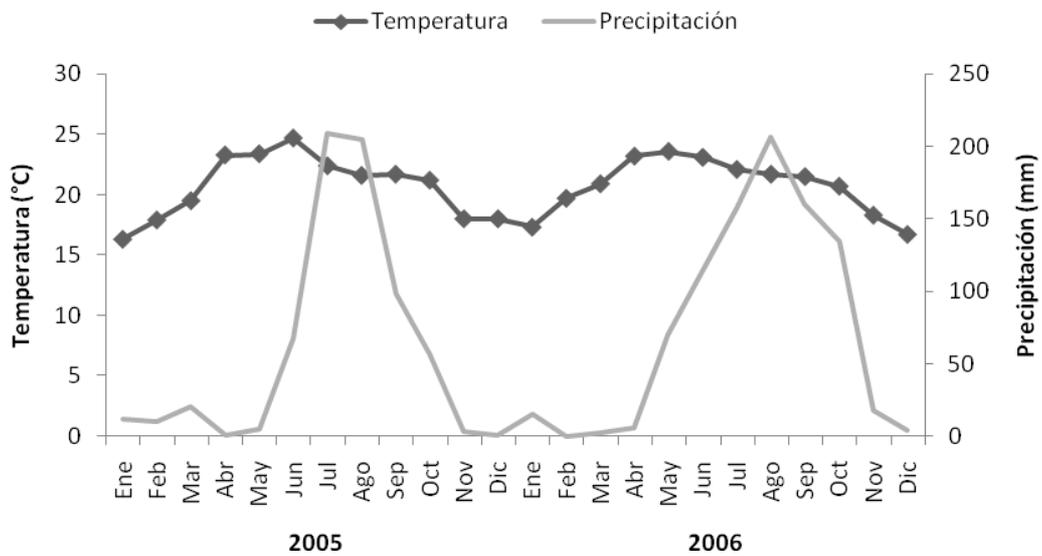


Figura 5. Diagrama ombrotérmico del estado de Michoacán durante los años de colecta 2005-2006. Generado a partir de datos obtenidos de: <http://smn.cna.gob.mx/productos/emas/>

El 20% del territorio presenta clima (A)C(w2), semicálido, templado subhúmedo, temperatura media anual mayor de 18° C, temperatura del mes más frío menor de 18° C, temperatura del mes más caliente mayor de 22° C, con precipitación anual entre 500 y 2500 mm y precipitación del mes más seco de 0 a 60 mm; lluvias de verano de 5% al 10.2% anual.

El 11% del territorio de SC presenta clima Awo, cálido subhúmedo, temperatura media anual mayor de 22° C y temperatura del mes más frío mayor de 18°C, precipitación media anual de 500 a 2,500 mm y precipitación del mes más seco entre 0 y 60 mm; lluvias de verano del 5% al 10.2% anual.

EL 6% del territorio presenta clima (A)C(w1), semicálido, templado subhúmedo, temperatura media anual mayor de 18°C, temperatura del mes más frío menor de 18°C, temperatura del mes más caliente mayor de 22°C; con precipitación anual entre 500 y 2,500 mm y precipitación del mes más seco de 0 a 60 mm; lluvias de verano del 5% al 10.2% anual.

Entre los aspectos fisiográficos importantes la SC se tiene que presenta en

el 60% de su extensión un tipo de suelo denominado cambisol crómico CMx (clasificación FAO-Unesco, 1989). Suelo que tiene un horizonte A ócrico, muy claro, con muy poco carbono orgánico, muy delgado, duro y macizo cuando se seca; este horizonte posee un grado de saturación de 50% o más en al menos los 20 a 50 cm superficiales, sin ser calcáreo a esta profundidad; tiene un horizonte B cámbico de alteración con color claro y muy bajo contenido de materia orgánica, textura fina, estructura moderadamente desarrollada, con significativo contenido de arcilla y evidencia de eliminación de carbonatos; este horizonte tiene un color pardo fuerte a rojo. Este suelo carece de propiedades gleicas (alta saturación con agua) en los 100 cm superficiales, con un grado de saturación menor del 50%; carece, asimismo, de propiedades sálicas (Arriaga *et al.*, 2000).

En el 40 % de su superficie la SC presenta un tipo de suelo denominado Regosol éutrico RGe (Clasificación FAO-Unesco, 1989). Suelo procedente de materiales no consolidados, con una susceptibilidad a la erosión de moderada a alta; posee un único horizonte A claro, con muy poco carbono orgánico, demasiado delgado y duro y macizo a la vez cuando se seca y no tiene propiedades sálicas. El subtipo éutrico tiene un grado de saturación de 50% o más en los 20-50 cm superficiales y sin presencia significativa de carbonato de calcio.

Entre su diversidad ecosistémica posee bosque tropical caducifolio y subcaducifolio, bosque de coníferas, parches de mesófilo y bosque de encino.

Los principales tipos de vegetación y uso del suelo en esta región, así como su porcentaje de superficie son: Selva baja caducifolia, comunidad vegetal de 4 a 15 m de altura en donde más del 75 % de las especies pierden las hojas durante la época de secas (36%). Bosque de pino, bosques predominantes de pino, a pesar de distribuirse en zonas templadas, son característicos de zonas frías (34%). Selva mediana subcaducifolia, comunidad vegetal de 15m a 30m de altura en donde un 50 % de las especies conservan las hojas todo el año (13%). Bosque de encino, bosques en donde predomina el encino, suelen estar en climas templados y en altitudes mayores a los 800m snm (13%). Agricultura, pecuario y forestal, actividad que hace uso de los recursos forestales y ganaderos, puede ser

permanente o de temporal (4%).

Sus valores para la conservación son: en integridad ecológica funcional 4 (Alto), ya que existen grandes áreas con vegetación natural y algunos parches de agricultura. En las partes bajas de la costa del sur la vegetación está más perturbada. En función como corredor biológico 1 (bajo), es una región que está prácticamente aislada. En presencia de endemismos 3 (Alto) para vertebrados, plantas con flores y lepidópteros. En riqueza específica 3 (Alto) para vertebrados, plantas y lepidópteros. En cuanto a su función como centro de origen y diversificación natural 2 (importante) ya que es una zona relictual de plantas; algunas especies endémicas de vertebrados (anfibios y reptiles); es límite de la distribución más norteña de algunos mamíferos en la costa del pacífico (Arriaga *et al.*, 2000).

Su valor en relación a su función como centro de domesticación o mantenimiento de especies útiles es 1 (poco importante), y solo relacionado con algunas variedades locales de maíz y chile. Su valor para la conservación en relación a la pérdida de superficie original es 1 (bajo), ya que aparentemente está bien conservada con poca alteración de la vegetación natural y zonas agrícolas. Su valor para la conservación en cuanto al nivel de fragmentación de la región es 1(bajo) ya que en general esta bien conservada la zona y hay poca alteración de la vegetación natural; la agricultura se practica en parches pequeños. Su valor para la conservación en cuanto a la presión sobre especies clave es 2(medio), no se tiene información, excepto por la explotación de los huevos de tortuga, p. ej. *Dermochelys coriacea*, *Lepidochelys olivácea* y *Chelonia agassizi*, además de que existe aprovechamiento forestal. Su valor para la conservación en cuanto a la concentración de especies en riesgo es 2 (medio), hay varias especies de vertebrados de distribución restringida, entre ellas las tortugas marina (Arriaga *et al.*, 2000).

Su valor para la conservación en relación a la proporción del área bajo algún tipo de manejo adecuado es 1(bajo), ya que no existen áreas protegidas decretadas en la zona. Su valor para la conservación en cuanto a la importancia

de los servicios ambientales es 2(medio), ya que aporta agua al río Balsas.

De la misma forma la SC está incluida dentro de la Región Hidrológica Prioritaria No 26 denominada Ríos Coalcomán y Nexpa considerada como de alta biodiversidad (Arriaga *et al.*, 1998) (Figura 6).

De las instituciones que realizan actividades de conservación destaca la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH). Al parecer, hay un proyecto entre la UMSNH y la US Fish and Wildlife Service o Servicio Federal de Pesca y Vida Silvestre (siglas en inglés USFWS) para crear una reserva.

En cuanto al nivel de conocimiento se puede decir que este es superficial, ya que existen algunos inventarios generales publicados; varias tesis producidas en la UMSNH no publicadas.

Entre los estudios que tratan sobre fauna diversa se puede citar el estudio técnico justificativo de “la Chichihua” municipio de Coalcomán realizado por la Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente (2004) que trata sobre aves, reptiles, mamíferos y anfibios. También el proyecto sobre Avifauna de la costa y vertiente de la Sierra de Coalcomán realizado Villaseñor-Gómez (2005).

Pocos estudios existen sobre los insectos de Michoacán, dentro de los cuales, podemos citar el de Luis Martínez (2001) sobre los Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera).



Figura 6. Localización de la Región Hidrológica Prioritaria 26, denominada ríos Coalcomán y Nexpa, marcada como de alta biodiversidad. (Mapa tomado y modificado de <http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/Hmapa.html>).

6.2. Ubicación de los sitios de muestreo

Los sitios de colecta corresponden a cinco cuerpos de agua de naturaleza lótica distribuidos geográficamente en la Sierra de Coalcomán cubriendo un rango altitudinal que varía de 10 m snm (Ticuiz) hasta 1300 snm (Colorín) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Ubicación municipal y coordenadas geográficas de los sitios de colecta.

Localidad	Abreviatura	Municipio	Latitud	Longitud	Altitud (m snm)
El Ticuiz	TZ	Coahuayana	18° 40.403	103° 40.601	10
La Estanzuela	EZ	Aquila	18° 35.659	103° 27.135	408
Río Pinolapa	RP	Tepalcatepec	19° 00.524	103° 01.456	560
La Chichihua	CH	Coalcomán	18° 44.812	103° 13.379	1040
El Colorín	CL	Chinicuila	18° 39.540	103° 24.570	1300

6.2.1. El Ticuiz (TZ) (Figura 7)

El sitio de colecta sobre este río se localiza en las coordendas 18° 40.403 N; 103° 40.601 O, a 10 m snm de altitud dentro del municipio de Coahuayana. Es

el sitio de colecta más próximo a la costa. Su clima es tropical con lluvias en verano. Tiene una precipitación anual de 1162.9 mm y temperaturas que oscilan de 20.3 a 32.5°C. La vegetación original la constituye el bosque tropical caducifolio del cual sólo quedan remanentes en el sitio de colecta. El uso del suelo ha afectado la mayor parte de su vegetación aledaña (en el tramo de colecta) por plantaciones de plátano (*Musa* sp.). La vegetación riparia también está fuertemente afectada, así como el lecho del río por trabajos de dragado y extracción de la grava. Existen corrales de ganado vacuno en las cercanías. El canal es de anchura variable (ver datos al inicio de resultados) no encañonado, totalmente abierto y con poca curvatura en su cauce. Su lecho no presenta rocas (en orillas ni centro), la grava, bancos de bivalvos, arena y limo lo conforman principalmente. Sus orillas generalmente tienen abundante y diversa vegetación, entre la más importante se encuentran *Eichhornia crassipes* (Mart.), *Lemna gibba* L., *Pistia stratiotes* y *Typha latifolia* L. Los rápidos son someros y en los mismos se localizan manchas de hidrófitos sumergidos (prob. *Egeria* sp.). El agua es clara y aparentemente limpia.



Figura 7. El Ticuiz en abril de 2006 (izquierda) y en julio de 2006 (derecha).

6.2.2. La Estanzuela (EZ) (Figura 8)

El tramo de colecta sobre este cuerpo de agua se ubica a 18° 35.659 N y 103° 27.135 O, a una altitud de 408 m snm. Se trata de un cuerpo de agua con algunos tramos sombreados por la vegetación riparia y otros expuestos a la

insolación, somero, no encañonado, cuyo lecho está conformado principalmente por rocas, cantos rodados y arena. Vegetación riparia alterada en uno de sus lados y más o menos bien conservada en el otro. Se da una gran proliferación de algas filamentosas durante la estación de sequía. Su clima es tropical, con lluvias en verano. Tiene una precipitación pluvial anual de 604.8 milímetros y temperaturas que oscilan de 23.3 a 31.3 °C. La vegetación dominante es la selva mediana subcaducifolia.



Figura 8. Arroyo la Estanzuela en abril de 2005 (izquierda) y en julio de 2005 (derecha). Se observa la gran proliferación de algas filamentosas durante las secas.

6.2.3. El Colorín (CL) (Figura 9)

El tramo de colecta sobre este arroyo se localiza en las coordenadas 18° 39.540 N y 103° 24.570 O, a una altitud de 1 050 m snm, muy cerca del poblado La Nuez. Se trata de un arroyo torrencial que corre dentro de una barranca, principalmente cubierto (sombreado) por la vegetación riparia que muestra un buen estado de conservación y conformada principalmente por árboles grandes. El tipo de vegetación es bosque mesófilo. El clima en la zona se caracteriza por lluvias abundantes en verano en los meses de junio a octubre, con periodos secos de noviembre a mayo, el menos húmedo con temperatura media anual de 23.8° C y una precipitación media anual de 1200 milímetros cúbicos.



Figura 9. Arroyo el Colorín en abril de 2005 (izquierda) y en julio de 2005 (derecha).

6.2.4. La Chichihua (CH) (Figura 10)

El tramo de colecta sobre este cuerpo de agua se localiza en las coordenadas $18^{\circ} 44.812$ N y $103^{\circ} 13.379$ O, a una elevación de 1 130 m snm. El clima es templado, el promedio de temperaturas oscila entre 20.5° y 25° . En la clasificación de Wilhelm Koeppen le correspondería la zona 3 Tropical / lluviosa (Awg). El periodo de lluvias comprende los meses de junio a octubre, con una precipitación de 200 mm en junio y julio, 410 mm en agosto, 240 mm en septiembre, y 140 mm en octubre. Se trata de un río abierto no encañonado, que corre dentro de un bosque de pino altamente perturbado. Su entorno está ocupado por cultivos, terrenos de pastaje y algunos asentamientos humanos. La vegetación riparia es escasa en algunas partes y abundante en otras. El lecho está conformado principalmente por rocas, grava, arena y limo; no hay afloramientos de vegetación acuática.



Figura 10. Río la Chichihua en enero de 2005 (izquierda) y en julio de 2005 (derecha).

6.2.5. Río Pinolapa (RP) (Figura 11)

El tramo de colecta del río Pinolapa se localiza en las coordenadas $19^{\circ} 00.524$ N y $103^{\circ} 01.456$ O, a una altitud de 616 m snm. La vegetación corresponde a un bosque tropical caducifolio con un nivel medio de perturbación por pastoreo. Su clima es tropical y seco estepario con lluvias en verano. Tiene una precipitación pluvial anual de 822.0 mm, y temperaturas que oscilan entre 12.0 y 44.5°C . El cañón es ancho de tal manera que el río es abierto. Los rápidos son comunes y el substrato está conformado principalmente por rocas, grava, arena y limo; la vegetación está compuesta esencialmente por pastos emergentes sobre las orillas. La proliferación de algas filamentosas es común durante las secas.



Figura 11. Río Pinolapa en enero de 2005 (izquierda) y en julio de 2005 (derecha).

6.3. Trabajo de campo

Para la colecta de la fauna acuática se utilizaron dos tipos de redes: Hess, que permite conocer el área de muestreo y por lo tanto realizar estimaciones de la densidad, con las siguientes dimensiones, 33 cm de diámetro (16.50 cm de radio) y 43 cm de altura, lo cual da una área de muestreo de 855.30 cm² (=0.09m²). Desafortunadamente, no fue posible utilizar el Hess en muchos microambientes saturados de rocas, ni utilizarlo en zonas profundas. La red de mano o D-net resultó ser la mejor alternativa para el muestreo ya que pudo utilizarse en las orillas, entre las rocas de diferentes tamaños y, con una extensión, hacerla llegar a zonas más profundas. En el caso de las muestras con D-net se trato de barrer un área aproximadamente igual durante 2 minutos.

Para la colecta se reconocieron a *grosso modo* tres grandes estratos: orillas, remansos-pozas y rápidos. A su vez, dentro de los estratos se apreciaron sustratos como orillas con raíz, orillas con fango, orillas con bancos de arena o grava, remansos con fondo-limo, remansos con fondo-hojarasca, rápidos con rocas medianas y/o grandes, etc. El muestreo fue entonces estratificado y dentro de cada estrato fue aleatorio, tomando un número de muestras aproximadamente proporcional al tamaño que representaba cada estrato dentro del tramo del arroyo trabajado. En el campo se trabajó con la intención de eliminar la mayor parte del sustrato no deseado de las muestras para fijar solo un remanente que contenía principalmente la fauna con un poco de sustrato. Este remanente se fijó con alcohol al 96% el cual fue reemplazado por alcohol limpio al día siguiente. Los frascos de plástico de 250 ml fueron etiquetados debidamente en el campo. Se realizaron ocho colectas, dos por estación del año (primavera, verano, otoño e invierno), acudiendo un día exclusivo a cada arroyo.

Adicionalmente al muestreo de la fauna acuática se realizaron mediciones del pH, temperatura (°C), oxígeno disuelto (mg/L) y conductividad (µS/cm) con ayuda de un analizador de agua digital modelo ICM 5500. Lo anterior se realizó aproximadamente en los mismos sitios donde se colectó la fauna y en las ocho colectas.

En salidas complementarias, y con el fin de redondear el trabajo, se realizaron mediciones de anchura, profundidad y velocidad de corriente (10 a 15 cm de profundidad) con un flujometro digital modelo Global Water; las cuales fueron mediciones básicas para poder calcular la descarga de cada arroyo cuando menos en dos fechas diferentes del año. Asimismo, se estimó la pendiente de cada arroyo por un método sencillo que consistió en fijar un punto río arriba y tirar una cuerda nivelada de 5 m de largo río abajo para luego medir la altura vertical desde el nivel del agua hasta la cuerda nivelada. Con dichas mediciones se trazó el triángulo rectángulo en el cual la hipotenusa representa la superficie del agua y mediante la función $\tan^{-1} \theta = \text{cateto opuesto} / \text{cateto adyacente}$ se calculó la pendiente de interés. Estas pendientes se calcularon en número de siete para cada arroyo y se distribuyeron de río arriba a río abajo a lo largo del transecto de muestreo en cada cuerpo de agua.

6.4. Trabajo de laboratorio

En una primera fase de trabajo de laboratorio se separaron las larvas de Odonata del resto de la fauna y del sustrato con ayuda de un estereomicroscopio, para después iniciar una separación a nivel de morfoespecie o morfotipo en viales, cada vial fue etiquetado con los datos de la muestra original y colocados en frascos plástico de 250 ml con alcohol limpio. En una segunda fase de trabajo se realizó el trabajo de identificación a nivel de especie de todas las larvas indistintamente de su fase de desarrollo, mediante el uso de claves y literatura idóneas. Fueron de gran ayuda las claves a nivel género para Zygoptera y Anisoptera de Novelo-Gutiérrez (1997), así como la colección de referencia de Odonata depositada en la Colección Entomológica del Instituto de Ecología, A.C. (IEXA), que contiene un gran número de especies cultivadas de la fauna mexicana. La corroboración taxonómica final de todo el material estuvo a cargo del especialista y director del presente trabajo. De esta manera se pudo cuantificar todo el material a nivel de especie para obtener los datos básicos de especie/abundancia/muestra.

Todo el material biológico derivado de la realización del presente proyecto de investigación se encuentra depositado en la sección de Odonata de la Colección Entomológica del Instituto de Ecología, A.C. (IEXA), Xalapa, Veracruz, México.

6.5. Análisis de datos

Inicialmente, para todas las variables hidrológicas y fisicoquímicas se realizó un análisis exploratorio de los datos con el fin de detectar desviaciones fuertes de la normalidad y el cumplimiento de la igualdad de varianzas (homocedasticidad). De esta manera se utilizaron alternativamente pruebas paramétricas o no paramétricas. La abundancia muestral de larvas fue transformada como raíz $(x+1)$, excepto la de Libellulidae y Calopterygidae, para las cuales se usaron pruebas no paramétricas. En todos los casos se generaron gráficos de cajas y/o de líneas.

6.5.1. Variables hidrológicas

Para comparar la pendiente de los arroyos se utilizó un análisis de varianza de una vía (ANOVA de una vía) y de haber diferencias, se realizaron los contrastes de Bonferroni. Para la anchura, profundidad y velocidad se utilizó un MANOVA de una vía y de haber diferencia, los contrastes de Bonferroni. Particularmente, para la descarga se utilizó un ANOVA no paramétrico o prueba de Kruskal-Wallis y para los contrastes pareados una U de Mann-Whitney.

6.5.2. Análisis de datos fisicoquímicos

Las cuatro variables fisicoquímicas, pH, temperatura, oxígeno y conductividad, fueron analizadas, mediante un MANOVA de dos vías (cuerpo de agua y estación del año). De haber significancia se procedió a realizar los contrastes de Bonferroni.

6.5.3. Abundancia de larvas

Para analizar el efecto del cuerpo de agua y estaciones del año sobre la abundancia de larvas se utilizaron alternativamente pruebas paramétricas ANOVA-MANOVA y/o ANOVA no paramétrico o prueba de Kruskal-Wallis, de haber diferencias significativas, se procedió a realizar los contrastes de Bonferroni y/o una prueba U de Mann-Whitney respectivamente.

6.5.4. Índices de diversidad (diversidad alfa)

La diversidad alfa se asocia con el número de especies (riqueza) en una comunidad, es decir, en un área biológicamente homogénea. Aunque de manera técnica puede considerarse a ésta como el número de especies en cada cuerpo de agua, cuantificar el valor de importancia de cada especie tiene sentido si además del objetivo de medir la diversidad biológica, se pretende aportar conocimientos a la teoría ecológica, contar con parámetros que nos permitan tomar decisiones o emitir recomendaciones en favor de la conservación de taxa o áreas amenazadas, o monitorear el efecto de las perturbaciones en el ambiente. Medir la abundancia relativa de cada especie permite identificar aquellas especies que por su escasa representatividad en la comunidad son más sensibles a las perturbaciones ambientales. Además, identificar un cambio en la diversidad, ya sea en el número de especies, en la distribución de la abundancia de las especies o en la dominancia, alertándonos acerca de procesos empobrecedores (Moreno, 2001).

Se utilizaron los siguientes índices de diversidad por ser de los más utilizados en la literatura, así como por recomendaciones hechas por algunos autores.

Índice de diversidad de Shannon-Weaver (H' , Shannon, 1949). El índice de Shannon-Weaver ha sido ampliamente usado por los ecólogos. El primero en usarlo fue Good (1959) y el primero en usarlo con macroinvertebrados acuáticos fue Wilhm (1967). Desde entonces hasta nuestros días ha sido muy criticado, sin embargo, la continuidad de su uso, puede deberse a la invalidez de sus críticas o su gran arraigo en la literatura (Washington, 1984). Algunas ventajas de H' son: 1)

mayor sensibilidad a las variaciones en la abundancia de las especies raras, 2) es utilizado en distintos niveles de los ecosistemas, 3) posee propiedades que lo permiten comparar estadísticamente, 4) utiliza dos parámetros importantes de las comunidades que son el número de especies y la abundancia y, 5) bajo condiciones de máxima equidad adquiere el valor máximo. De la misma manera pueden señalarse las siguientes desventajas: 1) dos comunidades con igual número de especies y un reparto de la abundancia similar pueden tener el mismo valor de H' , a pesar de tener diferente composición; esto es, su valor permanece constante ya que los cambios en uno u otro componente se compensan, 2) el cálculo de la diversidad máxima (H_{MAX}) es considerada una suposición ecológicamente absurda al suponer igual abundancia entre las especies, 3) el valor s utilizado debería ser el número real de especies en la comunidad (S), y en general no se posee dicha información; al utilizar s se desconoce el error y se sobreestima el valor de equidad de la comunidad (Daniel, 1998).

Se basa en la teoría de la información y se mide en bits/individuo cuando la escala logarítmica usada es la base 2. Es comúnmente utilizado para calcular la diversidad. Conforme se incrementa el número y equidad de los taxa (diversidad biótica) dentro de la comunidad se incrementa el valor de H' (Gerritsen *et al.*, 2000). El valor máximo que adquiere en los ríos para las comunidades de invertebrados benthicos es de 4.5 bits/individuo. Valores inferiores a 2.4-2.5 bits/individuo indican que el sistema está sometido a tensión (vertidos, dragados, canalizaciones, regulación por embalses, etc.). Es un índice cuyo valor disminuye mucho en aguas muy contaminadas.

Índice de diversidad de Simpson (D, Simpson, 1949). Manifiesta la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra sean de la misma especie. Su valor varía de 0, indicando un nivel bajo de diversidad, a un máximo de $1 - 1/s$ (s = número de taxones).

Índice de diversidad de Simpson-Gini (Gini, 1912; Simpson, 1949). Expresa la probabilidad compuesta de que dos individuos extraídos al azar de una comunidad pertenezcan a la misma especie. Si dicha probabilidad es alta la comunidad es

poco diversa. El índice tomará valores comprendidos entre 0% y 100%. Valores inferiores al 20 % indican una calidad muy buena del agua, mientras que si la valoración supera el 60 % la calidad del agua será deficiente o mala. Principalmente es indicador de contaminación orgánica, degradación en la morfología del río y degradación general.

Riqueza de taxa (S). Se refiere al número total de taxa presentes en la muestra. En general, el incremento en la riqueza refleja incremento en la calidad del agua, diversidad y/o del hábitat.

Índice de riqueza de Margalef (R_M , Margalef, 1958). Transforma el número de especies por muestra a una proporción a la cual las especies son añadidas por expansión de la muestra. Supone que hay una relación funcional entre el número de especies y el número total de individuos $S=k\sqrt{N}$ donde k es constante (Magurran, 2004).

Equitatividad de Pielou (J, Pielou, 1966). Expresa la diversidad relativa (H') al máximo valor que H' puede tener cuando todas las especies en la muestra tienen igual número de individuos. Su valor va de 0 a 1 de forma que 1 corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes (Magurran, 2004).

Alfa de Fisher (α , Fisher *et al.* 1943). Este índice es adecuado con datos donde la mayoría de las especies tienen abundancia de uno o dos individuos, a diferencia de Shannon-Weaver o Simpson que dependen mucho del número de especies más comunes y las raras casi no tienen ninguna influencia. Se basa en el modelo de la serie logarítmica de distribución de la abundancia de especies. Depende fuertemente del tamaño de la muestra (Magurran, 2004).

Índice de Berger-Parker (Magurran, 2004). Mide la dominancia de la especie o taxón más abundante. Este índice adquiere valores comprendidos entre 0 y 1 (0 % y 100 %). Es indicador de impactos por contaminación orgánica, degradación en la morfología del río y degradación general.

Rareza: El porcentaje de especies con abundancia inferior al 1%.

6.5.5. Diversidad beta

El recambio de especies es el componente menos comprendido y estudiado de la diversidad de especies, aunque debido a su importancia teórica y su estrecha relación con la conservación existe un creciente interés en el tema (Gaston & Blackburn, 2000). Desde el punto de vista de la conservación biológica, la diversidad beta es un componente que debe ser tomado en cuenta en el establecimiento de estrategias eficientes para la protección tanto de áreas naturales como de especies particulares (Scott *et al.*, 1999).

La diversidad beta es una medida de la diferencia entre áreas de estudio en términos de la variedad de especies que contienen (Wilson & Shmida, 1984; Magurran, 2004). La diversidad beta (β) junto con la diversidad alfa (α) constituyen una buena medida del grado de heterogeneidad biológica en un área de estudio. Whittaker (1972), quien introdujo el concepto de diversidad β , la define como el recambio de especies entre hábitats o localidades, señalando que la diversidad gamma (γ) puede verse como la integración de las diversidades β y α , mediante la ecuación $\gamma = (\beta)(\alpha)$, de donde β puede calcularse como la relación γ/α mediante la siguiente ecuación:

$$\beta_w = S/(\alpha-1)$$

Siendo S el número de especies registradas en un conjunto de muestras (γ) y α es la diversidad alfa promedio (Moreno, 2001).

Índice de similitud de Bray-Curtis (BC, Bray & Curtis, 1975). El índice de Bray-Curtis es una medida de similitud que enfatiza la importancia de las especies que se tienen en común entre los sitios de muestreo (Pileou, 1984). Toma valores entre 0 (ninguna especie en común) y 1 (muestras idénticas) y es uno de los mejores índices de similitud de acuerdo con Washington (1984) a juzgar por su base teóricas, ha pesar de que poco se ha usado en el campo de la ecología

acuática. Ha sido usado en algunos trabajos que tratan con ensamblajes de odonatos (Suh & Samways, 2001).

Comparación y ordenamiento de la diversidad, perfiles de diversidad de Renyi. La diversidad puede ser comparada utilizando diferentes procedimientos como el Bootstrapping, la permutación y la prueba de t (Poole, 1974). Sin embargo, la validez al comparar los valores de diversidad de dos muestras puede ser criticada debido a la elección arbitraria del índice de diversidad. Es bien conocido que diferentes índices de diversidad pueden ordenar grupos de comunidades de diferente forma (Hurlbert, 1971). Patil & Taillie (1979) enfatizaron que tal inconsistencia es inevitable siempre que se intenta reducir un concepto multidimensional a un solo número. Una comunidad es una entidad multidimensional y su diversidad es una cantidad escalar. Una solución potencial la ofrece el uso de familias paramétricas de índices de diversidad en lugar de utilizar un índice de diversidad con un solo valor numérico. Cuando se utiliza una familia de índices de diversidad, estos valores pueden ser graficados contra un parámetro de escala (α). Esta curva (familia de diversidad) ha sido frecuentemente descrita como el perfil de diversidad de la comunidad. Esencialmente, α (alfa) sirve como un parámetro de escala, y los miembros de la familia varían sus sensibilidades a la ocurrencia de especies abundantes o raras conforme α cambia. Dichos perfiles de diversidad juegan un papel importante cuando se desea comparar la diversidad. El índice de diversidad de Renyi (Renyi, 1961) que depende de los valores de alfa, se comporta de la manera siguiente: cuando alfa = 0, el índice da el valor observado de especies; alfa = 1, da un valor cercano al índice de Shannon-Weaver; alfa = 2, se comporta como el índice de Simpson; para valores infinitos (muy grandes) se comporta como el índice de Berger-Parker.

Con base en los perfiles de diversidad es posible definir un orden de diversidad de las comunidades de la siguiente manera: La comunidad A es más diversa que la B (escrito como $A > B$) si el perfil de diversidad de A está por arriba o es igual que el perfil de diversidad de B sobre todo el rango de α . Se puede demostrar que el ordenamiento de la diversidad es un orden parcial ya que, si $A > B$

y $B > C$, entonces $A > C$. Sin embargo, no es verdad que para todo A y B, ya sea que $A > B$ o $B > A$ las curvas de los dos perfiles pueden intersectarse. En tal caso se dice de ambas comunidades que “no son comparables”; lo que significa que pueden encontrarse dos índices de diversidad que ordenan las comunidades de manera diferente. Tal situación debe reflejar importantes procesos ecológicos que deben ser interpretados. La importancia de la idea del ordenamiento de la diversidad estriba en que adiciona una nueva dimensión a la aproximación ecológica de la diversidad, a pesar de que no es frecuentemente usada debido a que comprende más cálculos que un solo índice. Por lo anterior, en este trabajo se utilizaron los perfiles de diversidad de Renyi (Hammer & Harper, 2006) fueron utilizados con el fin de comparar y ordenar a la diversidad entre cuerpos de agua, estratos y estaciones de año.

6.5.5.1. Técnicas multivariadas

Técnicas de clasificación. Los enfoques multivariados constituyen un conjunto de técnicas estadísticas para el análisis simultáneo de más de una variable independiente. Una manera común es dividir a este conjunto en “técnicas de clasificación” y en “técnicas de ordenación”. Ambos tipos se aplican bien a matrices de datos de incidencia o de abundancia. Las primeras generan grupos de localidades, muestras, faunas, (en general cualquier unidad de estudio previamente definida), mientras que las segundas no establecen una delimitación de las clases, ellas consideran un espacio multidimensional donde cada uno de los ejes representa a un atributo que en conjunto caracteriza a las unidades de estudio. Estas técnicas reducen dicho espacio a otro de dos o tres dimensiones sin mucha pérdida de información (Kohlman, 1994; Sneath, 1998).

Análisis Cluster. El Análisis Cluster ha sido ampliamente usado en el trabajo ecológico. Williams (1972) ha proporcionado una excelente discusión de varios aspectos de su aplicación. En este trabajo se ha elegido como base una matriz de similitud generada mediante el índice de similitud de Bray-Curtis y como criterio de amalgamamiento la unión de pares por promedio (UPGMA) (Sokal & Sneath, 1963),

cuyo resultado final es un dendrograma que muestra las relaciones faunísticas.

Algunos autores han empleado esta técnica en estudios ecológicos de odonatos (Norma-Rashid, 2001; Jakab *et al.*, 2002; Schindler *et al.*, 2003).

Correlación Canónica. El análisis de Correlación Canónica (CC) (Manly, 1998) puede ser un instrumento adecuado para tratar los supuestos en los que se dispone de información de un conjunto numeroso de variables que pueden agruparse en dos grupos, el primero formado por las variables explicativas y el segundo por las explicadas y, además, dentro de cada grupo se observa un elevado grado de correlación entre las variables. Si existen correlaciones elevadas entre muchas de ellas, la estimación de un modelo de regresión, para cada una de las variables dependientes por separado conduce a problemas de imprecisión en las estimaciones individuales de los parámetros. Por este motivo, los resultados de los contrastes de significación individuales de cada uno de ellos debería ser tomada con extrema precaución, puesto que la existencia de una elevada correlación entre un número elevado de variables explicativas provoca la excesiva sensibilidad de las estimaciones ante cambios pequeños en la muestra obtenida, ocasionando modelos muy poco robustos y fiables. Una posibilidad para resolver este problema es eliminar variables que estén altamente correlacionadas, seleccionando las que estén menos correlacionadas entre sí y que además mantengan una influencia sobre las variables dependientes. Una segunda alternativa es la aplicación de un análisis factorial, recomendable cuando el número de variables con altas correlaciones es elevado y resulta difícil determinar cuáles de ellas constituyen las causas determinantes de la variabilidad de las variables dependientes, cuyo objetivo es reducir la dimensión de la matriz de variables explicativas. El análisis factorial se caracteriza por construir variables que son combinaciones lineales de las originales, de modo que se maximiza el poder explicativo de las causas comunes que ocasionan la variabilidad del conjunto de variables explicativas. Además, este análisis garantiza que las variables generadas por este procedimiento están sin correlación entre sí, lo que asegura la inexistencia de multicolinealidad entre estas *variables ficticias*, pudiendo ser utilizadas como regresores en un modelo de regresión. El

inconveniente de este procedimiento es que no se garantiza que estas *variables ficticias* conserven el poder explicativo sobre las variables que se tratan de explicar.

Sería deseable la aplicación de un análisis multivariado que generara un conjunto reducido de variables dependientes, y otro de variables explicativas, de manera que ambos grupos estuviesen altamente correlacionados, mientras que las causas comunes entre las variables que forman parte de cada grupo fuesen nulas. El CC proporciona variables que garantizan este resultado, y es recomendable su utilización cuando el número de variables dependientes como explicativas es elevado, y existen elevadas correlaciones de las variables de cada grupo entre sí. Mediante este método de reducción de variables se puede eliminar el ineludible problema de multicolinealidad que ocasionaría la consideración de todas las variables en un modelo de regresión.

El CC es un método de análisis multivariado desarrollado por Harold Hotelling y puede verse como una extensión lógica de un análisis de regresión múltiple. Su objetivo es buscar las relaciones que pueda haber entre dos grupos de variables y la validez de las mismas. Se diferencia del análisis de correlación múltiple en que éste sólo predice una variable dependiente a partir de múltiples independientes, mientras que la correlación canónica predice múltiples variables dependientes a partir de múltiples independientes. El principio subyacente es desarrollar una combinación lineal de cada conjunto de variables (tanto independientes como dependientes) para maximizar la correlación entre los dos conjuntos. O dicho de otra forma, el procedimiento implica obtener un conjunto de ponderaciones para las variables dependientes e independientes que proporcione la correlación única máxima entre el conjunto de variables dependientes y el conjunto de variables independientes.

La CC ha sido utilizada por algunos autores en trabajos con macroinvertebrados bentónicos con el fin de relacionarlos con los parámetros fisicoquímicos (Iliopoulou-Georgudaki *et al.*, 2003).

Análisis de Correspondencias. El Análisis de Correspondencias (AC) es una técnica estadística que se aplica al análisis de tablas de contingencia y construye un diagrama cartesiano basado en la asociación entre las variables analizadas. En dicho gráfico se representan conjuntamente las distintas modalidades de la tabla de contingencia, de forma que la proximidad entre los puntos representados está relacionada con el nivel de asociación entre dichas modalidades (Figueras, 2003). La metodología la desarrolló Benzecri, a principios de los años 60 del siglo XX en la Universidad de Renner (Francia). En esencia, es un tipo especial de análisis de componentes principales pero realizado sobre una tabla de contingencia y usando una distancia euclídea ponderada llamada chi-cuadrado.

El AC ha sido utilizado en algunos trabajos de ecología de odonatos (Stewart & Samways, 1998; Suh & Samways, 2001; Samways, 2003; Schindler *et al.*, 2003; D'Amico *et al.*, 2004; Hofmann & Mason, 2005).

Análisis Discriminante. El Análisis Discriminante (AD) es una técnica estadística multivariante cuya finalidad es analizar si existen diferencias significativas entre grupos de objetos respecto a un conjunto de variables medidas sobre los mismos para, en el caso de que existan, explicar en qué sentido se dan y proporcionar procedimientos de clasificación sistemática de nuevas observaciones de origen desconocido en uno de los grupos analizados.

El AD ha sido usado en algunos trabajos de ecología de Odonata por algunos autores (Clark & Sammyas, 1996; Shuling *et al.*, 2006).

6.5.6. Diversidad gamma

Es el número de especies en una región geográfica amplia (Whittaker, 1972). En este caso comprende el listado general de los odonatos de SC registrados en los cinco cuerpos de agua durante el periodo de colecta. Sin embargo, aunque técnicamente es el número de especies (taxones en general) en el área de estudio; en realidad, dicho número no representa la diversidad gamma propiamente, sino una estimación, ya que la lista puede estar incompleta, es decir pueden existir taxones en el área de estudio que no estén representados en la

lista. Con la finalidad de obtener un valor de gamma más aproximado al real, se han diseñado “estimadores de riqueza” que son herramientas que permiten calcular un nuevo valor de gamma a partir de los valores de las unidades muestrales.

Los estimadores de riqueza se clasifican en paramétricos y no paramétricos. La estrategia de cálculo de los primeros se basa en estimar tendencias, generalmente de tipo inductivo, mientras que la de los no paramétricos se basa en el establecimiento de relaciones y proporciones sin averiguar el siguiente valor posible en una serie ordenada, no asumen el tipo de distribución del conjunto de datos y no los ajustan a un modelo determinado (Colwell & Coddington, 1994). Existe una amplia variedad de propuestas para estimar la riqueza teórica. Por lo general, los estimadores presuponen que el número de especies observado es una subestimación, por lo que los resultados de aplicar las fórmulas proporcionarán valores de gama por arriba de los observados.

6.5.6.1. Estimadores de riqueza paramétricos

Son estimadores de riqueza por extrapolación ya que usan la curva observada de acumulación de especies para modelar el conteo de nuevas especies con respecto al esfuerzo de muestreo, y el valor de la riqueza es la asíntota de la curva (Palmer, 1990; Soberón & Llorente, 1993). Una desventaja de utilizar extrapolaciones es que se requieren datos de comunidades bien muestreadas para la predicción del valor asíntótico (Hughes *et al.*, 2001). En el presente trabajo se han utilizado los modelos de Clench (Clench, 1979) y el de von Bertalanffy (von Bertalanffy, 1938). Ver modelos y explicación en Anexo A2.

Clench: Según este modelo, la probabilidad de encontrar una nueva especie aumentará (hasta un máximo) conforme más tiempo se pase en el campo, es decir, la probabilidad de añadir especies nuevas eventualmente disminuye, pero la experiencia en el campo la aumenta (Soberón & Llorente, 1993).

von Bertalanfy (Dependencia lineal): Este modelo predice que conforme la lista de especies aumenta, la probabilidad de añadir una especie nueva a la lista disminuye de forma exponencial. Se utiliza cuando la región donde se hace el muestreo es grande o los taxa son poco conocidos, de forma que la probabilidad de encontrar una nueva especie nunca será cero (Soberón & Llorente, 1993).

Para ambos modelos el ajuste se realizó con el programa Statistica 5.1 (Statsoft, 1998) con el método de ajuste Simplex & Quasi-Newton que, de acuerdo con Jiménez-Valverde & Hortal (2003) es uno de los más robustos. Lo anterior a partir de las dos primeras columnas generadas con el programa *Estimates* v. 7.5. (Colwell, 2005), el número de muestras y el número de especies promedio acumuladas (Jiménez-Valverde & Hortal, 2003).

6.5.6.2. *Estimadores no paramétricos*

No asumen el tipo de distribución de los datos y no son ajustados a un modelo determinado (Moreno, 2001). Estos métodos provienen de técnicas de captura-recaptura, ya que la probabilidad de captura varía entre individuos en una población, así como la abundancia de las especies varía en un ensamblaje de especies. Utilizan datos de presencia-ausencia o de abundancia de especies y se enfocan en las especies poco abundantes o raras (las que se presentan solamente en una o dos muestras (únicas y duplicadas) o que tienen abundancia de 1 o 2 individuos (*singletons* y *doubletons*) en el conjunto de muestras (Chao & Lee, 1992; Colwell & Coddington, 1994; Moreno, 2001). En el presente trabajo se han usado los siguientes:

Estimadores no paramétricos para datos de abundancia:

Chao₁ (Chao, 1984).

ACE. Estimador de cobertura basado en abundancia.

Estimadores no paramétricos para datos de presencia-ausencia:

Se utilizaron los estimadores no paramétricos de Mao Tau (=Sobs) y sus respectivos intervalos de confianza al 95%, de los cuales, el límite superior se utilizó como un estimador; también se utilizaron Chao₂, Jackknife de segundo orden (Jack2) y Bootstrap. Todos generados con el programa *Estimates* v. 7.5. (Colwell, 2005).

S_{obs} (Mao Tau) (Colwell *et al.*, 2004). Número esperado de especies en las Q muestras y límites superior e inferior del intervalo de confianza al 95%.

Chao2. Estimador de riqueza Chao₂ (fórmula corregida) (Chao, 1984, 1987). Se basa en el número de especies que ocurren solamente en una muestra (únicas) y el número de especies que ocurren en dos muestras (duplicadas). Ha sido utilizado en numerosas ocasiones como estimador de la riqueza de invertebrados (Pryke & Samways, 2008; Boix *et al.*, 2008). En México ha sido utilizado como estimador de riqueza de Bombyliidae (Diptera) en la Sierra de Huautla (Morelos).

Jack2. Estimador de riqueza Jackknife de segundo orden (Palmer, 1991). Se basa en el número de especies únicas y duplicadas. Numerosos autores lo han utilizado con invertebrados (Pryke & Samways, 2008).

Bootstrap. Estimador de riqueza Bootstrap (Smith & van Belle, 1984). Se basa en p_j , la proporción de unidades de muestreo que contienen a cada especie j (Palmer, 1990).

6.5.7. Patrones de abundancia de especies

En cualquier estudio de comunidades se advierte que existe una cierta distribución estadística de la rareza y la abundancia de las especies recolectadas. Mientras que algunas especies son muy comunes en el campo, otras son menos frecuentes y finalmente algunas especies son definitivamente raras con un solo ejemplar recolectado. La prueba de Ch^2 (chi-cuadrado) es considerada como una prueba no paramétrica que mide la discrepancia entre una distribución observada y otra teórica (bondad de ajuste), indicando en qué medida las diferencias existentes entre ambas (de haberlas) se deben al azar en el contraste de hipótesis. Cuanto mayor sea el valor de Ch^2 , menos verosímil es que la hipótesis

sea correcta. De la misma forma, cuanto más se aproxima a cero (más pequeño) el valor de chi-cuadrado, más ajustadas están ambas distribuciones. En la prueba χ^2 , p indica la probabilidad de que el azar por sí mismo pudiera ser responsable de una desviación tan grande o mayor que la observada, si la hipótesis es correcta. Si la probabilidad es alta se considera que los datos están de acuerdo con el modelo, lo cual no prueba que el modelo sea correcto, sino que simplemente no se puede demostrar que sea incorrecto. Si la probabilidad es baja, la desviación es debida al azar y se considera que los datos no respaldan el modelo.

Se han propuesto diversas distribuciones de abundancia de especies que describen los modelos observados (Figura 12). En comunidades pobres en especies, bajo severo régimen ambiental a menudo están relacionadas con series geométricas.

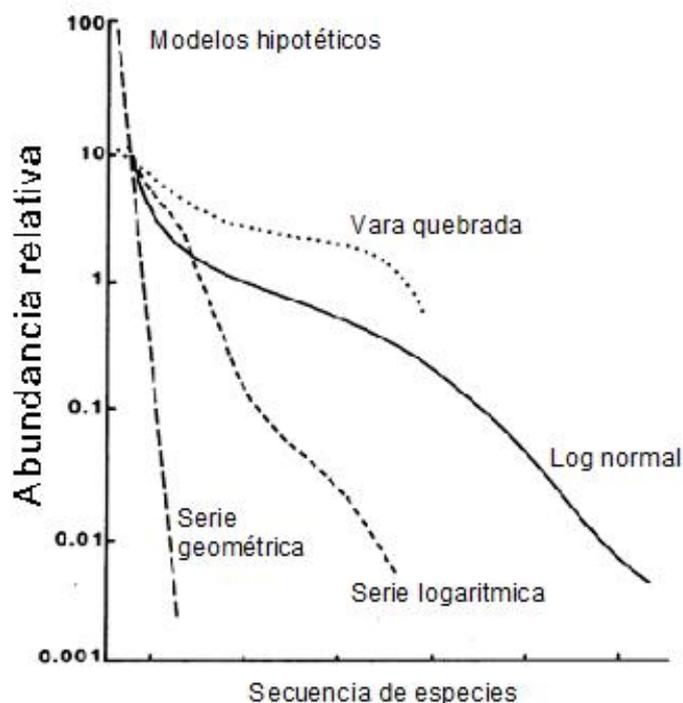


Figura 12. Cuatro modelos de relación entre la abundancia relativa de especies (medida como %) y sus rangos, de la más común (izquierda) a la más rara (derecha) en una comunidad (Magurran, 2004). La mayoría de las comunidades ecológicas (diatomeas, artrópodos edáficos, mamíferos,

aves y plantas) se ajustan bien al modelo Log normal, considerándose como casos “extremos” de distribución de la serie geométrica que correspondería a comunidades homogéneas y pobres en especies (tal vez comunidades de zonas muy elevadas con pocas especies y con la mayor abundancia concentrada en muy pocas de ellas); mientras que el otro caso corresponde a una comunidad donde el reparto de la abundancia es más equitativo entre las especies, llamado “vara quebrada” (raro de encontrar). Todos estos modelos que de alguna manera expresan un grado de organización ecológica que a su vez está relacionado con el concepto de nicho ecológico definido por Whittaker (1972), que considera la posición de una especie en la comunidad, incluyendo el uso de recursos, tiempo de actividad, ubicación vertical y horizontal, interacción con otras especies, etc. Consecuentemente, los ecólogos han desarrollado varias hipótesis en un intento por explicar estos patrones de distribución de la abundancia de las especies en relación al nicho.

7. RESULTADOS

7.1. Datos hidrológicos

7.1.1. Pendiente

Los resultados de las mediciones de las pendientes (gradiente) en los cinco arroyos se muestran en el Cuadro 2. El ANOVA de una vía indicó diferencia significativa de la pendiente entre los arroyos ($F_{4, 30}=10.17$, $p < 0.01$). Los contrastes de Bonferroni evidenciaron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre Colorín (CL) con Pinolapa (RP), Ticuiz (TZ) y Chichihua (CH) (ver Anexo B1). CL tiene la mayor pendiente promedio, y resulta también el arroyo con mayor variabilidad en su inclinación, lo cual implica que no se trata de una pendiente inclinada y continua sino, más bien, de una pendiente con escalones consecutivos. CH, TZ y RP tienen las menores pendientes y, en general, no existe gran variación de la misma en los tramos de muestreo (Figura 13).

Cuadro 2. Pendiente o inclinación de los arroyos estudiados. Media= pendiente promedio, Menor= pendiente menor y Mayor= pendiente mayor. La numeración del 1 al 7 son mediciones. La pendiente (gradiente) se da en grados, minutos y segundos y, en decimales producto de la función $\tan^{-1} \theta = \text{cateto opuesto} / \text{cateto adyacente}$ de las mediciones realizadas en el campo.

Medida	Pinolapa	Colorín	Estanzuela	Ticuiz	Chichihua
1	0.01	0.188	0.116	0.042	0.014
2	0.006	0.274	0.068	0.016	0.014
3	0.012	0.018	0.08	0.01	0.08
4	0.018	0.152	0.114	0.008	0.014
5	0.042	0.062	0.076	0.024	0.022
6	0.01	0.138	0.104	0.022	0.048
7	0.04	0.128	0.02	0.018	0.032
Media	0.02	0.137	0.083	0.02	0.032
	1° 8' 44.75"	7° 48' 3.45"	4° 44' 40.83"	1° 8' 44.75"	1° 49' 58.22"
Menor	0.006	0.018	0.02	0.008	0.014
	0° 20' 37.57"	1° 1' 52.37"	1° 8' 44.75"	0° 27' 30.08"	0° 48' 7.52"
Mayor	0.042	0.274	0.116	0.042	0.08
	2° 24' 18.03"	15° 19' 22.69"	6° 37' 0.26"	2° 24' 18.03"	4° 34' 26.12"

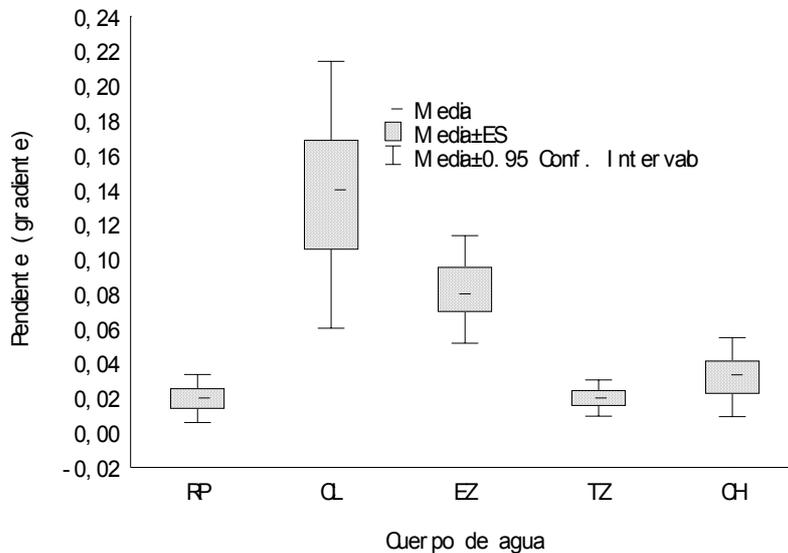


Figura 13. Variación de las medias e intervalos de confianza al 95% para las pendientes de los cinco arroyos. RP= Pinolapa, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, TZ= Ticuiz, CH= Chichihua.

7.1.2. Anchura, profundidad, velocidad y descarga

El MANOVA de una vía aplicado al conjunto de variables anchura, profundidad y descarga, mostró efecto significativo del arroyo (Wilk's lambda= 0.46, $F_{16,141} = 2.53$, $p < 0.05$). Los contrastes de Bonferroni mostraron entre cuáles arroyos existen diferencias y las variables responsables. Existen diferencias significativas de la profundidad entre TZ con CH, EZ y RP. Esto coincide con el hecho de que la profundidad promedio de TZ fue mayor (Cuadro 3 y Figura 14). Respecto a la anchura solo fueron diferentes TZ y CL, mientras que en descarga, hubo diferencias significativas entre TZ con CH, EZ y RP. Esto último es una consecuencia de que TZ fue, en promedio, más ancho y profundo que los otros arroyos. En el caso particular de la velocidad, ésta fue analizada mediante un ANOVA no paramétrico (prueba de Kruskal-Wallis) en vista de que su distribución se apartó mucho de la normalidad y no cumplió satisfactoriamente con el supuesto de homocedasticidad. El ANOVA no paramétrico evidenció diferencia significativa ($Ch^2 = 19.03$, $gl = 4$, $p < 0.001$). Los contrastes pareados mediante la prueba U de Mann-Whitney evidenciaron diferencia significativa de TZ con EZ y RP ($p < 0.05$).

Cuadro 3. Medias e intervalos de confianza al 95% para la anchura (metros), profundidad (metros), velocidad (metros/segundo) y descarga (metros cúbicos/segundo) de los cinco arroyos. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz. Temperatura en grados centígrados, pH en unidades, conductividad en Siemens/centímetro y oxígeno en partes por millón. N= número de mediciones.

Variable/arroyo		CH	CL	EZ	RP	TZ
Profundidad (m)	Media	0.12	0.14	0.10	0.11	0.21
	-95.00%	0.08	0.09	0.04	0.05	0.17
	95.00%	0.16	0.18	0.16	0.16	0.25
Anchura (m)	Media	3.23	1.85	1.67	2.18	4.50
	-95.00%	2.12	0.48	-0.10	0.65	3.39
	95.00%	4.35	3.21	3.43	3.71	5.62
Velocidad (m/s)	Media	6.87	6.57	0.49	0.38	11.08
	-95.00%	2.12	0.75	-7.03	-6.13	6.32
	95.00%	11.62	12.39	8.00	6.88	15.83
Descarga (m ³ /s)	Media	3.40	1.66	0.05	0.09	11.06
	-95.00%	-0.53	-3.15	-6.16	-5.29	7.13
	95.00%	7.33	6.48	6.26	5.47	14.99
N		15	10	6	8	15

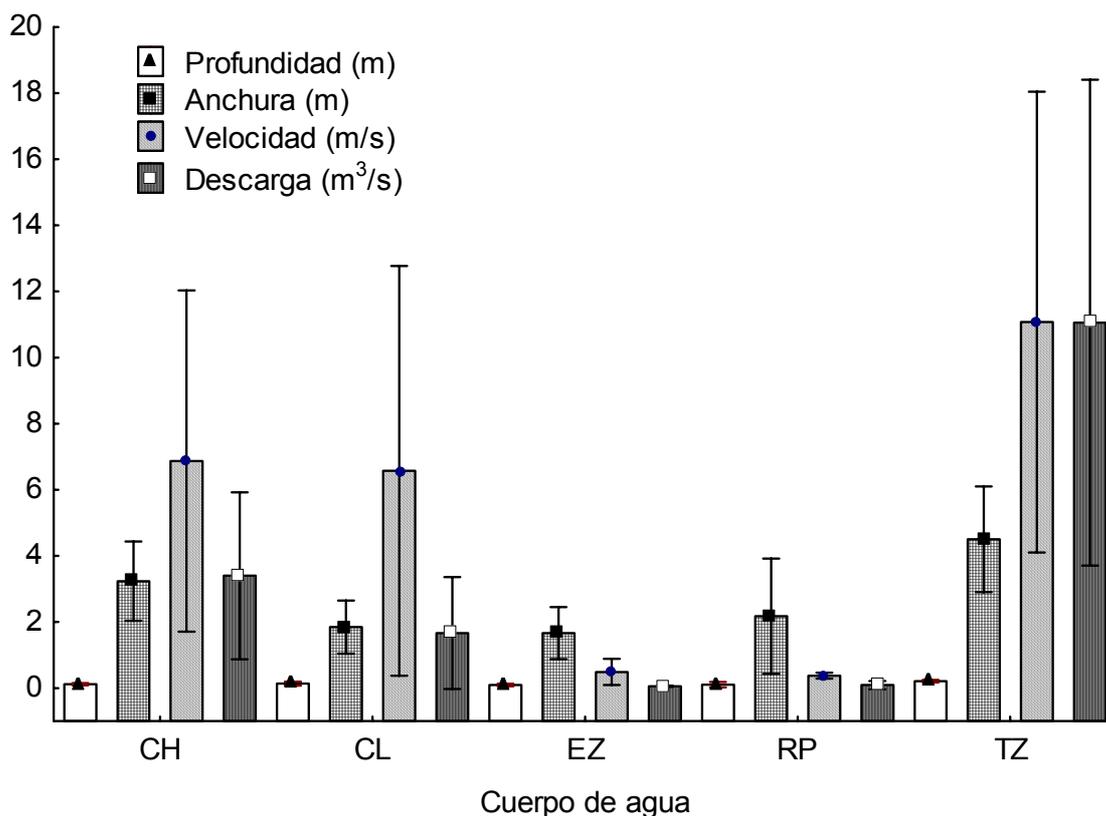


Figura 14. Variación de la profundidad, anchura, velocidad y descarga entre los arroyos. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa, TZ= Ticuiz. Las barras verticales representan el intervalo de confianza al 95%.

7.2. Datos fisicoquímicos

De las cuatro variables hídricas, solo se encontró correlación significativa de la conductividad con la temperatura y con el oxígeno (Cuadro 4); en el primer caso positiva y en el segundo negativa.

Cuadro 4. Coeficientes de correlación de Spearman (r_s) entre las variables fisicoquímicas de los cinco arroyos. Temperatura en grados centígrados, pH en unidades, conductividad en Siemens/centímetro y oxígeno en partes por millón. Un * significa correlación significativa con $p < 0.05$

	Temperatura (°C)	pH (H ⁺)	Conductividad (μS/cm)	Oxígeno (ppm)	Altitud (m snm)
pH	0.10				
Conductividad	0.72*	0.08			
Oxígeno	0.09	0.11	-0.31*		
Altitud	-0.66*	0.32*	-0.61*	0.18*	
Pendiente	-0.55*	-0.12	-0.73*	0.20*	0.28*

El Análisis de Varianza Multivariado (MANOVA) de dos vías evidenció efecto significativo de los factores arroyo ($F_{16, 480.28} = 228.8, p < 0.05$) y estación del año ($F_{12, 415.67} = 182.2, p < 0.05$); asimismo, hubo efecto significativo de la interacción arroyo*estación del año ($F_{48, 606.82} = 17.6, p < 0.05$) (Anexo B2).

A continuación se analizan los efectos de cada factor por separado sobre cada variable fisicoquímica mediante los contrastes de Bonferroni y al final los efectos cruzados.

Temperatura. Los resultados de los contrastes de Bonferroni para la temperatura entre los cuerpos de agua se muestran en el Anexo B3. La mayoría de los contrastes resultaron significativos ($p < 0.05$), excepto aquellos entre Pinolapa con Estanduela y Ticuiz ($p > 0.05$). Particularmente, el Colorín y la Chichihua exhibieron las temperaturas medias más bajas de todos los cuerpos de agua, 20.14°C y 22.62°C, respectivamente. Como contraste, las temperaturas promedio más altas correspondieron al Ticuiz (media= 29.35°C) y al Pinolapa (media= 28.03°C) (Figura 15). Los intervalos de confianza al 95% para las medias indican que la mayoría de los arroyos exhiben temperaturas muy características y diferentes entre sí (Cuadro 5). Si bien el Colorín y la Chichihua son localidades

geográficamente cercanas, la razón principal de su similitud en la temperatura de sus aguas puede atribuirse a la mayor elevación en la que se encuentran como lo muestra la correlación negativa entre altitud y temperatura (ver Cuadro 4 arriba), así como a otras características físicas entre las que pueden estar su mayor pendiente.

Por otro lado, los contrastes de Bonferroni para la temperatura entre las estaciones se muestran en el Anexo B7. Hubo diferencias significativas entre primavera y otoño ($p= 1.0$), otoño y verano ($p= 0.11$) y primavera y verano ($p= 0.07$). La temperatura promedio de invierno fue notablemente inferior a la registrada en las otras tres estaciones (Figura 16, Cuadro 6).

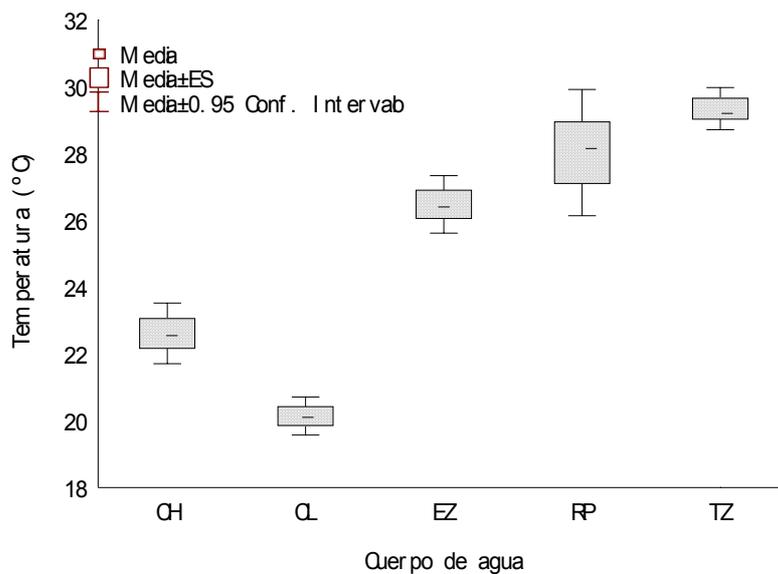


Figura 15. Medias e intervalos de confianza al 95% para la temperatura de los cuerpos de agua estudiados en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuíz.

Cuadro 5. Valores promedio e intervalos de confianza al 95% para los parámetros fisicoquímicos de los cuerpos de agua de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz. Temperatura en grados centígrados, pH en unidades, conductividad en Siemens/centímetro y oxígeno en partes por millón. IC= intervalo de confianza, N= número de mediciones.

Variable/cuerpo de agua	IC	CH	CL	EZ	RP	TZ
Temperatura (°C)	Media	22.62	20.14	26.48	28.03	29.35
	-95.00%	21.69	19.29	25.56	27.02	28.42
	95.00%	23.54	21	27.40	29.04	30.27
pH (H ⁺)	Media	8.16	7.54	8.08	8.47	7.47
	-95.00%	8.04	7.42	7.95	8.33	7.35
	95.00%	8.29	7.66	8.21	8.61	7.60
Conductividad (μS/cm)	Media	460.89	50.08	509.83	666.83	640.50
	-95.00%	437.03	28	485.97	640.70	616.60
	95.00%	484.74	72.17	533.68	692.96	664.30
Oxígeno (ppm)	Media	7.74	8.37	7.53	7.78	4.31
	-95.00%	7.08	7.75	6.87	7.05	3.65
	95.00%	8.41	8.98	8.20	8.51	4.98
N		36	42	36	30	36

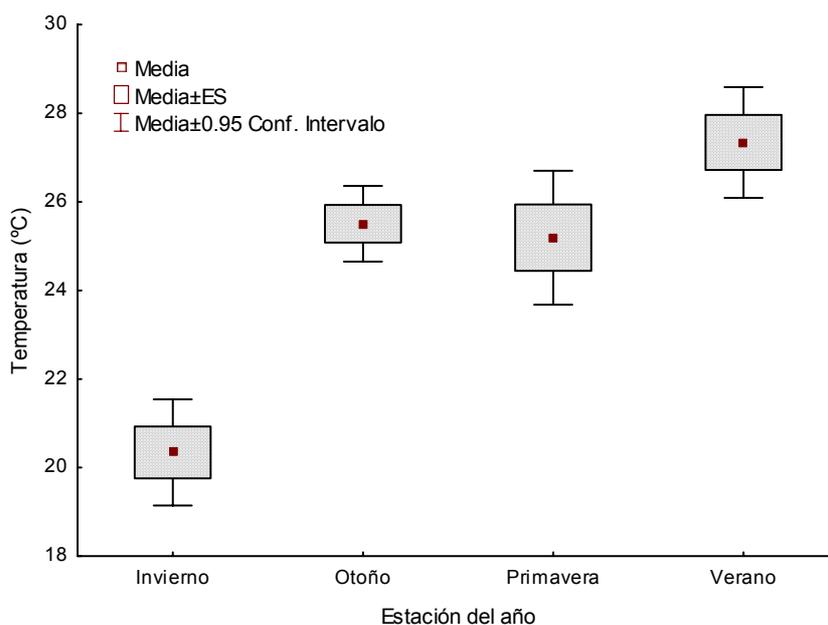


Figura 16. Medias e intervalos de confianza al 95% para la temperatura de las estaciones.

Cuadro 6. Medias e intervalos de confianza al 95% para los parámetros fisicoquímicos de las estaciones. Temperatura en grados centígrados, pH en unidades, conductividad en Siemens/centímetro y oxígeno en partes por millón. N= número de mediciones.

Variable/cuerpo de agua		Invierno	Otoño	Primavera	Verano
Temperatura (°C)	Media	20.34	25.51	25.19	27.34
	-95.00%	18.91	24.49	23.98	26.21
	+95.00%	21.78	26.52	26.40	28.47
pH	Media	7.70	7.75	7.92	8.24
	-95.00%	7.54	7.64	7.78	8.11
	+95.00%	7.86	7.87	8.06	8.37
Conductividad (µS/cm)	Media	491.69	427.65	419.44	460.11
	-95.00%	403.20	365.07	344.65	390.15
	+95.00%	580.18	490.22	494.23	530.07
Oxígeno (ppm)	Media	4.16	8.95	7.52	6.51
	-95.00%	3.40	8.41	6.87	5.91
	+95.00%	4.92	9.49	8.16	7.11
N		30	60	42	48

pH. Los contrastes de Bonferroni para el pH se muestran en el Anexo B4. La mayoría resultaron significativos ($p < 0.05$), excepto aquellos entre Chichihua y Estanzuela ($p = 0.21$) y entre Colorín y Ticuiz ($p = 0.77$). En general todos los cuerpos de agua presentaron valores básicos de pH, sin embargo, el Colorín y el Ticuiz mostraron los menores valores promedio, mientras que RP mostró el mayor promedio (Figura 17, Cuadro 5 arriba).

Para las estaciones del año y de acuerdo con la prueba de Bonferroni (Anexo B8) hubo diferencias significativas en la mayoría de los contrastes ($p < 0.05$) excepto entre invierno y otoño ($p = 0.84$). Los promedios de pH fueron muy similares, excepto en verano donde fue poco más básico (Figura 18, Cuadro 6 arriba).

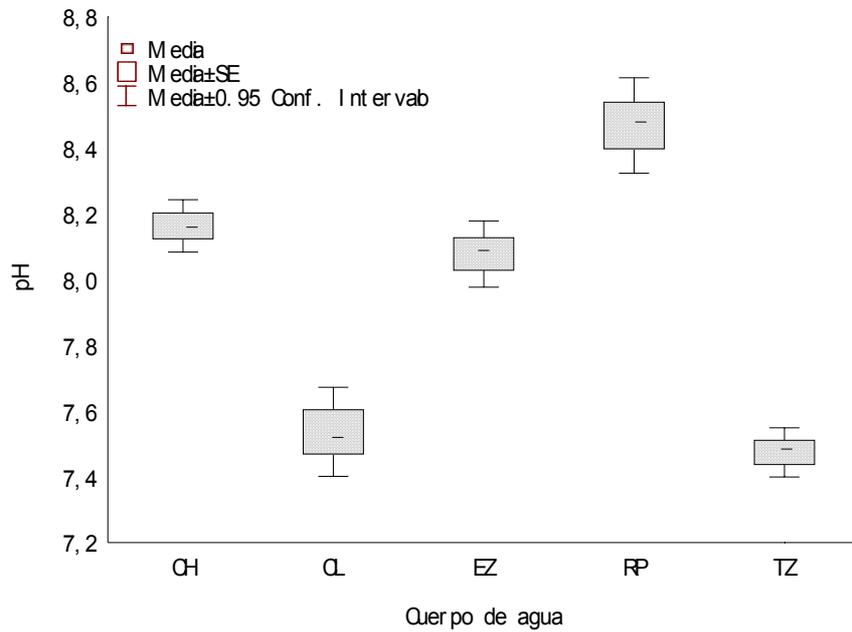


Figura 17. Medias e intervalos de confianza al 95% del pH para los cuerpos de agua estudiados en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz.

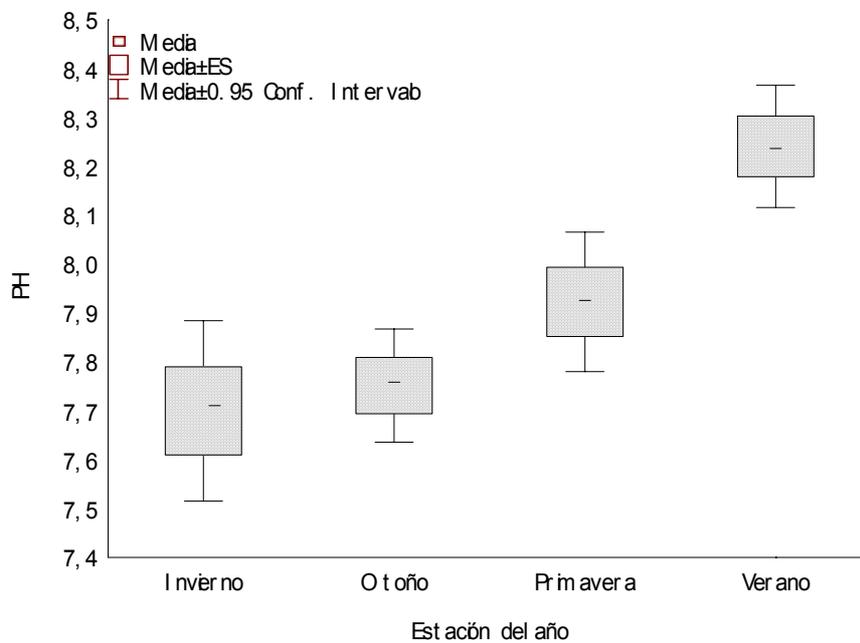


Figura 18. Medias e intervalos de confianza al 95% del pH para las estaciones del año de los arroyos de trabajo en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México.

Conductividad. Los contrastes de Bonferroni (Anexo B5) evidenciaron dónde radicaron las diferencias en conductividad. La mayoría de las comparaciones resultaron con diferencia significativa ($p < 0.05$), excepto aquellos entre Estanzuela y Chichihua ($p=0.12$) y entre Pinolapa y Ticuiz ($p=1.0$). El Colorín exhibió en valor promedio (50.08) notablemente más bajo al resto de los arroyos (Figura 19, Cuadro 5 atrás).

Por otro lado, los contrastes de Bonferroni no mostraron ninguna diferencia entre las estaciones ($p > 0.05$), lo cual significa que la conductividad no varió significativamente entre las estaciones (Figura 20 y Cuadro 6).

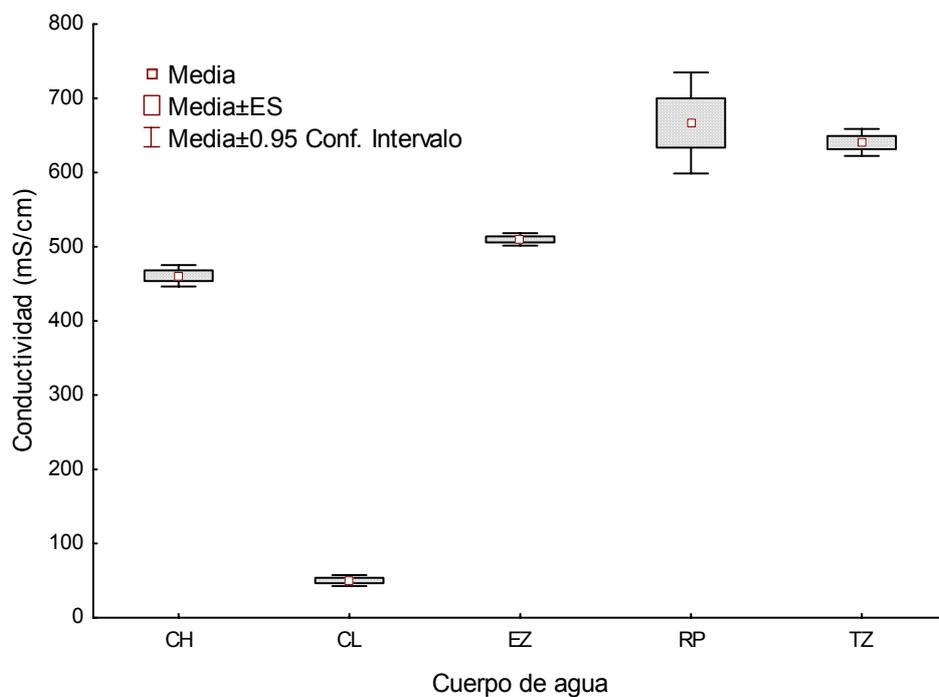


Figura 19. Medias e intervalos de confianza al 95% para la conductividad de los cuerpos de agua estudiados en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz.

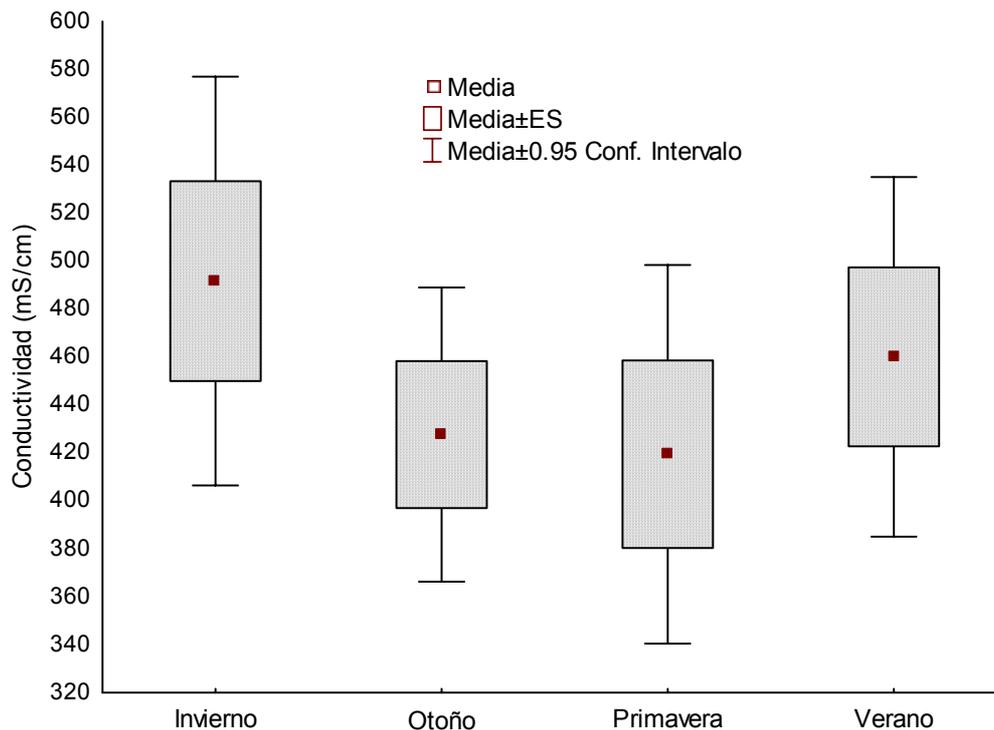


Figura 20. Medias e intervalos de confianza al 95% para la conductividad de las estaciones del año en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México.

Oxígeno. Los contrastes de Bonferroni para el oxígeno se muestran en el Anexo B6. Hubo diferencias significativas entre el Ticuiz y los otros cuatro arroyos ($p < 0.05$) y entre Estanzuela y Colorín ($p < 0.05$), mientras que no las hubo entre Colorín y Pinolapa ($p = 0.39$), Pinolapa y Estanzuela ($p = 1.0$), y entre la Chichihua con Colorín, Estanzuela y Pinolapa ($p > 0.05$). La concentración promedio de oxígeno que exhibió el Ticuiz fue notablemente inferior (4.31 ppm) respecto a los demás cuerpos de agua (Figura 21, Cuadro 5).

Los contrastes de Bonferroni (Anexo B10) indicaron que todas las estaciones son diferentes en cuanto a su concentración de oxígeno, excepto primavera y verano ($p = 0.15$) (Figura 22 y Cuadro 6).

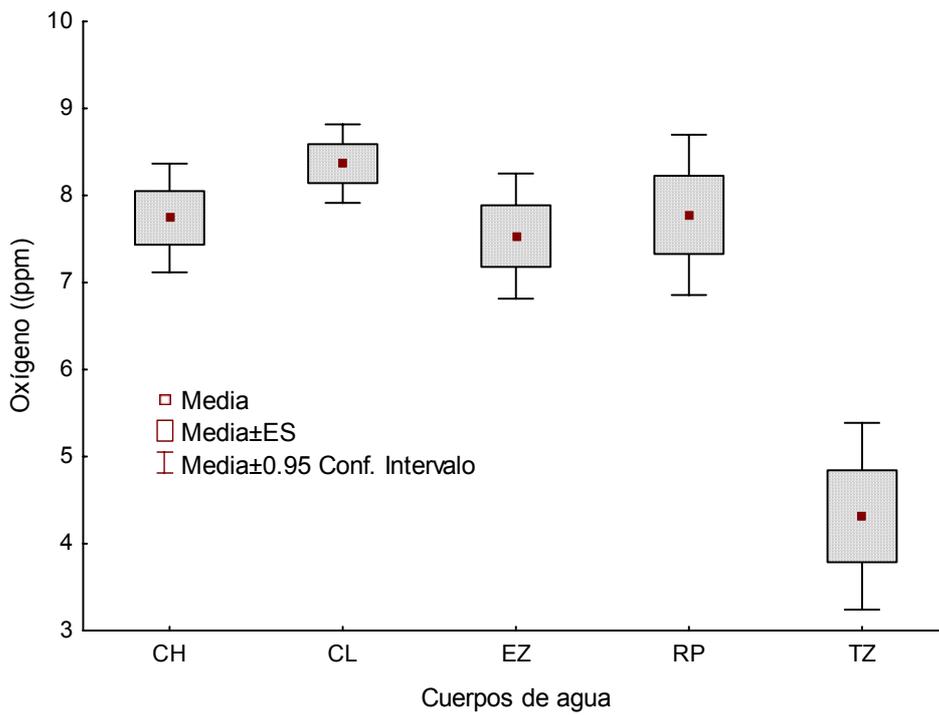


Figura 21. Medias e intervalos de confianza al 95% para el oxígeno de los cuerpos de agua estudiados en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz.

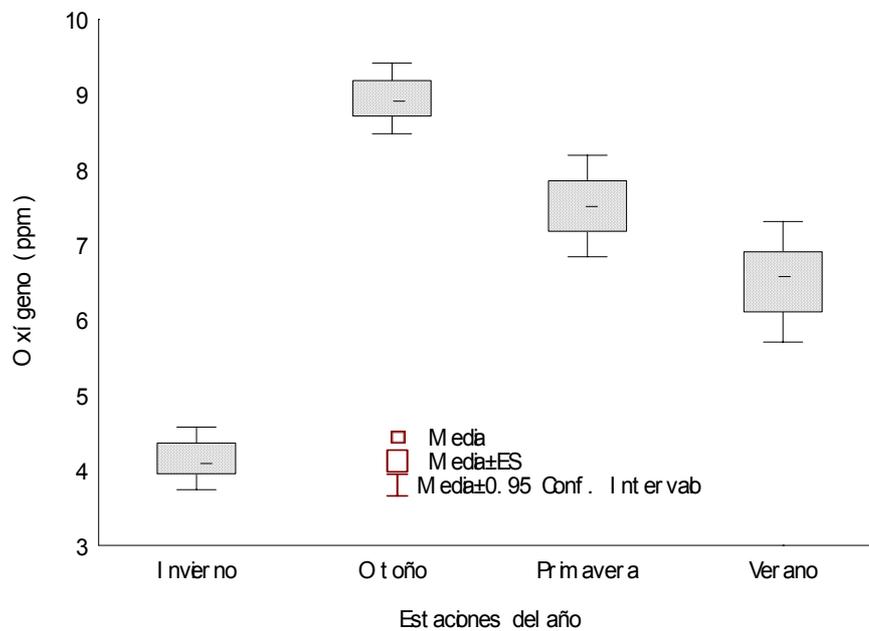


Figura 22. Medias e intervalos de confianza al 95% para el oxígeno de las estaciones del año.

Efectos cruzados (arroyo x estación)

Temperatura. La gran mayoría de los contrastes de Bonferroni (Anexo B11) mostraron diferencia significativa ($p < 0.05$). Lo anterior quiere decir que existe un mosaico espacio-estacional de temperaturas en la Sierra de Coalcomán. Las mayores diferencias en temperatura se localizaron entre Pinolapa-verano con Chichihua-invierno y Colorín-invierno ya que coincide con los puntos máximos y mínimos de la Figura 23 y con los valores máximos y mínimos del Cuadro 7 (ver abajo).

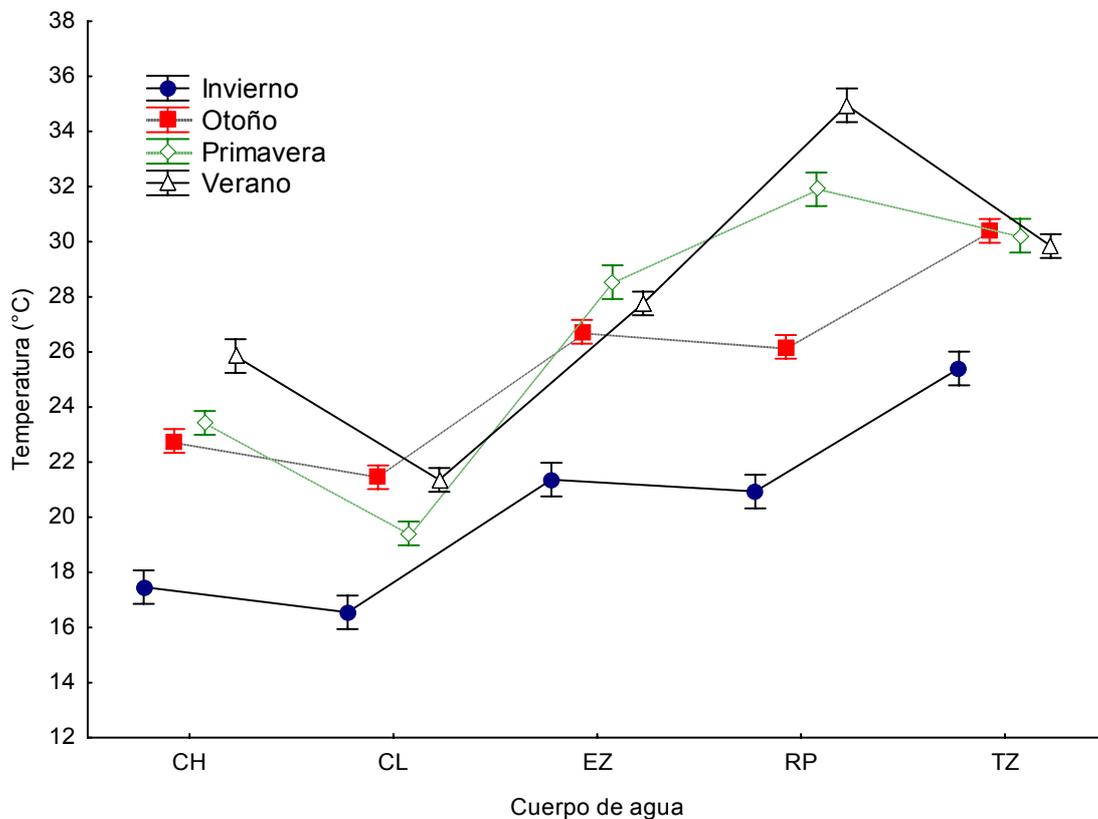


Figura 23. Variación de la temperatura entre los cuerpos de agua y las estaciones (efectos cruzados de los factores cuerpo de agua x estación). Las barras verticales representan los intervalos de confianza al 95% para la temperatura. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz.

pH. Los contrastes de Bonferroni (Anexo B12) indicaron una gama de diferencias del pH entre arroyos y estaciones. Las similitudes generalmente radicaron dentro

de cada cuerpo de agua. Los valores extremos de pH se localizaron entre Pinolapa-verano y Colorín-invierno (Figura 24 y Cuadro 7).

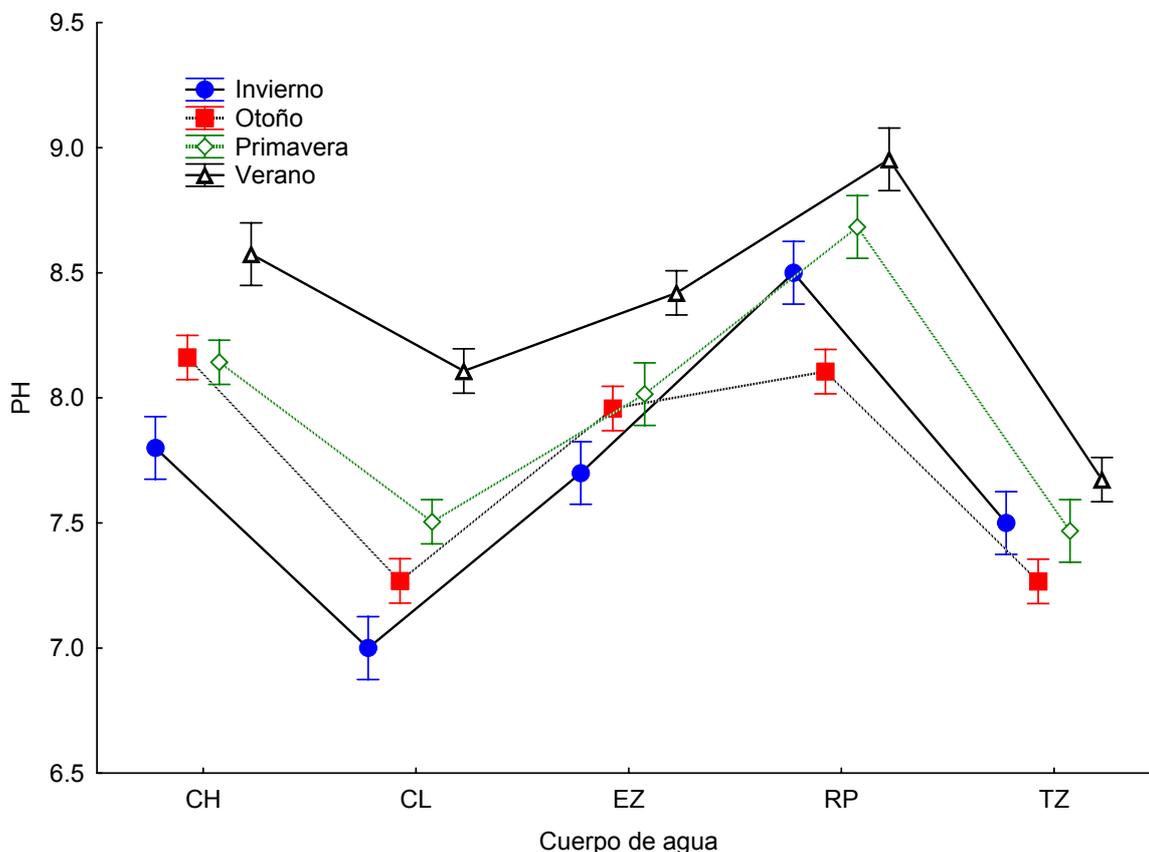


Figura 24. Variación del pH entre los cuerpos de agua y las estaciones (efectos cruzados de los factores cuerpo de agua x estación). Las barras verticales representan los intervalos de confianza al 95% para el pH. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz.

Conductividad. Los contrastes de Bonferroni para las 20 comparaciones pareadas se muestran en el Anexo B13. Las mayores diferencias en conductividad se verificaron entre las cuatro estaciones del Colorín (puntos más bajos en la Figura 25) y primavera, verano e invierno del Pinolapa. Los valores numéricos de estos puntos representan los mínimos y máximos en el Cuadro 7. El patrón de la conductividad fue muy parecido al del pH. La conductividad promedio no varió significativamente entre las estaciones de la Chichihua, Colorín y Estanzuela, excepto en Pinolapa y Ticuiz donde fue significativamente menor en otoño.

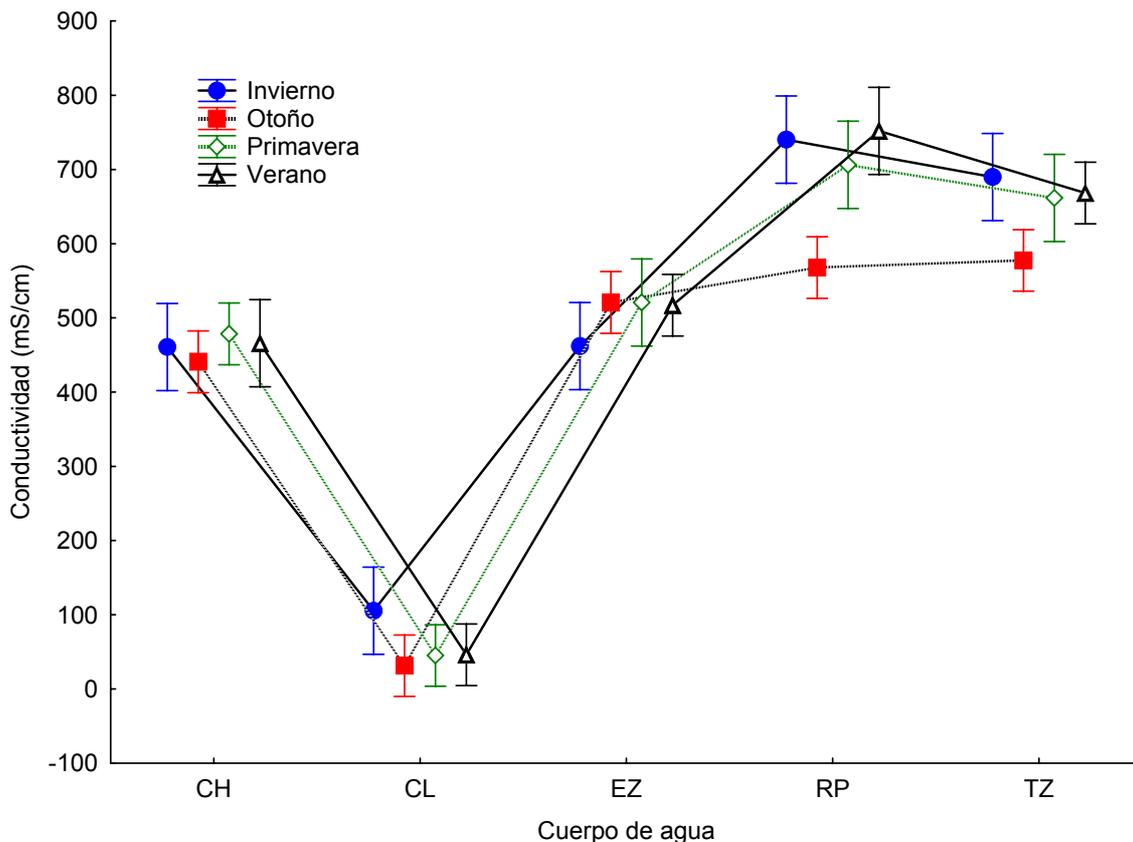


Figura 25. Variación de la conductividad entre los cuerpos de agua y las estaciones (efectos cruzados de los factores cuerpo de agua x estación). Las barras verticales representan los intervalos de confianza al 95% para la conductividad. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz.

Oxígeno. Esta variable presentó máximos y mínimos entre la primavera del Pinolapa y verano del Ticuiz (Figura 26 y Cuadro 7). Durante el invierno los valores promedio fueron los más bajos en todos los cuerpos de agua, siendo el caso extremo el Ticuiz-verano. Los contrastes de Bonferroni mostraron un mosaico de diferencias en concentraciones de oxígeno a través de las estaciones y entre los cuerpos de agua (Anexo B14).

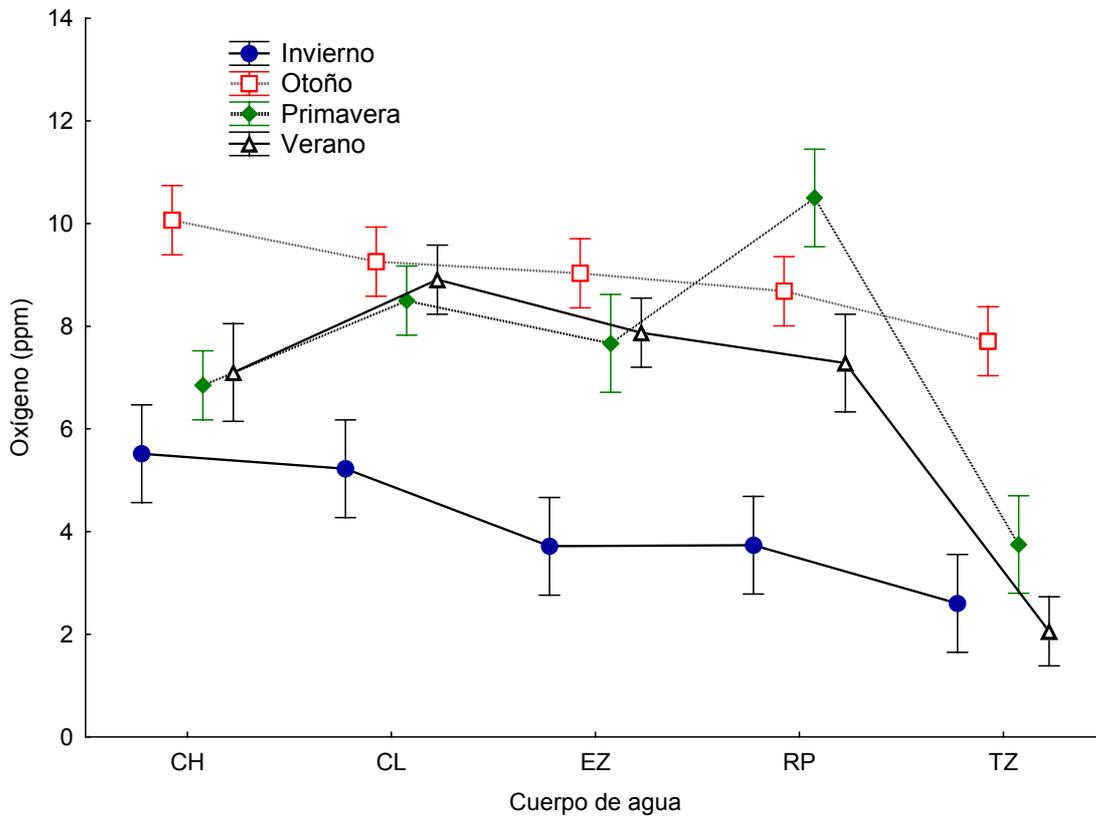


Figura 26. Variación del oxígeno entre los cuerpos de agua y las estaciones (efectos cruzados de los factores cuerpo de agua x estación). Las barras verticales representan los intervalos de confianza al 95% para el oxígeno. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz.

Cuadro 7. Medias e intervalos de confianza al 95% para las variables temperatura, pH, conductividad y oxígeno considerando los efectos cruzados de los factores arroyo* estación del año.

Arroyo	Estación	Temperatura			pH			Conductividad			Oxígeno			N
		Media	-95%	+95%	Media	-95%	+95%	Media	-95%	+95%	Media	-95%	+95%	
CH	Invierno	17.47	16.86	18.08	7.80	7.67	7.93	460.82	402.07	519.56	5.52	4.57	6.47	6
CH	Otoño	22.77	22.34	23.20	8.16	8.07	8.25	440.83	399.29	482.37	10.07	9.39	10.74	12
CH	Primavera	23.43	22.99	23.86	8.14	8.05	8.23	478.50	436.96	520.04	6.85	6.18	7.52	12
CH	Verano	25.85	25.24	26.46	8.58	8.45	8.70	465.83	407.09	524.58	7.10	6.15	8.05	6
CL	Invierno	16.55	15.94	17.16	7.00	6.87	7.13	105.50	46.76	164.24	5.23	4.27	6.18	6
CL	Otoño	21.45	21.02	21.88	7.27	7.18	7.36	31.31	-10.23	72.85	9.26	8.59	9.93	12
CL	Primavera	19.42	18.99	19.85	7.51	7.42	7.59	45.13	3.59	86.67	8.50	7.83	9.17	12
CL	Verano	21.36	20.93	21.79	8.11	8.02	8.20	46.10	4.56	87.64	8.91	8.24	9.58	12
EZ	Invierno	21.37	20.76	21.98	7.70	7.57	7.83	462.13	403.39	520.88	3.72	2.76	4.67	6
EZ	Otoño	26.73	26.30	27.16	7.96	7.87	8.05	520.83	479.29	562.37	9.03	8.36	9.71	12
EZ	Primavera	28.53	27.92	29.14	8.02	7.89	8.14	520.83	462.09	579.58	7.67	6.72	8.62	6
EZ	Verano	27.76	27.33	28.19	8.42	8.33	8.51	517.17	475.63	558.71	7.88	7.20	8.55	12
RP	Invierno	20.93	20.32	21.54	8.50	8.37	8.63	740.17	681.42	798.91	3.74	2.78	4.69	6
RP	Otoño	26.18	25.75	26.61	8.11	8.02	8.19	567.83	526.29	609.37	8.68	8.01	9.36	12
RP	Primavera	31.90	31.29	32.51	8.68	8.56	8.81	706.33	647.59	765.08	10.50	9.55	11.45	6
RP	Verano	34.95	34.34	35.56	8.95	8.83	9.08	752.00	693.26	810.74	7.28	6.33	8.23	6
TZ	Invierno	25.40	24.79	26.01	7.50	7.37	7.63	689.83	631.09	748.58	2.60	1.65	3.55	6
TZ	Otoño	30.39	29.96	30.82	7.27	7.18	7.36	577.42	535.88	618.96	7.71	7.04	8.38	12
TZ	Primavera	30.22	29.61	30.83	7.47	7.34	7.59	661.67	602.92	720.41	3.75	2.80	4.70	6
TZ	Verano	29.84	29.41	30.27	7.67	7.58	7.76	668.25	626.71	709.79	2.06	1.39	2.73	12

7.3. Diversidad Alfa

7.3.1. Río Pinolapa

7.3.1.1. Riqueza y composición

En el río Pinolapa (RP) se registraron en total 28 especies, pertenecientes a 16 géneros y seis familias (Cuadro 8). La estructura de la dominancia numérica señaló a *Erpetogomphus elaps* (50.30%) como la especie dominante en este cuerpo de agua, después, fueron importantes numéricamente *Brechmorhoga praecox* (14.19%) y *Phyllogomphoides luisi* (6.73%) (Figura 27). El 61.54% de las especies conformaron la rareza para este ensamblaje.

Cuadro 8. Riqueza y composición de los ensamblajes estacionales y total de larvas de Odonata del río Pinolapa, Michoacán, México. Se muestran las abundancias totales y relativas de cada especie por estación del año. P= Primavera, V= Verano, O= Otoño, I= Inverno.

Especie/estación	Clave	P	%	V	%	O	%	I	%	Total	%
ZYGOPTERA											
Calopterygidae											
<i>Hetaerina americana</i>	Heam	-	-	4	20	22	1.5	7	0.5	33	1.01
Platystictidae											
<i>Palaemnema domina</i>	Pado	18	4.5	-	-	16	1.1	54	3.9	88	2.69
Coenagrionidae											
<i>Argia funcki</i>	Arfu	7	1.7	-	-	-	-	-	-	7	0.21
<i>A. oculata</i>	Aroc	-	-	-	-	3	0.2	-	-	3	0.09
<i>A. oenea</i>	Aroe	71	18	-	-	14	1	53	3.8	138	4.22
<i>A. pallens</i>	Arpa	1	0.3	-	-	-	-	8	0.6	9	0.28
<i>A. pulla</i>	Arpu	-	-	-	-	-	-	12	0.9	12	0.37
<i>A. tezpi</i>	Arte	1	0.3	-	-	20	1.4	116	8.3	137	4.19
<i>Enallagma novaehispaniae</i>	Enno	5	1.3	-	-	-	-	2	0.1	7	0.21
<i>E. semicirculare</i>	Ense	-	-	-	-	-	-	3	0.2	3	0.09
Protoneuridae											
<i>Protoneura cara</i>	Prca	-	-	-	-	-	-	1	0.1	1	0.03
ANISOPTERA											
Gomphidae											
<i>Erpetogomphus cophias</i>	Erco	-	-	-	-	1	0.1	-	-	1	0.03
<i>E. bothrops</i>	Erbo	-	-	-	-	-	-	1	0.1	1	0.03
<i>E. elaps</i>	Erel	158	39	7	35	641	44	839	60	1645	50.3
<i>Ph. pacificus</i>	Phpa	-	-	2	10	9	0.6	8	0.6	19	0.58
<i>Progomphus lambertoi</i>	Prla	1	0.3	-	-	91	6.3	1	0.1	93	2.84
<i>P. marcellae</i>	Prma	61	15	-	-	8	0.6	65	4.7	134	4.1
<i>P. clendoni</i>	Prcl	13	3.2	2	10	9	0.6	8	0.6	32	0.98
Libellulidae											
<i>Dythemis nigrescens</i>	Dyni	-	-	-	-	-	-	7	0.5	7	0.21
<i>Brechmorhoga praecox</i>	Brpr	5	1.3	2	10	412	28	45	3.2	464	14.2
<i>Erythrodiplax</i> sp.	Erspl	-	-	-	-	-	-	7	0.5	7	0.21

<i>Macrothemis inacuta</i>	Main	7	1.8	-	-	-	-	-	-	7	0.21
<i>M. pseudimitans</i>	Maps	28	7	1	5	83	5.7	60	4.3	172	5.26
<i>Paltothemis lineatipes</i>	Pali	-	-	-	-	3	0.2	-	-	3	0.09
<i>Perithemis domitia</i>	Pedm	5	1.3	-	-	-	-	2	0.1	7	0.21
<i>Pseudoleon superbus</i>	Pssu	6	1.5	-	-	14	1	6	0.4	26	0.8
Total		408	100	20	100	1452	100	1396	100	3276	100
%			12		0.6		44		43		

NOTA: Las claves de las especies son utilizadas en las figuras para no utilizar los nombres largos.

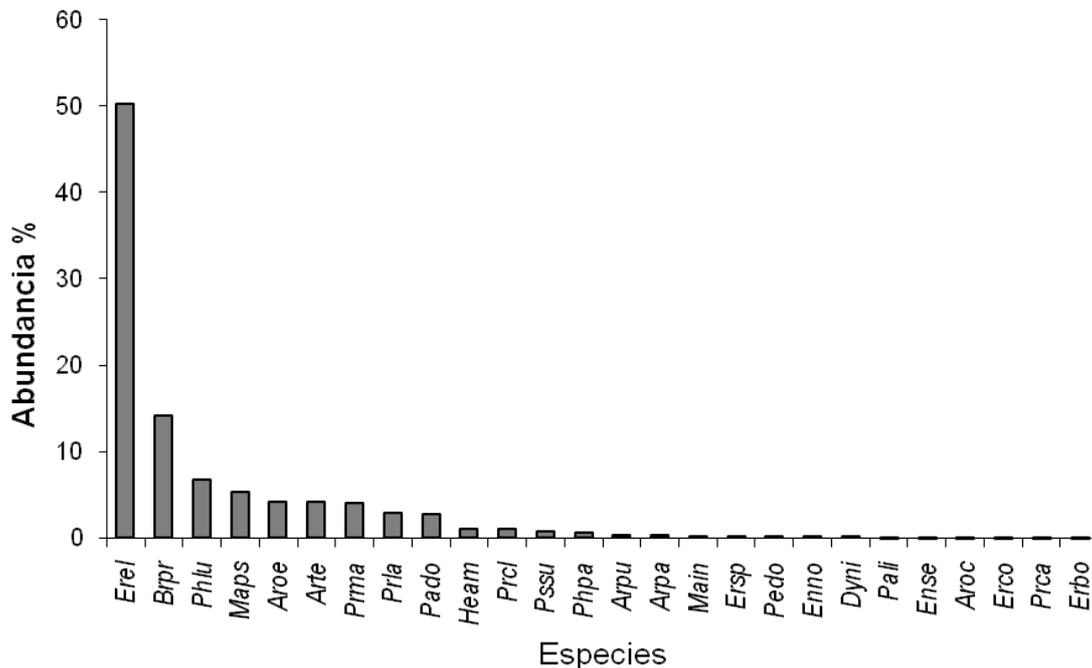


Figura 27. Dominancia numérica de las especies de Odonata del río Pinolapa, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 8.

7.3.1.2. Dominancia numérica estacional

Durante la primavera dominaron numéricamente *Erpetogomphus elaps* (39.40%), *Argia oenea* (17.10%) y *Progomphus marcelae* (15.21%, Figura 28). Durante el verano sólo se registraron siete especies (cuatro de las cuales fueron de la familia Gomphidae) con abundancias totales y relativas muy bajas, por lo que resulta difícil precisar la estructura de la dominancia, sin embargo, destaca el hecho de que no se registró *E. elaps*, ni especies de la familia Coenagrionidae.

Durante el otoño dominaron *E. elaps* (44.14%) y *B. praecox* (28.37%, Figura 29). Durante el invierno *E. elaps* (60.10%) dominó claramente el ensamblaje (Figura 30). Otras especies como *A. tezpi* (8.31%) y *P. luisi* (6.52%) se presentaron como especies codominantes junto con *E. elaps*. Resulta interesante que mientras *E. elaps* dominó claramente durante la mayor parte del año el ensamblaje de larvas, los adultos de esta especie, fueron poco frecuentes y poco abundantes.

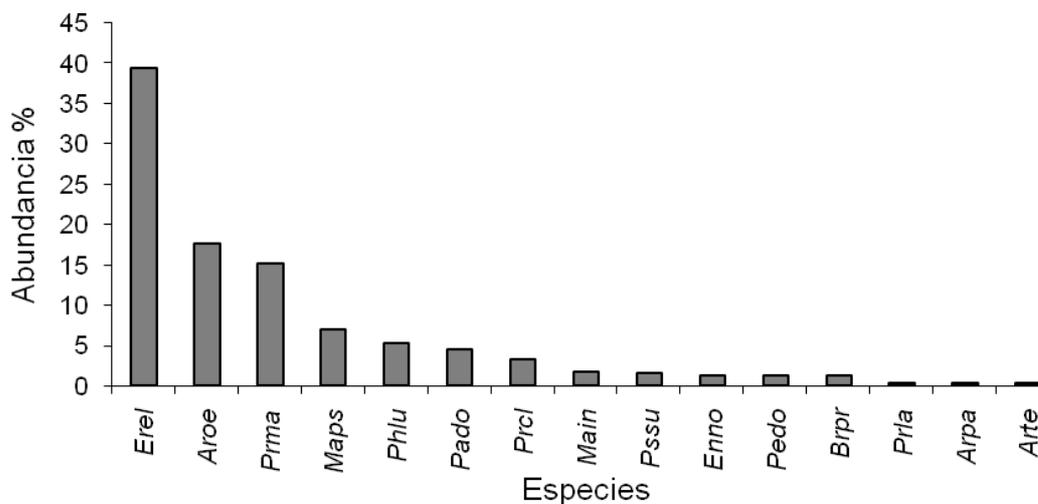


Figura 28. Dominancia numérica durante la primavera del ensamblaje de larvas de Odonata en el río Pinolapa, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 8.

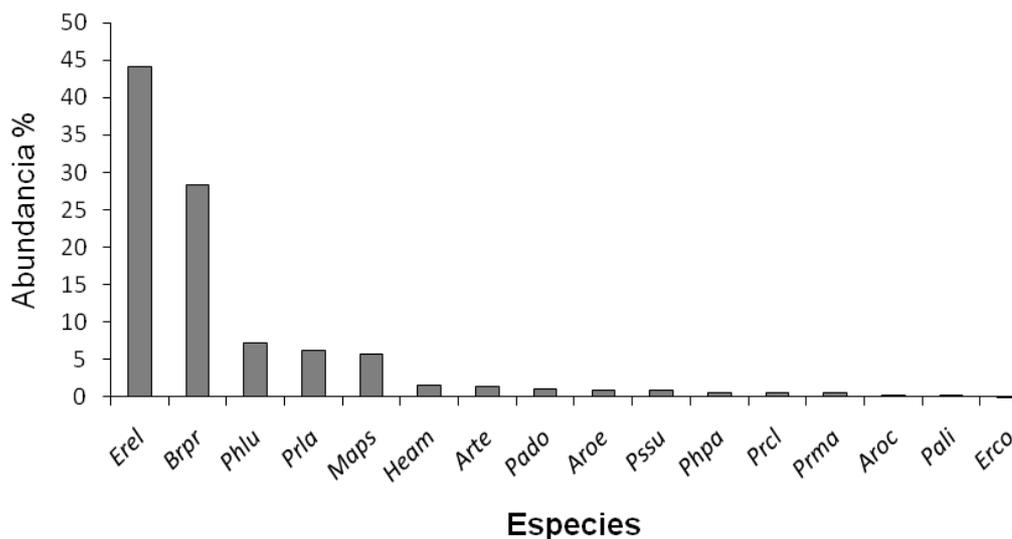


Figura 29. Dominancia numérica durante el otoño del ensamblaje de larvas de Odonata en el río Pinolapa, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 8.

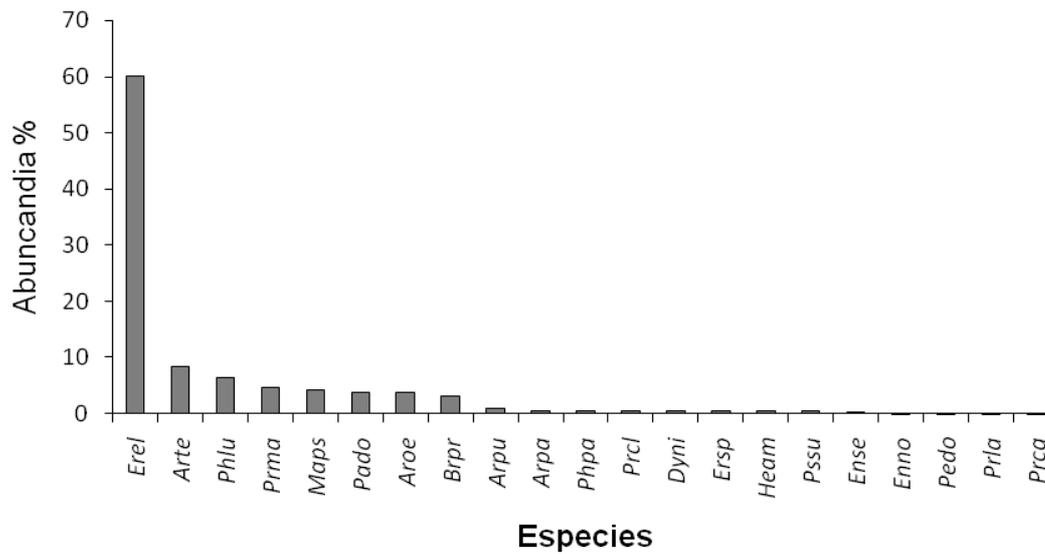


Figura 30. Dominancia numérica durante el invierno de las larvas de Odonata en el río Pinolapa, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 8.

7.3.1.3. Diversidad y abundancia

Diversidad y abundancia por estaciones. El Cuadro 8 (atrás) contiene la riqueza y composición de los ensamblajes estacionales, mientras que el Cuadro 9 y la Figura 31 se muestran los parámetros ecológicos estacionales. El menor número de especies se registró en verano; en primavera y otoño se registraron 15 y 16 especies y, el mayor número se registró en invierno. La abundancia parece haber seguido el patrón de la riqueza, mayor en invierno y menor en verano. La diversidad de Shannon-Weaver parece variar poco a través de las cuatro estaciones del año, si bien fue un poco mayor en primavera y ligeramente mayor que la diversidad total del ensamblaje. La dominancia (D) es mayor en el invierno debido a la gran abundancia de *E. elaps* en esa época.

Cuadro 9. Parámetros ecológicos de los ensamblajes estacionales de larvas de Odonata del río Pinolapa, Michoacán, México.

	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Total
Número de especies	15	7	16	22	27
Abundancia	401	20	1452	1396	3269
Simpson (D)	0.22	0.21	0.29	0.38	0.29
Simpson-Gini	78	79	71	62	71
Shannon-Weaver (H')	1.89	1.76	1.63	1.61	1.85
Equidad e ^{H/S}	0.44	0.83	0.32	0.23	0.24
Riqueza Margalef (R)	2.34	2.00	2.06	2.90	3.09
Equidad de Pielou (J)	0.70	0.90	0.59	0.52	0.57
Alfa de Fisher	3.08	3.83	2.52	3.71	3.86
Berger-Parker	0.39	0.35	0.44	0.60	0.50

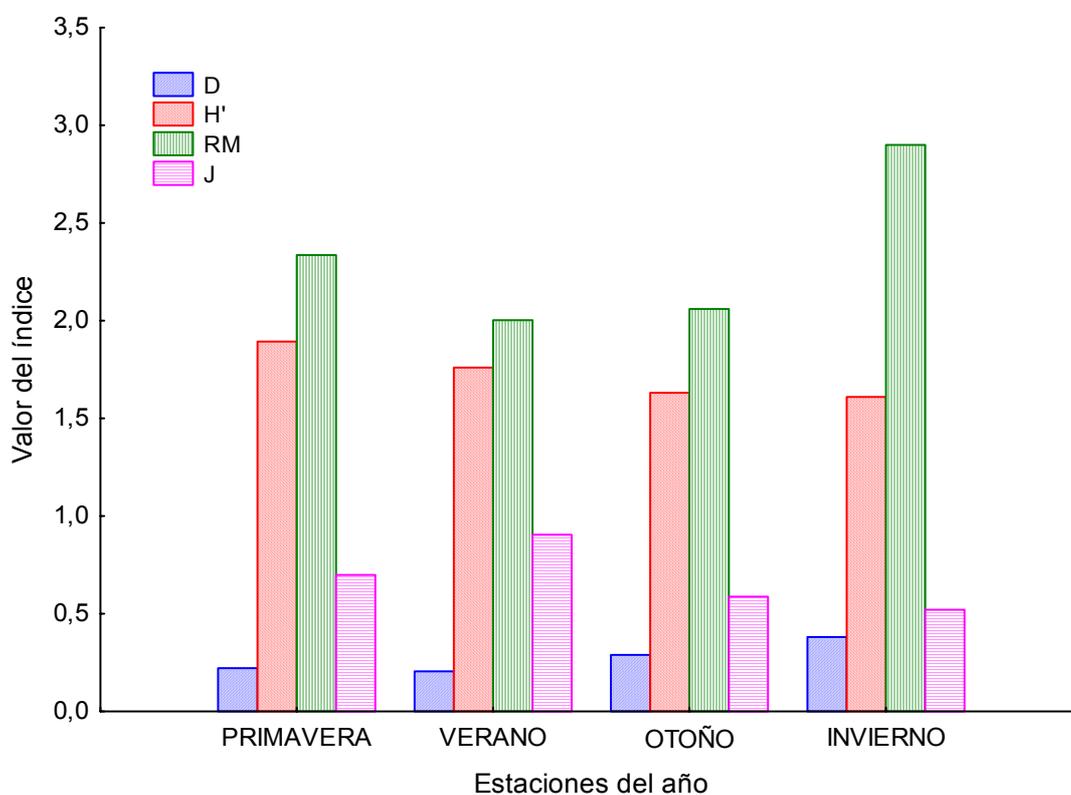


Figura 31. Parámetros ecológicos del ensamblaje de larvas de Odonata del río Pinolapa por estación del año entre marzo-2005 y enero-2006. D= Dominancia de Simpson, H'= Diversidad de Shannon-Weaver, RM= Riqueza de Margalef y J= Equidad de Pielou.

Similitud. Los ensamblajes que se establecen durante el otoño e invierno resultaron los más similares debido a que su abundancia resultó muy parecida a

pesar de que sus riquezas fueron bastante diferentes (Figura 32), y compartieron un número elevado de especies, 13. Algunas especies como *Argia oculata*, *Erpetogomphus cophias* y *Paltothemis lineatipes* resultaron exclusivas de otoño, mientras que otras como *Argia pulla*, *Enallagma semicirculare*, *Protoneura cara*, *Dythemis nigrescens* y *Erythrodiplax* sp., sólo se registraron en invierno. El verano contiene un ensamblaje de larvas de Odonata muy pobre en especies y en abundancia. Un factor importante que puede ayudar a explicar este hecho fue la dificultad para realizar un muestreo adecuado debido al elevado nivel de las aguas, la corriente turbulenta y con gran cantidad de limo, creando poca visibilidad, lo que dificultó apreciar y definir en primera instancia los estratos y colocar adecuadamente el muestreador Hess; por lo que el muestreo se limitó al uso de la red de mano utilizándola sólo en las orillas. Esta situación inestable en el nivel de las aguas puede crear a su vez ensamblajes inestables.

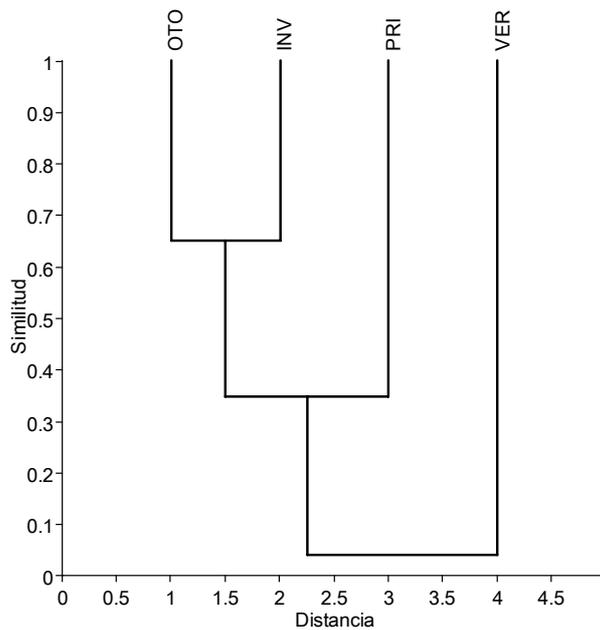


Figura 32. Dendrograma que muestra la similitud faunística de los ensamblajes de larvas de Odonata estacionales del Pinolapa. Generado a partir de una matriz de similitud de Bray-Curtis y como criterio de amalgamiento la unión de pares por promedio (UPGMA). OTO= Otoño, INVI=Invierno, PRI= Primavera y VER= Verano.

Diversidad y abundancia por estratos. El Cuadro 10 muestra los parámetros ecológicos de los estratos muestreados en el Pinolapa. Se advierte que el número de especies en las orillas fue casi el doble que el de los rápidos y más del doble que el que existe en las zonas de remansos. Sin embargo, la abundancia fue mayor en la parte central del cuerpo de agua. La diversidad H' fue mayor en las orillas mientras que la dominancia lo fue en los remansos.

Al comparar y ordenar la diversidad mediante el Índice de Renyi se obtiene que la diversidad de Orillas > Rápidos > Remansos. Este ordenamiento confirma que las orillas soportan la mayor diversidad de larvas de odonatos en el Pinolapa, de donde se deriva que cualquier modificación a este estrato (alteración) producirá cambios (pérdida) importantes en la diversidad.

El Cuadro 11 muestra la riqueza y composición de los ensamblajes de los estratos. La mayor cantidad de larvas de los tres estratos fueron de *Erpetogomphus elaps*, sin embargo, en los rápidos se registró la mayor proporción de *Brechmorhoga praecox*.

Cuadro 10. Parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de odonatos de los estratos del Pinolapa, Michoacán, México.

Índice/estrato	Orilla	Rápidos	Remansos
Número de especies	25	14	10
Abundancia	1062	1713	323
Simpson (D)	0.27	0.32	0.47
Shannon-Weaver (H')	1.93	1.54	1.18
Simpson-Gini	73	69	53
Equidad e ^{H/S}	0.28	0.36	0.33
Riqueza de Margalef	3.44	1.61	1.56
Equidad de Pielou (J)	0.60	0.60	0.51
Alfa de Fisher	4.59	1.91	1.96
Berger-Parker	0.48	0.49	0.67

Cuadro 11. Riqueza y composición de los ensamblajes de larvas de odonatos en los estratos del Pinolapa, Michoacán, México.

Sp	Orilla	%	Rápidos	%	Remansos	%
1 <i>Heam</i>	27	2.54	2	0.12	-	-
2 <i>Pado</i>	3	0.28	53	3.08	-	-
3 <i>Prca</i>	1	0.09	-	-	-	-
4 <i>Arfu</i>	-	-	7	0.41	-	-
5 <i>Aroc</i>	3	0.28	-	-	-	-

6	<i>Aroe</i>	9	0.85	96	5.58	1	0.31
7	<i>Arpa</i>	9	0.85	-	-	-	-
8	<i>Arpu</i>	6	0.56	-	-	-	-
9	<i>Arte</i>	63	5.93	56	3.26	24	7.43
10	<i>Enno</i>	5	0.47	-	-	-	-
11	<i>Ense</i>	3	0.28	-	-	-	-
12	<i>Erel</i>	509	47.93	844	49.07	216	66.87
13	<i>Erco</i>	1	0.09	-	-	-	-
14	<i>Erbo</i>	-	-	-	-	1	0.31
15	<i>Phlu</i>	111	10.45	60	3.49	42	13
16	<i>Phpa</i>	12	1.13	1	0.06	5	1.55
17	<i>Prcl</i>	22	2.07	1	0.06	7	2.17
18	<i>Prla</i>	74	6.97	18	1.05	-	-
19	<i>Brpr</i>	38	3.58	420	24.42	2	0.62
20	<i>Dyst*</i>	-	-	-	-	-	-
21	<i>Dyni</i>	7	0.66	-	-	-	-
22	<i>Erthsp</i>	7	0.66	-	-	-	-
23	<i>Main</i>	7	0.66	-	-	-	-
24	<i>Prma</i>	7	0.66	126	7.33	-	-
25	<i>Maps</i>	126	11.86	22	1.28	20	6.19
26	<i>Pali</i>	3	0.28	-	-	-	-
27	<i>Pedm</i>	2	0.19	-	-	-	-
28	<i>Pssu</i>	7	0.66	14	0.81	5	1.55
		1062		1720		323	

* Esta especie se registro de una muestra extra por lo que no fue asignada a ningún estrato

Diversidad y abundancia por tipos de muestra. Las muestras de este cuerpo de agua contuvieron, *grosso modo*, entre una y nueve características o una combinación de varias de ellas. Rocas (rocas grandes, medianas o pequeñas) arena, gravilla (o grava), algas (filamentosas o de otro tipo), plantas (pastos o de otro tipo), raíces, limo, hojarasca (en diferente grado de descomposición) y detrito (materia orgánica en un grado avanzado de descomposición). Del total de muestras, el 12.2% de ellas tuvo rocas, el 58.5% arena, el 12.2% gravilla, el 31.7% algas, el 17.1% plantas, el 7.3% raíces, el 31.7% limo, el 9.8% hojarasca y finalmente el 21.9% detrito. El 43.2% de las muestras fueron de orillas, el 27.3% fueron de rápidos y 29.5% fueron de zonas de remanso.

Respecto a los odonatos, inicialmente cabe decir que *Erpetogomphus elaps* fue la especie más frecuente y abundante en todos los tipos de muestras. Esta es, sin duda, la especie mejor distribuida y por ende la que hace un uso más amplio y eficiente de todos los subambientes, tanto para su alimentación como para su

reproducción. Sin embargo, es probable que aunque su tasa de natalidad sea una de las más altas, también tenga una tasa de mortalidad alta y pocos individuos lleguen a la madures, debido a que los ejemplares adultos son raros. Por otro lado, es posible que esta especie presente una emergencia sincrónica y que ésta no coincida con las colectas, por lo que son muy pocos los ejemplares adultos que se llegaron a ver.

Por otro lado, las muestras con mayor número de especies fueron aquellas que contenían plantas+raíces+limo (Cuadro 12), donde las especies con mayor abundancia fueron *Macrothemis pseudimitans* y *Phyllogomphoides luisi*, seguido de las muestras de arena+gravilla donde *E. elaps* fue la especie más abundante.

De manera general es posible advertir que la riqueza, composición y abundancia de odonatos en el Pinolapa está distribuida con relativa uniformidad en la variedad de subambientes, por lo que es posible advertir que cualquiera de estas características puede verse afectada si se modifican las condiciones existentes. Acciones como extracción de rocas, limpieza de las orillas (eliminando la vegetación riparia o la hojarasca acumulada entre las rocas, en las orillas o asentada en las zonas de remansos), adición de contaminantes o desechos que impidan la proliferación de algas, etc., producirán cambios (presumiblemente pérdida) de riqueza y/o abundancia.

Cuadro 12. Distribución de la abundancia y número de especies por tipo de muestra en el Pinolapa. Dado que el muestreo fue por estratos y dentro de éstos fue aleatorio, la mayoría de las condiciones están representadas en las muestras. La clasificación de "tipo de muestra" se realizó con los datos de las etiquetas de campo. Las combinaciones son importantes porque permiten apreciar preferencias específicas por uno o una combinación de sustratos.

Num	Tipo de muestra	Abundancia	Número de especies
1	algas	225	8
2	algas+detrito	200	10
3	algas+limo	172	8
4	arena	61	7
5	arena+algas	48	6
6	arena+algas+limo	274	7
7	arena+detrito	32	8
8	arena+gravilla	417	12
9	arena+hojar	64	5

10	arena+limo	716	9
11	arena+limo+hojar	133	7
12	arena+plantas+limo	102	9
13	arena+plantas+limo+detrigo	26	6
14	arena+plantas+raiz	39	7
15	arena+raiz+limo	31	6
16	detrigo	4	1
17	plantas+detrigo	30	9
18	plantas+raiz+limo	88	14
19	rocas	54	4
20	rocas+algas	26	5
21	rocas+arena+algas	94	4
22	rocas+arena+gravilla	82	5
23	rocas+hojar	171	5

7.3.1.4. Curvas de acumulación de especies

Modelos no paramétricos. Las curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores no paramétricos para datos de presencia-ausencia Chao2, Jack2 y Bootstrap se muestran en la Figura 33. El número estimado de especies fue 41.4, 46.4, y 32.4 especies, respectivamente; lo cual da como eficiencia del muestreo 67.6%, 60.3 y 86.3, también respectivamente. Estos estimadores indican que faltan por registrarse entre 4 y 18 especies. El número estimado de especies utilizando el límite superior del intervalo de clase del Mao Tau fue 34.7, lo cual significa que faltan aún por adicionarse a la lista entre 6 y 7 especies, siendo la eficiencia del esfuerzo de muestreo de 80%. Por otro lado, los estimadores no paramétricos para datos de abundancia Chao1 y ACE estimaron 29 y 29.6 especies respectivamente. Estos estimadores resultan en 96.55% y 94.69% de eficiencia. Ambos estimadores predicen 1 o 2 especies más por registrarse. El número de especies con un solo individuo (*singletons*) fue de 3, de especies con dos individuos (*doubletons*) fue 2, las especies únicas fueron 11 y las duplicadas 3. Estos números son importantes pues constituyen la base para la evaluación de los estimadores no paramétricos.

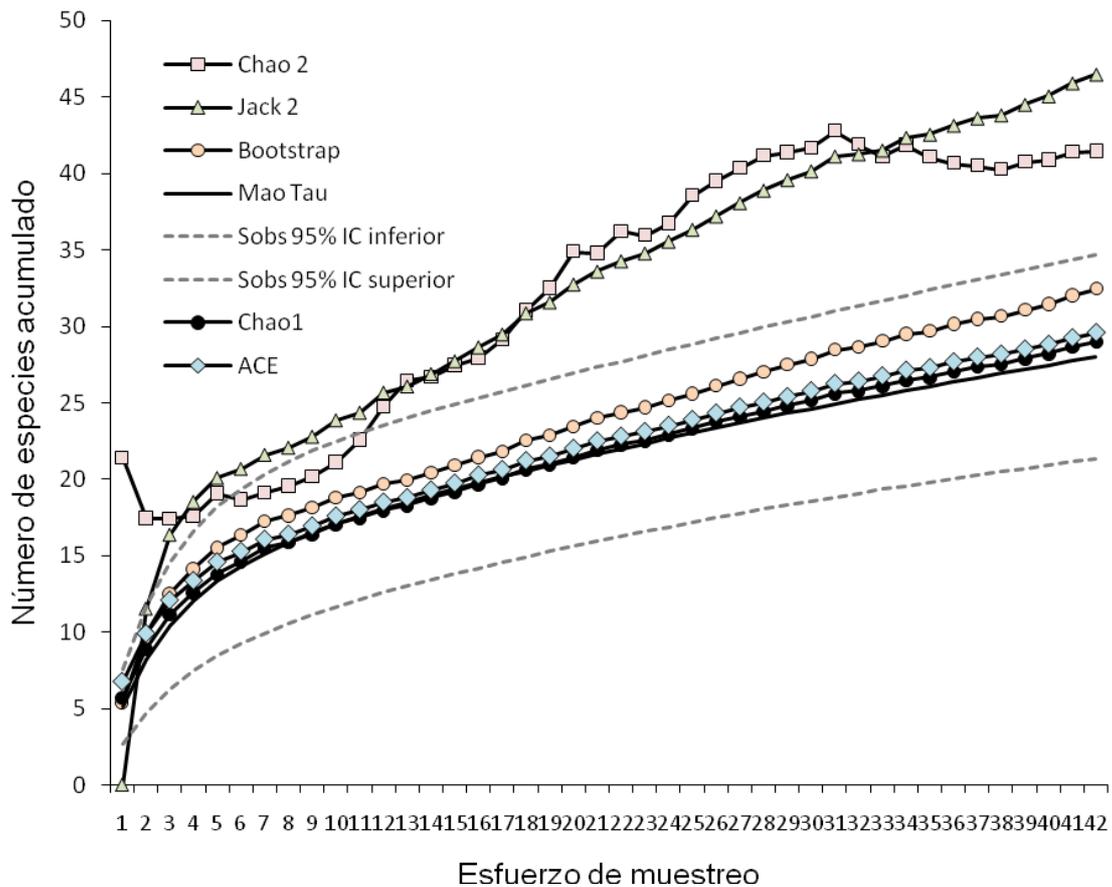


Figura 33. Curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores no paramétricos de Chao1, ACE, Mao Tau, Chao2, Jack2 y Bootstrap, para el ensamblaje de larvas de odonatos del Pinolapa, Michoacán, México.

Modelos paramétricos. La Figura 34 muestra las curvas de acumulación de especies generadas por las funciones de Clench y de von Bertalanffy. El modelo de Clench predijo 31.2 especies y explicó el 95.1% de la variación de los datos, mientras que el de von Bertalanffy predijo 25.7 especies y explicó el 90% de la variación de los datos. El primer modelo indica que faltan por registrarse 3 especies y el segundo indica que la lista está completa. A juzgar por el porcentaje de varianza explicado, la estimación por Clench explicó mejor la variación de los datos, por lo que su predicción resultó más razonable.

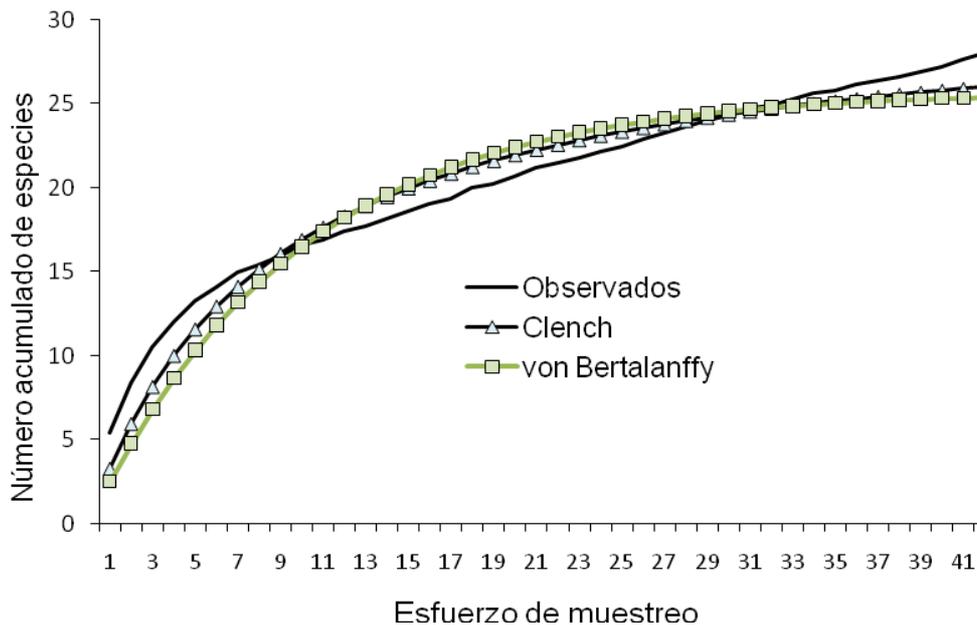


Figura 34. Curvas de acumulación de especies generadas por el modelo de Clench ($a= 3.68$, $b= 0.12$, asintota=30.67, $R=0.98$) y de von Bertalanffy ($a=2.63$, $b=0.102$, asintota=25.74, $R=0.95$) para el ensamblaje de larvas de odonatos del Pinolapa, Michoacán, México.

7.3.1.5. Análisis de Correspondencias

Asociación entre especies y estratos. El Análisis de Correspondencias (AC) evidenció asociación significativa entre especies y estratos (Inercia total= 0.31, $Ch^2_{32}= 57.66$, $p= 0.004$). Se obtuvieron 2 dimensiones (tabla de 17 especies x 3 estratos), las dos primeras explicaron el 100% de la variación de los datos. El gráfico resultante del AC se muestra en la Figura 35. En él se aprecian los grupos de especies (asociaciones) con afinidad por los estratos. La dimensión 1, que explicó la mayor proporción de la variación (75.93%), polarizó los remansos y orillas (derecha del gráfico) por un conjunto de especies con mayor afinidad por los remansos (*Pseudoleon superbus*, *Macrothemis pseudimitans*, *Phyllogomphoides luisi*, *Ph. pacificus* y *Erpetogomphus elaps*) y otro conjunto de especies con mayor afinidad por las orillas (*Argia tezpi*, *Progomphus clendoni*, *Progomphus lambertoi* y *Hetarina americana*). Por otro lado, *Brechmorhoga praecox* y *Argia oenea* mostraron clara afinidad por los rápidos. Por su parte, la

dimensión 2 separó los remansos y las orillas. La asociación de especies con las orillas y los remansos parece poco clara debido a que con frecuencia existe el problema para clasificar una muestra como de orilla o de remanso, ya que invariablemente los remansos se forman en las orillas. La idea fue considerar como remansos aquellas zonas de orilla con cierta profundidad en donde no se apreciaba corriente superficial.

También parece evidente que algunas especies muestran una clara asociación entre sí como lo fueron los casos de *Palaemnema domina* y *Progomphus marcellae* (*Pado-Prma*), dos especies, al parecer asociadas con los rápidos; de la misma forma parece evidente la asociación de *Argia oenea* y *Brechmorhoga praecox* (*Aroe-Brpr*) que también están asociadas con los rápidos. En general, no se recolectó un solo ejemplar de *Palaemnema domina* de orillas o remansos en RP. Esta especie parece estar bien asociada con los rápidos donde se le puede encontrar invariablemente debajo de rocas de cierto tamaño.

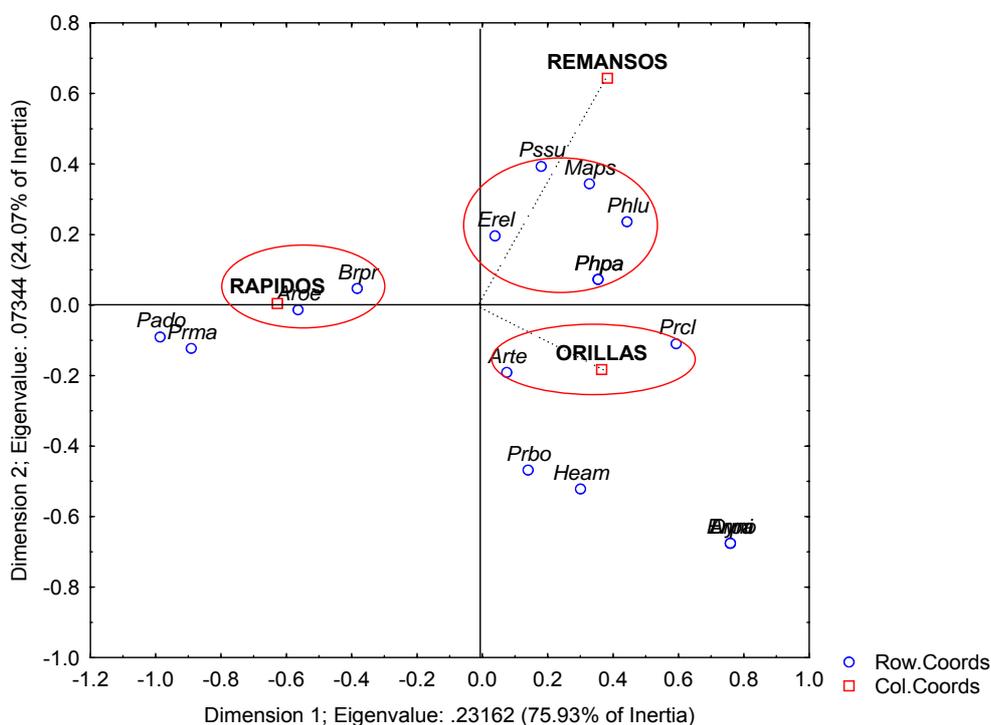


Figura 35. Análisis de correspondencias para las especies de odonatos (larvas) del río Pinolapa con relación a los estratos. En el AC solo se han incluido aquellas especies con las mayores frecuencias.

Asociación entre especies y estaciones. En el AC se generaron tres dimensiones (tabla de 17 especies x 4 estaciones, Inercia total= 0.31, $Ch^2_{48} = 50.76$, $p=0.36$), de las cuales las dos primeras explicaron el 83.19% de la variación de los datos (Figura 36). La dimensión 1 separó (derecha) al otoño donde algunas especies parecen estar asociadas con esta estación como *Hetaerina americana*, *Progomphus clendoni*, *Progomphus lambertoi* y *Brechmorhoga praecox*.

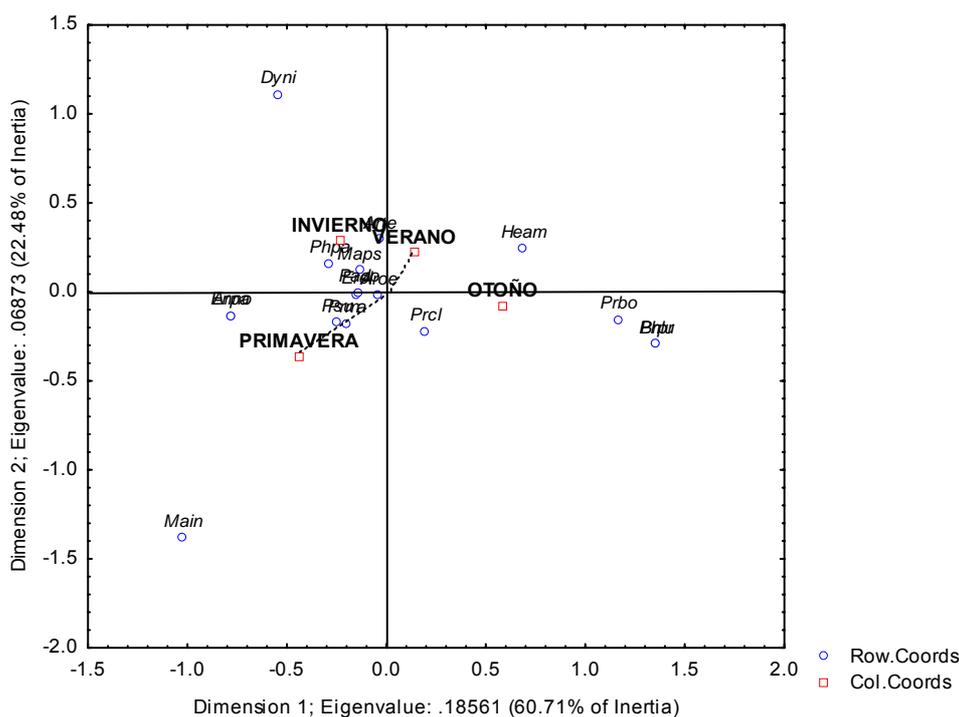


Figura 36. Análisis de correspondencias para las especies de odonatos (larvas) del río Pinolapa en relación con las estaciones del año. En el AC solo se han incluido aquellas especies con frecuencias altas.

Asociación entre especies y tipos de muestras. En el AC se generaron trece dimensiones (Inercia total= 1.06, $Ch^2_{286} = 188.57$, $p= 1.00$) a partir de una tabla de 23 especies x 14 tipos de muestras, de las cuales solo las primeras dos resultaron significativas y explicaron el 47.67% de la variación de los datos (Figura 37).). De acuerdo con estas dos dimensiones, parece evidente la asociación de *Progomphus marcella*, *Palaemnema domina* y *Argia oenea* con las muestras que continenen rocas, rocas+algas, rocas+arena+algas y arena+raíz+lomo. Por su parte *Hetaerina americana* parece asociarse con las muestras de

arena+plantas+limo; *Pseudoleon superbus* y *Macrothemis pseudimitans* con las de arena+plantas+raíz, detrito, plantas+ raíz+ limo y *Progomphus clendoni* con las de arena y arena+limo+hojarasca. No fue posible precisar cual de las variables muestrales es la responsable en la mayor incidencia de la(s) especie(s) debido a que las muestras son mixtas, sin embargo, también es posible que sea la combinación y no la exclusividad de una variable el factor responsable. Para una especie como *Erpetogomphus elaps* resulta más conveniente poder ocupar cualquier espacio y por ello el AC no la asocia de manera especial con algún(os) tipo(s) de muestras, mientras que la especificidad ecológica aparente de otras especies pudiera resultar limitante de su establecimiento. Sin duda estas especies encuentran una mayor proporción de sus requerimientos en otras secciones del mismo cauce.

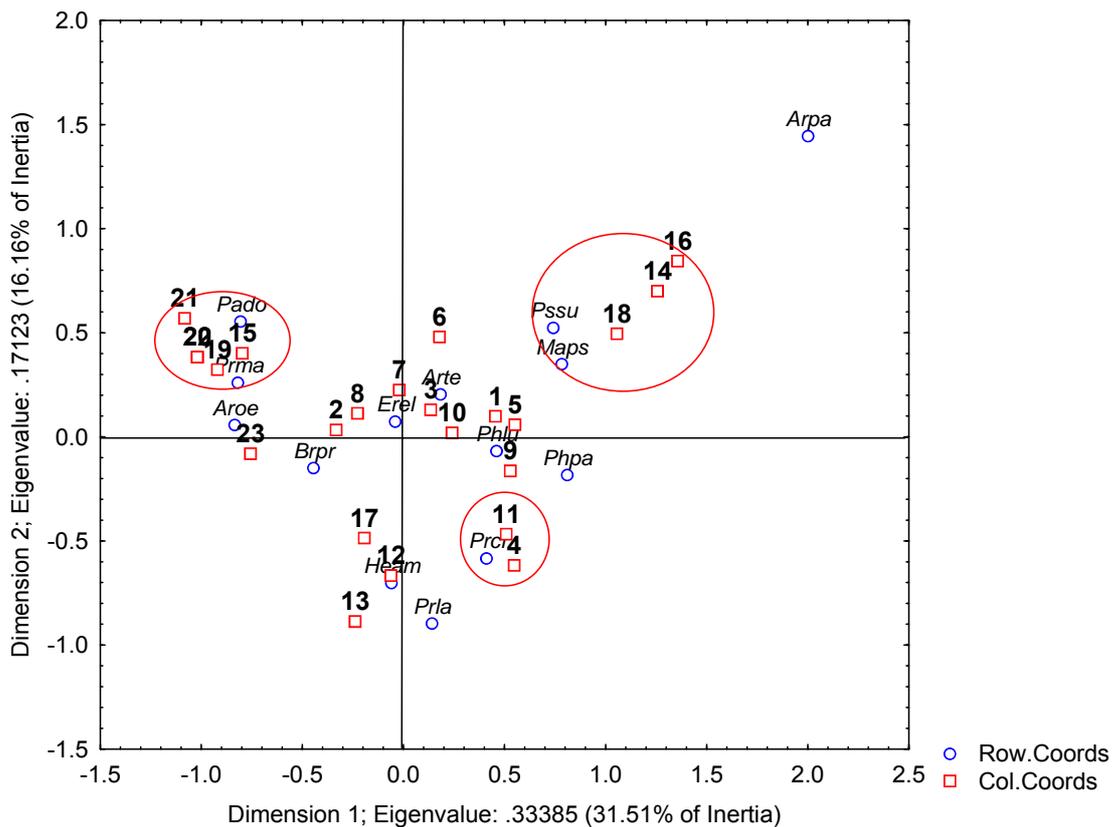


Figura 37. Análisis de correspondencias para las especies en el Pinolapa en relación con los tipos de muestras. Los números corresponden con los indicados en el Cuadro 12 para los tipos de muestras. Solo incluye aquellas especies con frecuencias altas.

7.3.2. La Chichihua

7.3.2.1. Riqueza y composición

En la Chichihua se registraron en total 30 especies (Cuadro 13), pertenecientes a 16 géneros y siete familias. La estructura de la dominancia numérica señaló a *Hetaerina americana* (24.95%), *Erpetogomphus elaps* (23.81%) y a *Argia oenea* (16.25%) como las especies dominantes (Figura 38) en este cuerpo de agua, que en conjunto conformaron el 65.01% del total de la abundancia.

Cuadro 13. Riqueza y composición de los ensamblajes de larvas de Odonata del río la Chichihua, Michoacán, México, por estación y en total. Se muestran las abundancias relativas de cada especie. P= Primavera, V= Verano, O= Otoño, I= Inverno.

	Clave	P	%	V	%	O	%	I	%	Total	%
ZYGOPTERA											
Calopterygidae											
<i>Hetaerina americana</i>	Heam	26	21	23	10	275	47	26	5.6	350	24.95
<i>Hetaerina capitalis</i>	Heca	-	-	-	-	2	0.3	-	-	2	0.14
<i>Hetaerina cruentata</i>	Hecr	23	19	-	-	11	1.9	-	-	34	2.42
Lestidae											
<i>Archilestes grandis</i>	Argr	-	-	-	-	1	0.2	4	0.9	5	0.36
Coenagrionidae											
<i>Argia anceps</i>	Aran	7	5.7	12	5.3	-	-	2	0.4	21	1.50
<i>A. funcky</i>	Arfu	-	-	-	-	-	-	4	0.9	4	0.29
<i>A. oculata</i>	Aroc	-	-	1	0.4	-	-	1	0.2	2	0.14
<i>A. oenea</i>	Aroe	17	14	47	21	56	9.5	108	23	228	16.25
<i>A. pulla</i>	Arpu	-	-	7	3.1	37	6.3	-	-	44	3.14
<i>A. tarascana</i>	Arta	21	17	17	7.5	3	0.5	59	13	100	7.13
<i>A. tezpi</i>	Arte	-	-	1	0.4	1	0.2	1	0.2	3	0.21
<i>A. ulmeca</i>	Arul	7	5.7	-	-	-	-	1	0.2	8	0.57
<i>Telebasis salva</i>	Tesa	-	-	-	-	3	0.5	4	0.9	7	0.50
<i>Enallagma praevarum</i>	Enpr	-	-	27	12	-	-	40	8.6	67	4.78
<i>E. semicirculare</i>	Ense	-	-	31	14	2	0.3	-	-	33	2.35
Platystictidae											
<i>Palaemnema domina</i>	Pado	1	0.8	-	-	-	-	6	1.3	7	0.50
ANISOPTERA											
Libellulidae											
<i>Brechmorhoga praecox</i>	Brpr	-	-	7	3.1	4	0.7	8	1.7	19	1.35
<i>Dythemis multipunctata</i>	Dymu	-	-	1	0.4	-	-	-	-	1	0.07
<i>D. nigrescens</i>	Dyni	-	-	9	4	-	-	-	-	9	0.64
<i>Erythrodiplax basifusca</i>	Erba	-	-	-	-	-	-	1	0.2	1	0.07
<i>Libellula croceipennis</i>	Licr	-	-	-	-	21	3.6	7	1.5	28	2.00
<i>Macrothemis ineguinguis</i>	Main	1	0.8	-	-	-	-	-	-	1	0.07
<i>M. pseudimitans</i>	Maps	1	0.8	5	2.2	1	0.2	10	2.2	17	1.21
<i>Othemis discolor</i>	Ordi	-	-	-	-	1	0.2	-	-	1	0.07
Gomphidae											
<i>Erpetogomphus elaps</i>	Erel	16	13	24	11	134	23	160	35	334	23.81

<i>Progomphus clendoni</i>	Prcl	-	-	12	5.3	-	-	-	-	12	0.86
<i>P. lambertoi</i>	Prbo	1	0.8	-	-	10	1.7	13	2.8	24	1.71
<i>Progomphus zonatus</i>	Przo	-	-	4	1.8	2	0.3	-	-	6	0.43
<i>Phyllogomphoides apiculatus</i>	Phsp	-	-	-	-	23	3.9	8	1.7	33	2.21
Aeshnidae											
<i>Rhionaeschna psilus</i>	Rhps	-	-	-	-	2	0.3	-	-	2	0.14
Total		123	100	228	100	589	100	463	100	1403	100
%			8.8		16		42		33		

NOTA: Las claves de las especies son utilizadas en las figuras para no utilizar los nombres largos.

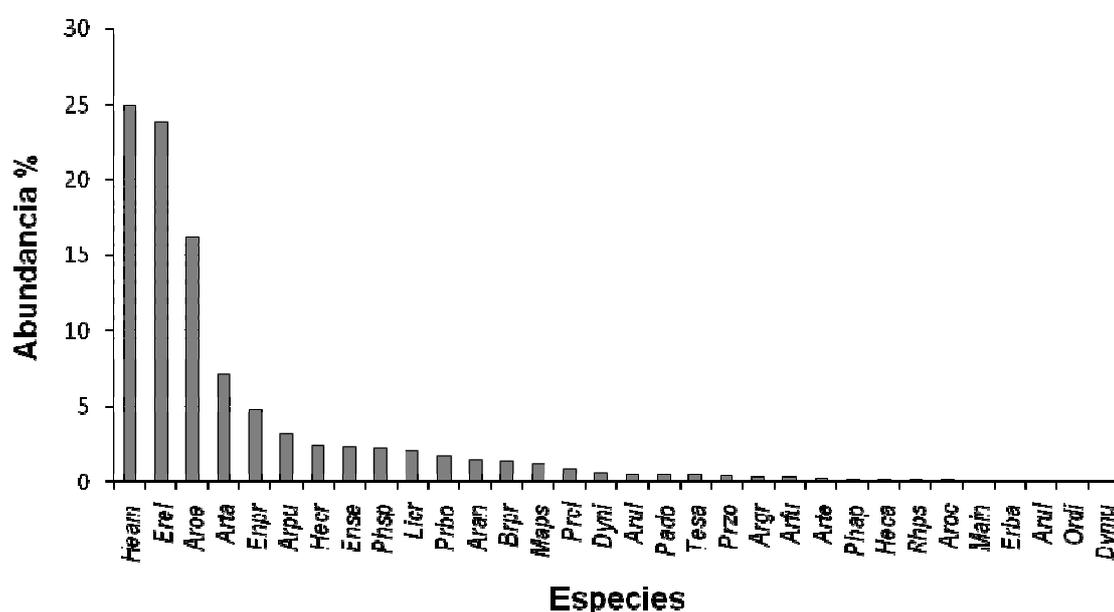


Figura 38. Dominancia numérica de las especies de Odonata de la Chichihua, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 13.

7.3.2.2. Dominancia numérica estacional

Durante la primavera se colectaron 123 larvas pertenecientes a 12 especies de 8 géneros y 6 familias. Cuatro especies se registraron con base en un solo ejemplar, las cuales conformaron la rareza (33.33%) de esta estación. Las especies dominantes fueron, *Hetaerina americana* (21.14%), *Hetaerina cruentata* (18.70%), *Argia tarascana* (17.07%), *Argia oenea* (13.82%) y *Erpetogomphus elaps* (13.01%) (Figura 39). En el verano se colectaron 228 larvas, pertenecientes

a 16 especies de 8 géneros y 4 familias. Tres especies se registraron únicamente con base en un solo ejemplar, estas especies conformaron la rareza (18.75%). Las especies dominantes fueron, *Argia oenea* (20.61%), *Enallagma semicirculare* (13.60%), *Enallagma praevarum* (11.84%), *Erpetogomphus elaps* (10.53%) y *Hetaerina americana* (10.09%) (Figura 40). En el otoño se colectaron 589 larvas, pertenecientes a 19 especies de 13 géneros y 5 familias. Cabe señalar que esta es la única estación donde se registraron larvas de Aeshnidae (*Rionaechsna psilus*) y de *Hetaerina capitalis* (Calopterygidae). Las especies dominantes numéricamente durante esta estación fueron, *Hetaerina americana* (46%) y *Erpetogomphus elaps* (22.75%) y codominaron *Argia oenea* (9,05%) y *Argia pulla* (6.28%) (Figura 41). Once especies (57.89%) tuvieron abundancia relativa inferior al 1% por lo que conformaron la rareza. Finalmente, durante el invierno se registraron 19 especies de 13 géneros y 6 familias. Dominaron *E. elaps* (34.56%), *A. oenea* (23.33%) y *A. tarascana* (12.74%) (Figura 42). Ocho especies (42%) conformaron la rareza en esta estación.

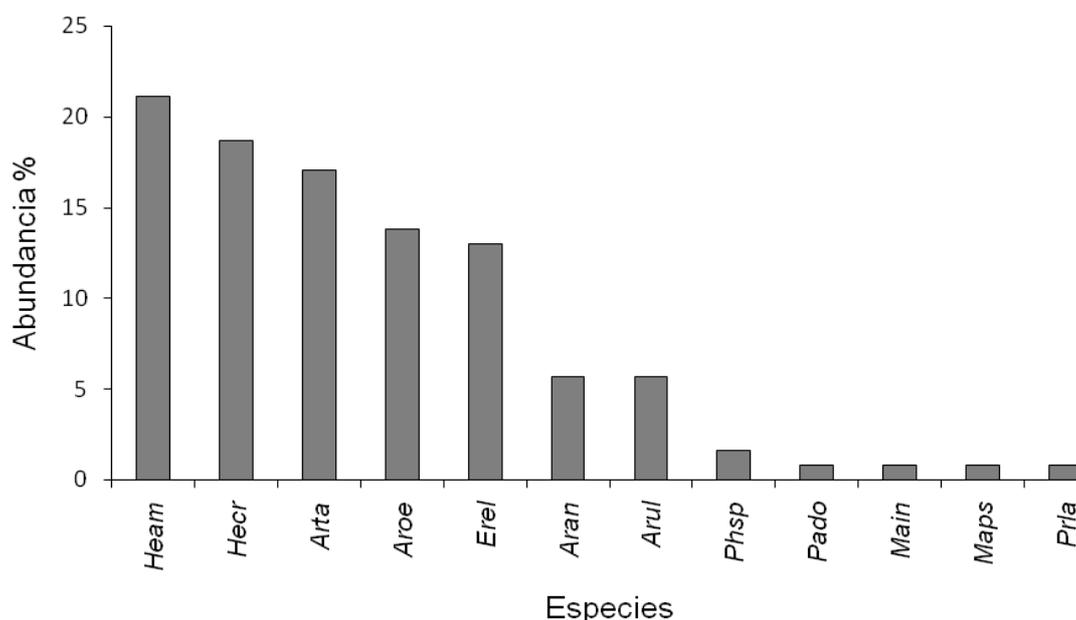


Figura 39. Dominancia numérica de las especies de larvas de Odonata de la Chichihua, Michoacán, México, durante la primavera. Clave de las especies en Cuadro 13.

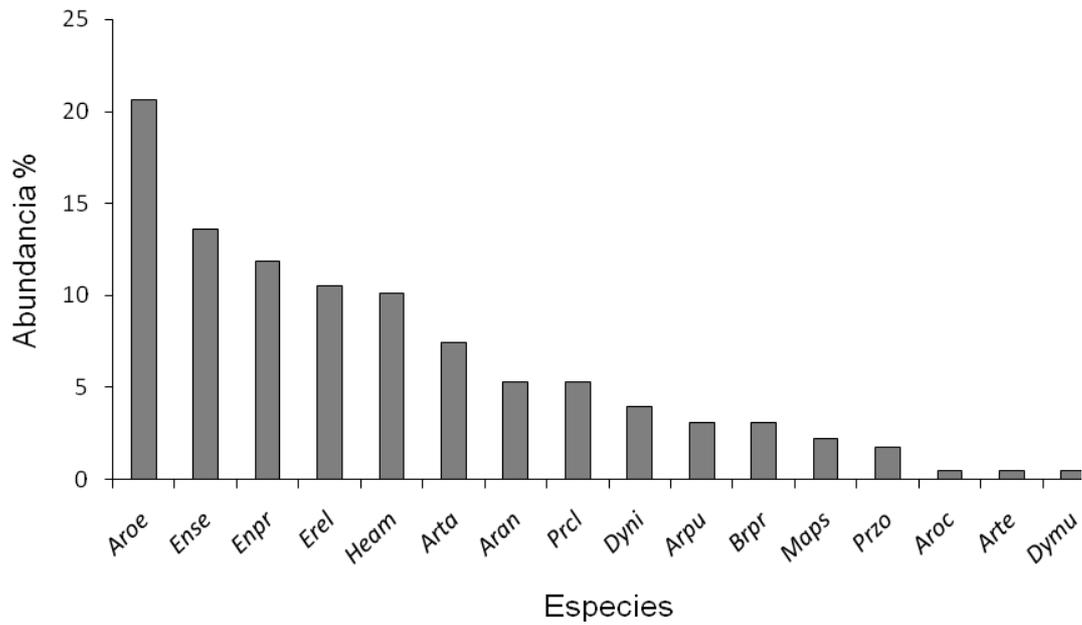


Figura 40. Dominancia numérica durante el verano del ensamblaje de larvas de Odonata en la Chichihua, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 13.

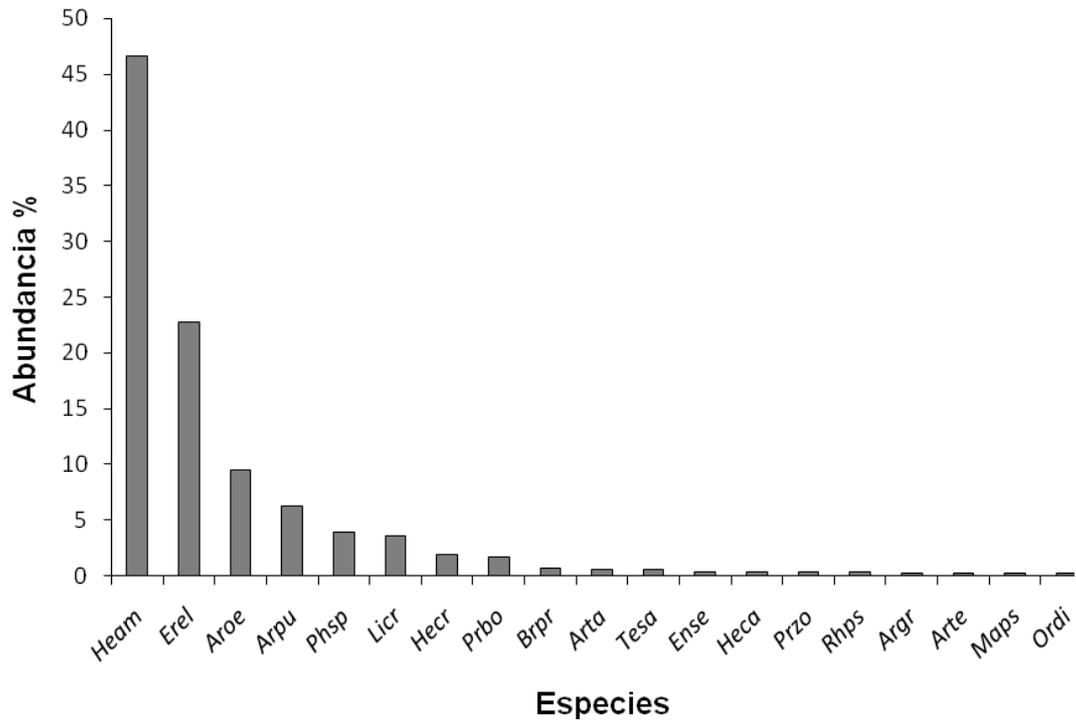


Figura 41. Dominancia numérica durante el otoño del ensamblaje de larvas de Odonata en la Chichihua, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 13.

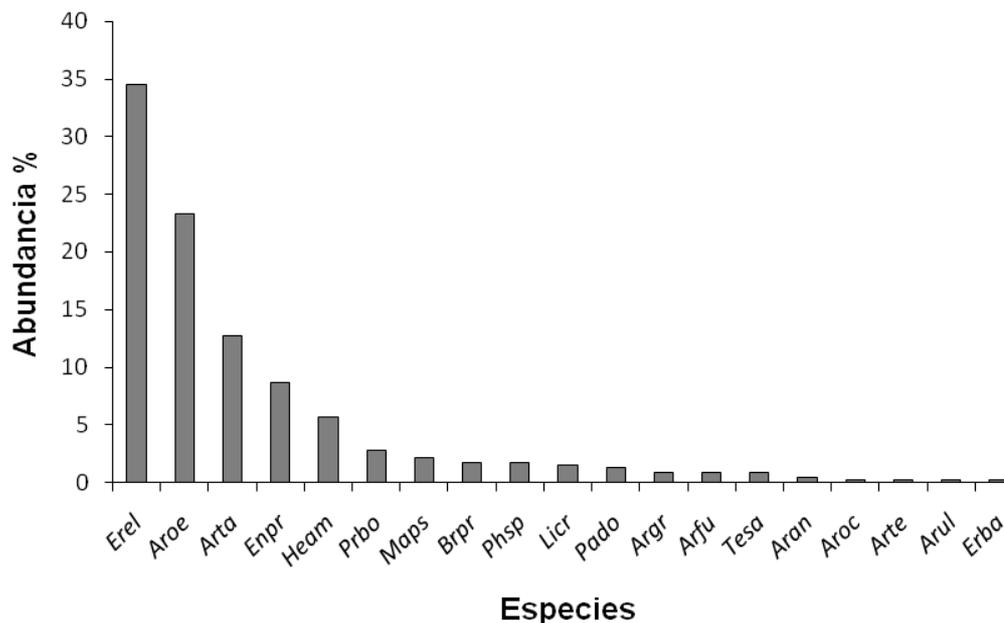


Figura 42. Dominancia numérica durante el invierno del ensamblaje de larvas de Odonata en la Chichihua, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 13.

7.3.2.3. Diversidad y abundancia

Estaciones. El ANOVA no paramétrico o prueba de Kruskal-Wallis evidenció efecto significativo de la estación sobre la abundancia de larvas ($Ch^2 = 14.89$, $gl = 3$, $p = 0.002$). Los contrastes pareados mediante la prueba U de Mann-Whitney evidenciaron que las diferencias significativas radicaron entre: verano y otoño ($p = 0.01$), verano e invierno ($p = 0.01$), primavera y otoño ($p < 0.001$) y primavera e invierno ($p < 0.001$). Los números promedio de larvas fueron: verano = 13.93 ind/muestra, primavera = 10.25 ind/muestra, otoño = 46.38 ind/muestra e invierno = 33.00 ind/muestra.

Los parámetros ecológicos de los ensamblajes estacionales se muestran en el Cuadro 14 y Figura 43. El menor número de especies se registró en primavera y verano, mientras que otoño e invierno tuvieron igual número de especies, 19. De la misma manera la abundancia fue mayor en otoño e invierno. La diversidad (H') fue mayor en verano, la cual fue superior a la total del ensamblaje. A pesar de las mayores abundancias de otoño e invierno la diversidad fue menor en estas dos

estaciones. La dominancia (D) fue mayor en otoño y menor en verano. Por su parte, la equidad fue mayor en las estaciones con menor riqueza y abundancia primavera y verano. La diversidad H' puede ordenar los ensamblajes así: verano> primavera> invierno> otoño; mientras que Simpson la ordena así: otoño> invierno> primavera> verano. La diversidad pareada no fue comparable en ninguno de los seis casos mediante los perfiles de diversidad de Renyi, por lo tanto no se pudo ordenar la diversidad de las estaciones mediante este método.

Cuadro 14. Parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de Odonata por estación del año en la Chichihua, Michoacán, México.

	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Total
Número de especies	12	16	19	19	32
Abundancia	123	228	589	463	1403
Simpson (D)	0.15	0.11	0.29	0.2	0.16
Shannon-Weaver (H')	2.03	2.39	1.69	1.99	2.29
Simpson-Gini	85	89	71	79	84
Equidad $e^{H/S}$	0.64	0.68	0.28	0.38	0.31
Riqueza Margalef	2.29	2.76	2.82	2.93	4.28
Equidad de Pielou (J)	0.82	0.86	0.57	0.67	0.66
Alfa Fisher	3.29	3.92	3.75	3.98	5.83
Berger-Parker	0.21	0.21	0.47	0.35	0.25

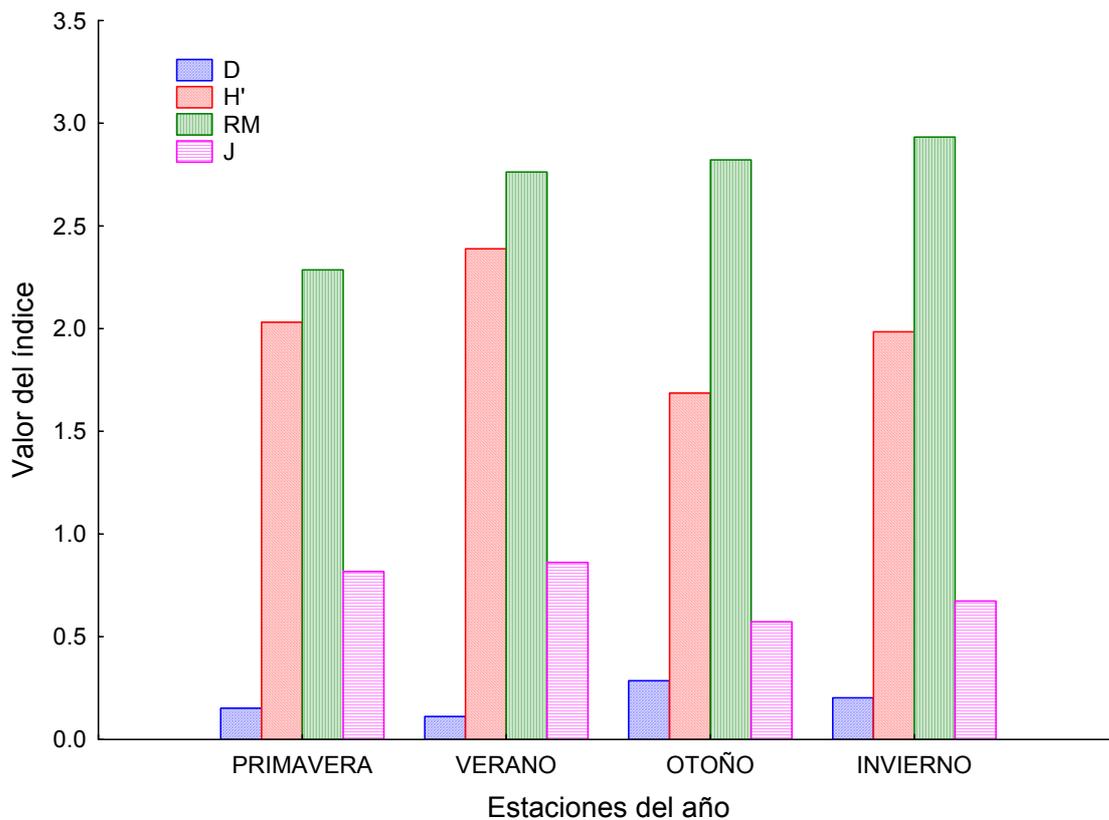


Figura 43. Parámetros ecológicos del ensamblaje de larvas de Odonata de la Chichihua por estación del año. D= Dominancia de Simpson, H'= Diversidad de Shannon-Weaver, RM= Riqueza de Margalef y J= Equidad de Pielou.

Similitud. En cuanto a la similitud entre los ensamblajes estacionales, otoño e invierno por un lado, y primavera y verano por el otro, parecen conformar dos unidades faunísticas bien definidas (Figura 44). La primera pareja de estaciones compartió 12 especies, mientras que la segunda sólo 6. La primera pareja tuvo mayor abundancia (1052 larvas) que la segunda (351 larvas).

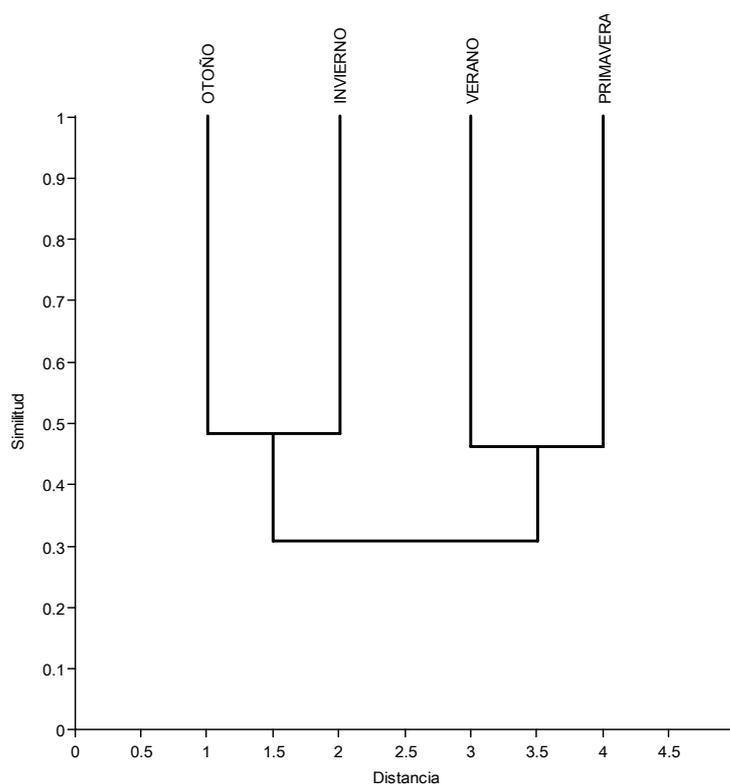


Figura 44. Dendrograma que muestra las relaciones faunísticas entre los ensamblajes estacionales de larvas de odonatos de la Chichihua, Michoacán, México. Generada a partir de una matriz de similitud mediante el índice de Bray-Curtis y el criterio de unión de pares por promedios (UPGMA).

Estratos. El ANOVA de una vía evidenció efecto significativo del estrato sobre la abundancia de larvas de Odonata ($F_{2, 42} = 4.56$, $p = 0.016$), siendo los promedios del número de larvas los siguientes: orillas= 43.08 ind/ muestra, rápidos= 15.35 ind/ muestra, remanso= 3.5 ind/ muestra. Por otro lado, el número de especies fue mayor en orillas, mientras que entre rápidos y remansos fue prácticamente igual (Cuadro 15). La diversidad H' también fue mayor en orillas, después en remansos y finalmente en rápidos; la dominancia, en cambios, fue mayor en rápidos, después en remansos y en orillas. Shannon-Weaver y la alfa de Fisher ordenan a la diversidad de la siguiente forma orillas > remansos > rápidos; mientras que Simpson la ordena así: rápidos > remansos > orillas. Los perfiles de diversidad de Renyi permitieron comparar entre orillas y rápidos (orillas > rápidos) (Figura 45) y entre orillas y remansos (orillas > remansos, figura no incluida) pero no entre

rápidos y remansos. Las diferencia en riqueza y composición entre los ensamblajes por estratos se muestra en el Cuadro 16. *Hetaerina americana* y *Erpetogophus elaps* fueron las especies importantes en las orillas, mientras que *Argia oenea* lo fue en los rápidos.

Cuadro 15. Parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de odonatos de los estratos muestreados en la Chichihua, Michoacán, México.

	Orillas	Rápidos	Remansos
Número de especies	23	9	8
Abundancia	920	246	28
Dominance (D)	0.19	0.53	0.48
Shannon-Weaver (H')	2.10	1.04	1.24
Simpson-Gini	81	47	52
Equidad e ^{H/S}	0.36	0.31	0.43
Riqueza de Margalef	3.22	1.45	2.10
Equidad de Pielou (J)	0.67	0.47	0.59
Alfa de Fisher	4.28	1.83	3.74
Berger-Parker	0.34	0.71	0.68

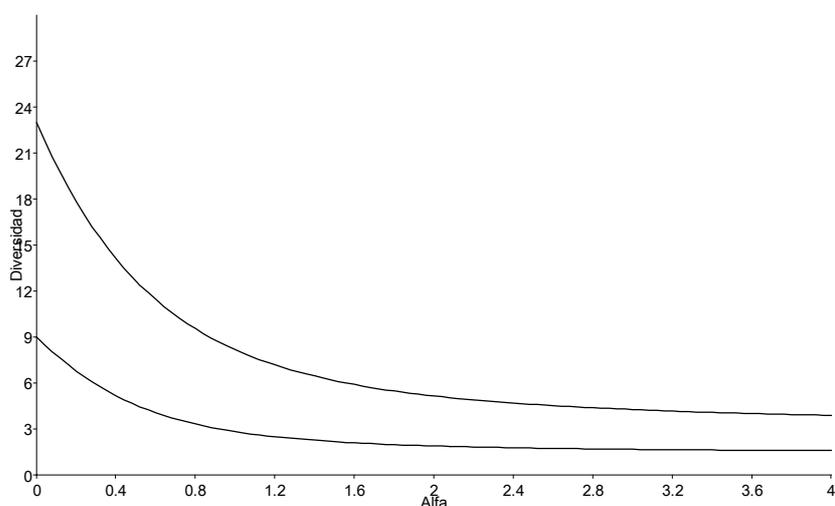


Figura 45. Perfiles de diversidad de Renyi para los ensamblajes de larvas de odonatos de los estratos orillas (línea superior) y rápidos (línea inferior) de la Chichihua, Michoacán, México.

Cuadro 16. Riqueza y composición de los ensamblajes de larvas de odonatos de los estratos en la Chichihua, Michoacán, México.

Sp	Orillas	%	Rápidos	%	Remanso	%
<i>Aran</i>	15	1.63	-	-	-	-
<i>Arfu</i>	4	0.43	-	-	-	-
<i>Argr</i>	1	0.11	-	-	-	-
<i>Aroc</i>	1	0.11	-	-	-	-
<i>Aroe</i>	59	6.41	174	70.73	-	-
<i>Arpu</i>	40	4.35	-	-	-	-
<i>Arta</i>	91	9.89	-	-	2	7.14
<i>Arte</i>	1	0.11	1	0.41	1	3.57
<i>Arul</i>	8	0.87	-	-	-	-
<i>Brpr</i>	4	0.43	10	4.07	-	-
<i>Dymu</i>	1	0.11	-	-	-	-
<i>Dyni</i>	7	0.76	-	-	-	-
<i>Erel</i>	218	23.70	37	15.04	19	67.86
<i>Enpr</i>	22	2.39	-	-	-	-
<i>Ense</i>	29	3.15	-	-	-	-
<i>Heam</i>	315	34.24	9	3.66	1	3.57
<i>Hecr</i>	28	3.04	-	-	-	-
<i>Licr</i>	9	0.98	-	-	-	-
<i>Main</i>	1	0.11	-	-	-	-
<i>Maps</i>	9	0.98	-	-	1	3.57
<i>Przo</i>			1	0.41	1	3.57
<i>Prla</i>	25	2.72	5	2.03	2	7.14
<i>Pado</i>	-	-	8	3.25	-	-
<i>Phsp</i>	29	3.15	1	0.41	1	3.57
<i>Tesa</i>	3	0.33	-	-	-	-
Abund	920		246		28	

Nota. La abundancia total no se corresponde con la del Cuadro 13 debido a que varias muestras no fueron asignadas a algún estrato.

Tipos de muestras. En la Chichihua (CH) se determinaron 23 tipos de muestras. El reparto de la diversidad y abundancia se observa en el Cuadro 17. El mayor número de especies se registró de las pozas (ambientes lénticos). Estas pozas relativamente pequeñas, 2x1m y 3x1m, presentaban vegetación en sus orillas, una estaba sombreada y tenía fondo con detrito y limo y la otra sin vegetación en las orillas, más profunda y con fondo principalmente con detrito, contuvieron 11 especies. *Libellula croceipennis*, *Archilestes grandis* y *Telebasis salva* solo se registraron de estas pozas adjuntas en CH. Si consideramos que el muestreo fue estrictamente aleatorio, por lo que todas las condiciones existentes en el río deben estar representadas en las muestras, el resto de los tipos de muestras mostraron

un número relativamente bajo de especies, lo que prueba que la riqueza esta repartida de manera homogénea en al área de muestreo.

Cuadro 17. Abundancia y número de especies de larvas de odonatos por tipo de muestra en la Chichihua, Michoacán, México.

Tipo de muestra	Abundancia	%	# especies
Arena	13	1.20	5
Arena+ detrito	4	0.37	3
Arena+ limo	101	9.31	8
B. hojarasca	14	1.29	3
Detrito+ algas+ limo	17	1.57	3
Detrito+ limo	3	0.28	3
Grava	3	0.28	1
Grava+ arena+ detrito	55	5.07	5
Gravilla+ limo	84	7.74	5
Hojarasca	76	7.00	6
Hojarasca+ arena	18	1.66	2
Hojarasca+ grava+ vegetación	15	1.38	5
Hojarasca+ limo	18	1.66	3
Poza adjunta	94	8.66	11
Raíces	212	19.54	7
Raíces+ alga+ limo	16	1.47	3
Raíces+ arena	12	1.11	3
Raíces+ limo	45	4.15	6
Raíces+ limo+ detrito	20	1.84	4
Raíces+ plantas	213	19.63	6
Rocas	11	1.01	3
Rocas+ grava+ detrito	14	1.29	1
Rocas+ hojarasca	27	2.49	4

7.3.2.4. Curvas de acumulación de especies

Modelos no paramétricos. Los estimadores no paramétricos para datos de presencia-ausencia Mao tau, Chao2, Jack2 y Bootstrap estimaron 31, 34.44, 39.89 y 34.46 especies respectivamente. El límite superior del primer estimador indicó 35 especies. En general, salvo Jack2, las estimaciones parecen razonables al esperar entre 1 y 5 especies más. Estas estimaciones producen eficiencias del muestreo de 96.77%, 87.11%, 75.21% y 87.06% también respectivamente. La inclinación (pendiente) al final de todas las curvas (Figura 46) indica que el listado para este cuerpo de agua es aún incompleto. Por otro lado, los estimadores no

paramétricos para datos de abundancia Chao1 y ACE estimaron 31.50 y 32.91 especies respectivamente, lo cual da 95.24% y 91.16% de eficiencia en el muestreo. Estos estimadores predicen 2 o 3 especies más por registrarse. Los taxa raros fueron, 3 singletons, 5 doubletons, 7 especies únicas y 5 duplicadas.

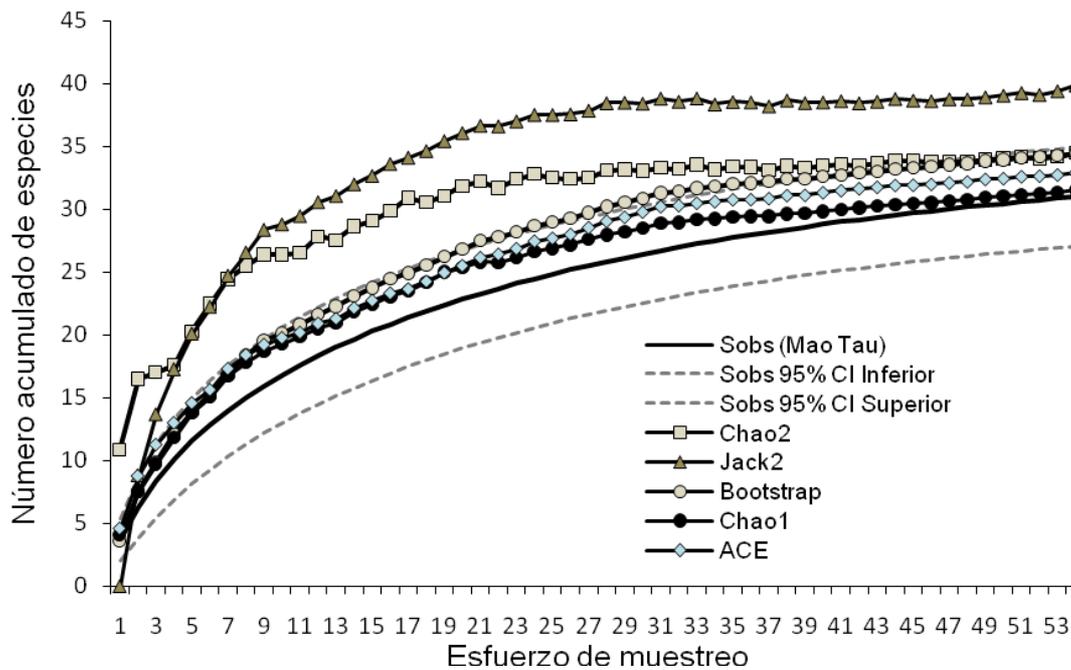


Figura 46. Curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores no paramétricos para el río la Chichihua, Michoacán, México.

Modelos paramétricos. Las curvas de acumulación de especies generadas por las funciones de Clench y de von Bertalanffy se muestran en la Figura 47. El modelo de Clench predijo 38.03 especies y explicó el 99.71% de la varianza, mientras que el modelo de von Bertalanffy predijo 30.44 especies y explicó el 98.49% de la varianza. De acuerdo con estos estimadores faltarían por registrarse entre 1 y 8 especies. A juzgar por el potencial taxonómico de los Odonata se considera que, aunque los datos se ajustan mejor al modelo de Clench, la predicción de 8 especies más puede ser una sobreestimación para este cuerpo de agua.

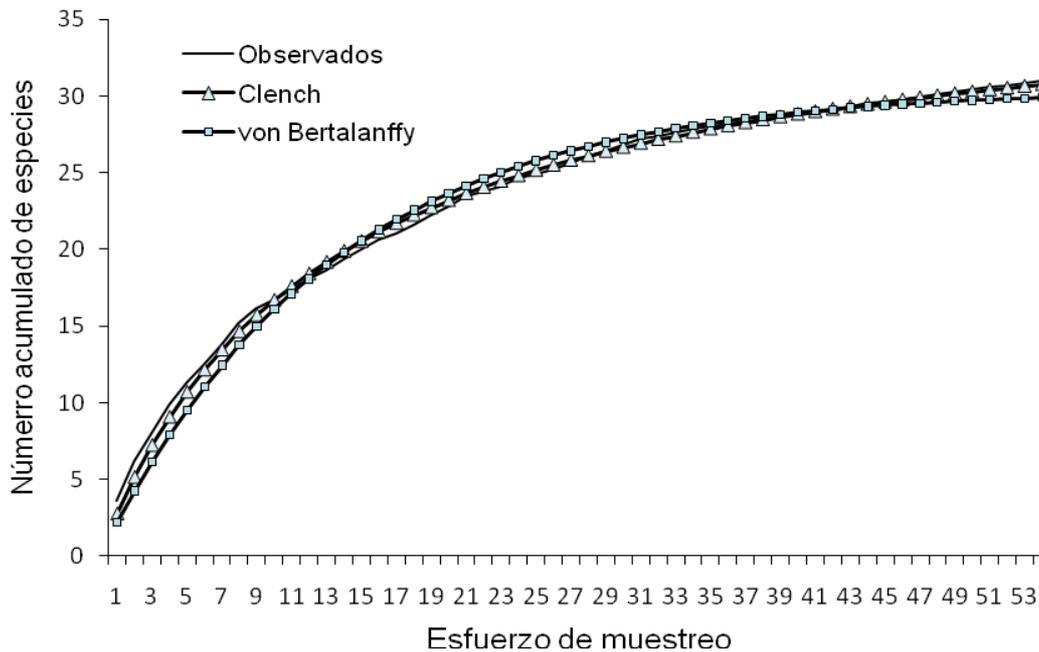


Figura 47. Curvas de acumulación de especies de acuerdo con los modelos de Clench ($a=2.974$, $b=0.0782$, asintota=38.03, $R= 0.998$) y de von Bertalanffy ($a=2.283$, $b=0.075$, asintota=30.44, $R= 0.992$) para la Chichihua, Michoacán, México.

7.3.2.5. Analisis de correspondencias

Asociación entre especies y estratos. El AC evidencio asociación significativa entre las especies y las estaciones (Inercia total= 0.42, $\text{Chi}^2_{30}= 58.97$, $p= 0.001$). Se generaron dos dimensiones las cuales explicaron el 100% de la variación de los datos. La primera dimensión que explicó el 74.33%, separo a los rápidos (derecha en la Figura 48). Las especies asociadas con este estrato fueron, *Brechmorhoga praecox* y *Argia oenea*, mientras que *Phyllogomphides* sp., *Argia tarascanana*, *Macrothemis pseudimitans* y *Hetaerina americana* parecen asociarse bien con las orillas. Por su parte, la dimensión dos que explicó el 25.63% de la variación, separo a los remansos (abajo) donde al parecer *Argia tezpi* y *Progomphus zonatus* mostraron asociación por este estrato.

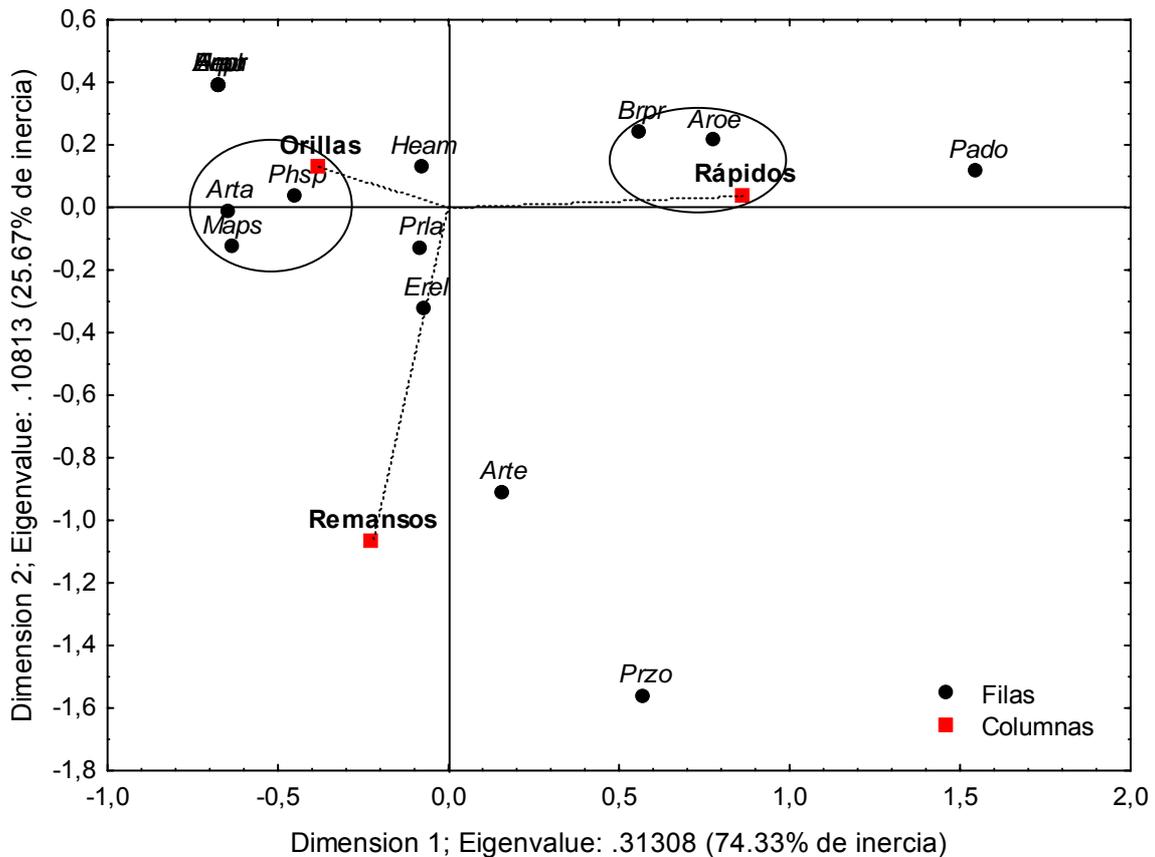


Figura 48. Diagrama que muestra las asociaciones de las especies de Odonata y los estratos muestreados en la Chichihua. Solo se han incluido en el análisis aquellas especies con frecuencias mayores a dos.

Asociación entre especies y estaciones. En el AC se generaron tres dimensiones (tabla de 17 especies x 4 estaciones) (Inercia total= 0.29, $\text{Chi}^2_{48} = 47.61$, $p = 0.48$), las primeras dos resultaron significativas y explicaron el 84.64% de la variación de los datos. La dimensión 1 separa otoño (izquierda en la Figura 49) y explicó el 45.45% de la variación; al parecer *Brechmorhoga praecox* y *Phyllogomphoides* sp. se asocian bien con esta estación. Por otro lado, *Macrothemis pseudimitans* se asocia bien con el verano. Asimismo, parece haber ocurrencia simultánea en el registro de *Palemnema domina*, *Argia tarascana* y *Argia anceps* aunque no bien asociada con la primavera.

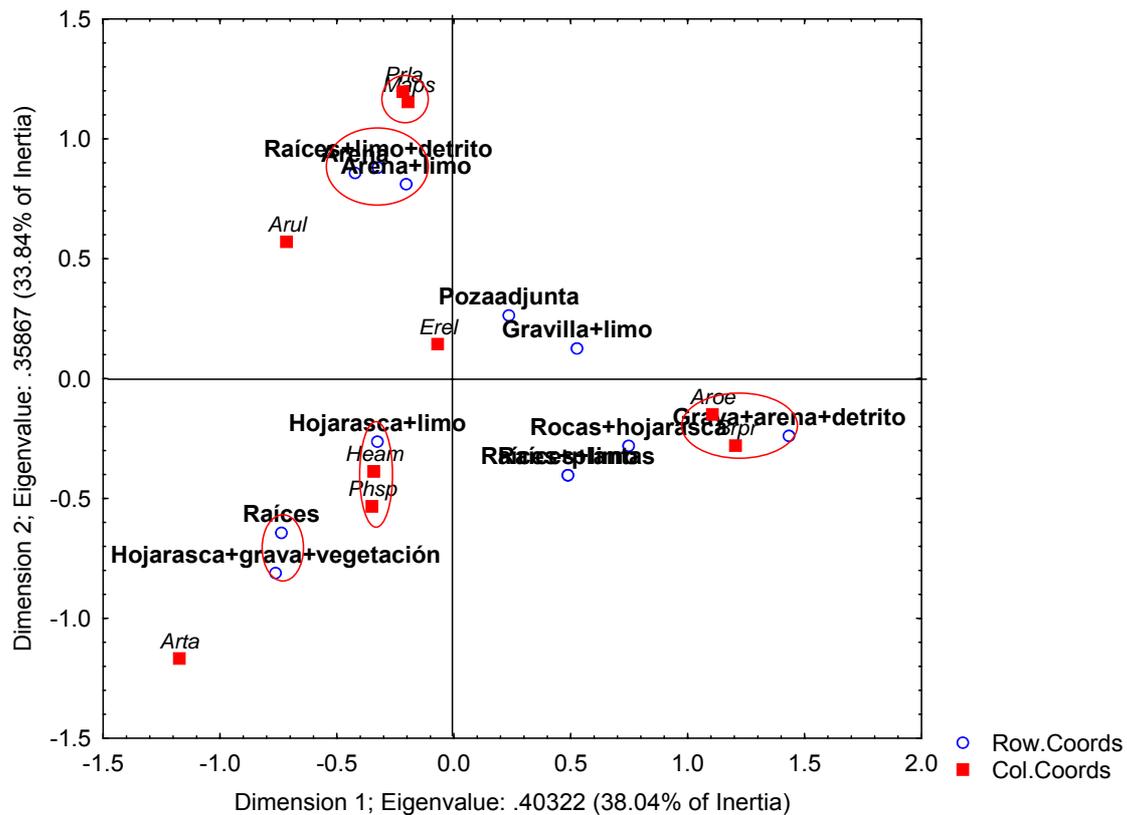


Figura 49. Diagrama que muestra las asociaciones de las especies de Odonata con las estaciones en la Chichihua. Solo se han incluido en el análisis aquellas especies con frecuencias mayores a dos.

Asociación entre especies y tipos de muestras. En el AC se generaron 11 dimensiones (tabla de 12 especies x 9 tipos de muestras, Inercia total= 1.06, $Ch^2_{88}=72.08$, $p=0.89$). Se generaron 11 dimensiones), de las cuales solo las primeras dos resultaron significativas y explicaron el 71.88% de la variación de los datos. La dimensión 1, que explicó el 38.04% de la variación, separo a *Argia oenea* y *Brechmorhoga praecox* que parecen asociarse con las muestras de grava+ arena+ detrito; mientras que *Hetaerina americana* y *Phyllogomphoides sp.* parecen asociarse bien a las muestras de hojarasca+limo y *Progomphus lambertoi* y *Macrothemis pseudimitans* a su vez con las muestras de raíz+ limo+ detrito y con las de arena+ limo (Figura 50).

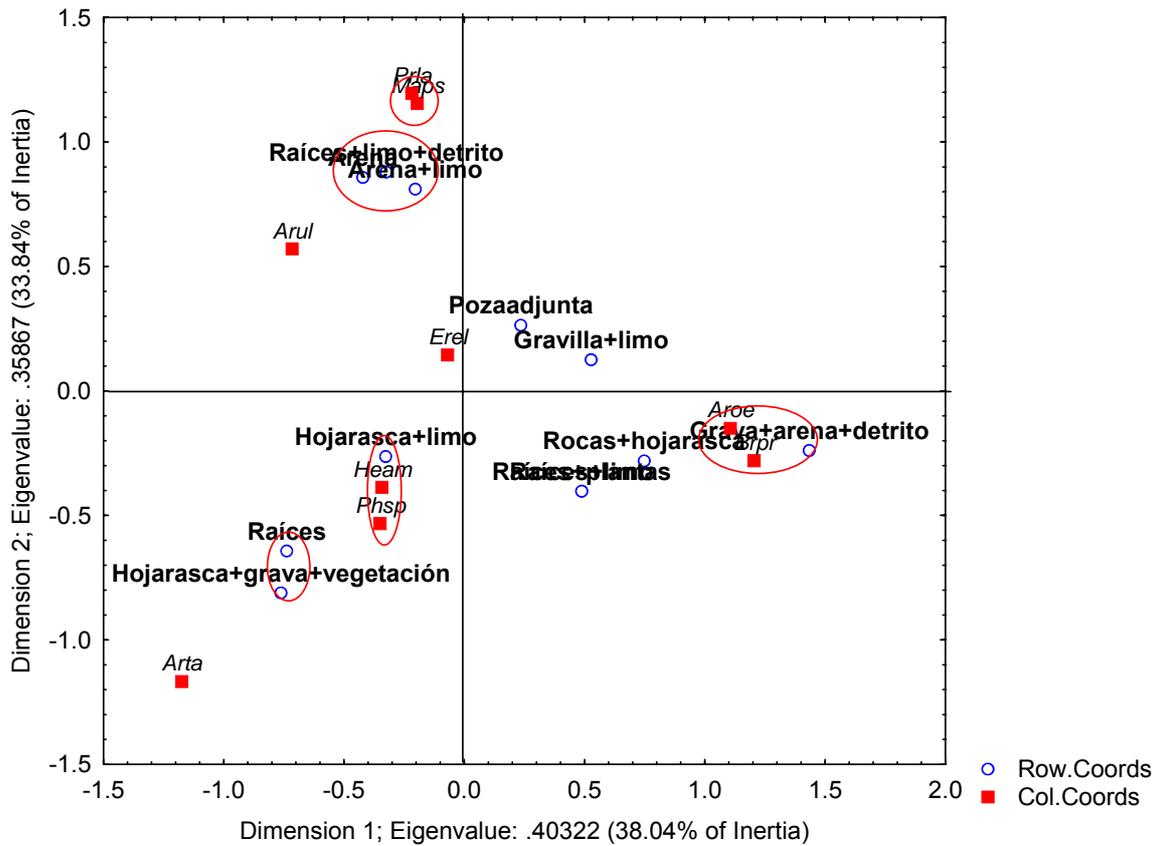


Figura 50. Diagrama que muestra las asociaciones de las especies de Odonata con los tipos de muestras en la Chichihua. Solo se han incluido en el análisis aquellas especies con frecuencias mayores a tres.

7.3.3. La Estanzuela

7.3.3.1. Riqueza y composición

En la Estanzuela (EZ) se registraron en total 25 especies, pertenecientes a 11 géneros y siete familias. La estructura de la dominancia numérica señaló a *Macrothemis pseudimitans* (27.87%), *Erpetogomphus elaps* (22.50%) y a *Phyllogomphoides apiculatus* (14.40%) como las especies dominantes en este cuerpo de agua, que en su conjunto conformaron el 64.78% del total de la abundancia (Figura 51 y Cuadro 18). Trece especies (52%) conformaron la rareza.

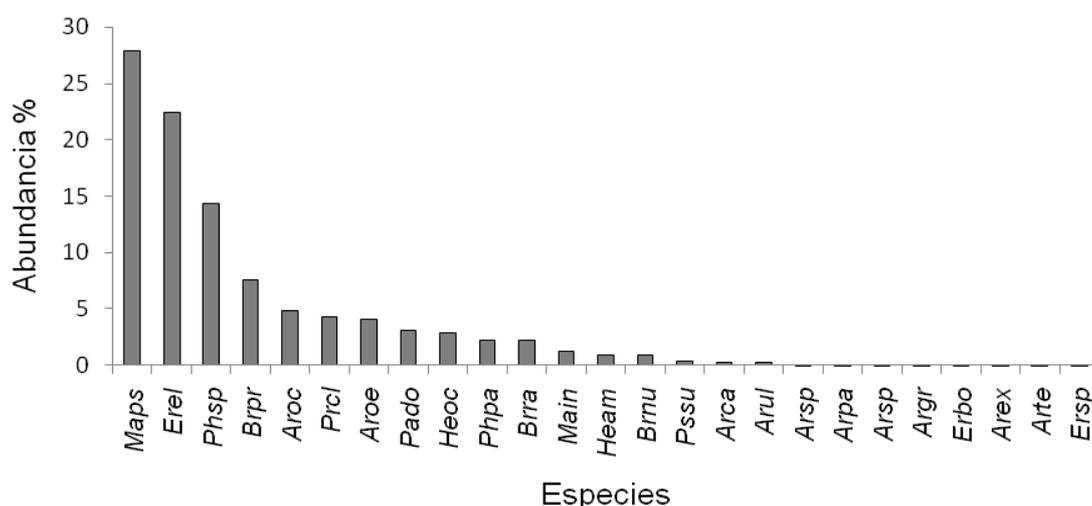


Figura 51. Dominancia numérica de las especies de Odonata del arroyo la Estanzuela, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 18.

Cuadro 18. Riqueza y composición del ensamblaje de larvas de Odonata en la Estanzuela, Michoacán, México. Se muestran las abundancias relativas de cada especie por estación y en total. P= Primavera, V= Verano, O= Otoño, I= Inverno.

	Clave	P	%	V	%	O	%	I	%	TOTAL	%
ZYGOPTERA											
Calopterygidae											
<i>Hetaerina americana</i>	Heam	-	-	1	0.7	21	0.8	20	1.3	42	0.89
<i>H. occisa</i>	Heoc	4	1.3	2	1.4	65	2.4	63	4.1	134	2.86
Coenagrionidae											
<i>Argia carlkooki</i>	Arca	-	-	1	0.7	-	-	12	0.8	13	0.28
<i>A. extranea</i>	Arex	-	-	1	0.7	-	-	-	-	1	0.02
<i>A. oculata</i>	Aroc	119	39	35	24	22	0.8	49	3.2	225	4.79
<i>A. oenea</i>	Aroe	36	12	19	13	29	1.1	105	6.8	189	4.03

<i>A. pallens</i>	<i>Arpa</i>	-	-	2	1.4	-	-	-	-	2	0.04
<i>A. ulmeca</i>	<i>Arul</i>	2	0.7	1	0.7	-	-	8	0.5	11	0.23
<i>A. tezpi</i>	<i>Arte</i>	1	0.3	-	-	-	-	-	-	1	0.02
<i>Argia</i> sp.	<i>Arsp</i>	-	-	-	-	1	0	1	0.1	2	0.04
Lestidae											
<i>Archilestes grandis</i>	<i>Argr</i>	-	-	-	-	-	-	2	0.1	2	0.04
Platystictidae											
<i>Palaemnema domina</i>	<i>Pado</i>	16	5.3	5	3.4	48	1.8	78	5.1	147	3.13
ANISOPTERA											
Libellulidae											
<i>Brechmorhoga nubecula</i>	<i>Brnu</i>	10	3.3	-	-	17	0.6	13	0.9	40	0.85
<i>B. praecox</i>	<i>Brpr</i>	6	2	18	12	18	0.7	311	20	353	7.52
<i>B. rapax</i>	<i>Brra</i>	-	-	-	-	104	3.8	-	-	104	2.22
<i>Erythemis</i> sp.	<i>Ersr</i>	-	-	-	-	-	-	1	0.1	1	0.02
<i>Macrothemis inequiunguis</i>	<i>Main</i>	17	5.6	24	16	5	0.2	11	0.7	57	1.21
<i>M. pseudimitans</i>	<i>Maps</i>	49	16	11	7.5	1186	44	62	4	1308	27.9
<i>Pseudoleon superbus</i>	<i>Pssu</i>	4	1.3	-	-	13	0.5	-	-	17	0.36
Gomphidae											
<i>Erpetogomphus bothrops</i>	<i>Erbo</i>	-	-	2	1.4	-	-	-	-	2	0.04
<i>E. elaps</i>	<i>Erel</i>	17	5.6	6	4.1	283	10	750	49	1056	22.5
<i>Erpetogomphus</i> sp.	<i>Ersr</i>	-	-	-	-	3	0.1	-	-	3	0.06
<i>Progomphus clendoni</i>	<i>Prcl</i>	11	3.6	18	12	129	4.8	44	2.9	202	4.3
<i>Phyllogomphoides pacificus</i>	<i>Phpa</i>	9	3	-	-	94	3.5	2	0.1	105	2.24
<i>Ph. apiculatus</i>	<i>Phsp</i>	2	0.7	-	-	670	25	4	0.3	676	14.4
TOTAL		303	100	146	100	2708	100	1536	100	4693	100
%			6.5		3.1		58		33		

7.3.3.2. Dominancia numérica temporal

Durante la primavera se colectaron 303 larvas pertenecientes a 15 especies de 9 géneros y cinco familias. Tres especies se registraron exclusivamente con base en un ejemplar único (los cuales conformaron la rareza, 20%), cuatro más con dos ejemplares y una con tres ejemplares. Las especies dominantes en esta época fueron, *Argia oculata* (39.27%) y *M. pseudimitans* (16.17%) (Figura 52). En el verano se colectaron 146 larvas, pertenecientes a 15 especies de 7 géneros y 5 familias. Cuatro especies se registraron únicamente con base en un ejemplar, estas especies conformaron la rareza de esta estación (26.67%). Las especies dominantes en esta época fueron, *Argia oculata* (23.97%), *Macrothemis inequiunguis* (16.44%), *Argia oenea* (13.01%), *Progomphus clendoni* (12.33%) y *Brechmorhoga praecox* (12.33%), que en conjunto conformaron el 78.08% de la

abundancia de esta estación (Figura 53). En el Otoño se colectó la mayor abundancia, 2708 larvas, pertenecientes a 16 especies de ocho géneros y cinco familias. Las especies dominantes fueron, *M. pseudimitans* (43.80%), *Phyllogomphoides apiculatus* (24.74%) y *E. elaps* (10.45%) que en conjunto conformaron el 78.99% de la abundancia total de esta época. Ocho especies conformaron la rareza (50%) (Figura 54). Finalmente, durante el invierno se colectaron 1536 larvas de 18 especies, 9 géneros y seis familias. Dos especies dominaron claramente, *E. elaps* (48.83%) y *B. praecox* (20.25%) que juntas conformaron el 69.08% de la abundancia total del invierno (Figura 55). La rareza estuvo conformada por 9 especies (50%).

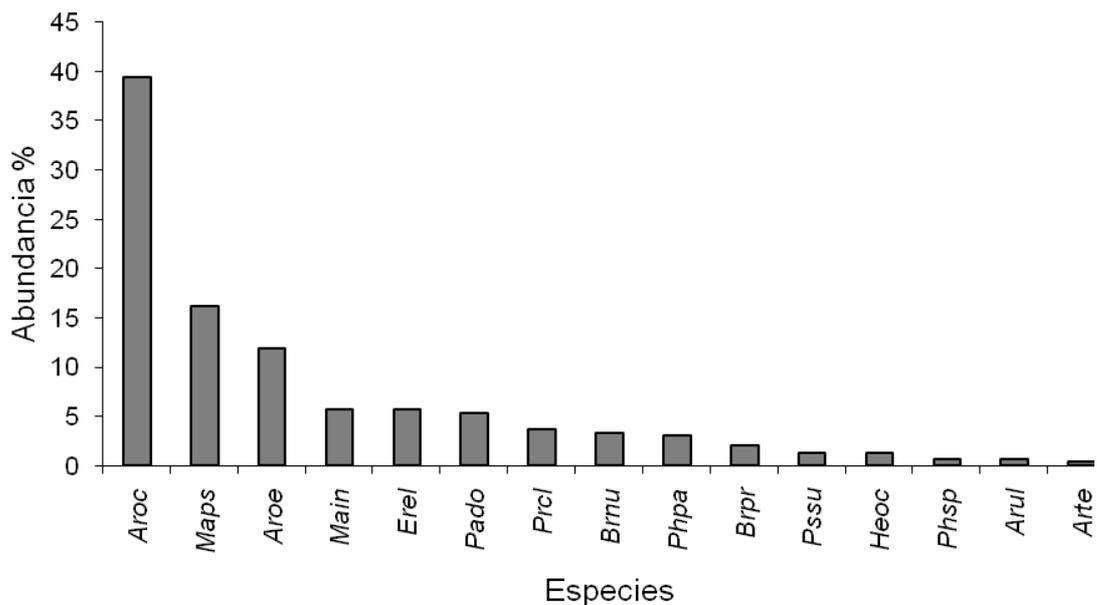


Figura 52. Dominancia numérica durante la primavera del ensamblaje de larvas de Odonata en la Estanzuela, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 18.

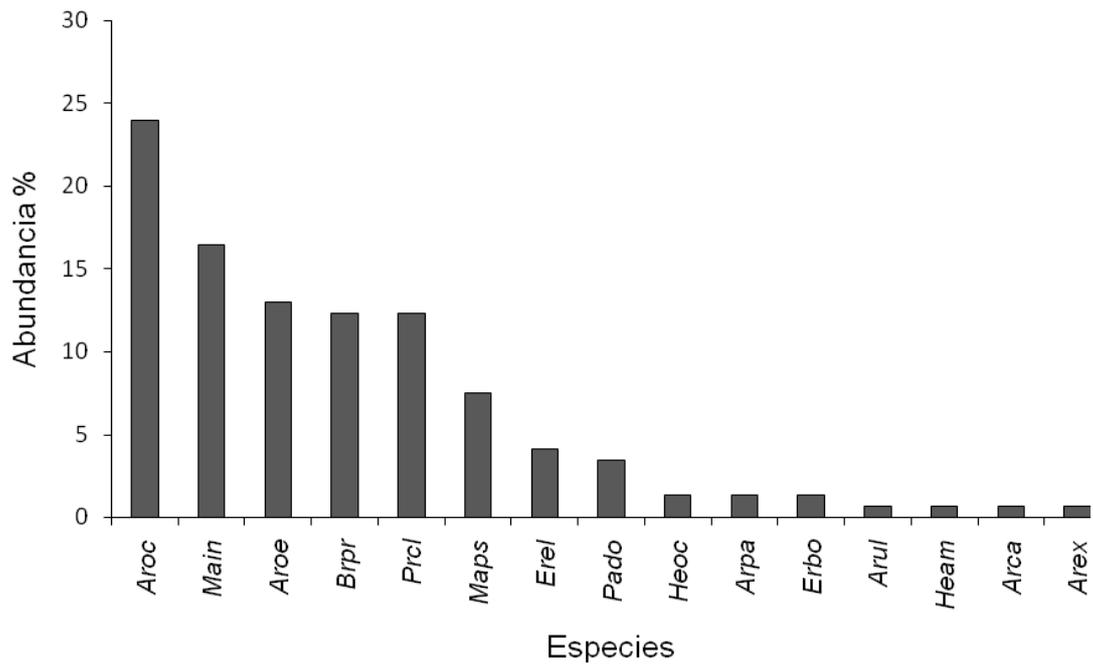


Figura 53. Dominancia numérica durante el verano del ensamblaje de larvas de Odonata en la Estanzuela, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 18.

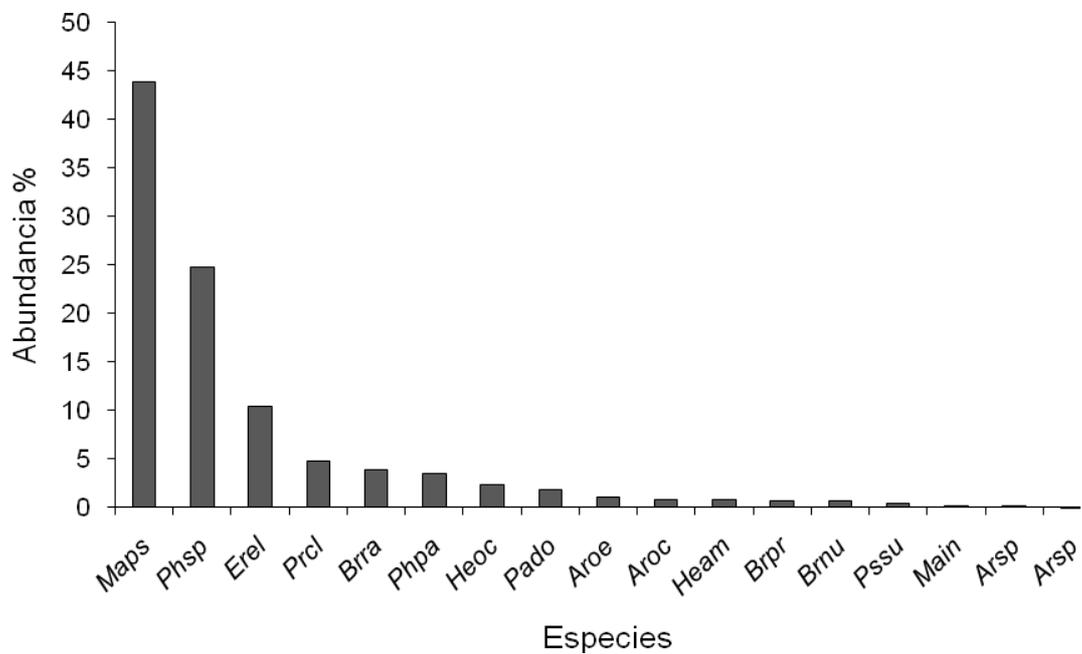


Figura 54. Dominancia numérica durante el otoño del ensamblaje de larvas de Odonata en la Estanzuela, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 18.

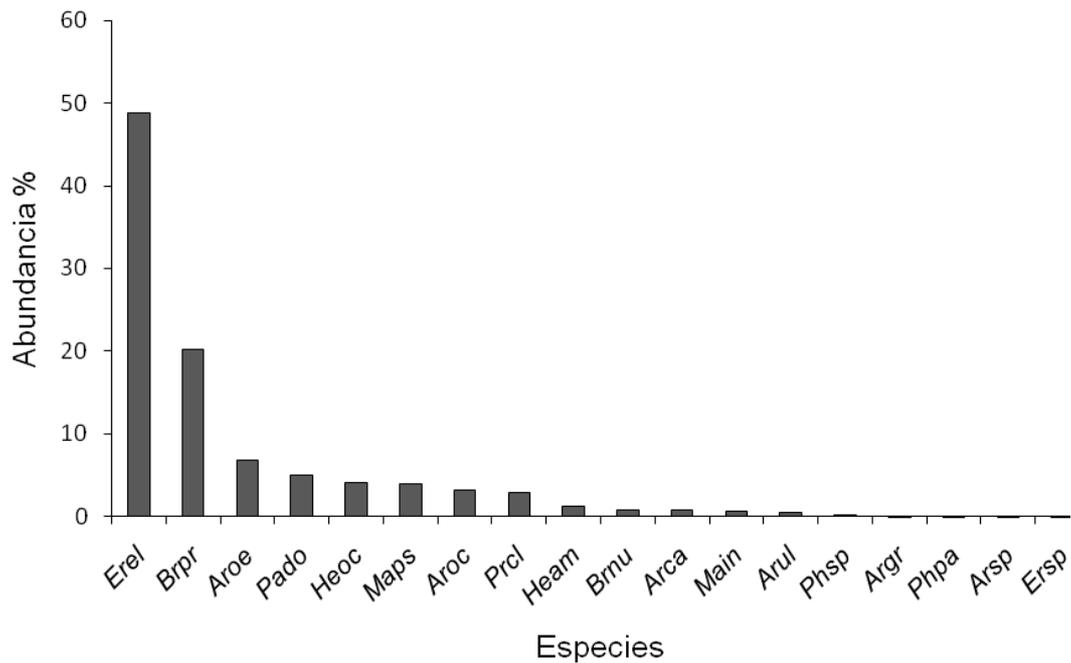


Figura 55. Dominancia numérica durante el invierno del ensamblaje de larvas de Odonata en la Estanzuela, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 18.

El panorama general de la dominancia que ofrece este cuerpo de agua varió estacionalmente. Las especies dominantes fueron también frecuentes en las cuatro estaciones aunque con variaciones importantes de la abundancia (Figura 56). A nivel muestral, la frecuencia de las especies dominantes fue de 37% para *M. pseudimitans* y de 32% para *E. elaps*, lo cual significa que cada especie se encontró en 24 y 21 muestras respectivamente (N= 65). Si consideramos que de las 24 muestras en las cuales se registró *M. pseudimitans*, sólo en tres la abundancia fue de 1142 ejemplares, se percibe el grado de contagio que los individuos de esta especie presentan. Dos de estas tres muestras fueron de orillas y una de un banco de arena-limo. Por su parte, *E. elaps* contabilizó 845 ejemplares sólo en 5 de las 21 muestras en las que se registró. El grado de contagio de estos gonfidos es también muy alto. Aunque no todas las muestras donde ocurrió *M. pseudimitans* fueron tomadas con Hess, la densidad de larvas estimada fue de 841 ind/m² en las orillas.

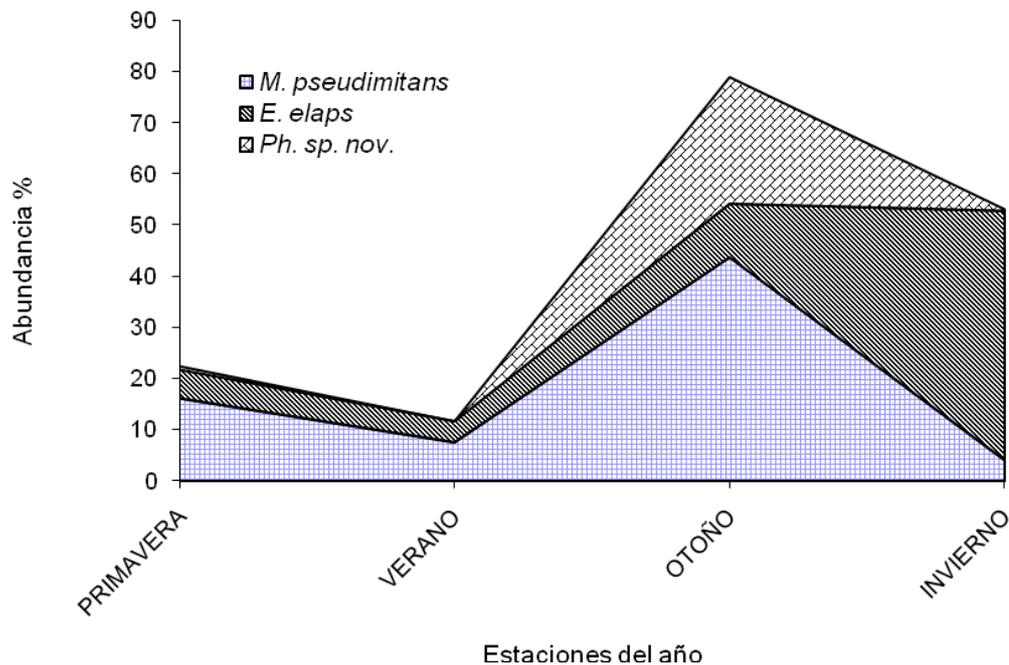


Figura 56. Variación estacional de la dominancia en la Estanzuela. Sólo se ha graficado la variación de las especies más abundantes. El eje y muestra el porcentaje de abundancia que cada especie tuvo en cada estación del año.

7.3.3.3. Diversidad y abundancia

Estaciones. El Cuadro 19 resume los parámetros ecológicos de los ensamblajes estacionales de larvas de odonatos en este cuerpo de agua. En primavera y verano se registró igual número de especies (15), mientras que en otoño e invierno fue de 17 y 18 respectivamente. La diversidad (H') siempre es mayor donde la riqueza y la equidad son mayores como fue el caso de primavera y verano, esta última fue de hecho mayor a la diversidad total del ensamblaje. La dominancia fue mayor en otoño e invierno debido a la gran abundancia de *M. pseudimitans* en la primera estación y a la de *E. elaps* en la segunda. Inversamente con el incremento de la dominancia, la equitatividad fue menor en estas dos estaciones (Figura 57). Los perfiles de diversidad de Renyi no permitieron ordenar a la diversidad debido a que en la mayoría de las comparaciones pareadas la diversidad no fue comparable. Esto es porque la diversidad de Shannon-Weaver ordenó en un sentido: verano > primavera > otoño >

invierno; mientras que la de Simpson lo hizo en el sentido contrario, invierno> otoño> primavera >verano.

El número de especies fue relativamente igual entre invierno y otoño, y también entre primavera y verano a pesar que la abundancia fue muy inferior en estas últimas (Cuadro 19). No obstante de haber menos especies y abundancia en primavera y verano la diversidad fue mayor debido a que la equidad también fue mayor (menos especies, menos abundancia pero con un reparto más equitativo de la abundancia).

Cuadro 19. Parámetros ecológicos del ensamblaje de larvas de Odonata por estación del año en EZ, Michoacán, México.

	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Total
Número de especies	15	15	17	18	25
Abundancia	303	146	2708	1536	4693
Simpson (D)	0.21	0.14	0.27	0.29	0.16
Shannon-Weaver (H')	2.01	2.18	1.73	1.72	2.17
Simpson-Gini	79	86	73	71	84
Equidad ^{H/S}	0.50	0.59	0.33	0.31	0.35
Riqueza de Margalef	2.45	2.81	2.02	2.32	2.84
Equidad de Pielou (J)	0.74	0.80	0.61	0.60	0.67
Alfa de Fisher	3.31	4.19	2.42	2.86	3.47
Berger-Parker	0.39	0.24	0.44	0.49	0.28

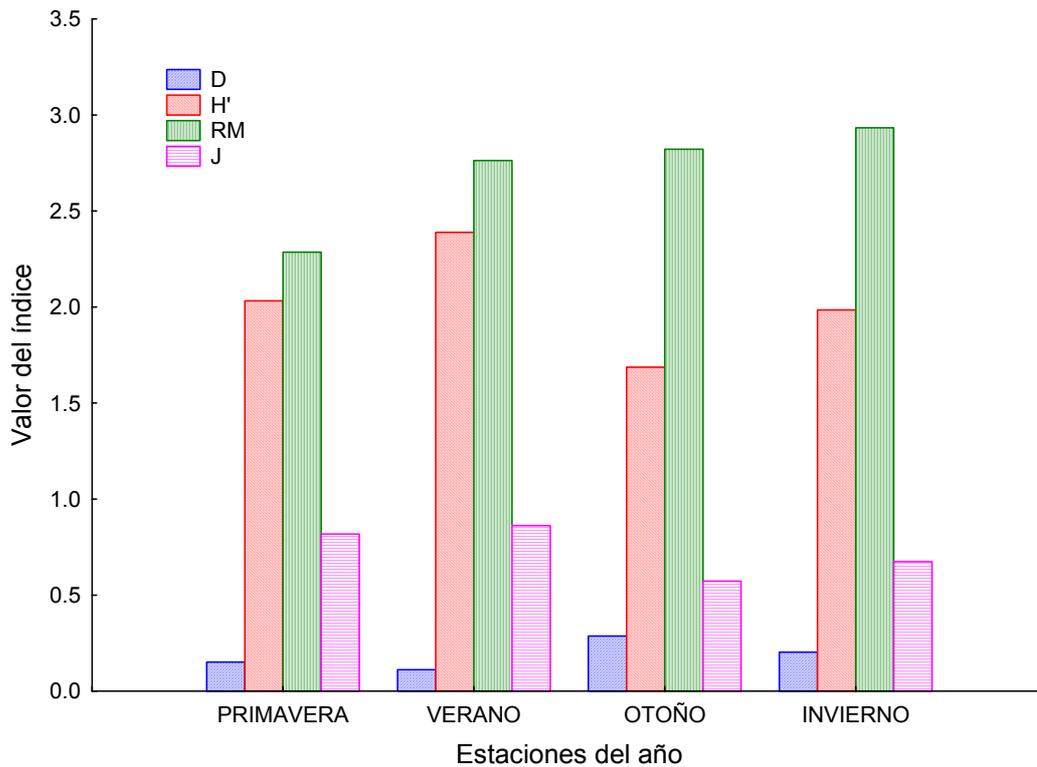


Figura 57. Variación estacional de los parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de odonatos en la Estanzuela, Michoacán, México. D= Índice de Simpson, H'= Índice de Shannon-Weaver, RM= Riqueza de Margalef y J= Equidad de Pielou.

Similitud. El dendrograma de la Figura 58 muestra las relaciones faunísticas estacionales. La hipótesis que se desprende de esta figura es que el otoño y el invierno parecen conformar una unidad faunística, mientras que verano y primavera conforman otra. El primer grupo (otoño + invierno) compartió 14 especies, mientras que el segundo 10. Adicionalmente, los ensamblajes de otoño e invierno sumaron 4244 larvas, mientras que primavera y verano sólo 499 larvas.

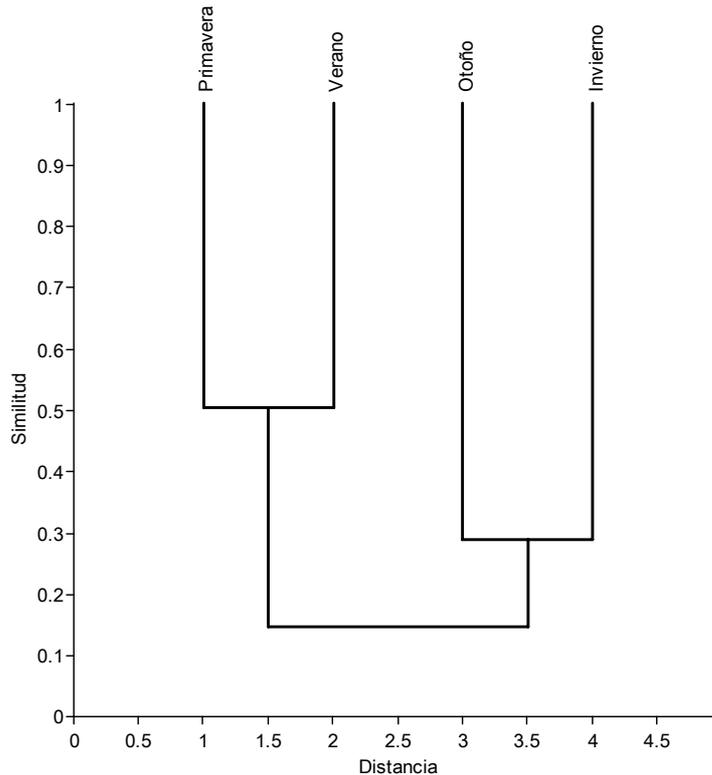


Figura 58. Dendrograma que muestra las relaciones faunísticas entre los ensamblajes de larvas de odonatos por estaciones del año en la Estanzuela, Michoacán, México.

Estratos. El Cuadro 20 muestra los parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de odonatos por estratos en la Estanzuela. El número de especies fue mayor en orillas y menor en los rápidos y las zonas de remansos. La diversidad y la dominancia fueron prácticamente iguales entre los estratos. Al comparar la diversidad mediante el Índice de Renyi se obtiene que la diversidad de Orillas > Rápidos > Remansos. Este ordenamiento confirma que las orillas soportan la mayor diversidad de odonatos en la Estanzuela.

Respecto a la abundancia (Cuadro 21), *Macrothemis pseudimitans* fue la especie más abundante en orillas (49.24%) seguida de *Phyllogomphoides apiculatus* (15.78%); en los rápidos (centro) *Erpetogomphus elaps* (49.62%), *Brechmorhoga praecox* (18.33%) y *Argia oenea* (10.51%) fueron las especies más

abundantes. Finalmente, en los remansos *Argia oculata* (45.90%) y *Hetaerina americana* (25.70%) fueron las especies más abundantes.

Cuadro 20. Parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de odonatos de los estratos en la Estanzuela, Michoacán, México.

	Orillas	Rápidos	Remansos
Número de especies	21	17	8
Abundancia	1844	1189	74
Simpson (D)	0.29	0.30	0.30
Shannon-Weaver (H')	1.76	1.64	1.46
Simpson-Gini	0.71	0.70	0.70
Equidad e ^{H/S}	0.28	0.30	0.54
Riqueza de Margalef	2.66	2.26	1.63
Equidad de Pielou (J)	0.58	0.58	0.70
Alfa de Fisher	3.32	2.81	2.28
Berger-Parker	0.49	0.50	0.46

Cuadro 21. Composición específica porcentual de los ensamblajes de larvas de odonatos de los estratos en la Estanzuela, Michoacán, México.

Estrato	Orilla	%	Rápidos	%	Remanso	%
<i>Heam</i>	18	0.98	4	0.34	19	25.7
<i>Heoc</i>	123	6.67	4	0.34	3	4.1
<i>Arca</i>	13	0.70	-	-	-	-
<i>Arex</i>	1	0.05	-	-	-	-
<i>Aroc</i>	173	9.38	9	0.76	34	45.9
<i>Aroe</i>	8	0.43	125	10.51	-	-
<i>Arpa</i>	-	-	2	0.17	-	-
<i>Arul</i>	10	0.54	-	-	-	-
<i>Arsp</i>	-	-	1	0.08	-	-
<i>Artz</i>	-	-	1	0.08	-	-
<i>Argr</i>	2	0.11	-	-	-	-
<i>Pado</i>	8	0.43	107	9.00	-	-
<i>Bmu</i>	14	0.76	9	0.76	-	-
<i>Brpr</i>	5	0.27	218	18.33	-	-
<i>Brra*</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Ers</i>	1	0.05	-	-	-	-
<i>Main</i>	35	1.90	21	1.77	1	1.4
<i>Maps</i>	908	49.24	19	1.60	11	14.9
<i>Pssu</i>	10	0.54	5	0.42	2	2.7
<i>Erbo</i>	2	0.11	-	-	-	-
<i>Erel</i>	112	6.07	590	49.62	1	1.4
<i>Ers</i>	3	0.16	-	-	-	-
<i>Prcl</i>	76	4.12	26	2.19	3	4.1
<i>Phpa</i>	31	1.68	13	1.09	-	-
<i>Phsp</i>	291	15.78	35	2.94	-	-
Total	1844		1189		74	

* Los 104 ejemplares de *Brechmorhoga rapax* se obtuvieron en una muestra extra de otoño sin datos del estrato al que pertenecía.

Tipos de muestras. Las muestras de este cuerpo de agua contuvieron, *grosso modo*, entre una y nueve características, o una combinación de varias de ellas que dieron como resultado 20 tipos de muestras (ver Cuadro 22). Las muestras contuvieron en general rocas (rocas grandes, medianas o pequeñas), arena, grava, gravilla, algas filamentosas, plantas (pastos o de otro tipo), raíces, limo, hojarasca (en diferente grado de descomposición) y detrito (materia orgánica en un grado avanzado de descomposición).

La mayor abundancia de larvas se registró de las muestras de arena+limo (25.75%), gravilla+arena+limo (24.59%) y hojarasca+ detrito (21.85%). Por otro lado, las muestras con mayor número de especies fueron aquellas que contenían hojarasca+detrito (15 especies), donde las especies con mayor abundancia fueron *Macrothemis pseudimitans* y *Phyllogomphoides apiculatus*, seguido de las muestras de rocas+hojarasca (12 especies) donde *E. elaps* y *Palaemnema domina* fueron las especies más abundantes, después las muestras de detrito+rocas y arena+limo (11 especies), de estas últimas las más abundantes fueron *Phyllogomphoides apiculatus*, *Macrothemis pseudimitans* y *Erpetogomphus elaps*.

Macrothemis pseudimitans fue la especie más frecuente y abundante en todos los tipos de muestras con 1308 ejemplares en el 36.92% de ellas; *Progomphus clendoni* también fue igual de frecuente a pesar de que su abundancia fue relativamente baja (202 ejemplares) (Cuadro 23).

Cuadro 22. Distribución de la abundancia y número de especies por tipo de muestra en la Estanzuela. Se considera que si el muestreo fue por estratos y dentro de éstos aleatorio, entonces la mayoría de las condiciones están representadas en las muestras. La clasificación de "tipo de muestra" se realizó con los datos de las etiquetas de campo. Las combinaciones son importantes porque permiten apreciar preferencias específicas por uno o una combinación de sustratos.

Tipo de muestra	Abundancia	%	# Especies
Algas fiamentosas+detrito	43	1.00	6
Algas filamentosas	40	0.93	8
Arena	29	0.67	8
Arena+limo	1109	25.75	11
Detrito	60	1.39	7
Detrito+rocas	142	3.30	11
Estancada	59	1.37	5
Grava	22	0.51	5
Gravilla+arena	4	0.09	2

Gravilla-arena+limo	1059	24.59	8
Hojarasca	29	0.67	3
Hojarasca+detrito	941	21.85	15
Hojarasca+detrito+rocas	37	0.86	8
Hojarasca+rocas	193	4.48	12
Limo-arena	109	2.53	10
Plantas+algas	83	1.93	5
Raíz	56	1.30	7
Raíz+hojarasca	256	5.95	3
Raíz+limo+arena	23	0.53	5
Rocas+detrito	12	0.28	2

Cuadro 23. Abundancia y frecuencia muestral de las especies de odonatos en la Estanzuela, Michoacán, México.

Especie	Abund	Frecuencia	%Frec
<i>Maps</i>	1308	24	36.92
<i>Erel</i>	1056	21	32.31
<i>Phsp</i>	676	13	20.00
<i>Brpr</i>	353	17	26.15
<i>Aroc</i>	225	21	32.31
<i>Prcl</i>	202	24	36.92
<i>Aroe</i>	189	20	30.77
<i>Pado</i>	147	19	29.23
<i>Heoc</i>	134	16	24.62
<i>Phpa</i>	105	8	12.31
<i>Brra</i>	104	1	1.54
<i>Main</i>	57	14	21.54
<i>Heam</i>	42	7	10.77
<i>Brnu</i>	40	12	18.46
<i>Pssu</i>	17	4	6.15
<i>Arca</i>	13	2	3.08
<i>Arul</i>	11	3	4.62
<i>Ers</i>	3	1	1.54
<i>Arsp</i>	2	2	3.08
<i>Erbo</i>	2	2	3.08
<i>Arpa</i>	2	1	1.54
<i>Argr</i>	2	1	1.54
<i>Arex</i>	1	1	1.54
<i>Artz</i>	1	1	1.54
<i>Ers</i>	1	1	1.54

7.3.3.4. Curvas de acumulación de especies

Modelos no paramétricos. Las curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores no paramétricos se muestran en la Figura 59. Los estimadores no paramétricos para datos de presencia-ausencia Chao2, Bootstrap y Jack2 indicaron 30.2, 28 y 35.8 respectivamente, los cuales dan 83.3%, 89.3% y 69.4% de eficiencia en el muestreo. Estos estimadores señalan que aún hay entre 3 y 11

especies más por registrarse. Por otro lado, los estimadores no paramétricos para datos de abundancia Chao 1 y ACE estimaron 31.5 y 32.9 especies respectivamente; estos dan 79.4% y 75.9% de eficiencia y estiman 7 o 8 especies más por registrarse. El límite superior del intervalo de confianza al 95% calculó 29.8 especies, lo cual da 83.81% de eficiencia y predice 5 especies más por registrarse.

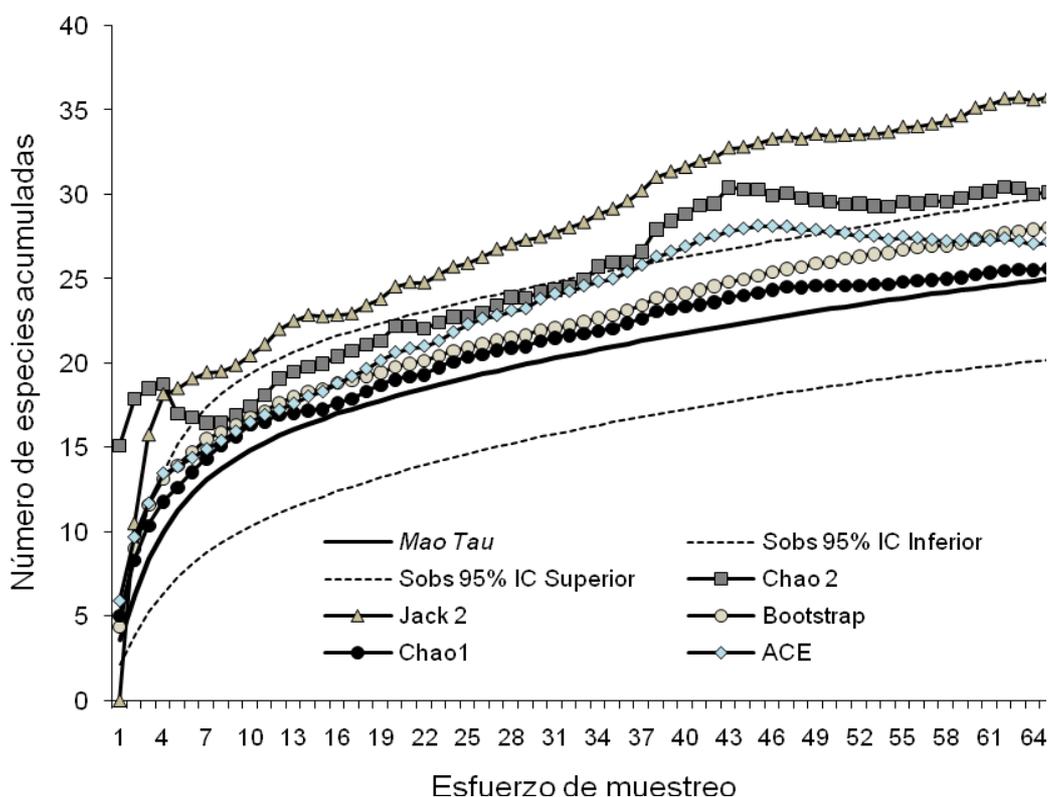


Figura 59. Curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores de riqueza no paramétricos para el ensamblaje de larvas de Odonata de la Estanzuela, Michoacán, México.

Modelos paramétricos. Las curvas de acumulación de especies generadas por las funciones de Clench y de von Bertalanffy se muestran en la Figura 60 y los parámetros de los mismos modelos explicados al pie de la figura. Entre estos modelos los datos se ajustaron mejor al de Clench con un 97.6% de la varianza explicada. Este modelo predijo 26.7 especies lo cual implica una eficiencia del muestreo de 93.7% y 2 especies más por registrarse.

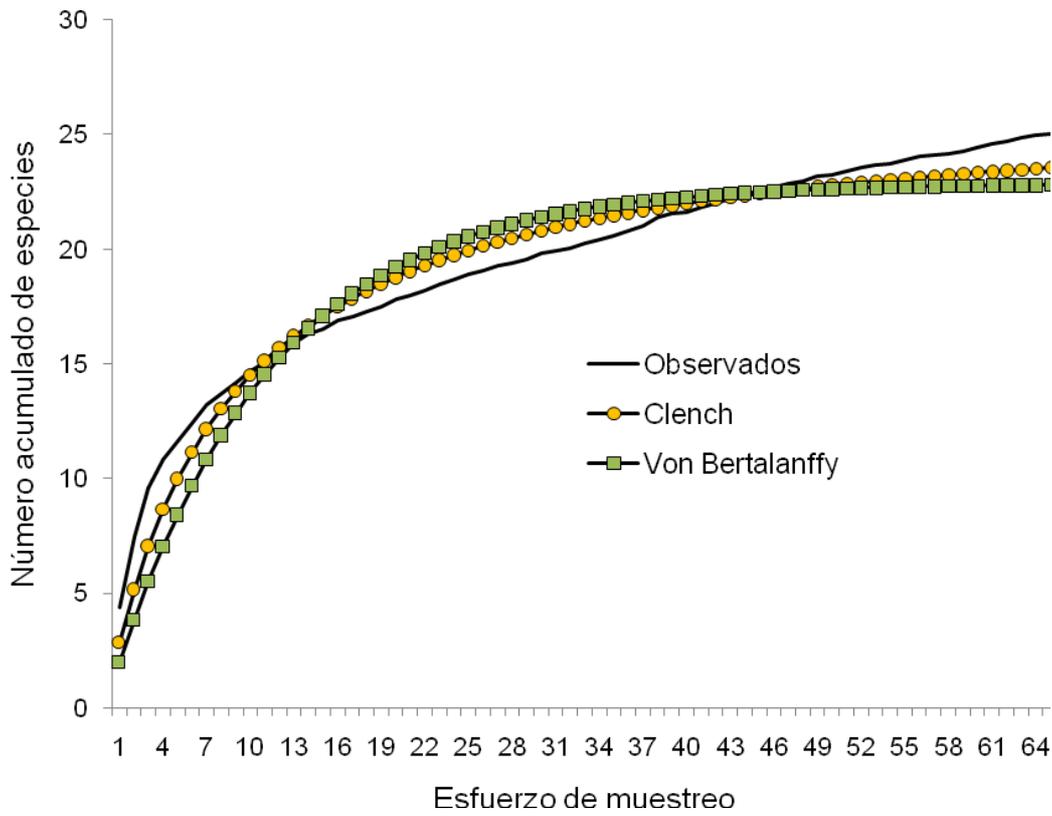


Figura 60. Curvas de acumulación de especies generadas por el Modelo de Clench ($a= 3.20$, $b= 0.12$, asíntota =26.67, $R=0.98$ y proporción de varianza explicada de 97.60%) y el Modelo de von Bertalanffy ($a=2.10$, $b=0.09$, asíntota = 23.33, $R=0.94$ y proporción de varianza explicada de 87.42%) para el ensamblaje de larvas de Odonata de la Estanzuela, Michoacán, México.

7.3.3.5. Análisis de correspondencias

Asociación entre especies y estratos. En el AC se generaron tres dimensiones (tabla de 24 especies x 4 estratos, Inercia total= 0.31, $Ch^2_{69}= 55.51$, $p=0.88$). Se generaron 3 dimensiones, de las cuales las dos primeras resultaron significativas y explicaron el 92.72% de la variación de los datos. La dimensión 1 separó bien a los rápidos (izquierda en la Figura 61) donde las especies *Argia oenea*, *Palaemnema domina* y *Brechmorhoga praecox* parecen asociarse bien con este estrato. Por su parte, *Pseudoleon superbus* parece asociarse bien con las zonas de remanso y *Macrothemis inequiunguis* con las orillas.

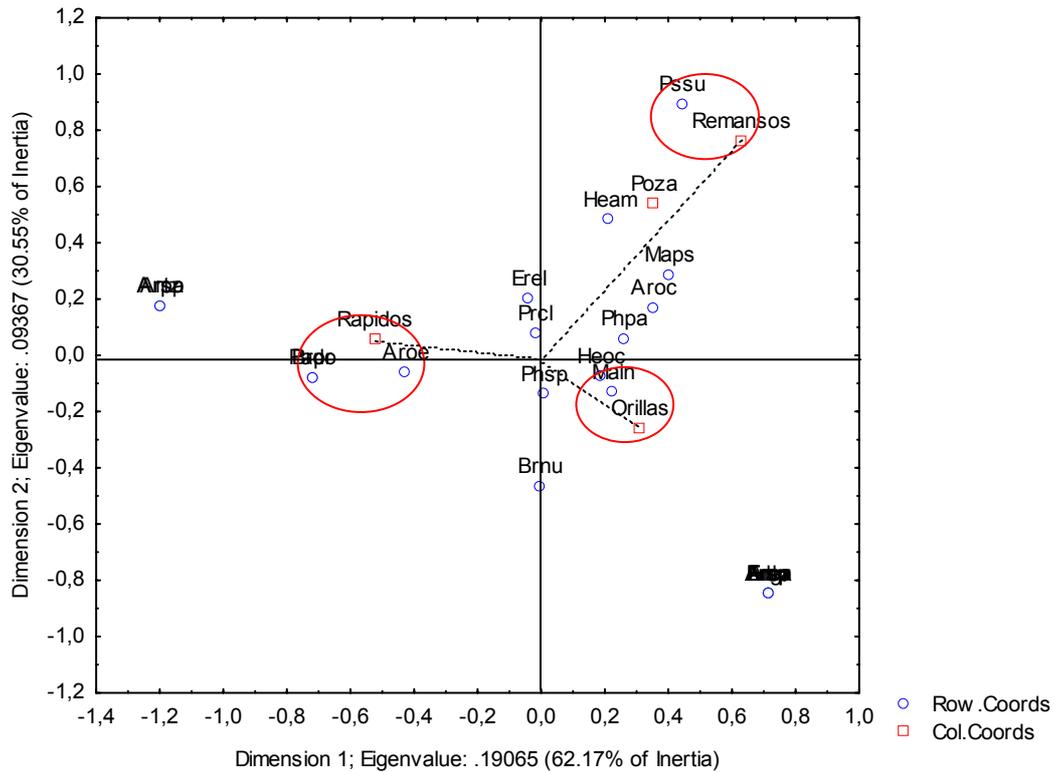


Figura 61. Análisis de correspondencias para las especies de Odonata de la Estanzuela con relación a los estratos. Sólo se incluyen aquellas especies con frecuencias altas.

Asociación entre especies y estaciones. En el AC se generaron tres dimensiones (tabla de 25 especies x 4 estaciones, Inercia total= 0.36, $Ch^2_{72}=85.27$, $p= 0.13$), de las cuales las primeras dos explicaron 78.90% de la variación. La dimensión 1 separó bien otoño y verano (Figura 62) donde las especies *Hetaerina americana* y *Phyllogomphoides pacificus* parecen asociarse con la primera y *Argia carlcooki* con la segunda. La dimensión 2 separó bien verano y otoño de primavera e invierno (arriba y abajo), aunque no parece claro el conjunto de especies con afinidad por estas dos últimas estaciones.

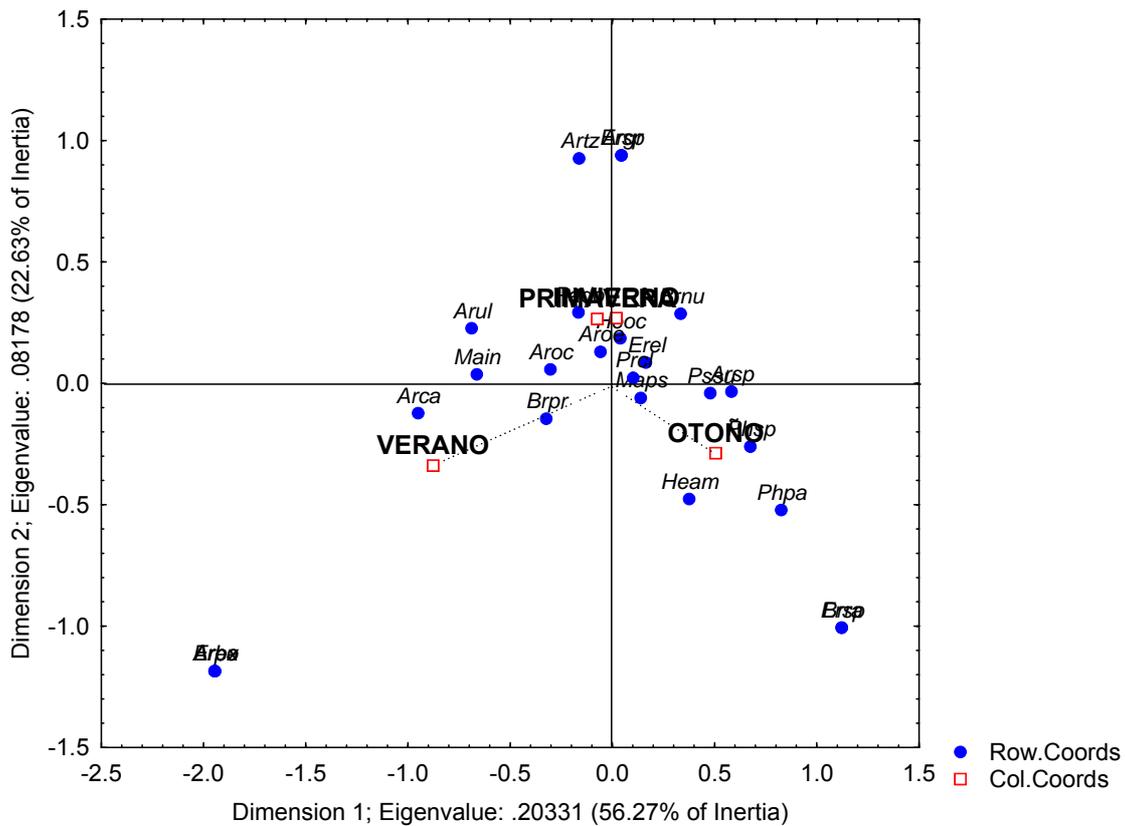


Figura 62. Análisis de correspondencias simple para las especies de odonatos de la Estanzuela en relación con las estaciones del año.

Asociación entre especies y tipos de muestras. En el AC se generaron nueve dimensiones (tabla de 10 especies x 10 tipos de muestras, Inercia total= 0.41, $Ch^2_{81}=49.28$, $p= 0.99$), de las cuales las dos primeras explicaron 56.63% de la variación de los datos. La dimensión 1 segregó a las muestras de arena, hojarasca+detrito, hojarasca+detrito+rocas, raíces y hojarasca+rocas siendo las especies *Macrothemis pseudimitans*, *Progomphus clendoni* y *Argia oculata* quienes mostraron afinidad por estos tipos de muestras (Figura 63).

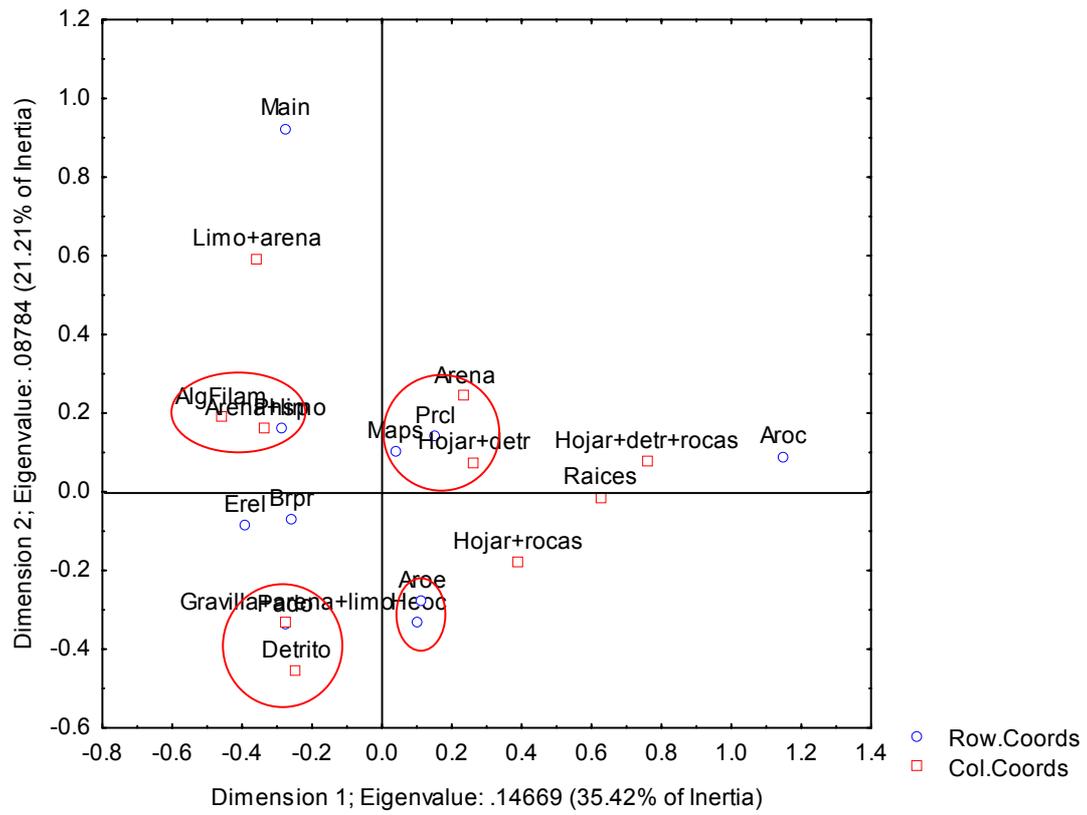


Figura 63. Análisis de correspondencias para las especies de Odonata de la Estanzuela en relación con las características de las muestras.

7.3.4. El Colorín

7.3.4.1. Riqueza y composición

En el Colorín (CL) se registraron en total 18 especies, pertenecientes a 9 géneros y cinco familias (Cuadro 24). La estructura de la dominancia numérica señaló a *Hetaerina capitalis* (67.02%) y *Progomphus zonatus* (10.24%) como las especies dominantes en este cuerpo de agua, que en su conjunto conformaron el 77.22% del total de la abundancia (Figura 64). Once especies (61%) conformaron la rareza.

Cuadro 24. Riqueza y composición del ensamblaje de larvas de Odonata en el Colorín, Michoacán, México. Se muestran las abundancias relativas de cada especie por estación y en total. P= Primavera, V= Verano, O= Otoño, I= Inverno.

	Clave	P	%	V	%	O	%	I	%	TOTAL	%
ZYGOPTERA											
Calopterygidae											
<i>Hetaerina capitalis</i>	Heca	253	86.9	22	55	173	54.8	56	53.3	504	67
<i>H. cruentata</i>	Hecr	-	-	-	-	-	-	1	0.95	1	0.13
<i>H. occisa</i>	Heoc	1	0.34	2	5	1	0.32	3	2.86	7	0.93
Coenagrionidae											
<i>Argia cuprea</i>	Arcu	-	-	1	2.5	-	-	-	-	1	0.13
<i>A. lacrimans</i>	Arla	1	0.34	-	-	-	-	-	-	1	0.13
<i>Argia ulmeca</i>	Arul	-	-	1	2.5	-	-	1	0.95	2	0.27
<i>A. sp.</i>	Arsp	-	-	1	2.5	1	0.32	-	-	2	0.27
Platystictidae											
<i>Protoneura domina</i>	Prdo	-	-	1	2.5	-	-	-	-	1	0.13
Lestidae											
<i>Archilestes grandis</i>	Argr	5	1.72	-	-	-	-	4	3.81	9	1.2
ANISOPTERA											
Libellulidae											
<i>Brechmorhoga praecox</i>	Brpr	1	0.34	-	-	-	-	-	-	1	0.13
<i>B. rapax</i>	Brra	3	1.03	4	10	18	5.7	1	0.95	26	3.46
<i>B. sp.</i>	Brsp	-	-	-	-	2	0.63	-	-	2	0.27
<i>B. tepeaca</i>	Brte	5	1.72	-	-	45	14.2	5	4.76	55	7.31
<i>Macrothemis ultima</i>	Maul	7	2.41	8	20	10	3.16	14	13.3	39	5.19
<i>Paltothermis cyanosoma</i>	Pacy	-	-	-	-	1	0.32	-	-	1	0.13
Gomphidae											
<i>Erpetogomphus cophias</i>	Erco	3	1.03	-	-	15	4.75	-	-	18	2.39
<i>E. elaps</i>	Erel	1	0.34	-	-	4	1.27	-	-	5	0.66
<i>Progomphus zonatus</i>	Przo	11	3.78	-	-	46	14.6	20	19.1	77	10.2
TOTAL		291		40		316		105		752	100
%		38.7		5.32		42		14			

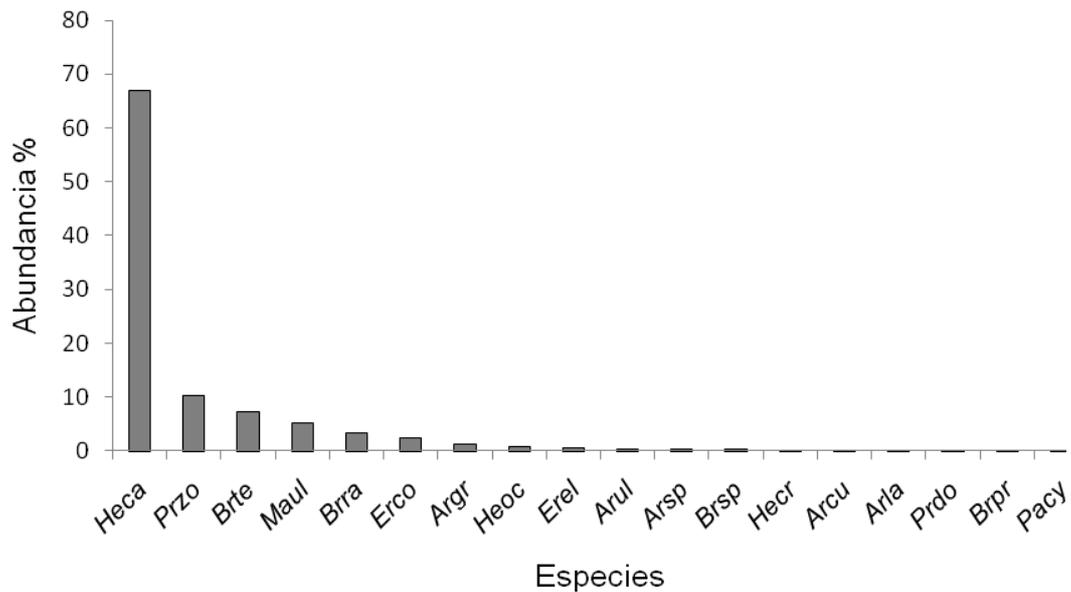


Figura 64. Dominancia numérica de las especies de Odonata del arroyo el Colorín, Michoacán, México. Clave de las especies en el Cuadro 24.

7.3.4.2. Dominancia numérica temporal

Durante la primavera se colectaron 291 larvas pertenecientes a 11 especies de seis géneros y cinco familias. Cuatro especies se registraron exclusivamente de un solo ejemplar (los cuales conformaron la rareza, 36%). La especie dominante en esta época fue *Hetaerina capitalis* (86.94%) (Figura 65). En el verano se colectaron solamente 40 larvas, pertenecientes a 8 especies de 5 géneros y 4 familias. Cuatro especies se registraron únicamente con un ejemplar, estas especies conformaron la rareza de esta estación (50%). Las especies dominantes en esta época fueron *H. capitalis* (55%), *Macrothemis ultima* (20%) y *Brechmorhoga rapax* (10%), que en conjunto conformaron el 85% de la abundancia de esta estación (Figura 66). En el otoño se colectó un total de 316 larvas, pertenecientes a 11 especies de siete géneros y cinco familias. Las especies dominantes fueron *H. capitalis* (54.75%), *Progomphus zonatus* (14.56%) y *Brechmorhoga tepeaca* (14.24%) (Figura 67), que en conjunto conformaron el 83.55% de la abundancia total de esta época. Cuatro especies conformaron la rareza (36%). Finalmente, durante el invierno se colectaron 105 larvas, de 9

especies, 6 géneros y seis familias. Las especies dominantes fueron, *Hetaerina capitalis* (53.33%), *P. zonatus* (19.05%) y *M. ultima* (13.33%) (Figura 68), que juntas conformaron el 85.71% de la abundancia total del invierno. La rareza estuvo conformada por 3 especies (33%).

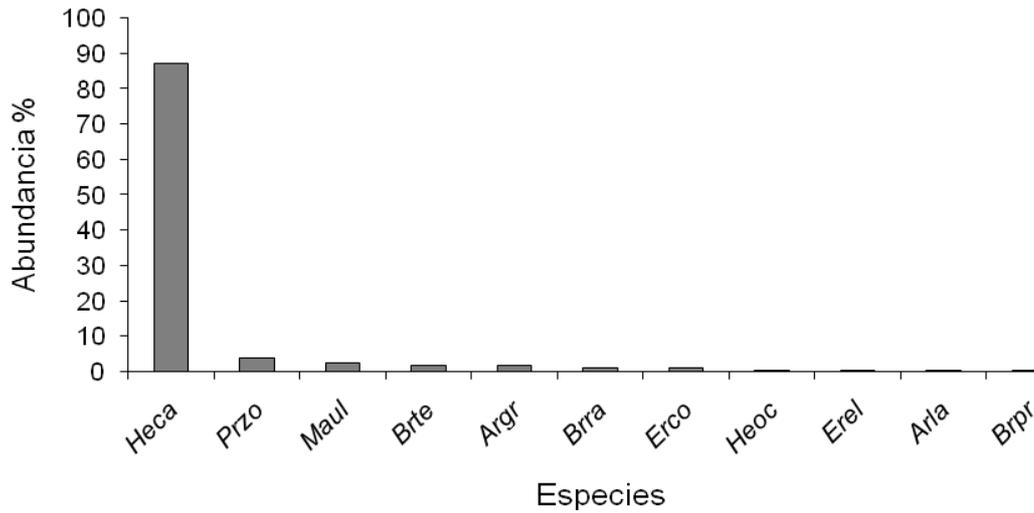


Figura 65. Dominancia numérica durante la primavera del ensamblaje de larvas de Odonata en el Colorín, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 24.

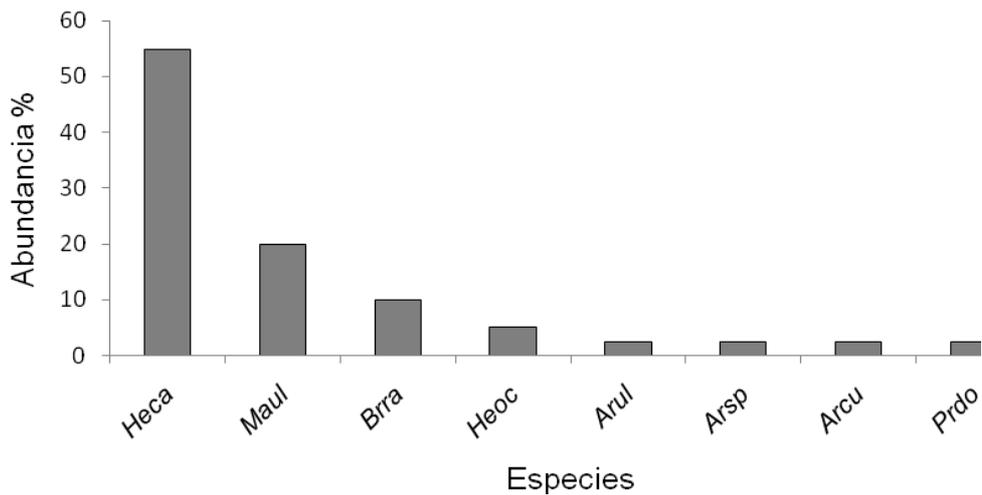


Figura 66. Dominancia numérica durante el verano del ensamblaje de larvas de Odonata en el Colorín, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 24.

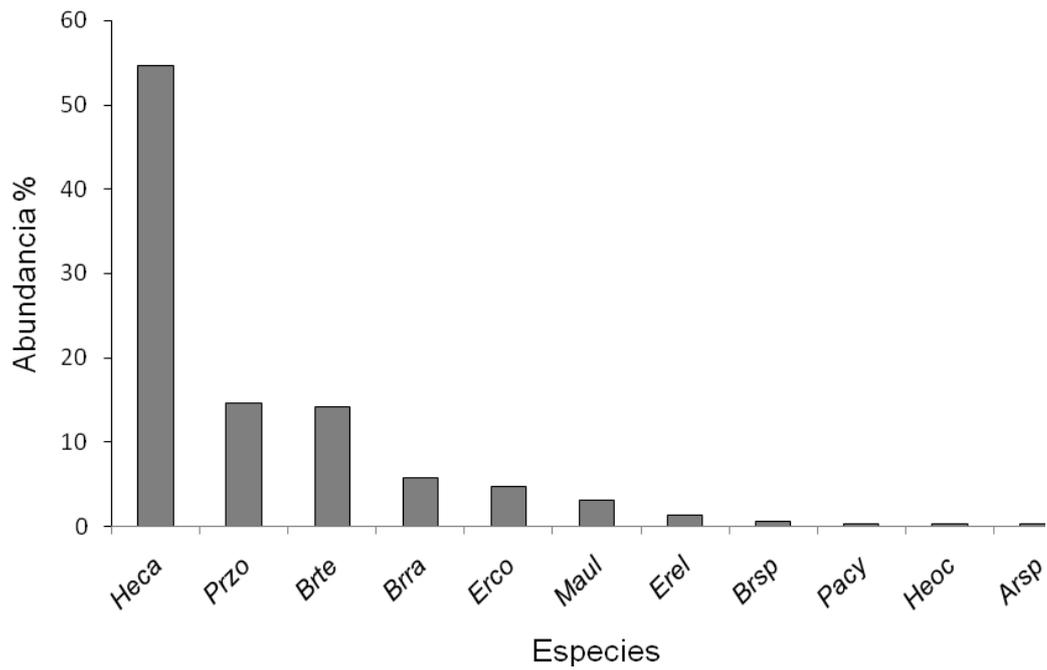


Figura 67. Dominancia numérica durante el otoño del ensamblaje de larvas de Odonata en el Colorín, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 24.

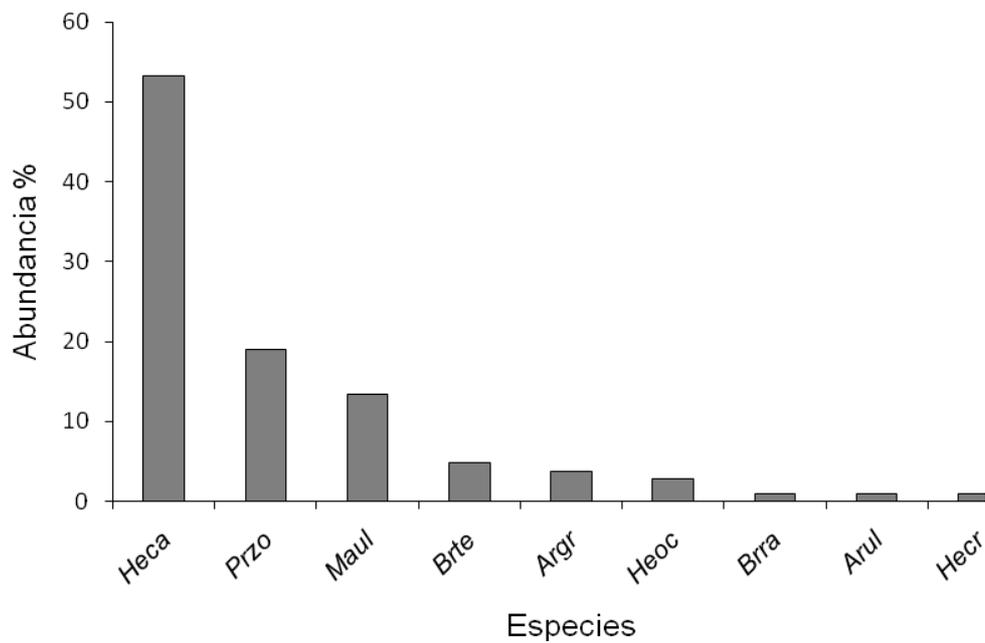


Figura 68. Dominancia numérica durante el invierno del ensamblaje de larvas de Odonata en el Colorín, Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 24.

7.3.4.3. Diversidad y abundancia

Estaciones. El número de especies fue mayor e igual en primavera y otoño (Cuadro 25 y Figura 69). La abundancia fue mayor en otoño y menor en verano. La dominancia fue mayor en primavera (0.76) debido a la gran abundancia de *Hetaerina capitalis* sobre el resto de las especies. Por la misma razón la equidad y la diversidad fueron menores en esta estación del año ($J= 0.27$ y $H'= 0.65$) a pesar de que se registraron 11 especies y 291 larvas.

Por otro lado, el ANOVA de una vía mostró efecto significativo de la estación sobre la abundancia transformada como $\log(x+1)$ ($F_{3,44} = 3.28$, $p=0.03$). Los contrastes de Bonferroni mostraron que la única diferencia existe entre otoño y verano. Los promedios para cada estación del año fueron: invierno= 13.7 (± 26.5) larvas/muestra, otoño= 21.1 (± 18.1) larvas/muestra, primavera= 20.8 (± 18.7) larvas/muestra y verano= 3.3 (± 20.2) larvas/muestra. No hubo diferencia entre los extremos (otoño y verano) debido a que ambos intervalos de confianza se sobreponen debido a que son muy amplios. Al aplicar un ANOVA no paramétrico o prueba de Kruskal-Wallis se obtuvieron los mismos resultados ($Ch^2 = 7.148$, $gl= 3$, $p= 0.067$).

Cuadro 25. Parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de Odonata por estación del año en el Colorín, Michoacán, México.

	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Total
Número de especies	11	8	11	9	18
Abundancia	291	40	316	105	752
Simpson (D)	0.76	0.36	0.35	0.34	0.47
Shannon-Weaver (H')	0.65	1.40	1.45	1.42	1.28
Simpson-Gini	24	64	65	66	53
Equidad e^H/S	0.17	0.51	0.39	0.46	0.20
Riqueza de Margalef	1.76	1.90	1.74	1.72	2.57
Equidad de Pielou (J)	0.27	0.67	0.60	0.65	0.44
Alfa de Fisher	2.26	3.01	2.21	2.36	3.32
Berger-Parker	0.87	0.55	0.55	0.53	0.67

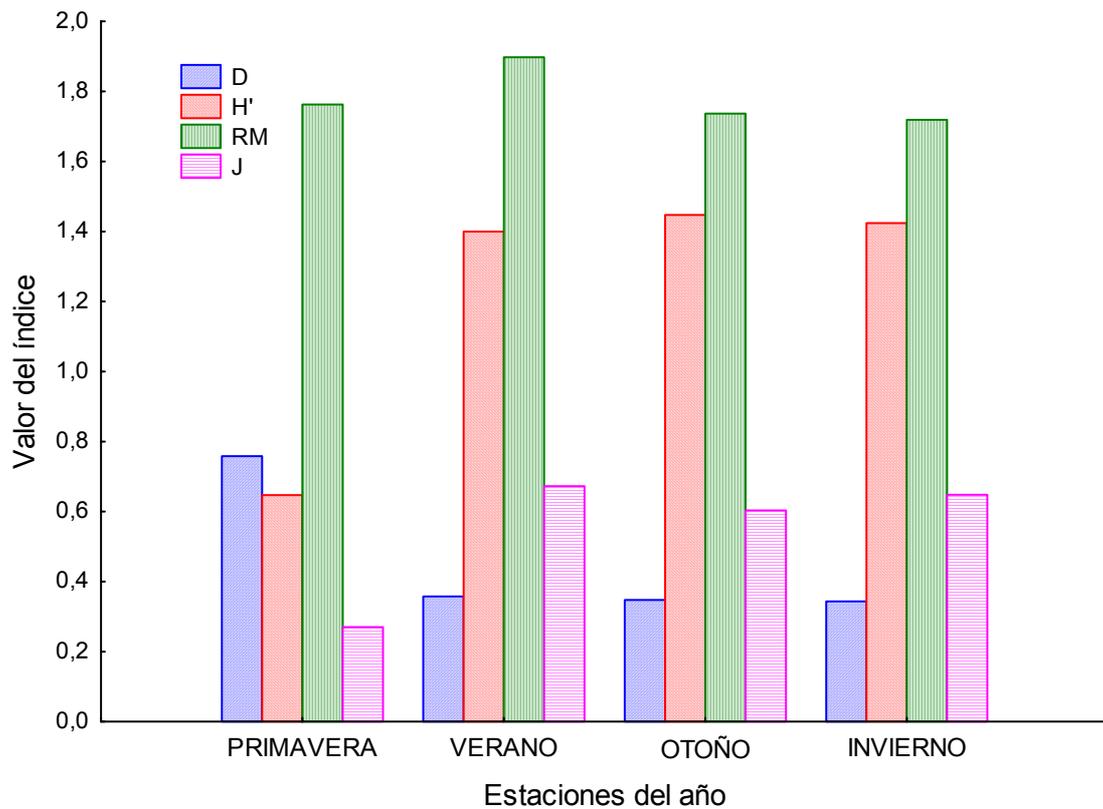


Figura 69. Variación de los parámetros ecológicos de los ensamblajes estacionales de larvas de Odonata en el Colorín, Michoacán, México. D= índice de Simpson, H'= índice de Shannon-Weaver, RM= Riqueza de Margalef y J= Equidad de Pielou.

Similitud. Otoño y primavera conformaron una entidad faunística discreta, mientras que verano e invierno conformaron otra (Figura 70). Otoño y primavera compartieron 6 especies y tuvieron en conjunto un total de 421 larvas, mientras que verano e invierno compartieron sólo 4 especies y en conjunto tuvieron 331 larvas.

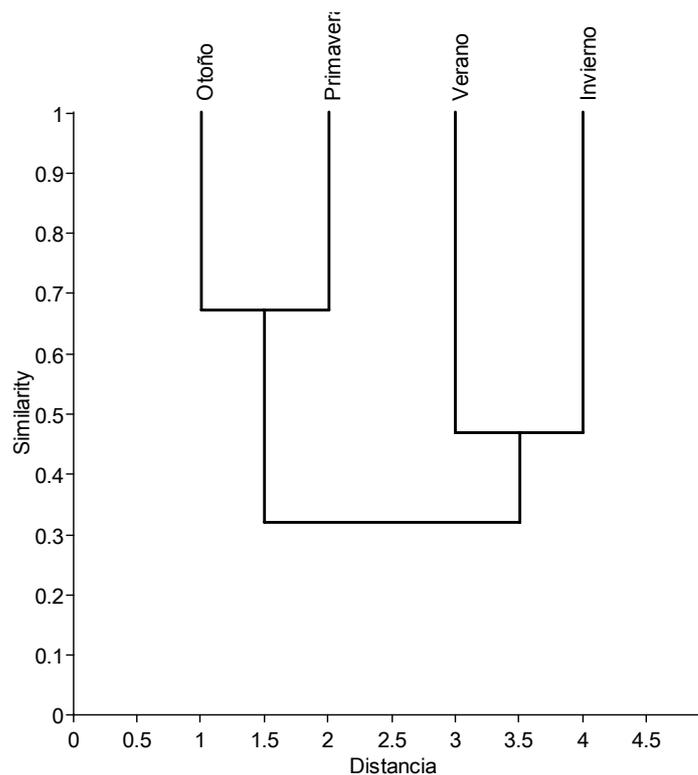


Figura 70. Dendrograma que muestra las relaciones faunísticas entre los ensamblajes estacionales de larvas de Odonata en el Colorín, Michoacán, México, generado a partir de una matriz de similitud de Bray-Curtis y utilizando como criterio de amalgamiento la unión de pares por promedio (UPGMA).

Estratos. El ANOVA de una vía no mostró diferencia significativa de la abundancia entre los estratos ($F_{2,32} = 0.215$, $p = 0.81$), lo cual implica que el promedio de larvas para cada estrato es estadísticamente igual. Los promedios de larvas fueron: orillas= 16.37 larvas/muestra, rápidos=24 larvas/muestra y remansos= 11.80 larvas/muestra. Al realizar un ANOVA no paramétrico o prueba de Kruskal-Wallis se obtuvieron los mismos resultados ($Ch^2 = 0.787$, $gl = 2$, $p = 0.671$).

El número de especies y la diversidad H' fueron mayores en las orillas, después en los rápidos y finalmente en los remansos (Cuadro 26). En cambio, la dominancia (D), siguió el patrón contrario. Por su parte, la alfa de Fisher ordenó la diversidad así: Orillas > Remansos > Rápidos. A pesar de estas incongruencias en el ordenamiento de la diversidad por los diferentes índices, los perfiles de

diversidad de Renyi (gráfico no incluido) ordenaron a la diversidad de la siguiente manera: Orillas > Rápidos > Remansos. De esta manera, es posible afirmar que la diversidad que soportan las orillas en este cuerpo de agua es mayor que en los otros estratos. La alteración principalmente de este estrato en este cuerpo de agua produciría consecuencias graves a la diversidad de los odonatos. Al parecer, entre las especies principalmente afectadas estaría *Erpetogomphus cophias* que se asocia bien con las orillas, *Brechmorhoga tepeaca* y *Hetaerina occisa* que se asocian bien con los rápidos.

Cuadro 26. Parámetros ecológicos de los ensamblajes por estratos de larvas de odonatos del arroyo el Colorín, Michoacán, México.

	Orillas	Rápidos	Remansos
Número de especies	12	9	7
Abundancia	262	336	59
Simpson (D)	0.52	0.55	0.72
Shannon-Weaver (H')	1.14	0.99	0.67
Simpson-Gini	0.48	0.45	0.28
Evenness e ^{H/S}	0.26	0.30	0.28
Riqueza de Margalef	1.98	1.38	1.47
Equidad (J)	0.46	0.45	0.34
Alfa de Fisher	2.60	1.70	2.07
Berger-Parker	0.71	0.73	0.85

Tipos de muestras. El número de especies en cada tipo de muestra fue relativamente bajo, sin embargo, aquellas muestras de detrito contuvieron el mayor número de taxa, seguidas de aquellas de arena+limo, limo y limo+ arena+ raíces (Cuadro 27).

Cuadro 27. Distribución de la abundancia y número de especies entre los tipos de muestras del arroyo el Colorín, Michoacán, México.

Tipo de muestra	Abundancia	%	# especies
Arena	12	1.87	3
Arena+detrito	2	0.31	1
Arena+limo	51	7.93	7
Arena+rocas	2	0.31	2
Arroyo lateral	12	1.87	3
Detrito	230	35.77	9
Detrito+arena	2	0.31	2
Detrito+limo	9	1.40	5
Hojarasca	14	2.18	5
hojarasca+arena+rocas	34	5.29	3

Hojarasca+limo	30	4.67	3
Hojarasca+rocas	15	2.33	4
Limo	24	3.73	6
Limo+arena+raiz	151	23.48	6
Limo+arena+rocas	3	0.47	2
Limo+Detrito+arena	9	1.40	3
Limo+hojarasca+arena	3	0.47	2
Raíz+arena	9	1.40	3
Raiz+rocas	9	1.40	1
Rocas+arena+detrito	6	0.93	2
Tronco lavado/hoj+rocas	16	2.49	3

7.3.4.4. Curvas de acumulación de especies

Estimadores no paramétricos. Las curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores no paramétricos se presentan en la Figura 71. De acuerdo con los estimadores no paramétricos para datos de presencia-ausencia Mao Tau, Chao2, Jack2 y Bootstrap, el número teórico esperado de especies fue de 18, 23.1, 28.8, y 20.9 respectivamente. Lo que a su vez significa una eficiencia en el muestreo de 100%, 77.8%, 62.6%, 85.9%, respectivamente. Estos estimadores predicen entre 0 y 11 especies más por registrarse. El límite superior del intervalo de clase del Mao Tau predice 22.6 especies más, una eficiencia de 79.6% y 5 especies más. Por otro lado, los estimadores de riqueza no paramétricos para datos de abundancia Chao1 y ACE predijeron 21.8 y 27.6 especies respectivamente, lo cual da 82.8% y 65.2% como eficiencia del muestreo. Estos estimadores predicen entre 4 y 19 especies más por registrarse.

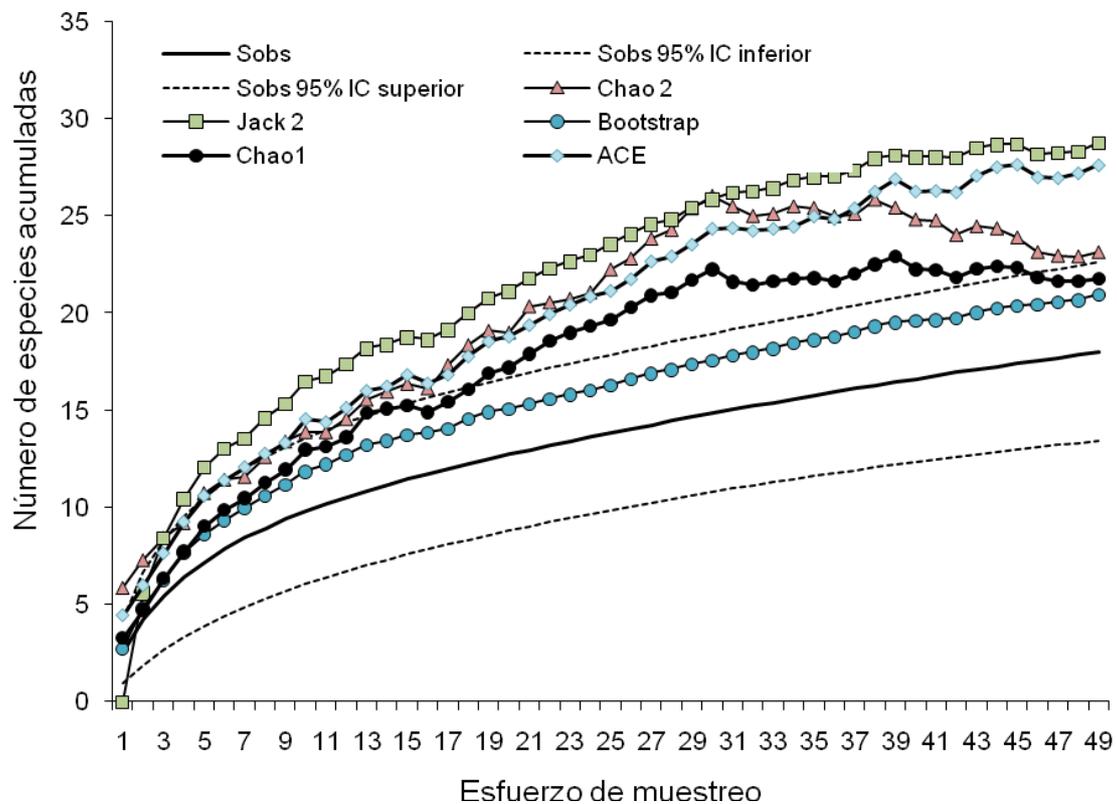


Figura 71. Curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores de riqueza no paramétricos para el ensamblaje de larvas de Odonata en el Colorín, Michoacán, México.

Estimadores paramétricos. Las curvas de acumulación de especies generadas por las funciones de Clench y de von Bertalanffy se presentan en la Figura 72. Por su parte los estimadores paramétricos de Clench y de von Bertalanffy estimaron 21.4 y 17.2 especies. De acuerdo con estas estimaciones las eficiencias del muestreo serían 84.1% y 104.9% respectivamente. El primer modelo predice entre 3 y 4 especies por registrarse, mientras que el segundo indica que el listado está completo. A juzgar por el porcentaje de varianza explicado, los datos se ajustaron mejor al modelo de Clench, por lo que se considera esta estimación de la riqueza como la más fiable.

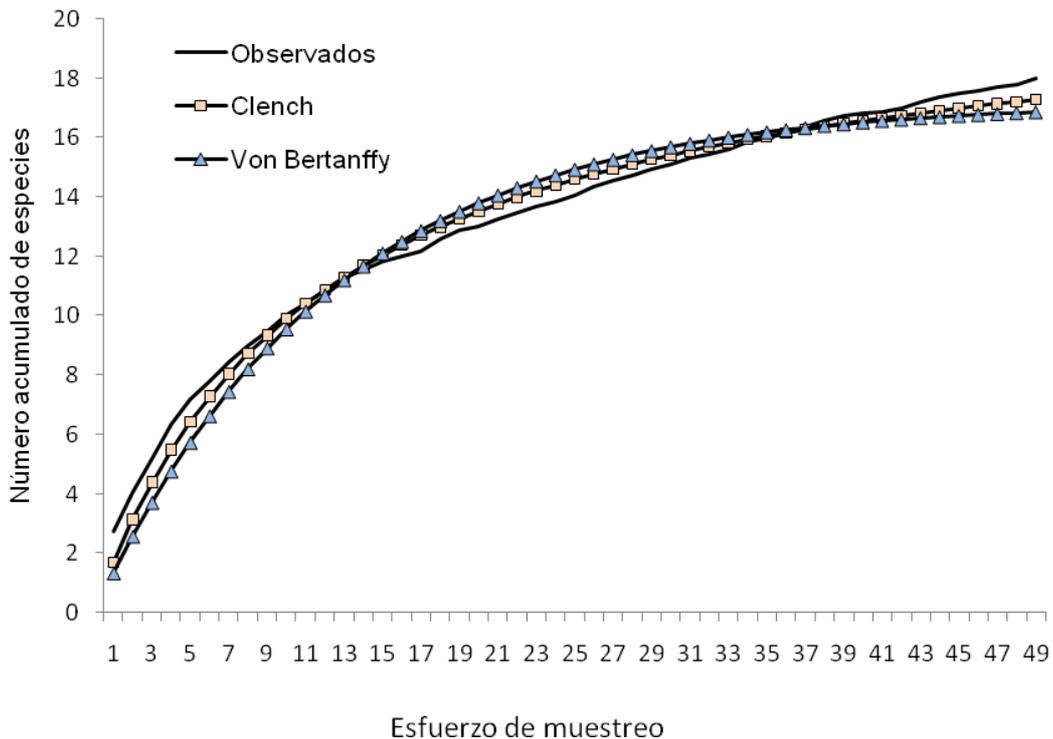


Figura 72. Estimadores paramétricos de riqueza para el ensamblaje de larvas de odonata del Colorín. Modelo de Clench: $a= 1.84$, $b= 0.086$, asíntota=21.40 con $R= 0.98$ y porcentaje de varianza explicada = 98.62%. Modelo de von Bertalanffy: $a= 1.39$, $b= 0.081$, asíntota= 17.16 con $R= 0.96$ y porcentaje de varianza explicada = 96.06%.

7.3.4.5. Análisis de Correspondencias

Asociación entre especies y estratos. En el AC se generaron cuatro dimensiones (tabla de 9 especies x 3 estratos, Inercia total= 0.28, $Chi^2_{16}=21.64$, $p=0.15$), de las cuales las dos primeras explicaron el 100% de la variación de los datos. La dimensión 1 explicó el 74.11% de la variación de los datos separando bien los rápidos de las orillas y remansos (Figura 73). Parece evidente que *Brechmorhoga tepeaca* se asocia bien con los rápidos, mientras que *Erpetogophus copias* con las orillas. Por otro lado, la asociación entre *Progomphus zonatus* y *Brechmorhoga rapax* tal vez se debe a requerimientos ecológicos similares. Las especies que no se asociaron claramente con algún estrato fue porque su frecuencia resultó similar en todos ellos, lo cual implica que están bien representadas en los tres estratos.

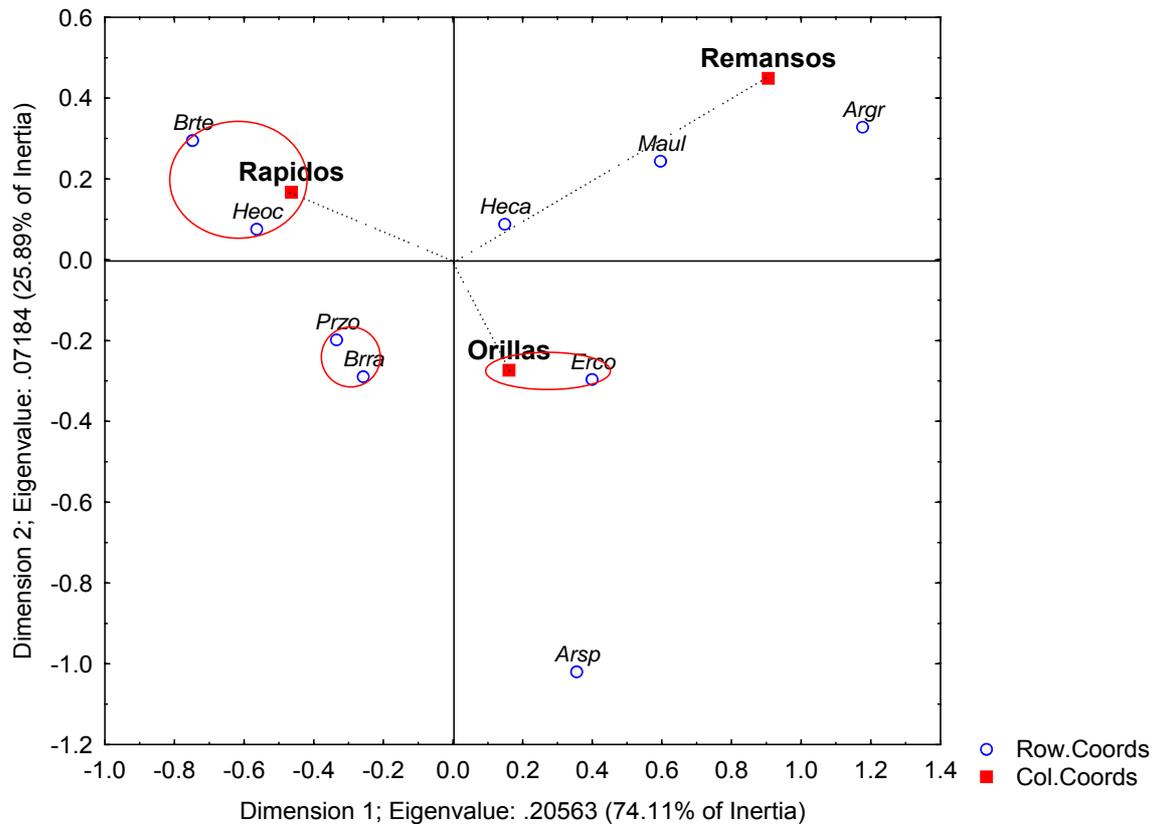


Figura 73. Diagrama que muestra las asociaciones de las especies de Odonata y los estratos muestreados en el Colorín. Sólo se han incluido en el análisis aquellas especies con frecuencias mayores a dos.

Asociación entre especies y estaciones. En el AC se generaron cuatro dimensiones (tabla de 18 especies x 4 estaciones, Inercia total= 0.42, $Ch^2_{51} = 58.75$, $p = 0.21$), de las cuales las dos primeras resultaron significativas y explicaron el 76.9% de la variación de los datos. Algunas especies, como *Archilestes grandis*, *Argia lacrimans* y *Brechmorhoga rapax* parecen asociarse bien con la primavera (Figura 74), *Progomphus zonatus* y *Brechmorhoga tepeaca* con el otoño, mientras que *Heterina occisa* y *Macrothemis ultima* con el invierno. Así, se aprecia una distribución diferencial de las especies entre las estaciones del año. Este es tal vez el arroyo que marca más la estacionalidad de algunas especies. Las especies como *Hetaerina capitalis*, *Erpetogomphus elaps* y *E. cophias* no se asocian a ninguna estación debido a que su frecuencia tiende a ser similar entre las estaciones. Finalmente, *Brechmorhoga rapax*, *Brechmorhoga* sp., y *Paltothemis cyanosoma* presentaron también una asociación interespecífica debida a la similitud de requerimientos de hábitat.

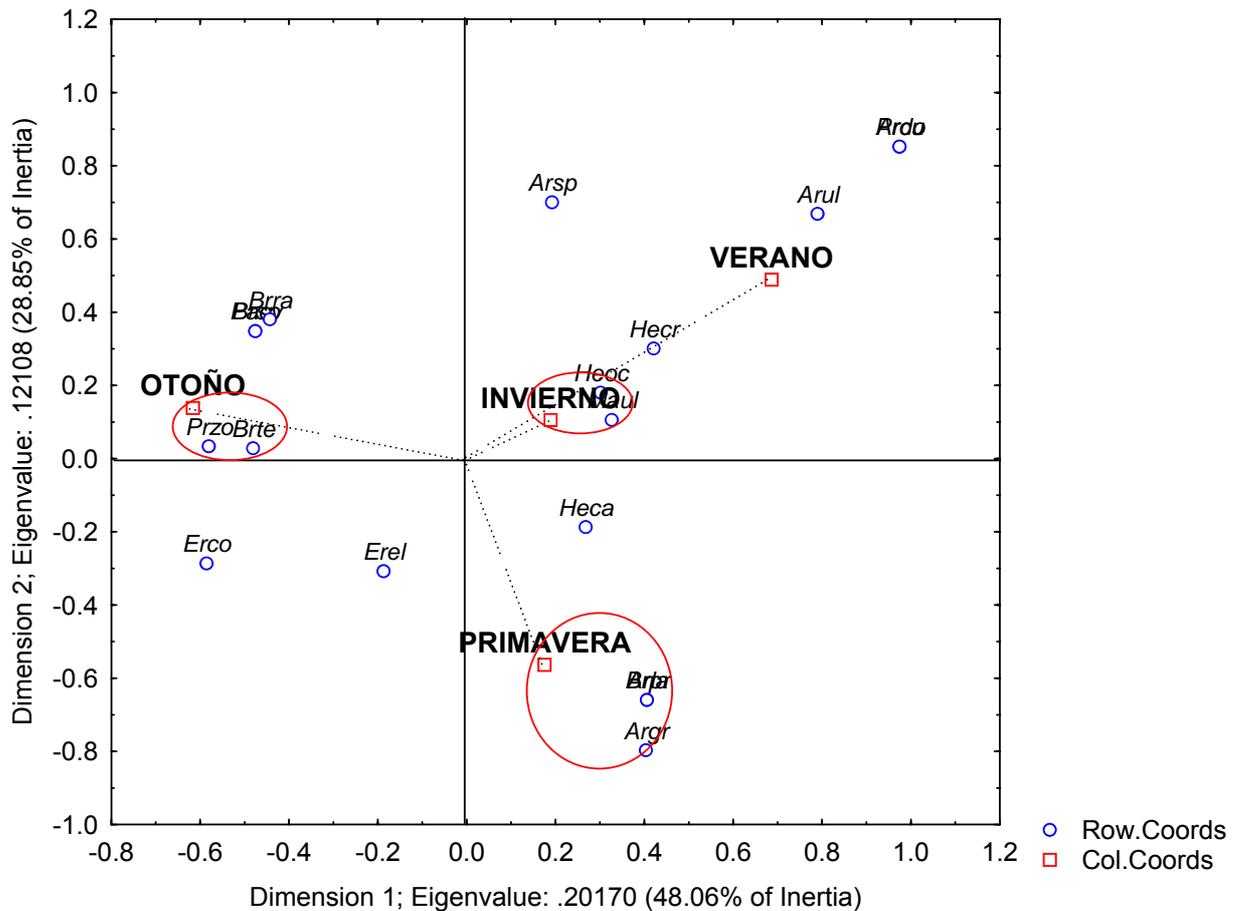


Figura 74. Diagrama que muestra las asociaciones de las especies de Odonata y las estaciones del año en el Colorín, Michoacán, México.

Asociación entre especies y tipos de muestras. El AC no mostró asociación significativa entre especies y tipos de muestras (Inercia total= 1.06, $Ch^2_{112}=84.43$, $p=0.97$). Se generaron 7 dimensiones (tabla de 17 especies x 8 tipos de muestras), las primeras dos resultaron significativas y explicaron el 49.49% de la variación de los datos. La dimensión 1, que explicó el 25.96%, separó las muestras de hojarasca, arena, limo+arena+rocas, detrito+lomo, limo+arena+raíz (derecha de la Figura 75) donde las especies *Macrothemis ultima*, *Erpetogomphus copias* y *Progomphus zonatus* parecen asociarse.

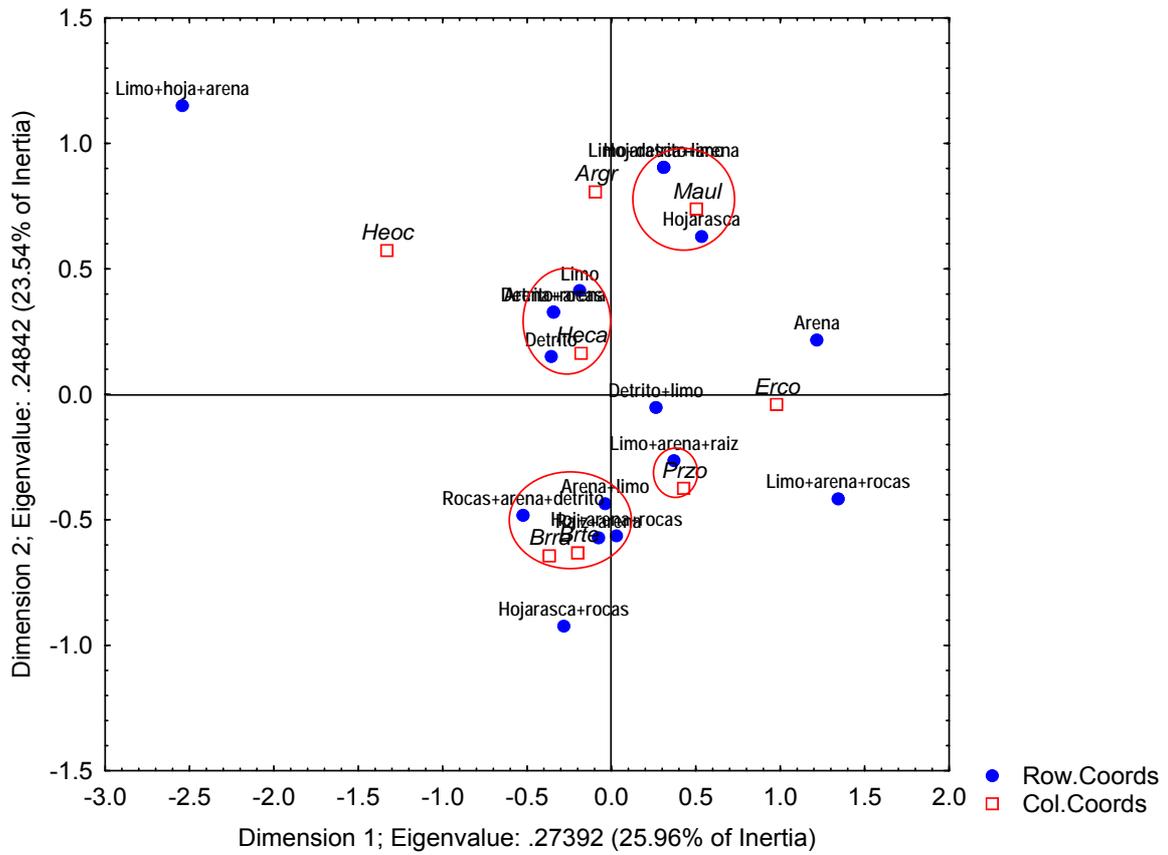


Figura 75. Diagrama que muestra las asociaciones de las especies de Odonata con los tipos de muestras en el Colorín, Michoacán, Mexico.

7.3.5. El Ticuiz

7.3.5.1. Riqueza y composición

En el Ticuiz (TZ) se registraron en total 35 especies pertenecientes a 22 géneros y siete familias (Cuadro 28). La estructura de la dominancia señaló a *Argia pulla* (56.3%) y a *Telebasis salva* (23.8%) como las especies dominantes en este cuerpo de agua que, conjuntamente conformaron el 80.1% del total de la abundancia (Figura 76). La rareza estuvo integrada por 28 especies (80%).

Cuadro 28. Riqueza y composición de los ensamblajes estacionales de larvas de Odonata en el Ticuiz, Michoacán, México. Se muestran las abundancias relativas de cada especie por estación y en total. P= Primavera, V= Verano, O= Otoño e I= Invierno.

Estación/Taxa	Clave	P	%	V	%	O	%	I	%	TOTAL	%
ZYGOPTERA											
Calopterygidae											
<i>Hetaerina americana</i>	Heam	1	0.12	-	-	1	0.14	-	-	2	0.09
<i>H. occisa</i>	Heoc	1	0.12	-	-	-	-	-	-	1	0.05
<i>H. titia</i>	Heti	6	0.75	-	-	-	-	-	-	6	0.28
Coenagrionidae											
<i>Argia carlcooki</i>	Arca	-	-	-	-	1	0.14	-	-	1	0.05
<i>A. oenea</i>	Aroe	2	0.25	-	-	0	-	-	-	2	0.09
<i>A. pulla</i>	Arpu	540	67.16	268	88.16	164	23.26	220	72.61	1192	56.33
<i>A. tezpi</i>	Arte	1	0.12	-	-	-	-	-	-	1	0.05
<i>Enallagma novaehispaniae</i>	Enno	21	2.61	1	0.33	49	6.95	-	-	71	3.36
<i>E. semicirculare</i>	Ense	-	-	-	-	15	2.13	-	-	15	0.71
<i>Telebasis salva</i>	Tesa	179	22.26	12	3.95	242	34.33	70	23.1	503	23.77
<i>Telebasis grifini</i>	Tegr	2	0.25	-	-	48	6.81	-	-	50	2.36
Protoneuriidae											
<i>Neoneura amelia</i>	Neam	1	0.12	-	-	-	-	1	0.33	2	0.09
<i>Protoneura cara</i>	Prca	1	0.12	1	0.33	-	-	-	-	2	0.09
ANISOPTERA											
Gomphidae											
<i>Aphylla protracta</i>	Appr	1	0.12	1	0.33	13	1.84	-	-	15	0.71
<i>Erpetogomphus elaps</i>	Erel	1	0.12	0	-	0	-	-	-	1	0.05
<i>Phyllogomphoides pacificus</i>	Phpa	1	0.12	1	0.33	1	0.14	-	-	3	0.14
<i>Progomphus clendoni</i>	Prcl	10	1.24	-	-	-	-	-	-	10	0.47
Aeshnidae											
<i>Coryphaeshna adnexa</i>	Coad	-	-	1	0.33	11	1.56	1	0.33	13	0.61
<i>C. apeora</i>	Coap	-	-	-	-	2	-	-	-	2	0.25
<i>C. viriditas</i>	Covi	-	-	0	-	1	0.14	-	-	1	0.05
<i>Remartinia luteipennis</i>	Relu	1	0.12	2	0.66	12	1.70	-	-	15	0.66
Libellulidae											
<i>Erythemis plebeja</i>	Erpl	2	0.25	-	-	55	7.8	-	-	57	2.69
<i>Dythemis nigrescens</i>	Dyni	1	0.12	0	-	9	1.28	-	-	10	0.47
<i>D. sterilis</i>	Dyst	1	0.12	0	-	6	0.85	-	-	7	0.33
<i>Erythemis simplicicollis</i>	Ersi	1	0.12	-	-	-	-	-	-	1	0.05
<i>Erythemis sp.</i>	Ersp	-	-	4	1.32	-	-	-	-	4	0.19
<i>Erythrodiplax fervida</i>	Erfe	-	-	0	-	1	0.14	-	-	1	0.05

<i>Erythrodiplax</i> sp.	<i>Erth</i>	3	0.37	1	0.33	4	0.57	-	-	8	0.38
<i>Miathyria marcella</i>	<i>Mima</i>	4	0.5	1	0.33	1	0.14	-	-	6	0.28
<i>Micrathyria aequalis</i>	<i>Miae</i>	21	2.61	1	0.33	6	0.85	6	1.98	34	1.61
<i>M. didyma</i>	<i>Midy</i>	1	0.12	-	-	-	-	-	-	1	0.05
<i>Orthemis ferruginea</i>	<i>Orfe</i>	1	0.12	-	-	19	2.7	1	0.33	21	0.99
<i>Perithemis domitia</i>	<i>Pedm</i>	-	-	10	3.29	40	5.67	4	1.32	54	2.55
<i>Pseudoleon superbus</i>	<i>Pssu</i>	-	-	-	-	5	0.71	-	-	5	0.24
<i>Tauriphila australis</i>	<i>Taa</i>	-	-	-	-	1	0.14	-	-	1	0.05
TOTAL		804	100	304	100	705	100	303	100	2116	100
%			38		14.37		33.32		14.32		

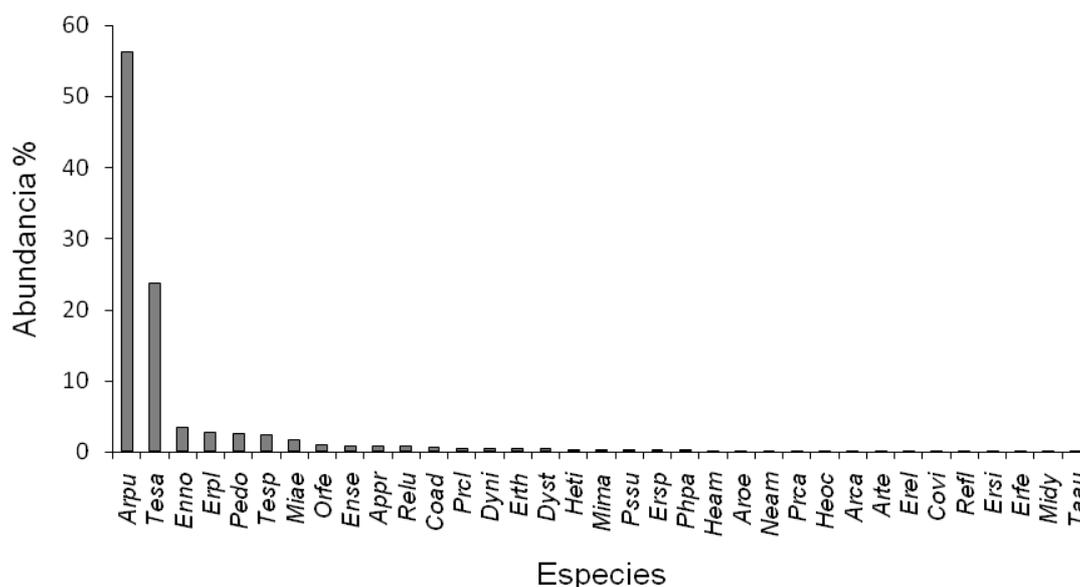


Figura 76. Dominancia numérica de las especies de Odonata en el Ticuiz, Michoacán, México. Clave de las especies en el Cuadro 28.

7.3.5.2. Dominancia numérica temporal

Durante la primavera se colectaron 804 larvas pertenecientes a 25 especies de 17 géneros y cinco familias. Las especies dominantes durante esta estación fueron *Argia pulla* (67.2%) y *Telebasis salva* (22.3%) (Figura 77), juntas conformaron el 89.4% de la abundancia. Catorce especies se registraron exclusivamente de un solo ejemplar de esta estación. La rareza estuvo conformada por 20 especies (80%). En el verano se colectaron 304 larvas pertenecientes a 13 especies de 13 géneros y 5 familias. Ocho especies se

registraron únicamente de un ejemplar. La especie dominante en esta época fue *Argia pulla* (88.2%) (Figura 78). Nueve especies conformaron la rareza de esta estación (69%). En el otoño se colectaron 705 larvas pertenecientes a 24 especies de 17 géneros y cinco familias. Las especies dominantes fueron *Telebasis salva* (34.3%) y *Argia pulla* (23.3%) (Figura 79), que juntas conformaron el 57.6% de la abundancia total de esta época. Once especies conformaron la rareza (46%). Finalmente, durante el invierno se colectaron 303 larvas de 7 especies, 7 géneros y cuatro familias. Las especies dominantes fueron, *Argia pulla* (72.6%) y *Telebasis salva* (23.1%) (Figura 80), juntas conformaron el 95.7% de la abundancia total del invierno. La rareza estuvo conformada por 3 especies (43%).

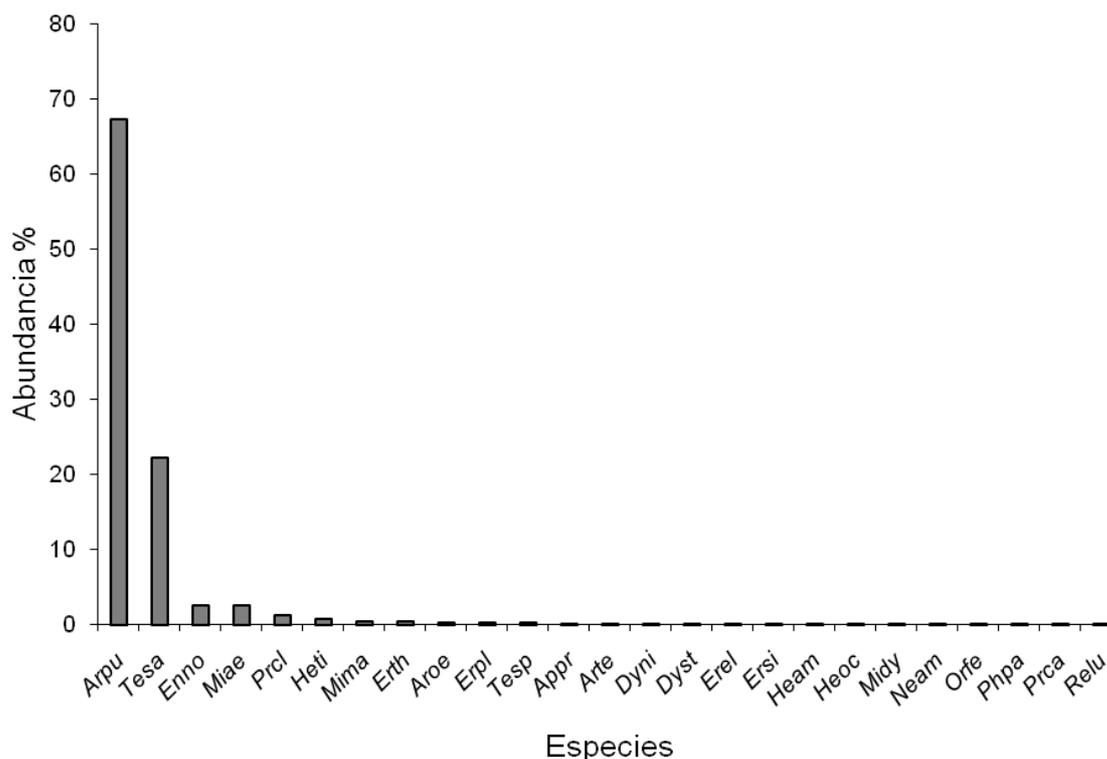


Figura 77. Dominancia numérica de las especies de larvas de Odonata durante la primavera en el Ticuiz Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 28.

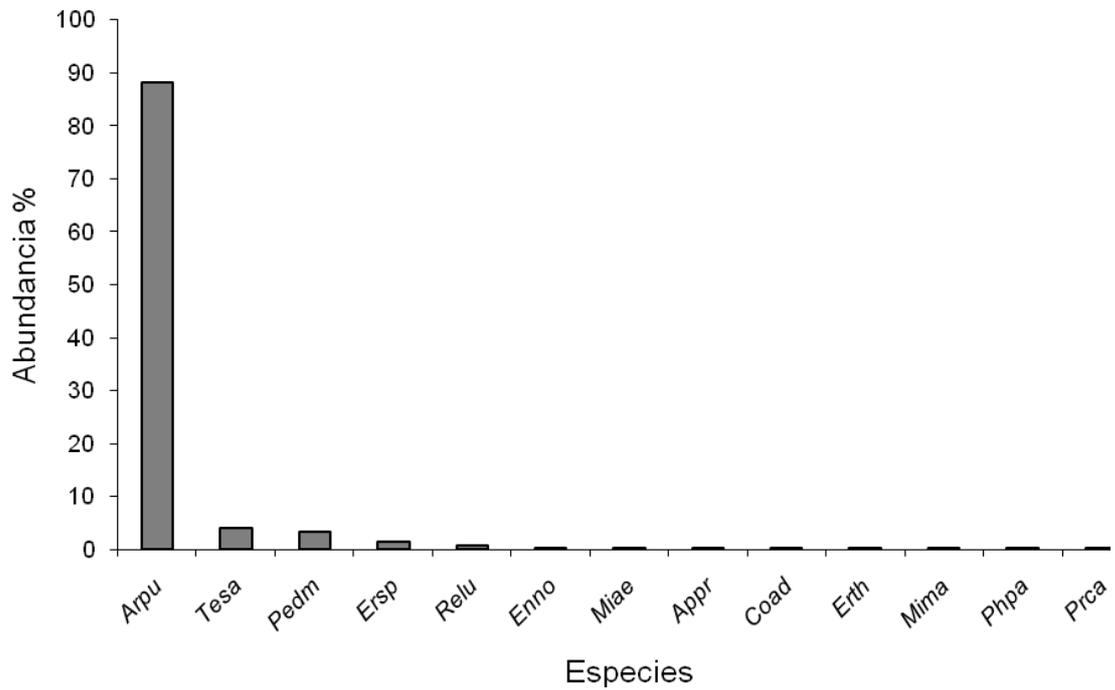


Figura 78. Dominancia numérica de las especies de larvas de Odonata durante el verano en el Ticuiz Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 28.

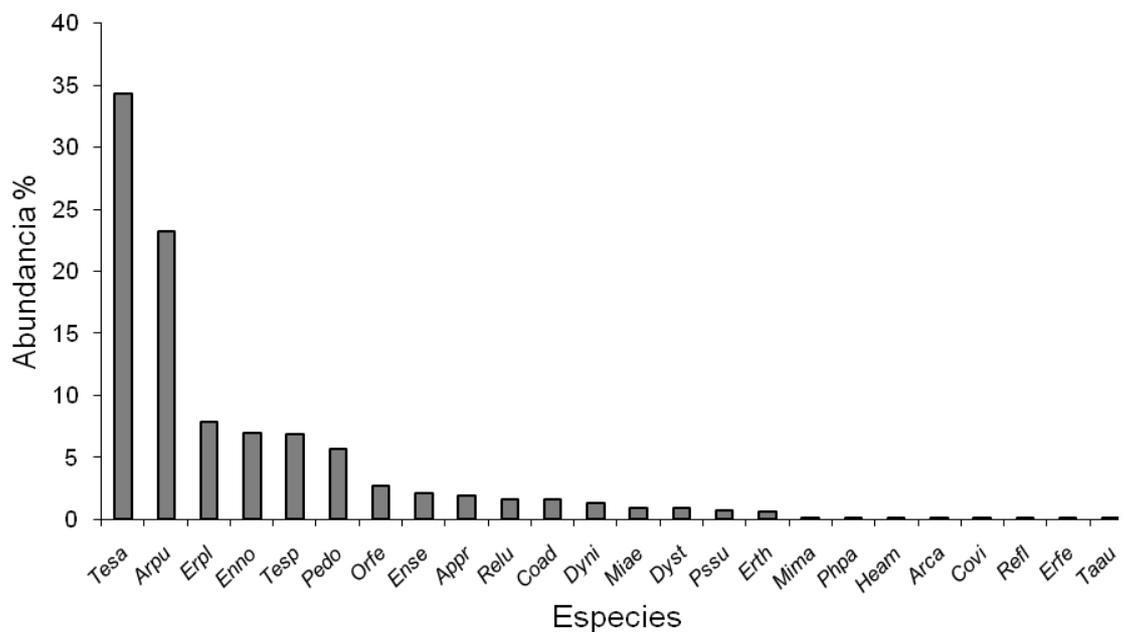


Figura 79. Dominancia numérica de las especies de larvas de Odonata durante el otoño en el Ticuiz Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 28.

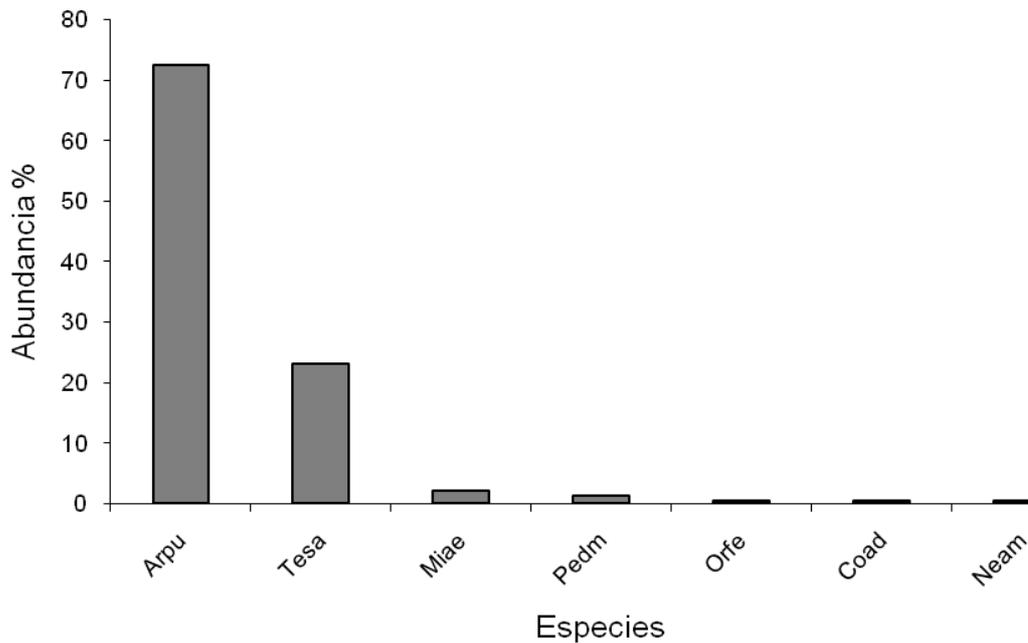


Figura 80. Dominancia numérica de las especies de larvas de Odonata durante el invierno en el Ticuiz Michoacán, México. Clave de las especies en Cuadro 28.

7.3.5.3. Diversidad y abundancia

Estaciones. Los parámetros ecológicos de los ensamblajes estacionales de larvas están en el Cuadro 29. La dominancia fue mayor en verano (0.78) debido a la gran abundancia de *Argia pulla* sobre el resto de las especies (Figura 81). Por la misma razón la equidad y la diversidad fueron menores en esta estación del año ($J= 0.23$ y $H'= 0.59$).

Cuadro 29. Parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de Odonata por estación del año en el Ticuiz, Michoacán, México.

	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Total
Número de especies	25	13	24	7	35
Abundancia	804	304	705	303	2116
Dominancia D	0.50	0.78	0.19	0.58	0.38
Shannon-Weaver H'	1.09	0.59	2.10	0.76	1.53
Simpson-Gini	50	22	81	42	62
Riqueza de Margalef	3.59	2.10	3.51	1.05	4.44
Equidad de Pielou J	0.34	0.23	0.66	0.39	0.43
Alfa de Fisher	4.90	2.76	4.80	1.28	5.96
Berger-Parker	0.67	0.88	0.34	0.73	0.56

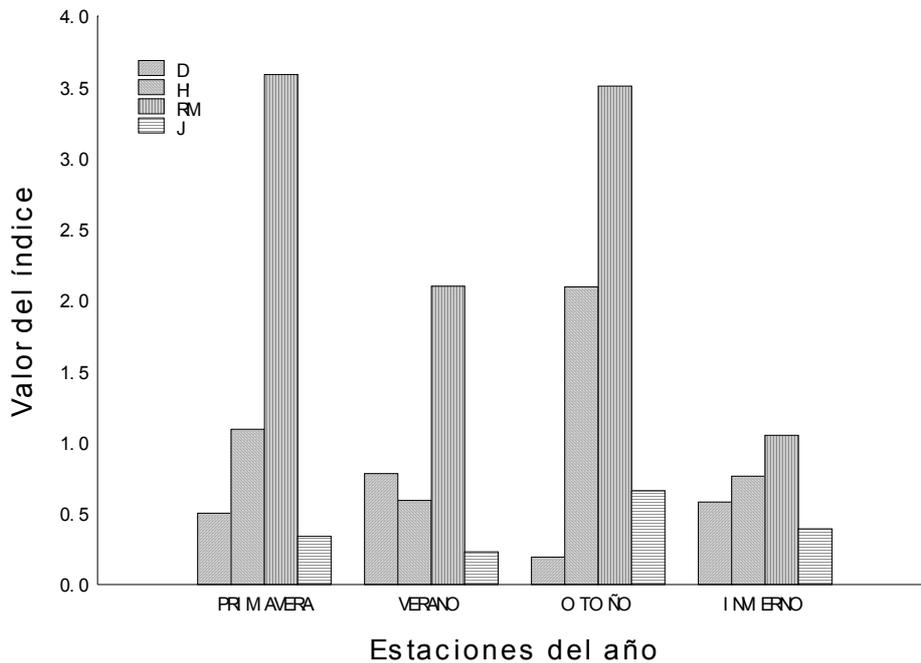


Figura 81. Variación de los parámetros ecológicos del ensamblaje de larvas de Odonata en el Ticuiz por estación del año.

Similitud. Verano e invierno tienen mayor similitud y parecen conformar, junto con primavera, una entidad faunística temporal (Figura 82). La riqueza, composición y abundancia del otoño produce que esta estación, al parecer, se comporte de manera diferente. Los índices de similitud de Bray-Curtis (cuadro no incluido) indican que el grado de similitud entre las estaciones varió entre otoño-invierno (0.49) y primavera-invierno (0.54), dicha variación no es grande. Primavera y otoño fueron las estaciones con mayor y similar abundancia y compartieron 14 especies, así como las de menor y similar abundancia lo fueron verano e invierno compartiendo 5 especies. La similitud entonces indica poca abundancia y pocas especies compartidas entre verano e invierno. Por su parte a pesar de tener una alta abundancia y un mayor número de especies compartidas primavera y otoño parecen ser diferentes (de acuerdo con el dendrograma), debido, en parte, a la abundancia diferencial de los taxa compartidos y a las 10 especies exclusivas de primavera y 9 especies exclusivas de otoño.

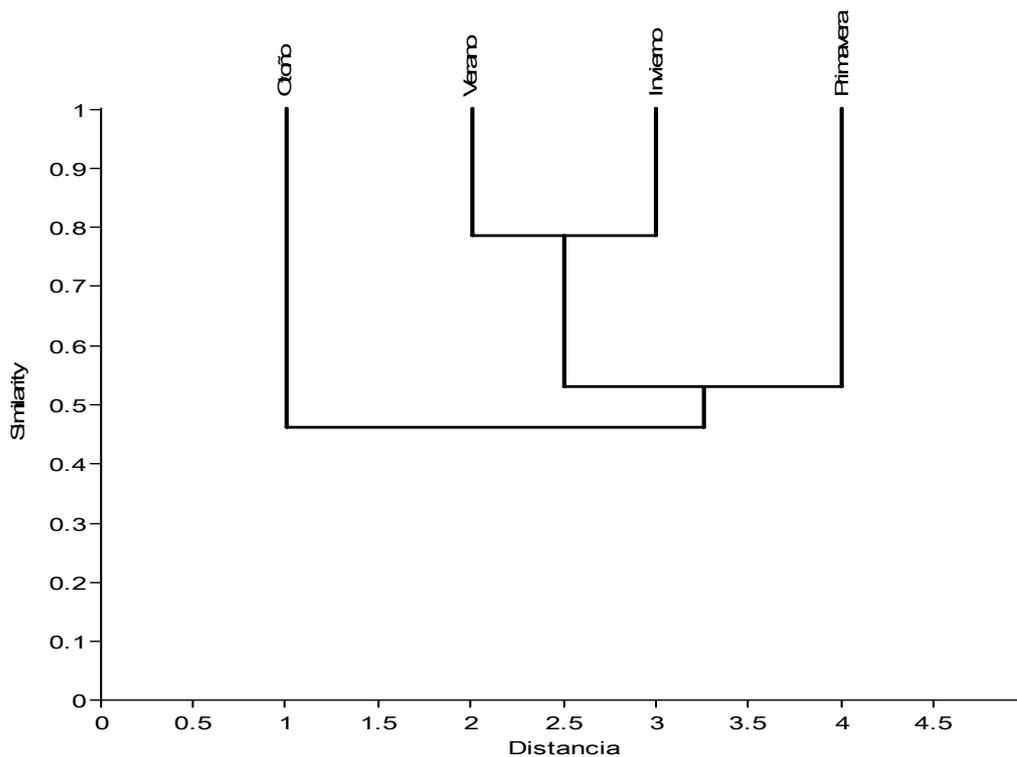


Figura 82. Dendrograma que muestra las relaciones faunísticas entre los ensamblajes estacionales de larvas de Odonata en el Ticuiz, Michoacán, México, generado a partir de una matriz de similitud de Bray-Curtis y utilizando como criterio de amalgamamiento la unión de pares por promedio (UPGMA).

Estratos. El ANOVA de una vía evidenció diferencia significativa de la abundancia entre los dos estratos ($F_{1, 35} = 6.71$, $p = 0.014$), lo cual significa que, en promedio, es mayor el número de larvas en las orillas (media= 84.33 larvas/muestra) que en los rápidos (33.68 larvas/muestra). Por otro lado, el número de especies para los rápidos fue mayor a pesar que la abundancia fue notablemente inferior en este estrato (Cuadro 30). La diversidad H' fue mayor también en rápidos, no así la dominancia de Simpson D. La equidad o reparto de la abundancia entre las especies fue mayor en orillas. Las mismas especies dominaron en ambos estratos *Argia pulla* (63.9% y 51.7%) y *Telebasis salva* (22.8% y, 16.6%) para orillas y rápidos, respectivamente (Cuadro 31). Los perfiles de diversidad de Renyi (Figura 83) señalan que la diversidad que contienen los rápidos es mayor que en las orillas.

Cuadro 30. Parámetros ecológicos de los ensamblajes de especies de larvas de odonatos de los estratos del Ticuz, Michoacán, México.

	Orillas	Rápidos
Número de especies	22	28
Abundancia	1265	741
Simpson (D)	0.46	0.31
Shannon-Weaver (H')	1.18	1.84
Simpson-Gini	0.54	0.69
Equidad $e^{H/S}$	0.15	0.22
Riqueza de Margalef	2.94	4.09
Equidad de Pielou (J)	0.38	0.55
Alfa de Fisher	3.78	5.75
Berger-Parker	0.64	0.52

Cuadro 31. Riqueza y composición de los ensamblajes de larvas de odonatos de los estratos en el Ticuz, Michoacán, México.

Especie	Orillas	%	Rápidos	%	Especie	Orillas	%	Rápidos	%
<i>Heam</i>	2	0.16	-	-	<i>Erel</i>	-	-	1	0.13
<i>Heoc</i>	-	-	1	0.13	<i>Prcl</i>	-	-	10	1.35
<i>Heti</i>	6	0.47	-	-	<i>Phpa</i>	1	0.08	2	0.27
<i>Neam</i>	2	0.16	-	-	<i>Dyni</i>	1	0.08	9	1.21
<i>Prca</i>	1	0.08	1	0.13	<i>Dyst</i>	-	-	7	0.94
<i>Arca</i>	-	-	1	0.13	<i>Erfe</i>	-	-	1	0.13
<i>Aroe</i>	2	0.16	-	-	<i>Erpl</i>	44	3.48	11	1.48
<i>Arte</i>	1	0.08	-	-	<i>Ersi</i>	-	-	1	0.13
<i>Arpu</i>	809	63.95	383	51.69	<i>Erhesp</i>	4	0.32	-	-
<i>Enno</i>	55	4.35	16	2.16	<i>Erthrsp</i>	4	0.32	4	0.54
<i>Ense</i>	-	-	15	2.02	<i>Myae</i>	7	0.55	11	1.48
<i>Tesa</i>	288	22.77	123	16.6	<i>Mydy</i>	-	-	1	0.13
<i>Tegr</i>	-	-	50	6.75	<i>Myma</i>	2	0.16	4	0.54
<i>Coad</i>	7	0.55	6	0.81	<i>Orfe</i>	13	1.03	8	1.08
<i>Covi</i>	-	-	1	0.13	<i>Pedm</i>	9	0.71	45	6.07
<i>Coap</i>	2	-	-	-	<i>Pssu</i>	-	-	5	0.67
<i>Appr</i>	3	0.24	12	1.62	<i>Tasu</i>	-	-	1	0.13
<i>Relu</i>	4	0.32	11	1.48	Total	1267		741	100

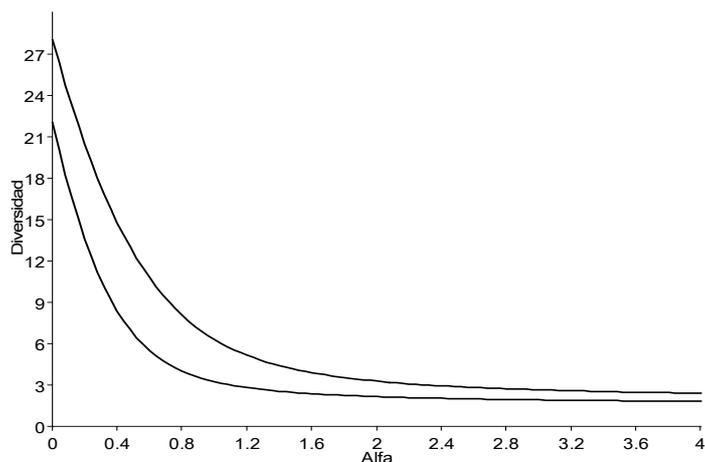


Figura 83. Perfiles de diversidad de Renyi para los ensamblajes de larvas de odonatos de los estratos rápidos (línea de arriba) y orillas (línea de abajo) en el Ticuiz, Michoacán, México.

Tipos de muestras. El mayor número de especies se registró de las muestras que contenían solo detrito, después de aquellas de los bancos de algas gruesas generalmente de la parte central del cauce. Otras muestras como las que contenían grava fina+algas filamentosas y aquellas de pasto+lentejilla+grava también contuvieron un número importante de especies (Cuadro 32).

Cuadro 32. Distribución de la abundancia y número de especies entre los tipos de muestras en el Ticuiz, Michoacán, México.

Tipo de muestra	Abundancia	%	#especies
Alga filamentosa	35	1.90	2
Alga gelatinosa	110	5.98	3
Alga gruesa	170	9.24	14
Alga gruesa+ arena	9	0.49	2
Alga gruesa+arena+grava	15	0.82	2
Alga gruesa+grava	5	0.27	1
Alga gruesa+rocas+grava	6	0.33	2
B. arena blanca	11	0.60	2
Detrito	732	39.78	20
Detrito+limo	16	0.87	5
Detrito+raiz	4	0.22	2
Grava fina+algas filamentosas	91	4.95	8
Pasto+fango	156	8.48	5
Pasto+lentejilla+grava	221	12.01	8
Pastos	147	7.99	5
Pastos+limo	7	0.38	3
Raiz lirio acuatico	105	5.71	2

7.3.5.4. Curvas de acumulación de especies

Estimadores no paramétricos. Las curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores no paramétricos se muestran en la Figura 84. Los estimadores no paramétricos para datos de presencia-ausencia Chao2, Jack2, Bootstrap y Mao Tau estimaron 52.04, 59.21, 41.27 y 35 respectivamente, los cuales indicaron una eficiencia del muestreo de 69.2%, 60.8%, 87.2% y 102.9% respectivamente. El límite superior del intervalo de clase al 95% para Mau Tau estimó 42.2 especies (eficiencia de 85.33%). Estos estimadores predicen entre 0 y 23 especies más por registrarse. Por otro lado, los estimadores no paramétricos para datos de abundancia Chao1 y ACE estimaron 44 y 46.9 especies, lo cual da una eficiencia del muestreo de 81.8% y 76.8% respectivamente. Estos estimadores predicen entre 8 y 11 especies más por registrarse. El número de individuos únicos (*singletons*) final para este ensamblaje fue de 10, y el de individuos duplicados (*doubletons*) fue de 4, especies únicas 15 y especies duplicadas 5.

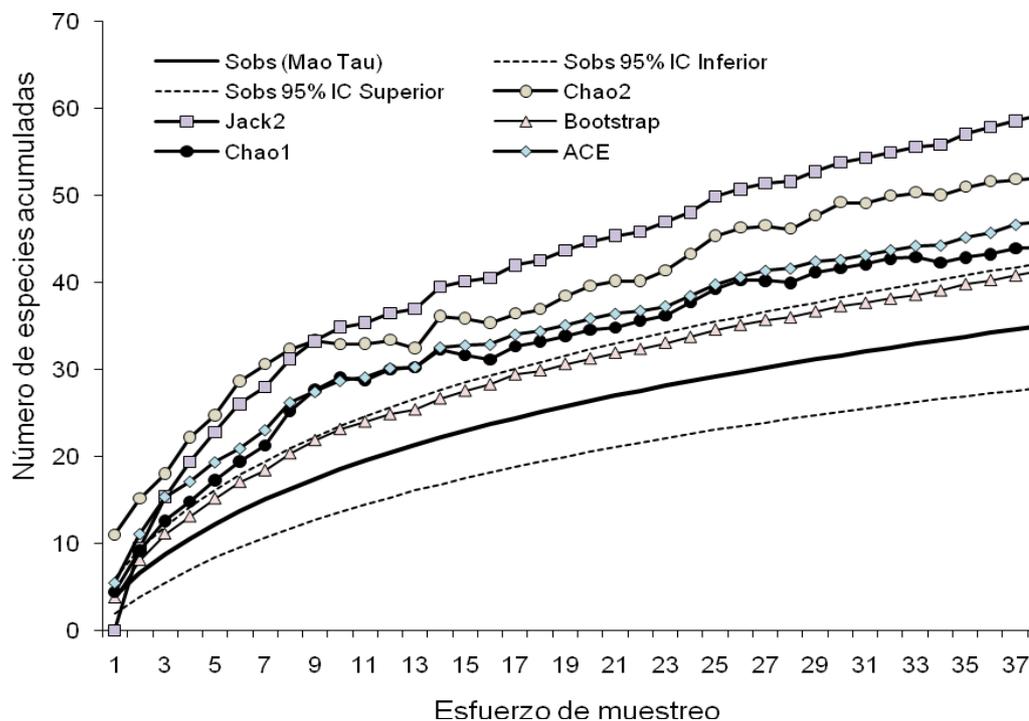


Figura 84. Curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores de riqueza no paramétricos para el ensamblaje de larvas de Odonata en el Ticuiz, Michoacán, México.

Estimadores paramétricos. Las curvas de acumulación de especies generadas por las funciones de Clench y de von Bertalanffy se muestran en la Figura 85. Por su parte los estimadores paramétricos de Clench y de von Bertalanffy estimaron 47.9 y 35.4 especies respectivamente, dando una eficiencia del muestreo de 75.3% y 101.6% respectivamente. Ambos estimadores exhibieron una discrepancia notable. El primero predice una diferencia de 12 especies por registrarse (sobreestimación), mientras que el segundo indica que el listado está más que completo (subestimación). En este caso las estimaciones más fiables son las que brindan algunos estimadores no paramétricos.

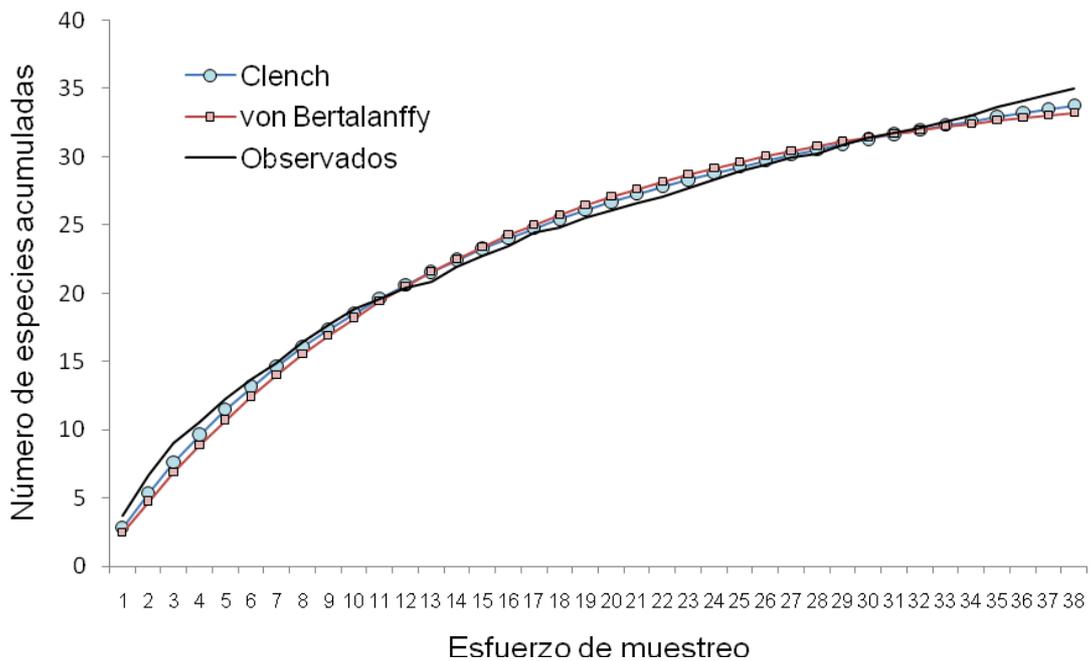


Figura 85. Curvas de acumulación de especies generadas por el modelo Clench ($a=3.022$, $b=0.063$, asintota= 47.97, $R^2=99.40\%$) y de von Bertalanffy ($a=2.55$, $b=0.072$, asintota= 35.42, $R^2=98.50\%$) para el ensamblaje de larvas de odonatos del Ticuiz, Michoacán, México.

7.3.5.5. Análisis de Correspondencias

En este cuerpo de agua las muestras sólo fueron de orillas o rápidos debido a que, por la misma naturaleza del cuerpo de agua, no existen zonas de remanso.

También es necesario aclarar que aun las muestras de orillas en general estaban sujetas a corriente, aunque menor, debido a la abundante vegetación riparia que ofrece rugosidad y reduce la velocidad en las orillas.

Correlación. El coeficiente de correlación de Kendal fue de 0.47 significativo ($p < 0.05$), entre la abundancia de las especies de los dos estratos. Lo anterior significa que conforme la abundancia de un taxón se incrementa en un estrato, también se incrementa en el otro estrato, sugiriendo como una posible explicación, una migración de orilla a centro.

El AC mostró asociación significativa, sin embargo, debido a que sólo se contaba con dos estratos no se generaron dos dimensiones y no fue posible ver gráficamente las asociaciones. Con el objeto de tener una representación gráfica se consideraron los bancos de hidrofitos sumergidos como un estrato aparte y se obtuvieron las frecuencias de las especies en estos tres estratos, rápidos, orillas y bancos de algas. De esta manera se obtuvieron dos dimensiones.

Asociación entre especies y estratos. En el AC se generaron dos dimensiones (Inercia total= 0.23, $Ch^2_{38} = 30$, $p = 0.81$), las cuales explicaron el 100% de la variación de los datos. La dimensión 1 explicó el 61.08% de la variación y separó los bancos de algas (derecha), donde las especies que tienden a asociarse fueron *Orthemis ferruginea*, *Telebasis griffini* y *Erythemis plebeja* (Figura 86). Las orillas y los rápidos en general tendieron a asociarse debido a que las frecuencias de sus especies fueron similares, esto es su riqueza y composición, a juzgar por la incidencia de sus especies, fue muy similar. La no asociación de especies por los estratos implica que los taxa también se encuentran en los otros estratos, de tal manera que su frecuencia de ocurrencia en los demás estratos es también importante. Esto tiene implicaciones ecológicas importantes en este cuerpo de agua debido a que, al parecer, los diferentes estratos cargan un reservorio de riqueza complementaria entre todos ellos.

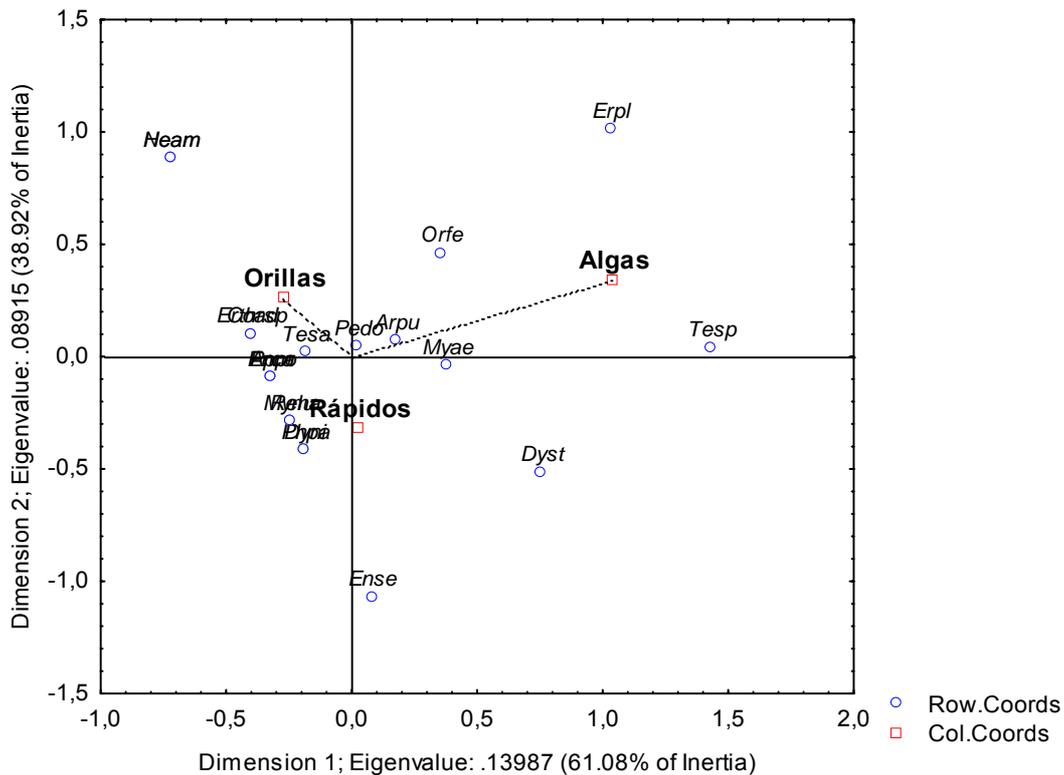


Figura 86. AC que muestra las asociaciones de las especies de larvas de Odonata con los estratos orillas, rápidos e hidrófitos en el Ticuiz.

Asociación entre especies y estaciones. En el AC se generaron tres dimensiones (tabla de 20 especies x 4 estaciones, Inercia total= 0.31, $Ch^2_{57}=41.74$, $p=0.93$), de las cuales las dos primeras explicaron el 70.73% de la variación de los datos. Algunas especies parecen asociarse bien con alguna(s) estaciones del año, lo cual implica que su registro es mayor en dicha estación. Por una parte, *Coryphaeschna adnexa* y *Perithemis domitia* parecen asociarse bien con el verano, mientras que por otra parte *Miathyria marcella* y *Enallagma novaehispaniae* parecen asociarse con la primavera (Figura 87). Sin embargo, la mayoría de las especies no se asocian con alguna estación, lo cual implica que su registro existe en las cuatro estaciones, las larvas están presentes a lo largo de todo el año, sin duda en diferentes estadios de desarrollo.

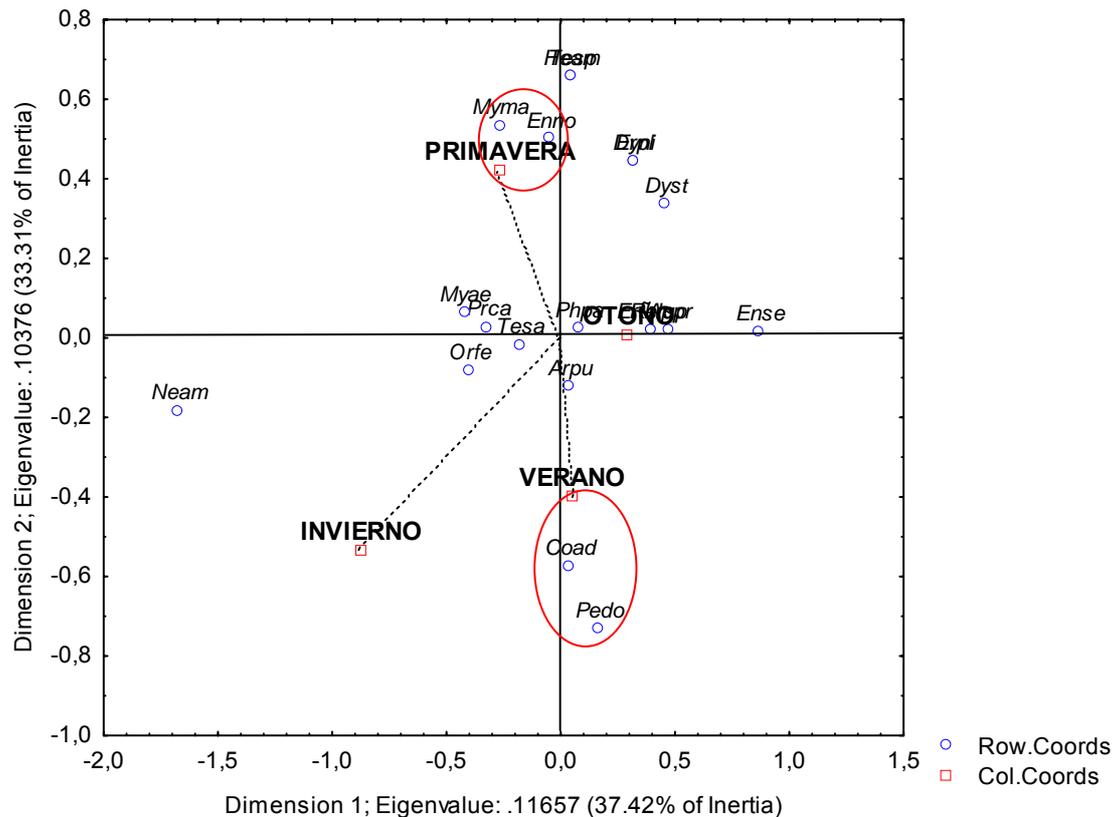


Figura 87. AC que muestra las asociaciones de las especies de larvas de Odonata con las estaciones del año en el Ticuiz.

Asociación entre especies y tipos de muestras. En el AC se generaron 7 dimensiones (tabla de 8 tipos de muestra x 16 especies), de las cuales las dos primeras explicaron el 55.55% de la variación de los datos (Inercia total= 0.96, $Ch^2_{105} = 79.8$, $p = 0.96$). La Figura 88 muestra las asociaciones de las especies por los diferentes tipos de muestras. El AC explicó un bajo porcentaje de la varianza. Si bien algunas especies como *Enallagma novaehispaniae* y *Argia pulla* parecen asociarse con el detrito, cabe decir que, al parecer, no es evidente una asociación definida entre tipos de muestras y especies, ya que estas últimas tienen frecuencia baja en la mayoría de los diferentes tipos de muestras.

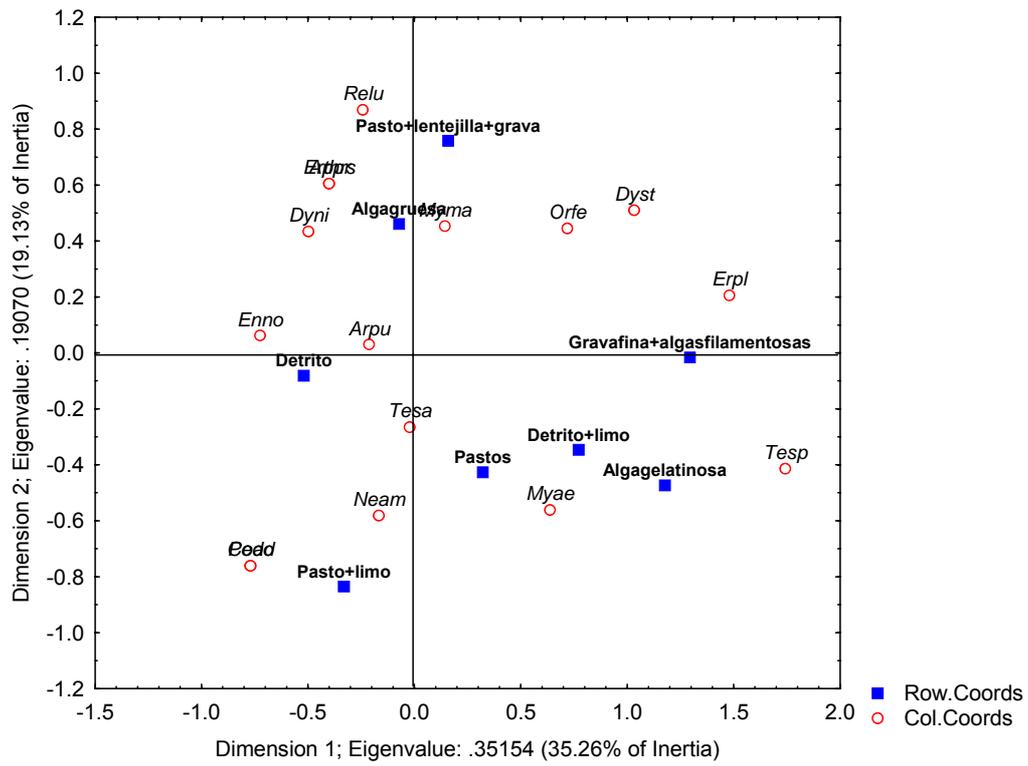


Figura 88. AC que muestra las asociaciones de las especies de larvas de Odonata con los tipos de muestras en el Ticuiz. Solo se consideraron en el análisis aquellas especies y tipos de muestras con mayor frecuencia.

7.4. Análisis integral de los ensamblajes

7.4.1. Riqueza y composición

En los cinco arroyos se colectaron en total 12241 larvas de odonatos, pertenecientes a 75 especies de 28 géneros y 8 familias, de un total de 318 muestras (Cuadro 33). Ticuiz (TZ) y Chichihua (CH) registraron los mayores números de especies, 36 y 30 respectivamente; seguidos de cifras muy cercanas por Pinolapa (RP) y Estanzuela (EZ) con 27 y 25, respectivamente. Finalmente, el menor número de especies se registró en Colorín (CL) con 18. Un alto número de especies conformaron la rareza (N=59, 76.62%); sin embargo, no todas ellas estuvieron representadas por uno o dos ejemplares, p. ej. las abundancias totales de las tres especies de *Enallagma* oscilaron entre 51 y 78 individuos, aunque en terminos relativos no significaron ni el 1%.

El valor global de dominancia para la Sierra de Coalcomán (SC) (D=10) fue inferior al de cualquiera de los arroyos, debido principalmente a que la especie dominante, *Erpetogomphus elaps* sólo representó el 24.8% de la abundancia total (Figura 89). Este porcentaje fue inferior al que representó cualquiera de las especies dominantes en cada arroyo. Después de *E. elaps*, un grupo de especies medianamente dominantes se integró por *Macrothemis pseudimitans*, *Argia pulla*, *Brechmorhoga praecox*, *Phyllogomphoides apiculatus*, *Argia oenea*, *Telebasis salva*, *Hetaerina capitalis* y *H. americana* (cinco zygópteros y tres anisópteros). Particularmente, entre los arroyos la dominancia fue mayor en CL (D=0.47) debido a la gran abundancia de *Hetaerina capitalis* (67.02%) con respecto al resto de las especies, mientras que la menor dominancia ocurrió en CH y EZ, ambas con 0.16, debido a que el reparto de la abundancia tendió a ser más equitativo entre las especies de estos ensamblajes.

Cuadro 33. Riqueza y composición de los ensamblajes de especies de larvas de odonatos de los cuerpos de agua muestreados en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. EZ, Estanzuela; TZ, Ticuiz; RP, Pinolapa; CH, Chichihua; CL, Colorín. Se muestra la abundancia total y porcentual por especie. Clave, abreviaturas que son utilizadas en los gráficos.

Taxa/Arroyo	Clave	EZ	%	TZ	%	RP	%	CH	%	CL	%	TOTAL	%
Número de especies		25		36		28		30		18		75	
Abundancia total		4693		2119		3277		1403		753		12245	
ZYGOPTERA													
Calopterygidae													
<i>Hetaerina americana</i>	<i>Heam</i>	42	0.89	2	0.09	33	1.01	350	24.95	-	-	427	3.49
<i>H. capitalis</i>	<i>Heca</i>	-	-	-	-	-	-	2	0.14	504	67.02	506	4.13
<i>H. cruentata</i>	<i>Hecr</i>	-	-	-	-	-	-	34	2.42	1	0.13	35	0.29
<i>H. occisa</i>	<i>Heoc</i>	134	2.86	1	0.05	-	-	-	-	7	0.93	142	1.16
<i>H. titia</i>	<i>Heti</i>	-	-	6	0.28	-	-	-	-	-	-	6	0.05
Lestidae													
<i>Archilestes grandis</i>	<i>Argr</i>	2	0.04	-	-	-	-	5	0.36	9	1.2	16	0.13
Platystictidae													
<i>Palaemnema domina</i>	<i>Pado</i>	147	3.13	-	-	88	2.69	7	0.5	1	0.13	243	1.99
Protoneuridae													
<i>Neoneura amelia</i>	<i>Neam</i>	-	-	2	0.09	-	-	-	-	-	-	2	0.02
<i>Protoneura cara</i>	<i>Prca</i>	-	-	2	0.09	1	0.03	-	-	-	-	3	0.02
Coenagrionidae													
<i>Argia anceps</i>	<i>Aran</i>	-	-	-	-	-	-	21	1.5	-	-	21	0.17
<i>A. carlcooki</i>	<i>Arca</i>	13	0.28	1	0.05	-	-	-	-	-	-	14	0.11
<i>A. cuprea</i>	<i>Arcu</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.13	1	0.01
<i>A. extranea</i>	<i>Arex</i>	1	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.01
<i>A. funcki</i>	<i>Arfu</i>	-	-	-	-	7	0.21	4	0.29	-	-	11	0.09
<i>A. lacrimans</i>	<i>Arla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.13	1	0.01
<i>A. oculata</i>	<i>Aroc</i>	225	4.79	-	-	3	0.09	2	0.14	-	-	230	1.88
<i>A. oenea</i>	<i>Aroe</i>	189	4.03	2	0.09	138	4.21	228	16.25	-	-	557	4.55
<i>A. pallens</i>	<i>Arpa</i>	2	0.04	-	-	9	0.27	-	-	-	-	11	0.09
<i>A. pulla</i>	<i>Arpu</i>	-	-	1192	56.33	12	0.37	44	3.14	-	-	1248	10.2
<i>A. tarascana</i>	<i>Arta</i>	-	-	-	-	-	-	100	7.13	-	-	100	0.82
<i>A. tezpi</i>	<i>Arte</i>	1	0.02	1	0.05	137	4.18	3	0.21	-	-	142	1.16
<i>A. ulmeca</i>	<i>Arul</i>	11	0.23	-	-	-	-	8	0.57	2	0.27	21	0.17
<i>Argia sp.</i>	<i>Arsp</i>	2	0.04	-	-	-	-	-	-	2	0.27	4	0.03
<i>Enallagma novaehispaniae</i>	<i>Enno</i>	-	-	71	3.36	7	0.21	-	-	-	-	78	0.64
<i>E. praevarum</i>	<i>Enpr</i>	-	-	-	-	-	-	67	4.78	-	-	67	0.55
<i>E. semicirculare</i>	<i>Ense</i>	-	-	15	0.71	3	0.09	33	2.35	-	-	51	0.42
<i>Telebasis salva</i>	<i>Tesa</i>	-	-	503	23.77	-	-	7	0.5	-	-	510	4.17
<i>Telebasis griffini</i>	<i>Tegr</i>	-	-	50	2.36	-	-	-	-	-	-	50	0.41
ANISOPTERA													
Aeshnidae													
<i>Aeshna williamsoniana</i>	<i>Aewi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	0.01
<i>Coryphaesha apeora</i>	<i>Coap</i>	-	-	2	0.09	-	-	-	-	-	-	2	0.02
<i>C. adnexa</i>	<i>Coad</i>	-	-	13	0.61	-	-	-	-	-	-	13	0.11
<i>C. viriditas</i>	<i>Covi</i>	-	-	1	0.05	-	-	-	-	-	-	1	0.01
<i>Rhionaesha psilus</i>	<i>Rhps</i>	-	-	-	-	-	-	2	0.14	-	-	2	0.02
Gomphidae													
<i>Aphylla protracta</i>	<i>Appr</i>	-	-	15	0.71	-	-	-	-	-	-	15	0.12
<i>Erpetogomphus botrhrops</i>	<i>Erbo</i>	2	0.04	-	-	1	0.03	-	-	-	-	3	0.02
<i>E. cophias</i>	<i>Erco</i>	-	-	-	-	1	0.03	-	-	18	2.39	19	0.16
<i>E. elaps</i>	<i>Erel</i>	1056	22.5	1	0.05	1645	50.21	334	23.81	5	0.66	3041	24.84
<i>Erpetogomphus sp.</i>	<i>Ers</i>	3	0.06	-	-	-	-	-	-	-	-	3	0.02
<i>Progomphus clendoni</i>	<i>Prcl</i>	202	4.3	10	0.47	32	0.98	12	0.86	-	-	256	2.09

<i>P. lambertoi</i>	<i>Prbo</i>	-	-	-	-	93	2.84	24	1.71	-	-	117	0.96
<i>P. marcellae</i>	<i>Erpy</i>	-	-	-	-	134	4.09	-	-	-	-	134	1.09
<i>P. zonatus</i>	<i>Przo</i>	-	-	-	-	-	-	6	0.43	77	10.24	83	0.68
<i>Phyllogomphoides</i> sp.	<i>Phsp</i>	676	14.4	-	-	-	-	33	2.35	-	-	709	5.79
<i>Ph. pacificus</i>	<i>Phpa</i>	105	2.24	3	0.14	19	0.58	-	-	-	-	127	1.04
<i>Ph. luisi</i>	<i>Phlu</i>	-	-	-	-	220	6.72	-	-	-	-	220	1.8
<i>Remartinia luteipennis</i>	<i>Relu</i>	-	-	15	0.71	-	-	-	-	-	-	15	0.12
Libellulidae													
<i>Brechmorhoga praecox</i>	<i>Brpr</i>	353	7.52	-	-	464	14.16	19	1.35	1	0.13	837	6.84
<i>B. nubecula</i>	<i>Brnu</i>	40	0.85	-	-	-	-	-	-	-	-	40	0.33
<i>B. rapax</i>	<i>Brra</i>	104	2.22	-	-	-	-	-	-	26	3.46	130	1.06
<i>B. tepeaca</i>	<i>Bрте</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	57	7.58	57	0.47
<i>Dythemis multipunctata</i>	<i>Dymu</i>	-	-	-	-	-	-	1	0.07	-	-	1	0.01
<i>D. nigrescens</i>	<i>Dyni</i>	-	-	10	0.47	7	0.21	9	0.64	-	-	26	0.21
<i>D. sterilis</i>	<i>Dyst</i>	-	-	7	0.33	1	0.03	-	-	-	-	8	0.07
<i>Erythrodiplax basifusca</i>	<i>Erba</i>	-	-	-	-	-	-	1	0.07	-	-	1	0.01
<i>E. fervida</i>	<i>Erfe</i>	-	-	1	0.05	-	-	-	-	-	-	1	0.01
<i>Erythrodiplax</i> sp.	<i>Erthsp</i>	-	-	8	0.38	7	0.21	-	-	-	-	15	0.12
<i>Erythemis plebeja</i>	<i>Erpl</i>	-	-	57	2.69	-	-	-	-	-	-	57	0.47
<i>E. simplicicollis</i>	<i>Ersi</i>	-	-	1	0.05	-	-	-	-	-	-	1	0.01
<i>Erythemis</i> sp.	<i>Ersp</i>	1	0.02	4	0.19	-	-	-	-	-	-	5	0.04
<i>Libellula croceipennis</i>	<i>Licr</i>	-	-	-	-	-	-	28	2	-	-	28	0.23
<i>Micrathyria aequalis</i>	<i>Miae</i>	-	-	34	1.61	-	-	-	-	-	-	34	0.28
<i>M. didyma</i>	<i>Midy</i>	-	-	1	0.05	-	-	-	-	-	-	1	0.01
<i>Macrothemis inacuta</i>	<i>Main</i>	-	-	-	-	7	0.21	-	-	-	-	7	0.06
<i>M. inequiunguis</i>	<i>Main</i>	57	1.21	-	-	-	-	1	0.07	-	-	58	0.47
<i>M. pseudimitans</i>	<i>Maps</i>	1308	27.87	-	-	172	5.25	17	1.21	-	-	1497	12.23
<i>M. ultima</i>	<i>Maul</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	39	5.19	39	0.32
<i>Miathyria marcella</i>	<i>Mima</i>	-	-	6	0.28	-	-	-	-	-	-	6	0.05
<i>Orthemis discolor</i>	<i>Ordi</i>	-	-	-	-	-	-	1	0.07	-	-	1	0.01
<i>O. ferruginea</i>	<i>Orfe</i>	-	-	21	0.99	-	-	-	-	-	-	21	0.17
<i>Paltothemis lineatipes</i>	<i>Pali</i>	-	-	-	-	3	0.09	-	-	-	-	3	0.02
<i>P. cyanosoma</i>	<i>Pacy</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.13	1	0.01
<i>Pachydiplax longipennis</i>	<i>Palo</i>	-	-	1	0.05	-	-	-	-	-	-	1	0.01
<i>Perithemis domitia</i>	<i>Pedm</i>	-	-	54	2.55	7	0.21	-	-	-	-	61	0.5
<i>Pseudoleon superbus</i>	<i>Pssu</i>	17	0.36	5	0.24	26	0.79	-	-	-	-	48	0.39
<i>Tauriphila australis</i>	<i>Taau</i>	-	-	1	0.05	-	-	-	-	-	-	1	0.01

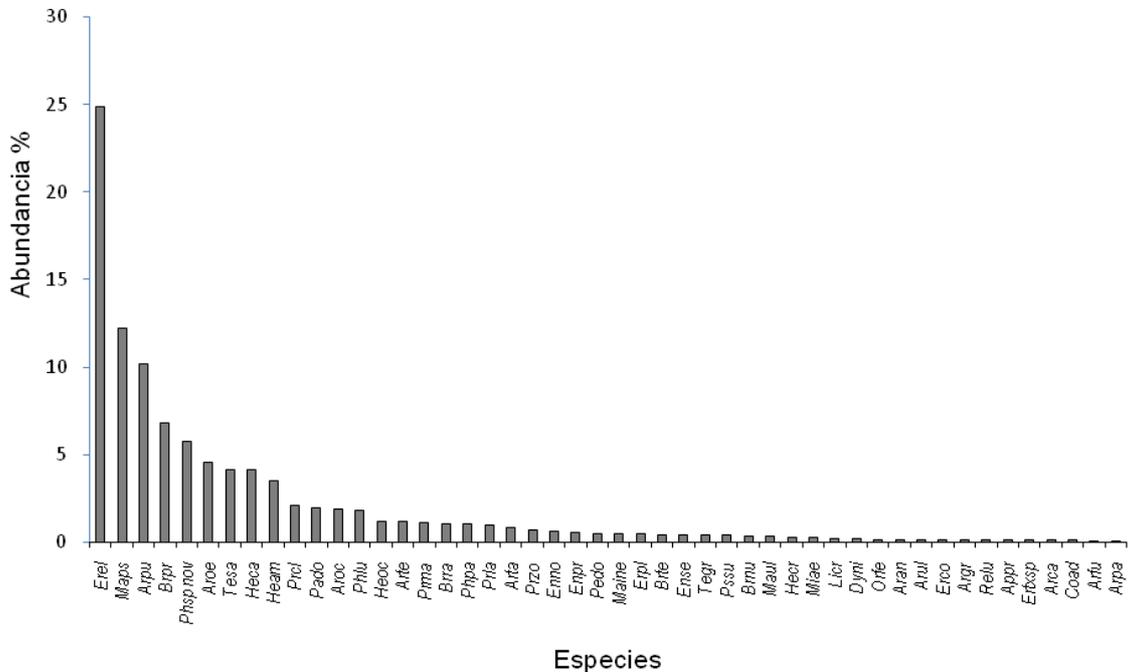


Figura 89. Dominancia numérica de las especies de Odonata de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Sólo se han graficado las primeras 48 especies. Ver los valores numéricos y clave de las especies en Cuadro 33.

7.4.2. Diversidad

Los parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de odonatos se muestran en el Cuadro 34. El valor de diversidad de Shannon-Weaver (H') para la Sierra de Coalcomán (SC) fue de 4.11, superior al de cualquiera de los cinco arroyos. De manera particular CH y EZ presentaron los mayores valores de diversidad: 3.31 y 3.13 unidades de información, respectivamente; mientras que CL presentó el menor valor (1.28). Cabe recordar que el número de especies no es sinónimo de diversidad, ya que en ésta interviene también la abundancia y su reparto (equidad) entre las especies, por lo que estos resultados no coinciden enteramente con los de riqueza. La Figura 90 muestra en conjunto y de manera comparativa los parámetros de los ensamblajes.

Cuadro 34. Parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de odonatos de los arroyos muestreados en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. H' calculado con Log2 , se refiere a la diversidad bajo condiciones de máxima equidad. EZ= Estanzuela, TZ= Ticuiz, RP= Pinolapa, CH= Chichihua y CL= Colorín.

	EZ	TZ	RP	CH	CL	Total
Número de especies	25	34	27	30	18	75
Abundancia	4693	2116	3276	1403	752	12240
Promedio*	72.20	32.55	52.84	20.63	12.97	38.49
Simpson (D)	0.16	0.38	0.29	0.16	0.47	0.10
Shannon (H')	3.13	2.20	2.68	3.31	1.85	4.11
Simpson-Gini	84	62	71	84	53	90
Riqueza de Margalef (R)	2.84	4.44	3.21	4.14	2.57	8.07
Equidad de Pielou (J)	0.67	0.43	0.56	0.67	0.44	0.66
Alfa de Fisher	3.47	5.96	4.03	5.61	3.32	10.97
Berger-Parker	0.28	0.56	0.50	0.25	0.67	0.25

*Se refiere al promedio de larvas/muestra siendo 318 muestras, este dato es más comparable entre los arroyos debido a que el número de muestras varió entre los cuerpos de agua.

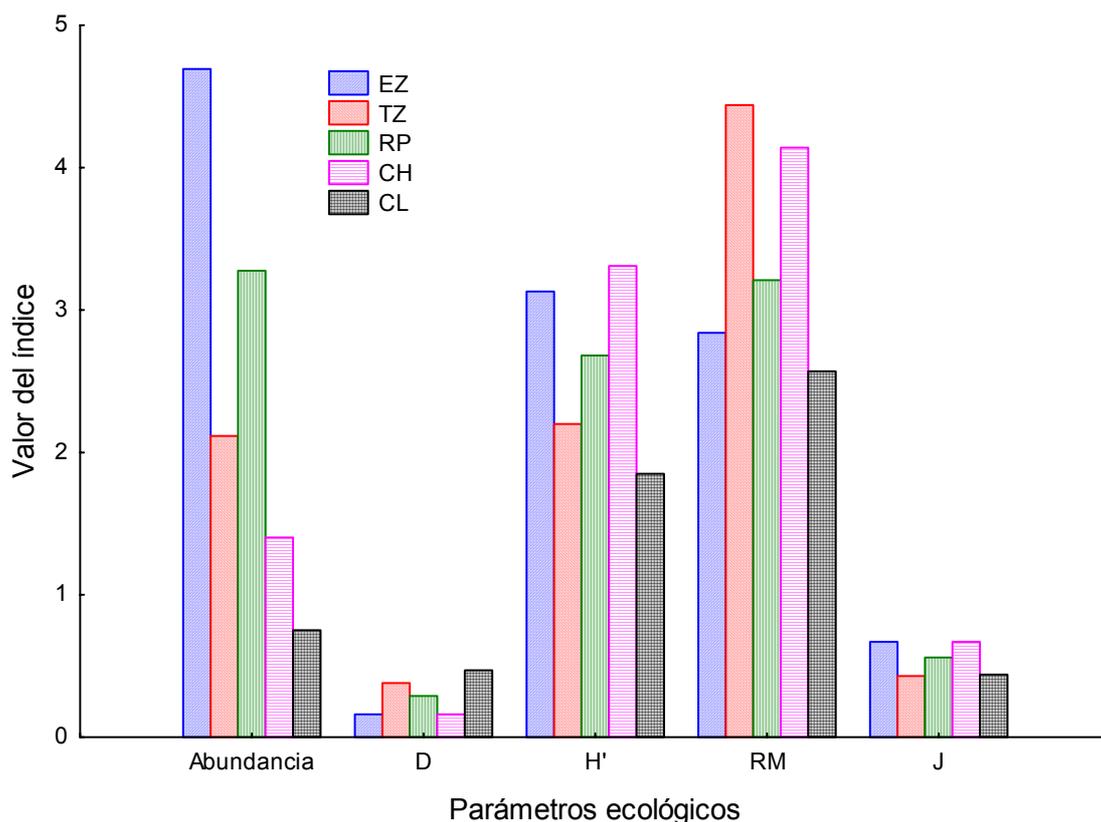


Figura 90. Gráfico de barras que compara los parámetros de los ensamblajes de larvas de odonatos de los arroyos muestreados en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. La abundancia ha sido dividida /1000 para hacerla comparable con las escalas de los índices.

7.4.3. Dominancia numérica estacional

Durante la primavera se registraron 54 especies (22 Zygoptera y 32 Anisoptera), *Argia pulla* (27.9%) dominó claramente durante esta estación del año (Figura 91), seguida por *Hetaerina capitalis* (13.1%) y *Erpetogomphus elaps* (10%).

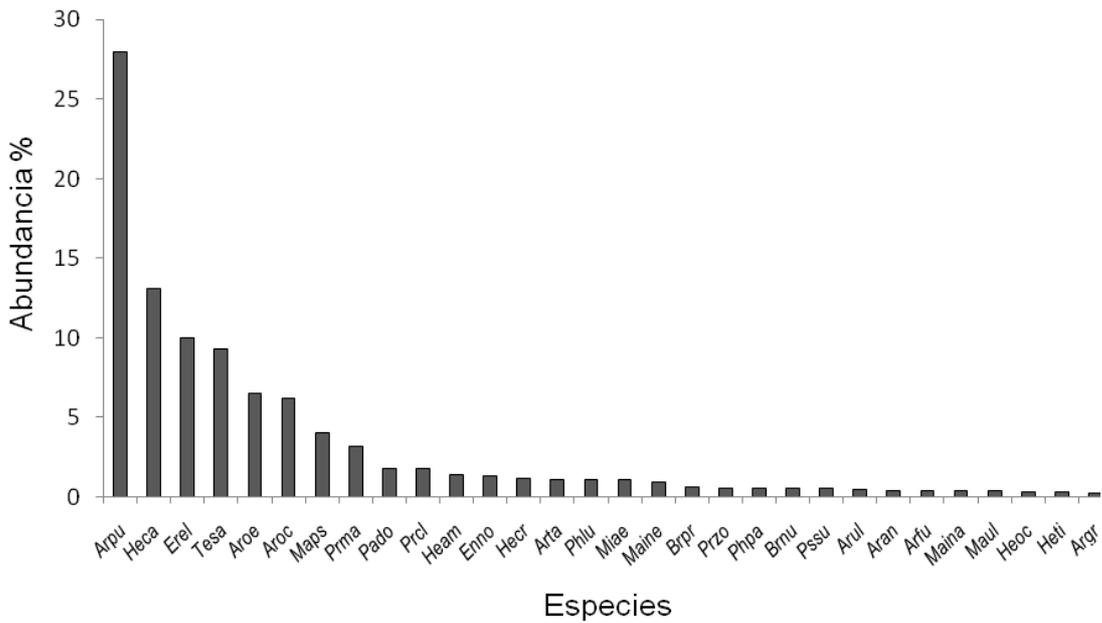


Figura 91. Dominancia numérica de las especies de Odonata en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México durante la primavera. Sólo se han graficado las primeras 30 especies (de 54). Valores numéricos y clave de las especies en Cuadro 33.

Durante el verano se registraron 42 especies (21 Zygoptera y 21 Anisoptera), *Argia pulla* (37.3%) dominó claramente durante esta estación del año (Figura 92), seguida por *Argia oenea* (8.9%) y *Erpetogomphus elaps* (5%).

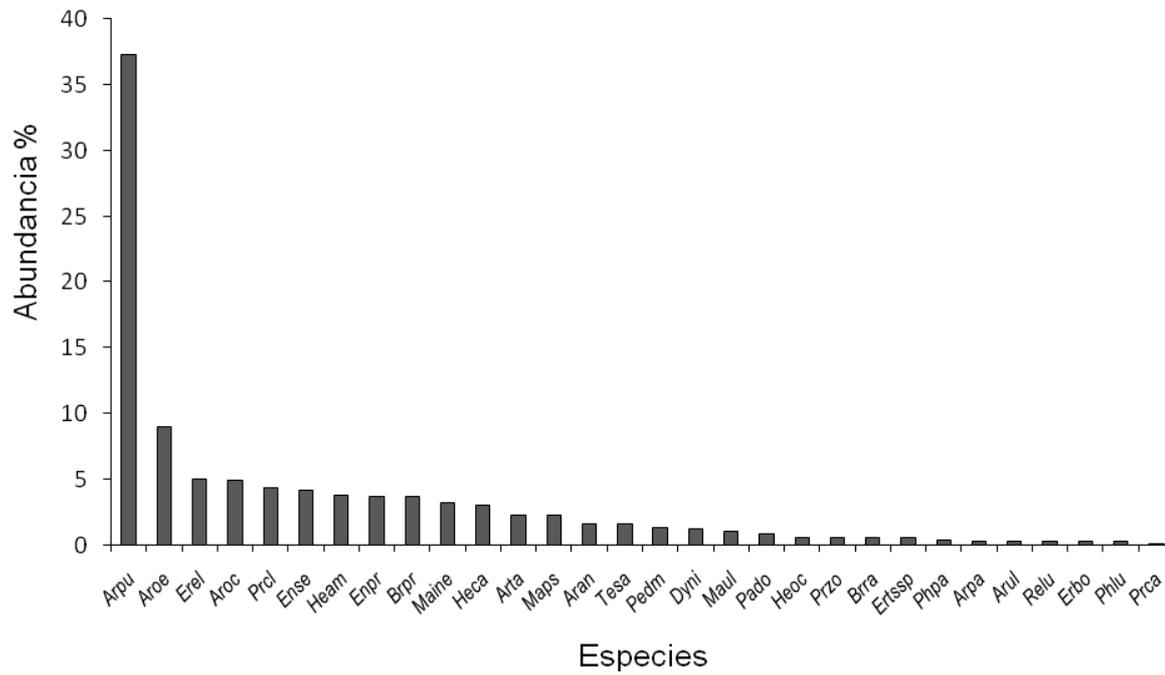


Figura 92. Dominancia numérica de las especies de Odonata en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México durante el verano. Sólo se han graficado las primeras 30 especies (de 42). Valores numéricos y clave de las especies en Cuadro 33.

Durante el otoño se registraron 54 especies (17 Zygoptera y 37 Anisoptera), *Macrothemis pseudimitans* (22%) junto con *Erpetogomphus elaps* (18.4%) y *Phyllogomphoides apiculatus* (12%) dominaron durante esta estación del año (Figura 93).

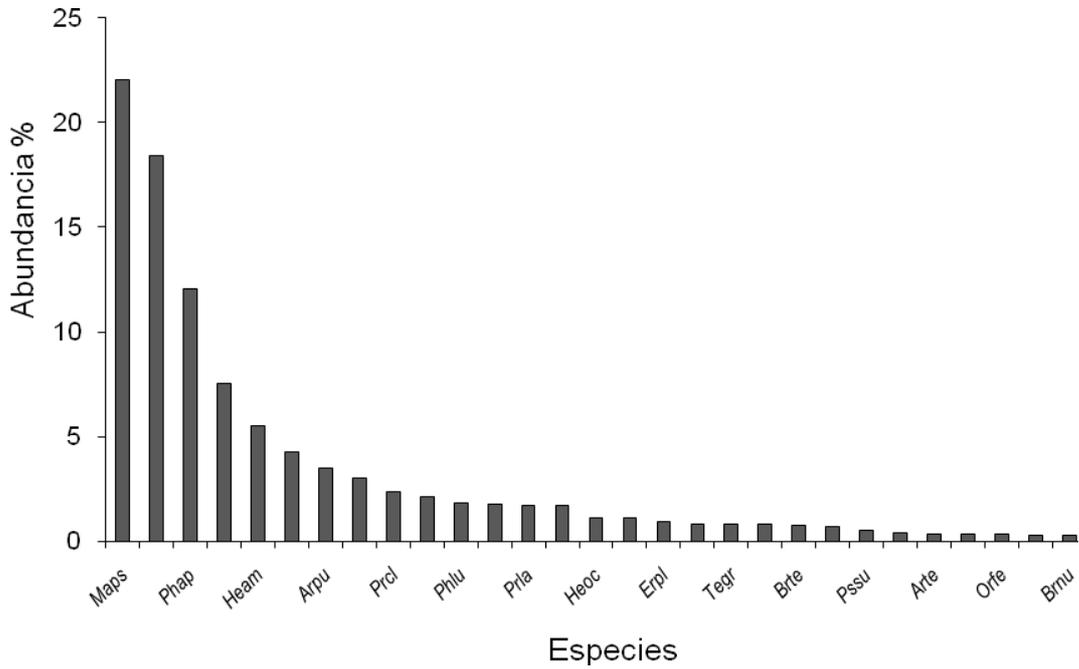


Figura 93. Dominancia numérica de las especies de Odonata en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México durante el otoño. Sólo se han graficado las primeras 20 especies (de 54). Valores numéricos y clave de las especies en Cuadro 33.

Durante el invierno se registraron 49 especies (23 Zygoptera y 26 Anisoptera), *Erpetogomphus elaps* (45.9%) dominó claramente durante esta estación del año (Figura 94), seguido por *Brechmorhoga praecox* (9.6%), *Argia oenea* (6.7%) y *Argia pulla* (6.1%).

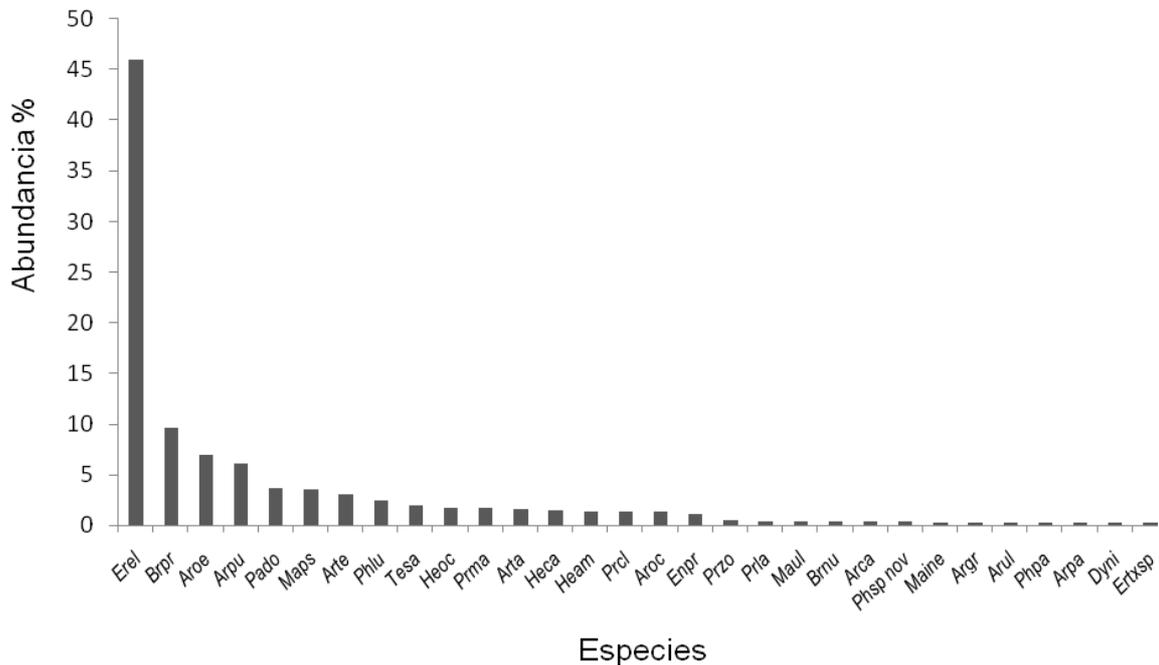


Figura 94. Dominancia numérica de las especies de Odonata en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México durante el invierno. Sólo se han graficado las primeras 30 especies (de 49). Valores numéricos y clave de las especies en Cuadro 33.

7.4.4. Ordenamiento de la diversidad

Cualquier perfil de diversidad de Renyi que va por encima de otro (a lo largo de todos los valores de α), es superior al que va por debajo, y viceversa. Este fue el caso de la diversidad del Colorín (CL) cuyo perfil va por debajo de los demás (Figura 95). Esto significa que la diversidad de CL es inferior a la de los otros arroyos. Por otro lado, la diversidad del Ticuiz (TZ) no fue comparable con la de los arroyos Pinolapa (RP), Chichihua (CH) y Estanzuela (EZ) (Figura 96 y Cuadro 35). Estas aseveraciones son válidas también a la inversa debido a que los perfiles se cruzan. Lo anterior significa también que la muestra cuyo perfil va por arriba es también más diversa respecto a sus especies raras y frecuentes. Si dos líneas se cruzan no pueden ser ordenadas respecto a su diversidad. Conforme se incrementa alfa las especies frecuentes tienen más influencia sobre el valor de diversidad de Renyi.

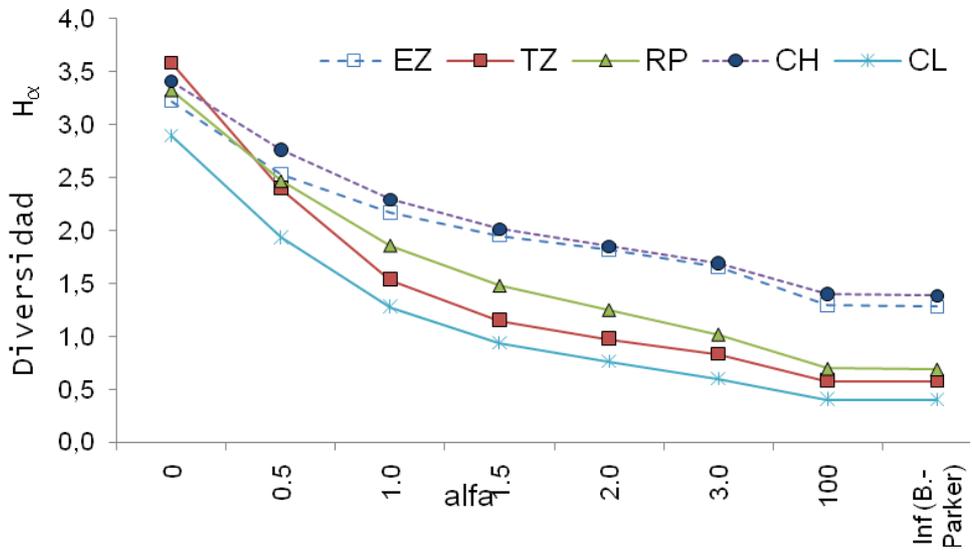


Figura 95. Perfiles de diversidad de Renyi para los cinco ensamblajes de larvas de Odonata de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. EZ= Estanzuela, TZ= Ticuiz, RP= Pinolapa, CH= Chichihua y CL= Colorín.

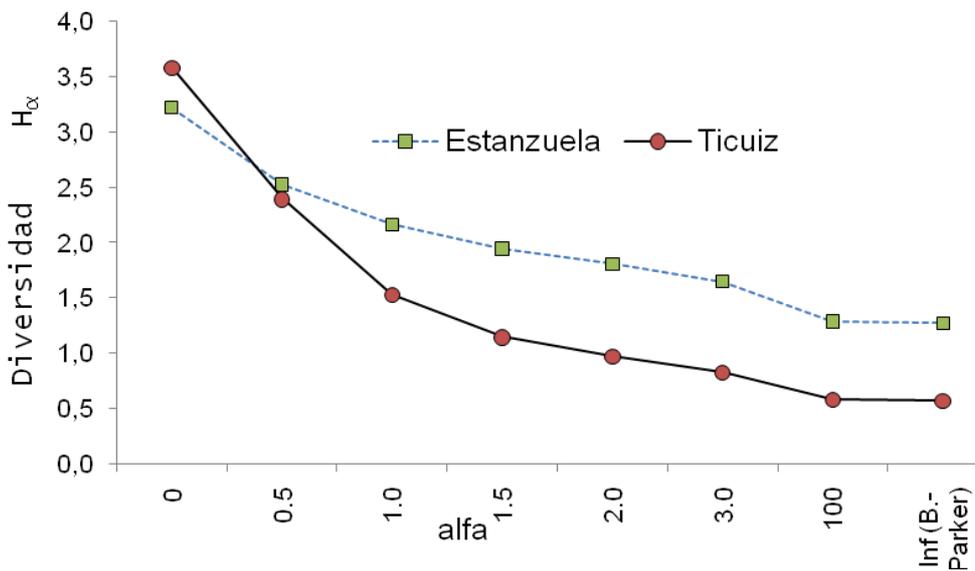


Figura 96. Perfiles de diversidad de Estanzuela y Ticuiz generados con el índice de Renyi. No es posible definir qué diversidad es mayor en virtud de que los perfiles se cruzan, lo cual implica sentidos diferentes en el ordenamiento de la diversidad causados por diferentes índices.

Orden de la diversidad de acuerdo con el índice de Shannon-Weaver

CH > EZ > RP > TZ > CL

Orden de la diversidad de acuerdo con el índice de Simpson

CL > TZ > RP > EZ > CH

Todos los valores de t de la prueba de Poole (1974) resultaron estadísticamente diferentes, lo cual implica que existen diferencias significativas de la diversidad de Shannon-Weaver entre todos los arroyos (arriba de la diagonal en el Cuadro 35).

Cuadro 35. Debajo de la diagonal, comparaciones pareadas de los perfiles de diversidad de Renyi, NC= perfiles no comparables. Arriba, valores de t de la prueba de Poole (1974) cuando se comparan dos valores de diversidad de Shannon-Weaver. EZ= Estanzuela, TZ= Ticuiz, RP= Pinolapa, CH= Chichihua y CL= Colorín.

	EZ	TZ	RP	CH	CL
EZ		$t=17.85, p<0.001$	$t=10.91, p<0.001$	$t=-3.31, p<0.001$	$t=17.08, p<0.001$
TZ	NC		$t=-7.99, p<0.001$	$t=-16.59, p<0.001$	$t=4.30, p<0.001$
RP	NC	NC		$t=-10.59, p<0.001$	$t=10.52, p<0.001$
CH	CH > EZ	NC	CH > RP		$t=16.99, p<0.001$
CL	EZ > CL	TZ > CL	RP > CL	CH > CL	

7.4.5. Proporciones de abundancia y número de especies

Abundancia. El 63.30% de la abundancia de las larvas de la Sierra de Coalcomán fueron de Anisoptera (Cuadro 36 y Figura 97). Esto da una proporción de casi dos larvas de Anisoptera por una de Zygoptera. En Estanzuela la proporción fue de 5 a 1 (5 larvas de Anisoptera por una de Zygoptera), mientras que en Pinolapa fue de 6 a 1 (Figura 98). Sin embargo, la proporción de Zygoptera fue notablemente mayor en algunos arroyos como Ticuiz donde se registraron casi 7 larvas de Zygoptera por 1 de Anisoptera. Cabe resaltar que en este mismo cuerpo de agua la proporción que alcanzaron los Coenagrionidae respecto a los Libellulidae fue la mayor, casi 8 larvas de Coenagrionidae (generalmente *Argia*) por 1 de Libellulidae.

Cuadro 36. Abundancias de larvas totales y porcentuales por suborden y familia de los arroyos muestreados de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. CH= Chichihua, CL= Colorín, TZ= Ticuiz, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa.

	CH	%	CL	%	TZ	%	EZ	%	RP	%	TOT	%
CALOPTERYGIDAE	381	26.83	512	68.09	9	0.43	176	3.75	33	1.00	1111	9.05
LESTIDAE	10	0.70	9	1.20	-	-	2	0.04	-	-	21	0.17
PLATYSTICTIDAE	8	0.56	1	0.13	-	-	147	3.13	93	2.83	249	2.03
PROTONEURIDAE	-	-	-	-	4	0.19	-	-	1	0.03	5	0.04
COENAGRIONIDAE	515	36.27	6	0.80	1835	86.72	444	9.46	317	9.64	3117	25.40
ZYGOPTERA	914	64.37	528	70.21	1848	87.33	769	16.39	444	13.50	4503	36.70
LIBELLULIDAE	77	5.42	124	16.49	210	9.92	1880	40.06	694	21.09	2985	24.33
GOMPHIDAE	427	30.07	100	13.30	29	1.37	2044	43.55	2152	65.41	4752	38.73
AESHNIDAE	2	0.14	-	-	29	1.37	-	-	-	-	31	0.25
ANYSOPTERA	506	35.63	224	29.79	268	12.67	3924	83.61	2846	86.50	7768	63.30
ODONATA	1420	100	752	100	2116	100	4693	100	3290	100	12271	100

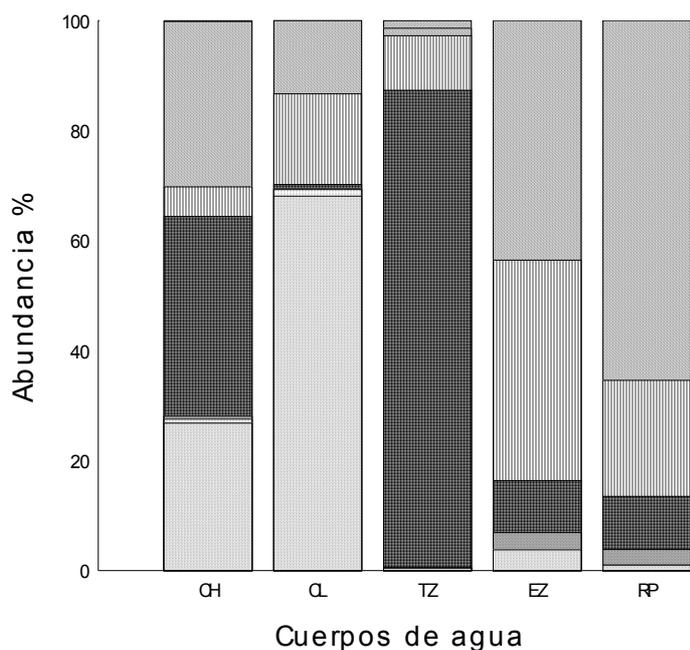


Figura 97. Composición porcentual de la abundancia de las familias de larvas de Odonata en cada ensamblaje. CH= Chichihua, CL= Colorín, TZ= Ticuiz, EZ= Estanzuela y RP= Pinolapa.

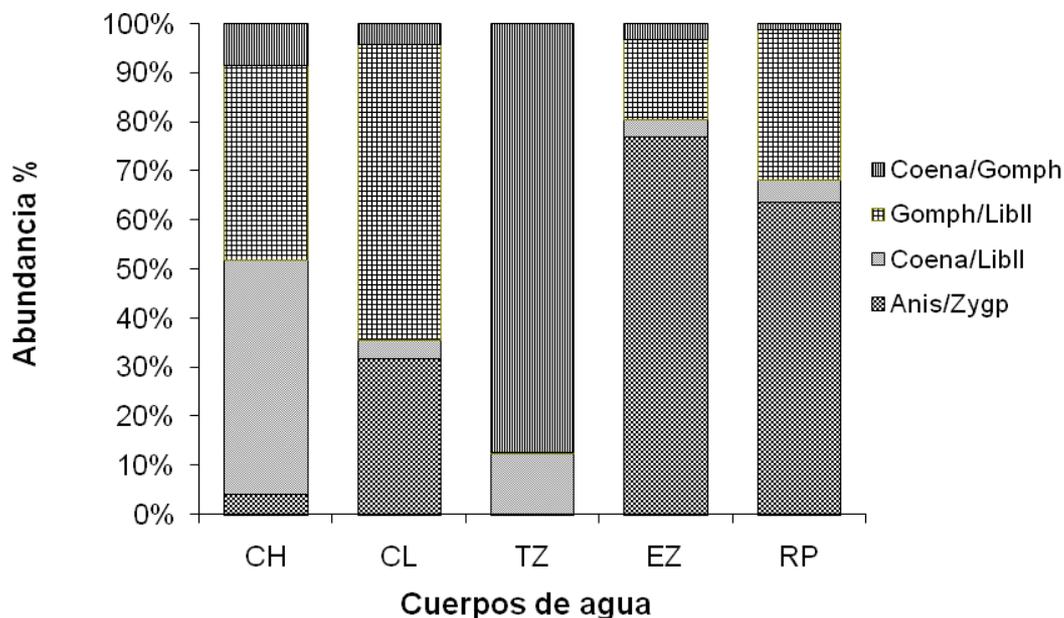


Figura 98. Comparación porcentual de algunas proporciones entre las familias y subordenes más abundantes y constantes en los cinco cuerpos de agua. Coena= Coenagrionidae, Gomph= Gomphidae, Libll= Libellulidae, Anis= Anisoptera, Zygp= Zygoptera. EZ= Estanzuela, TZ= Ticuiz, RP= Pinolapa, CH= Chichihua y CL= Colorín.

Número de especies. En todos los ensamblajes el número de especies de Coenagrionidae y Libellulidae fue superior (Cuadro 37 y Figura 99). Esto coincide bien con lo reportado en la literatura, generalmente estas dos familias resultan las más abundantes y ricas en especies. En general, el 63.16% de las especies colectadas en SC fueron anisópteros. Esta proporción de 6 a 4 (anisópteros/zygópteros) se cumplió aproximadamente en TZ y RP; mientras que cambió ligeramente a 5/5 en los tres arroyos restantes (Figura 100). Las familias con mayor número de especies en todos los arroyos fueron Coenagrionidae y Libellulidae. No se registraron larvas de Lestidae en TZ y RP, asimismo, en el primero de estos arroyos tampoco se registraron platistictídeos. Igualmente, no hubo registros de protoneuridos en CH, CL y EZ y, en los dos últimos arroyos y RP no hubo aeshnidos.

Cuadro 37. Número de especies de odonatos (larvas) por suborden y familia para los arroyos muestreados de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. CH= La Chichihua, CL= El Colorín, TZ= El Ticuiz, EZ= La Estanzuela, RP= Río Pinolapa.

	CH	%	CL	%	EZ	%	TZ	%	RP	%	TOT	%
CALOPTERYGIDAE	3	9.68	3	16.67	2	8.00	3	8.57	1	3.70	5	6.58
LESTIDAE	1	3.23	1	5.56	1	4.00	-	-	-	-	1	1.32
PLATYSTICTIDAE	1	3.23	1	5.56	1	4.00	-	-	1	3.70	1	1.32
PROTONEURIDAE	-	-	-	-	-	-	2	5.71	1	3.70	2	2.63
COENAGRIONIDAE	11	35.48	4	22.22	8	32.00	8	22.86	8	29.63	20	26.32
ZYGOPTERA	16	51.61	9	50.00	12	48.00	13	37.14	11	40.74	28	36.84
LIBELLULIDAE	8	25.81	6	33.33	7	28.00	14	40.00	8	29.63	29	38.16
GOMPHIDAE	6	19.35	3	16.67	6	24.00	4	11.43	8	29.63	14	18.42
AESHNIDAE	1	3.23	-	-	-	-	4	11.43	-	-	5	6.58
ANISOPTERA	15	48.39	9	50.00	13	52.00	22	62.86	16	59.26	48	63.16
ODONATA	31	100	18	100	25	100	35	100	27	100	76	100

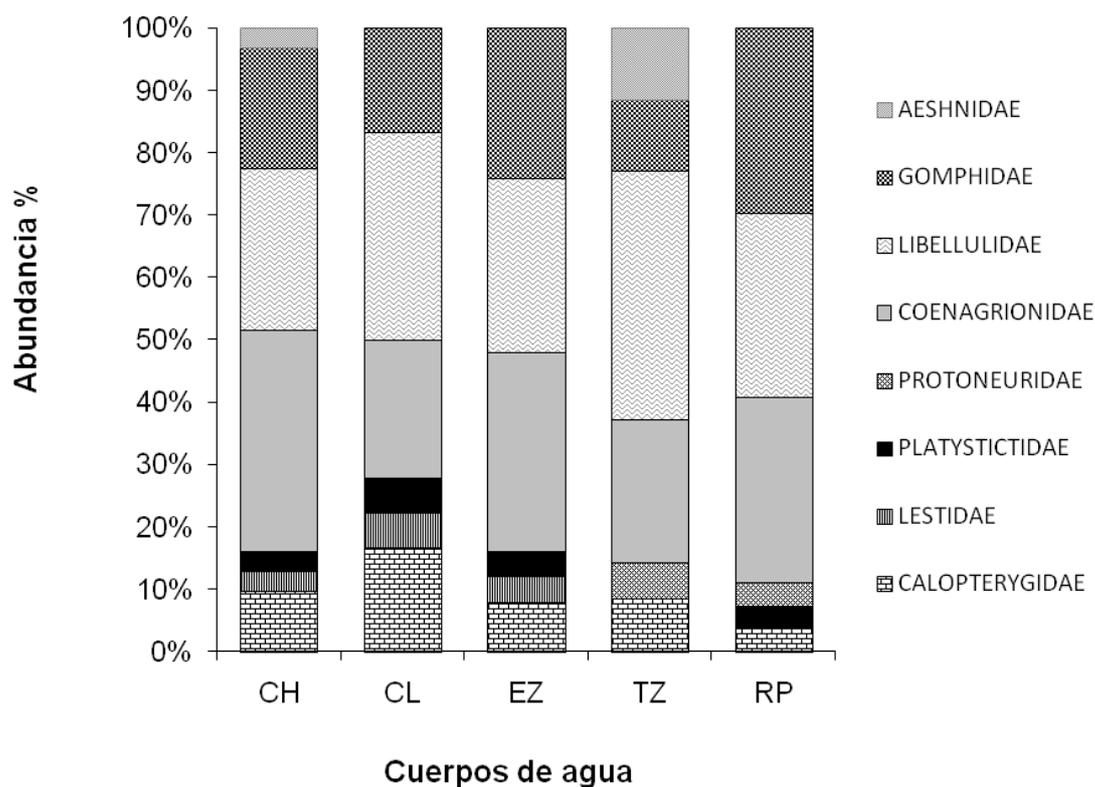


Figura 99. Composición porcentual específica de las larvas de Odonata en cada ensamblaje.

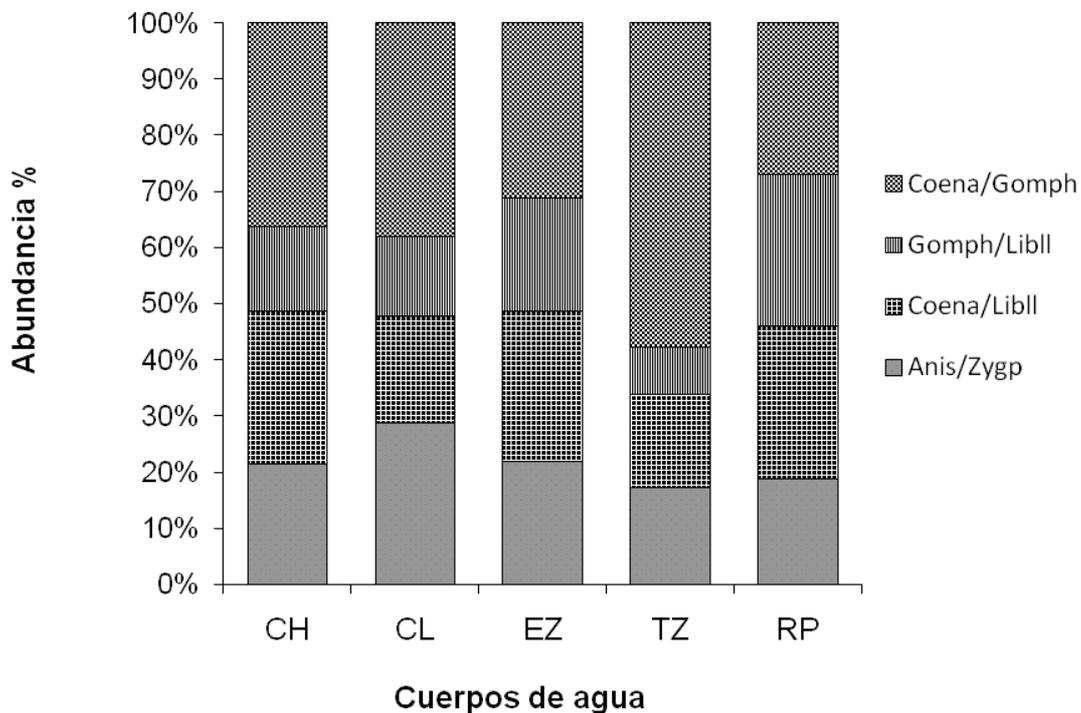


Figura 100. Comparación porcentual de algunas proporciones entre las familias más ricas en especies en los cinco cuerpos de agua. Coena= Coenagrionidae, Gomph= Gomphidae, Libll= Libellulidae, Anis= Anisoptera, Zygp= Zygoptera. Se incluye también la comparación entre subordenes.

El mayor número de especies se registró en la familia Libellulidae con 29, seguida por Coenagrionidae con 20 y Gomphidae con 14; las familias restantes tuvieron entre 1 y 5 especies (Figura 101). En relación con el número de especies por género, *Argia* tuvo el mayor número, 14; en el resto de los 29 géneros el número de especies osciló entre 1 y 5 (Figura 102). Algunos autores plantean que la información taxonómica superespecífica, como el número de géneros, familias, subordenes, etc., es importante y debe ser considerada para evaluar la diversidad. Dicha estructura taxonómica presenta cambios importantes que son resultado de diferentes procesos históricos o que han sido inducidos en la actualidad por el hombre.

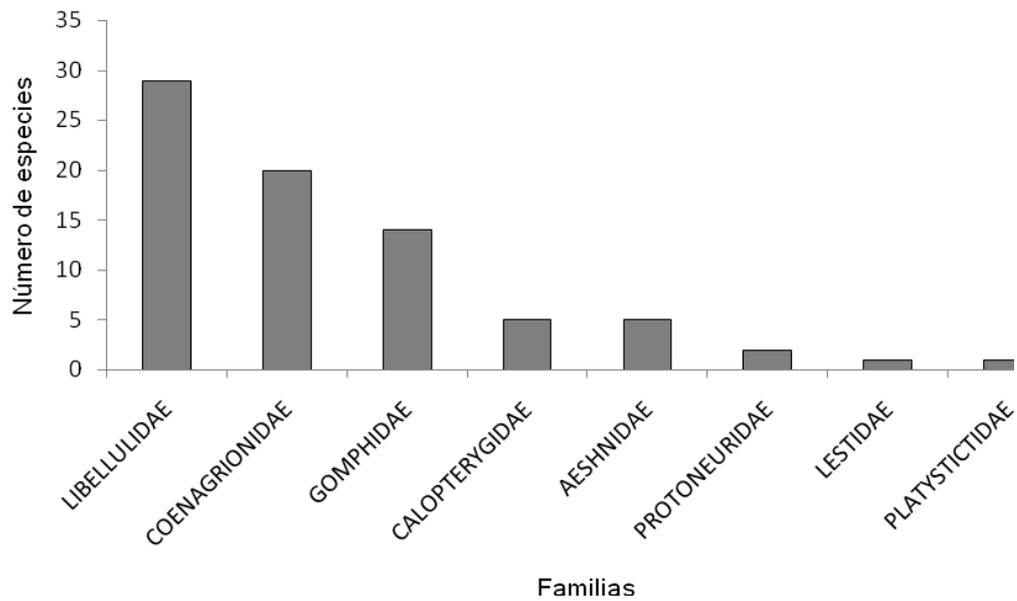


Figura 101. Número de especies de odonatos por familia en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Ordenadas de mayor a menor.

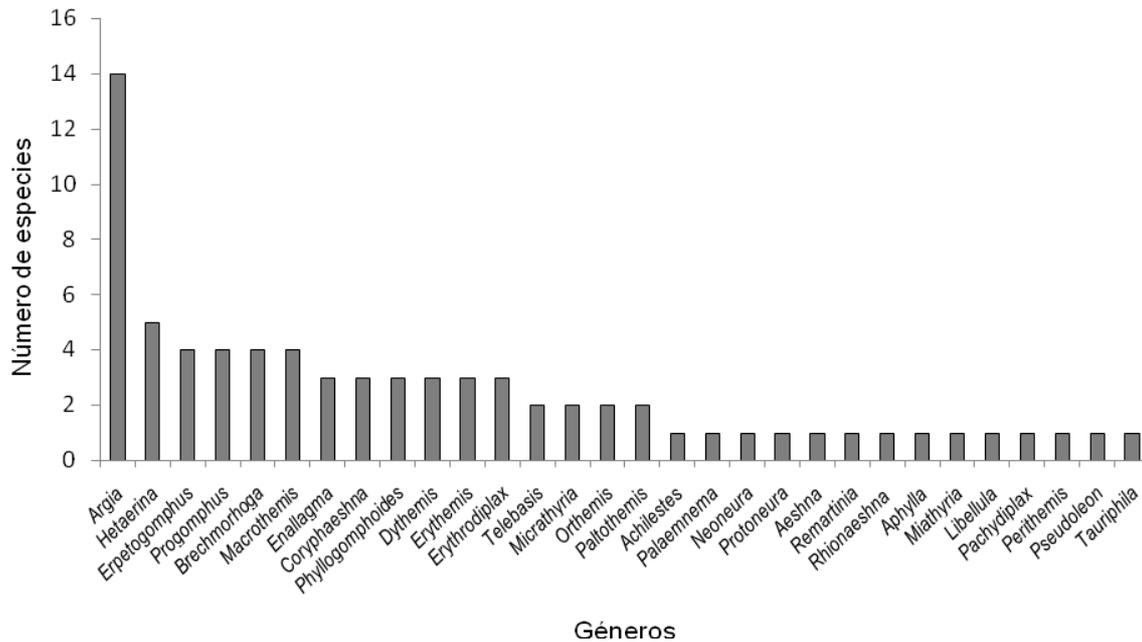


Figura 102. Número de especies por género en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Se incluyen todos los géneros en orden decreciente.

7.4.6. Abundancia

La abundancia de larvas/muestra fue transformada como $\log(x+1)$ con lo cual se logró normalidad y homocedasticidad para poder aplicar un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías. Si bien estas pruebas se aplicaron sobre la variable transformada, los gráficos y cuadros fueron generados a partir de los datos sin transformar.

Larvas en general. Los mayores promedios de larvas se registraron en RP (78.36 larvas/muestra) y EZ (76.93 larvas/muestra) (Figura 103 y Anexo C1), mientras que CL exhibió el menor número promedio de larvas (15.37 larvas/muestra). También es evidente que la mayor variación se registró en EZ y RP, mientras que la menor variación estuvo en CH y CL. Lo anterior implica que los números de larvas por muestra variaron mucho en EZ y RP y fueron más similares en CH y CL.

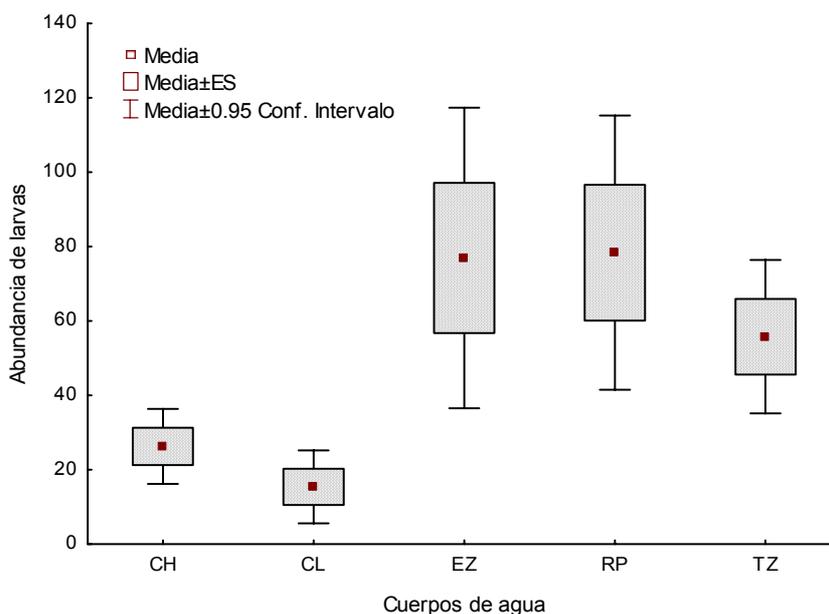


Figura 103. Número promedio de larvas de Odonata por cuerpo de agua e intervalo de confianza al 95%. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz.

La mayor abundancia promedio de larvas se registró en otoño (81.17 larvas/muestra), después en invierno (67.79 larvas/muestra); en primavera y verano se registraron las menores abundancias de larvas con 29.13 y 13.92 larvas/muestra, respectivamente (Figura 104 y Anexo C2). Desde esta perspectiva parece fácil advertir dónde radican las diferencias importantes en abundancia.

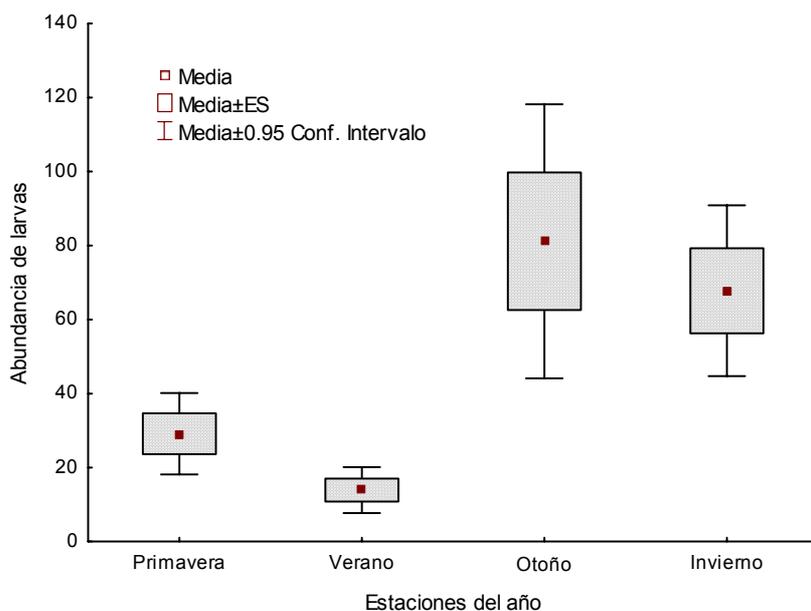


Figura 104. Número promedio de larvas de Odonata e intervalo de confianza al 95% para la abundancia por estación del año.

El ANOVA de dos vías evidenció diferencias significativas de la abundancia entre las localidades ($F_{4, 224} = 9.22, p < 0.001$), entre las estaciones ($F_{3, 224} = 8.53, p < 0.001$) pero no del efecto cruzado localidad x estación ($F_{12, 224} = 1.13, p = 0.338$) (Anexo C3). En vista de este resultado preliminar fue necesario establecer dónde radican las diferencias, para lo cual las pruebas *post hoc*, en este caso los contrastes de Bonferroni, evidenciaron que las diferencias en abundancia están entre CL y EZ, CL y RP, CL y TZ, CH y RP, CH y TZ (Anexo C4), mientras que para las estaciones todos los contrastes fueron significativos, excepto aquel entre invierno y otoño (Anexo C5).

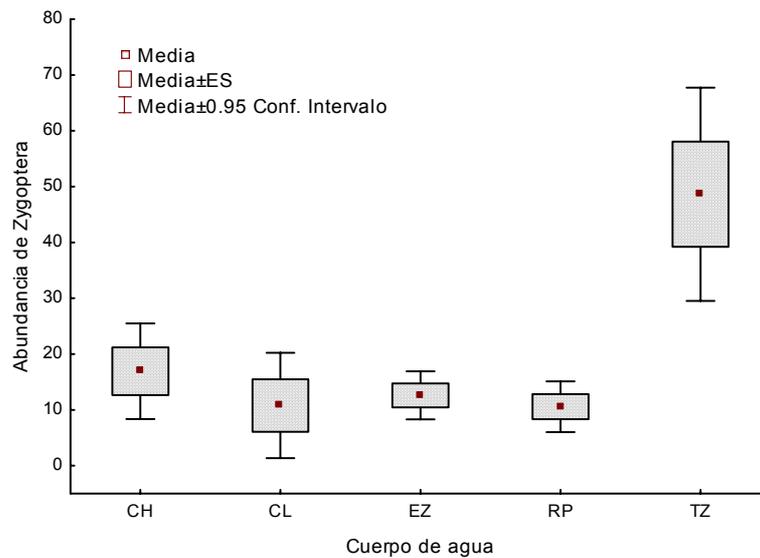


Figura 105. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Zygoptera por cuerpo de agua. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz.

Zygoptera: El promedio de larvas de Zygoptera fue mayor en TZ (57.74 larvas/muestra) y fue menor y relativamente igual en los cuatro cuerpos de agua restantes (Figura 105, Anexo C6).

Respecto a las estaciones del año, el número promedio de larvas de Zygoptera fue relativamente igual en invierno (21.46 larvas/muestra), otoño (19.15 larvas/muestra) y primavera (21.01 larvas/muestra), pero fue menor en verano (10.49 larvas/muestra) (Figura 106 y Anexo C7).

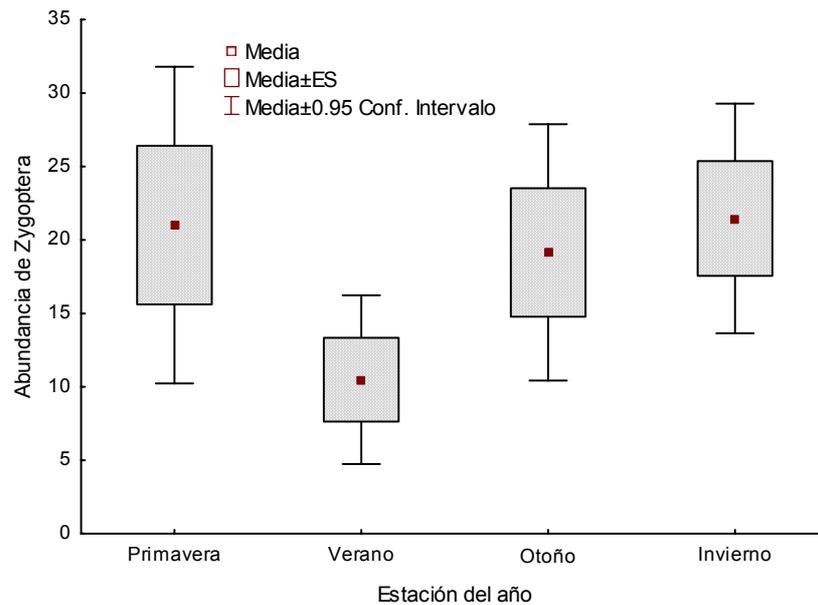


Figura 106. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Zygoptera por estación del año.

El ANOVA de dos vías evidenció diferencias significativas de la abundancia de Zygoptera entre las localidades ($F_{4, 224} = 9.49, p < 0.001$), entre las estaciones ($F_{3, 224} = 3.02, p = 0.031$) pero no del efecto cruzado localidad x estación ($F_{12, 224} = 1.68, p = 0.479$) (Anexo C8). Los contrastes *post hoc*, de Bonferroni, mostraron que las diferencias en abundancia de Zygoptera están entre Ticuiz y el resto de los cuerpos de agua (Anexo C9), mientras que para las estaciones la única diferencia radicó entre verano e invierno (Anexo C10).

Anisoptera. Con relación a los Anisoptera, las mayores abundancias promedio se registraron en RP (67.79 larvas/muestra) y EZ (64.33 larvas/muestra), los cuerpos de agua restantes exhibieron promedios relativamente bajos (Figura 107 y Anexo C11).

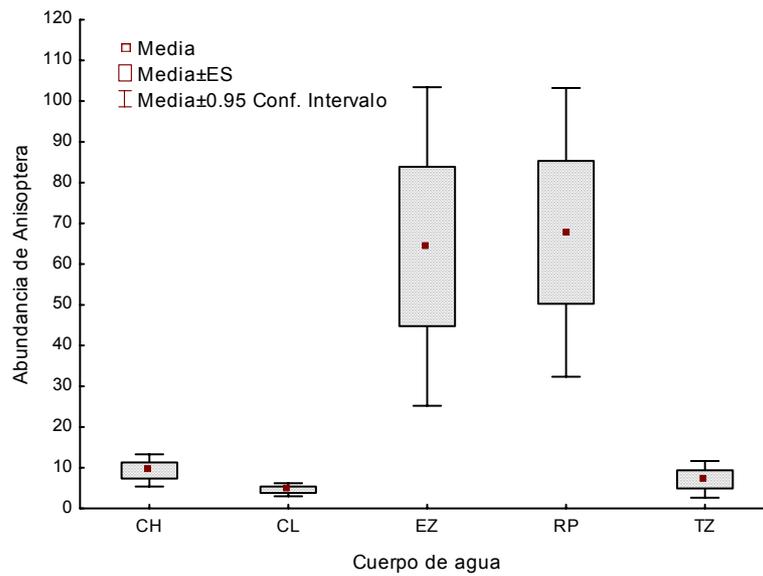


Figura 107. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Anisoptera por cuerpo de agua. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz.

Las mayores abundancias promedio de larvas de Anisoptera se registraron en otoño (62.01 larvas/muestra) e invierno (46.32 larvas/muestra), mientras que un descenso drástico ocurrió en primavera y verano, 8.12 y 3.43 larvas/muestra respectivamente (Figura 108 y Anexo C12).

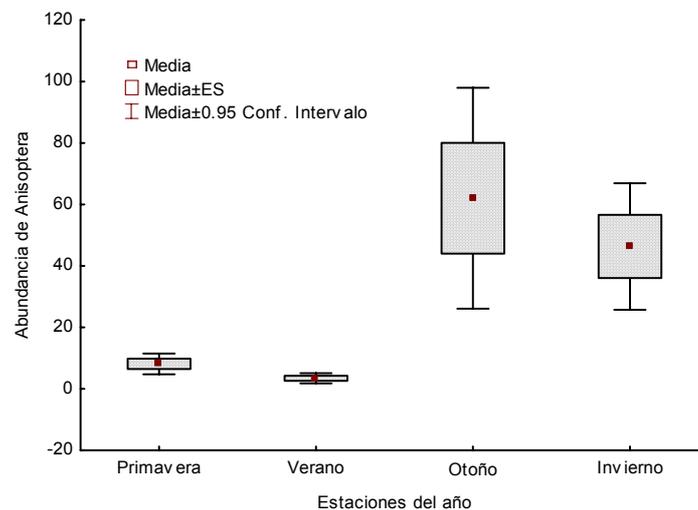


Figura 108. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Anisoptera por estación del año.

El ANOVA de dos vías mostró diferencias significativas de la abundancia de larvas de Anisoptera entre las localidades ($F_{4, 224} = 12.74, p < 0.001$), entre las estaciones ($F_{3, 224} = 13.92, p < 0.001$) pero no del efecto cruzado localidad x estación ($F_{12, 224} = 1.18, p = 0.298$) (Anexo C13). Los contrastes *post hoc*, de Bonferroni, evidenciaron que la mayoría de los contrastes son significativos, excepto CH y CL, CH y TZ, TZ y CL (Anexo C14). En cuanto a los contrastes para las estaciones, hubo diferencias significativas entre invierno-primavera, invierno-verano, otoño-primavera y otoño-verano (Anexo C15).

Coenagrionidae. La mayoría de los Coenagrionidae fueron del género *Argia*. El TZ mostró la mayor cantidad promedio de larvas de esta familia (48.29 larvas/muestra), mientras que el menor promedio estuvo en CL (0.12 larvas/muestra) (Figura 109 y Anexo C16).

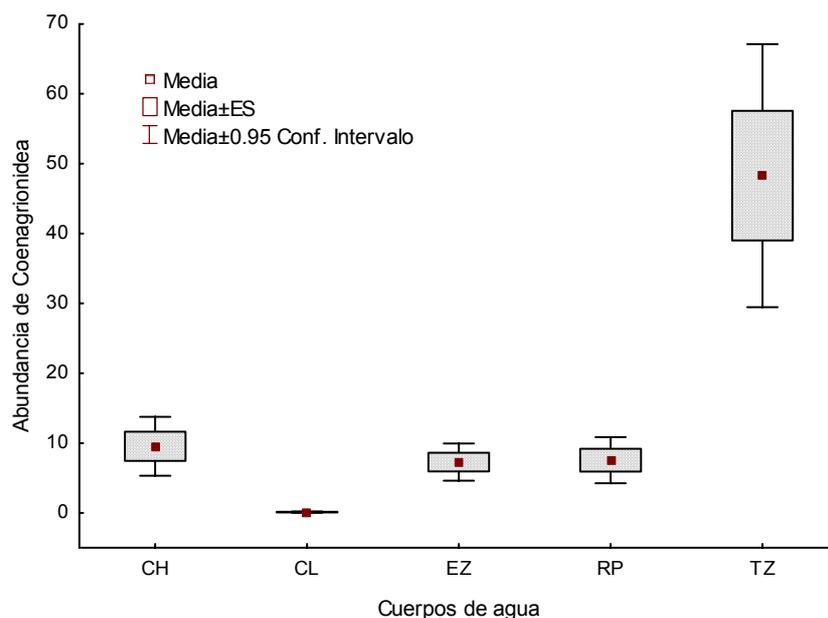


Figura 109. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Coenagrionidae por cuerpo de agua. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz.

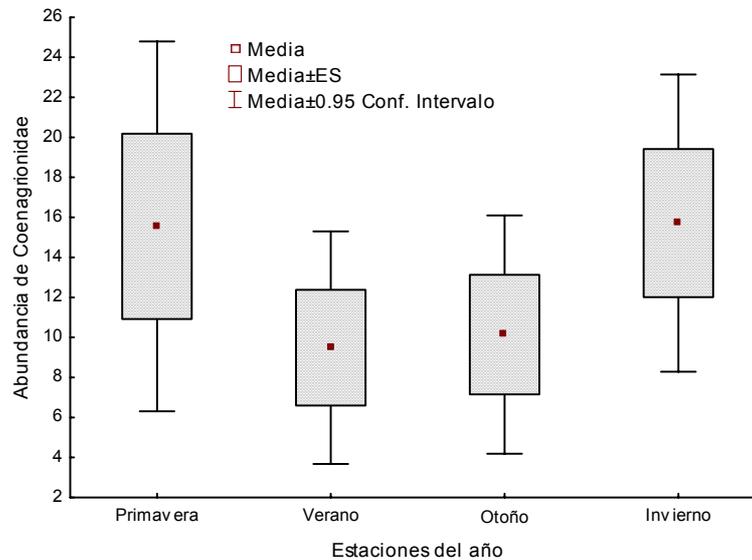


Figura 110. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Zygoptera por estación del año.

Un mayor número de Coenagrionidae se registró en invierno (15.71 larvas/muestra) y primavera (15.55 larvas/muestra); mientras que durante las estaciones de verano y otoño fue menor y casi igual el número promedio de larvas, 9.49 y 10.14 larvas/muestra, respectivamente (Figura 110 y Anexo C17).

El ANOVA de dos vías mostró diferencias significativas de la abundancia de larvas de Coenagrionidae entre las localidades ($F_{4, 224} = 32.28, p < 0.001$), entre las estaciones ($F_{3, 224} = 3.74, p = 0.01$) pero no del efecto cruzado localidad x estación ($F_{12, 224} = 0.98, p = 0.469$) (Anexo C18). Los contrastes *post hoc*, de Bonferroni, evidenciaron diferencias significativas de la abundancia de Coenagrionidae entre los cuerpos de agua (Anexo C19) de CH con EZ y RP y adicionalmente de EZ con RP, pero no entre las estaciones del año (Anexo C20).

Gomphidae. Los mayores números promedio de larvas de Gomphidae se registraron en Pinolapa (51.24 larvas/muestra) y Estanzuela (33.51 larvas/muestra) (Figura 111), mientras que el resto de los cuerpos de agua exhibieron promedios inferiores a 10 individuos en promedio (Anexo C21). En

relación a los promedios por estación, estos fueron mayores en invierno (35.89 larvas/muestra) y otoño (32.50 larvas/muestra) e inferiores en primavera (5.22 larvas/muestra) y verano (1.37 larvas/muestra) (Figura 112 y Anexo C22).

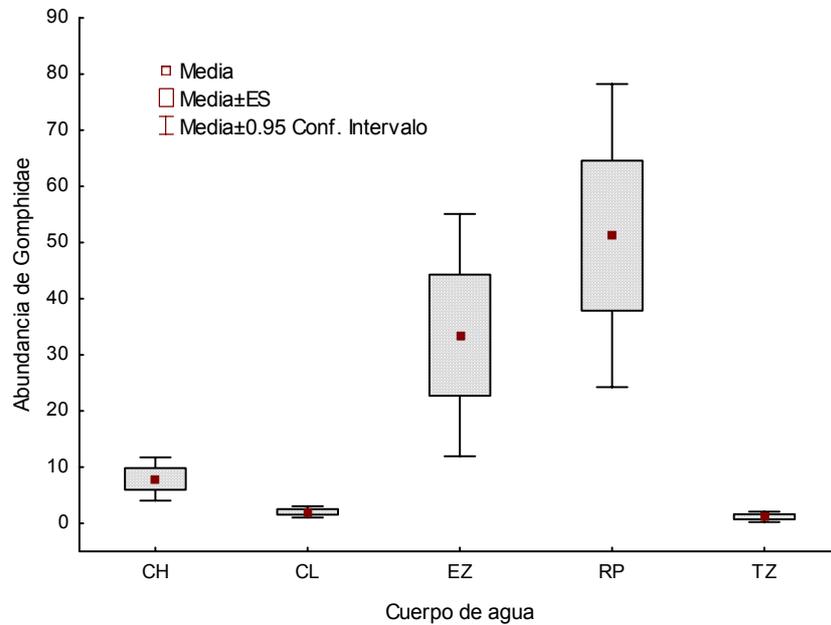


Figura 111. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Gomphidae por cuerpo de agua. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz.

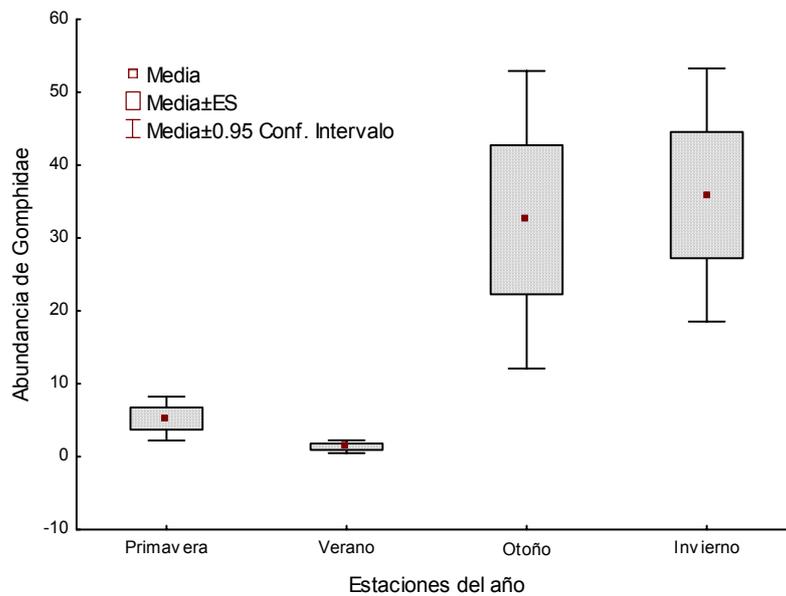


Figura 112. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Gomphidae por estación del año.

El ANOVA de dos vías mostró diferencias significativas de la abundancia de Gomphidae entre las localidades ($F_{4, 224} = 15.21, p < 0.001$), entre las estaciones ($F_{3, 224} = 10.58, p < 0.001$) pero no del efecto cruzado localidad x estación ($F_{12, 224} = 1.70, p = 0.068$) (Anexo C23). Los contrastes *post hoc*, de Bonferroni, mostraron diferencias en abundancia de Gomphidae en la mayoría de los contrastes, excepto entre EZ y CH, TZ y CL (Anexo C24). Con respecto a las comparaciones de la abundancia entre las estaciones, la mayoría fueron significativas, excepto entre invierno-otoño y primavera-verano (Anexo C25).

Libellulidae. Los mayores promedios de larvas de Libellulidae se registraron en EZ (30.82 larvas/muestra) y RP (16.55 larvas/muestra) (Figura 113), los cuerpos de agua restantes exhibieron promedios de larvas de libululidos inferiores a 10 ind/muestra (Anexo C26). En cuanto a los promedios por estación, éstos fueron mayores en otoño (29.35 larva/muestra) e invierno (10.28 larvas/muestra) e inferiores en primavera (2.88 larvas/muestra) y verano (2.04 larvas/muestra) (Figura 114 y Anexo C27).

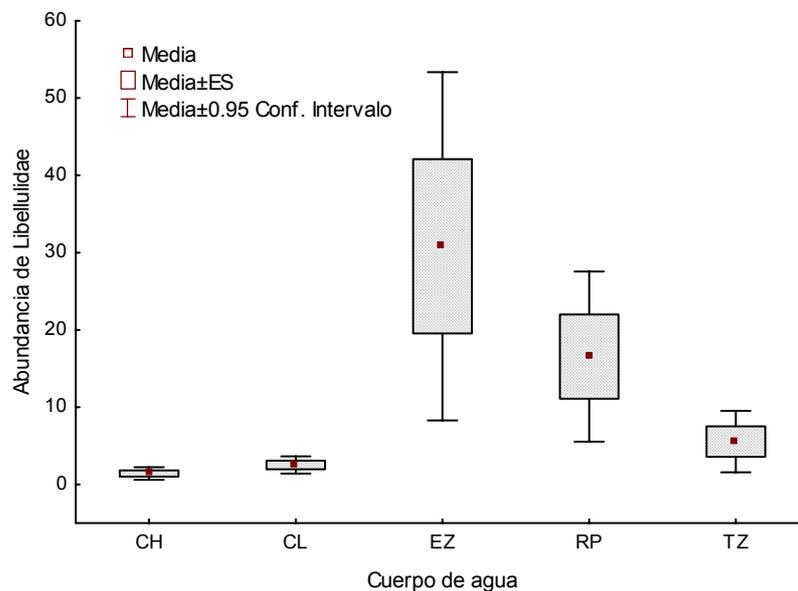


Figura 113. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Libellulidae por cuerpo de agua. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz.

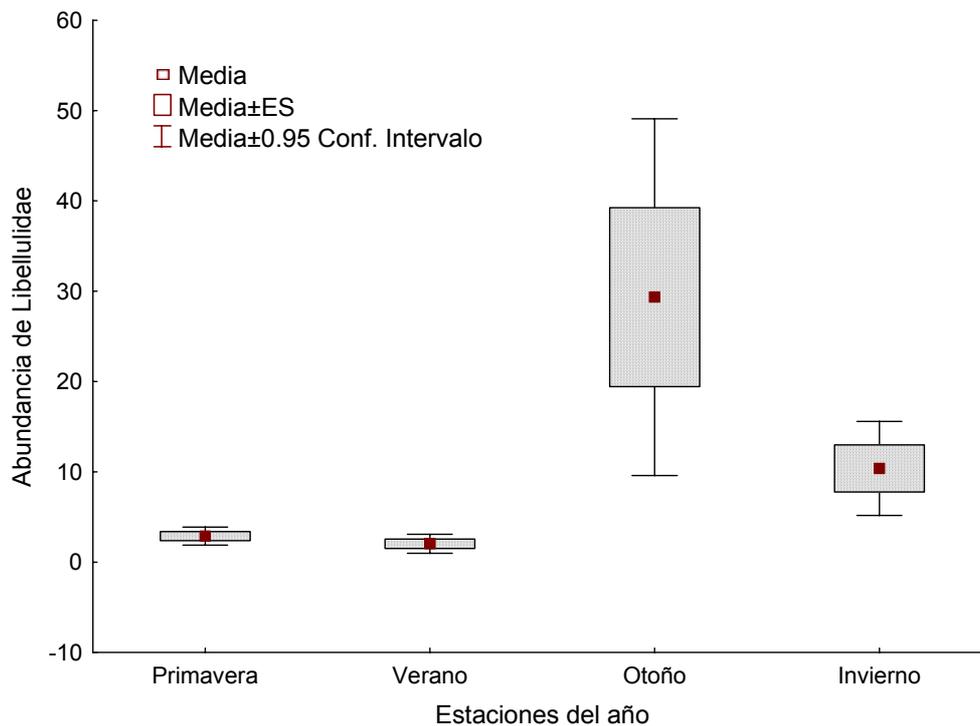


Figura 114. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Libellulidae por estación del año.

La prueba U de Mann-Whitney mostró diferencias significativas de la abundancia de Libellulidae en la mayoría de las comparaciones, excepto entre CL y TZ, RP y EZ (Anexo C28); si bien la diferencia significativa entre EZ y TZ es al parecer marginal. Con relación a las comparaciones de la abundancia entre las estaciones, se obtuvieron diferencias entre invierno y verano, y de la misma manera entre otoño con primavera y verano (Anexo C29).

Calopterygidae. Los mayores promedios de larvas de Calopterygidae se registraron de CL (10.45 larvas/muestra) y de CH (7.06 larvas/muestra), si bien en RP y TZ no alcanzó a ser de 1 individuo/ muestra (Figura 115 y Anexo C30). En cuanto a la abundancia por estación, ésta fue mayor en otoño (8.04 larvas/muestra) y primavera (4.75 larvas/muestra); durante el verano se registraron pocos Calopterygidae (Figura 116 y Anexo C31). La prueba U de

Mann-Whitney mostró diferencia de Calopterygidae entre CH y CL, CH y TZ, EZ y TZ, y de CL con EZ, RP y TZ (Anexo C32). Mientras que no hubo diferencias de Calopterygidae entre las estaciones del año (Anexo C33).

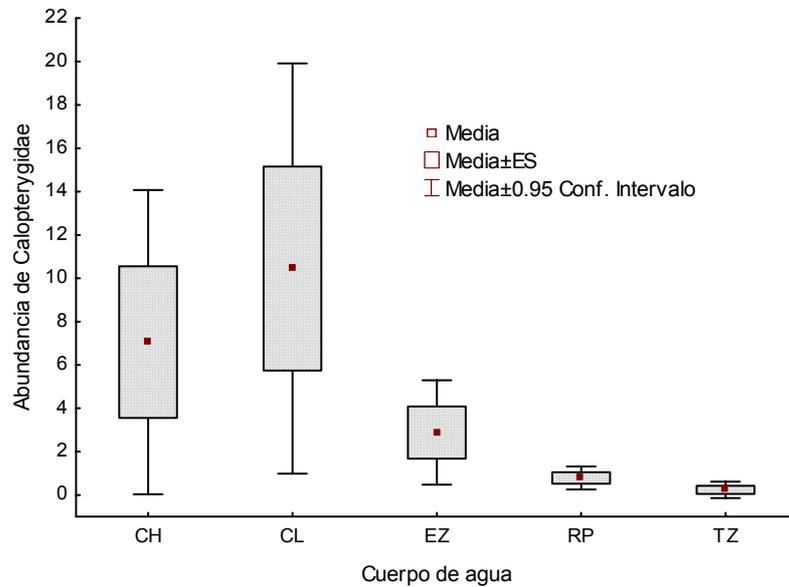


Figura 115. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Calopterygidae por cuerpo de agua. CH= Chichihua, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, RP= Pinolapa y TZ= Ticuiz.

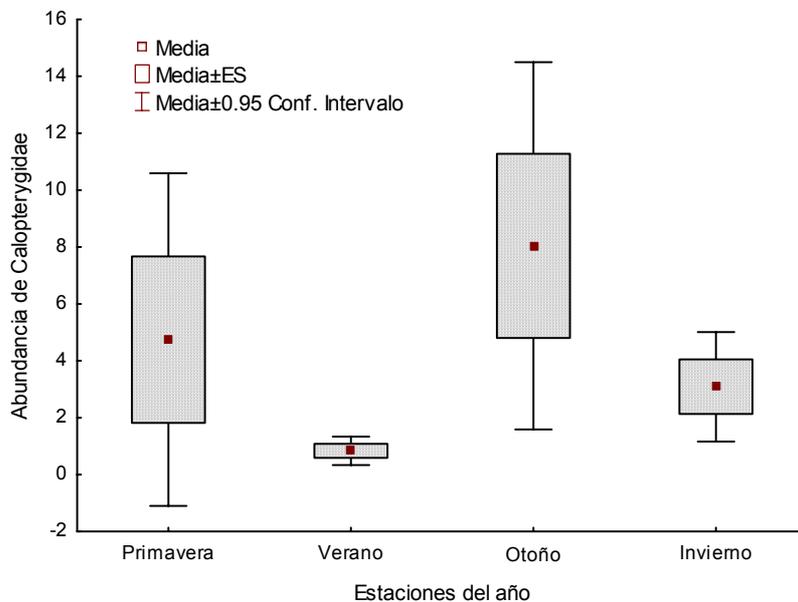


Figura 116. Número promedio e intervalo de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Calopterygidae por estación del año.

7.4.7. Similitud

La similitud faunística cuantitativa generada con el índice de Bray-Curtis indicó que ninguna comparación pareada alcanzó al menos el 50% de similitud, si bien, la mayoría de las similitudes pareadas resultaron muy pequeñas, como fue el caso particular del Colorín con el resto de los cuerpos de agua (Cuadro 38).

La mayor similitud faunística se apreció entre RP y EZ (Figura 117), estos arroyos compartieron 12 especies (Figura 118.) Por otro lado, la menor similitud ocurrió entre CL y TZ, sin duda, estos dos conjuntos representan faunas completamente diferentes, ya que sólo compartieron dos especies, *Hetaerina occisa* y *Erpetogomphus elaps*. Esta última especie se encontró en los cinco arroyos con diferente abundancia, aunque particularmente en CL y TZ fue una especie rara (abundancia inferior al 1%); *H. occisa* también fue una especie rara para CL y TZ. De esta manera, las únicas dos especies que ambos arroyos compartieron fueron especies raras. La pequeña similitud que se muestra entre TZ y CL (Figura 118) fue entonces producto de dos especies raras, de no ser así, serían dos faunas 100% diferentes desde el punto de vista cualitativo y cuantitativo.

La hipótesis faunística que se desprende del dendrograma de la Figura 117 es que, CL es diferente al conjunto conformado por los cuatro cuerpos de agua restantes. Otros dendrogramas generados por distintos índices y métodos de unión produjeron la misma separación del Colorín.

Cuadro 38. Matriz de similitud generada con el índice de Bray-Curtis.

	Estanzuela	Ticuiz	Pinolapa	Chichihua
Estanzuela	1			
Ticuiz	0.01	1		
Pinolapa	0.48	0.03	1	
Chichihua	0.21	0.05	0.26	1
Colorín	0.02	0.001	0.004	0.02

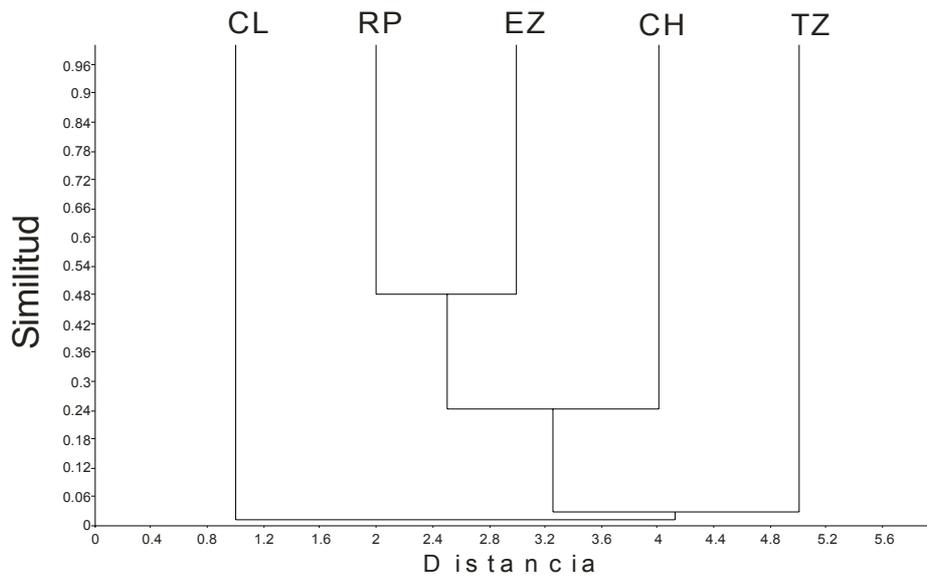


Figura 117. Dendrograma que muestra las relaciones faunísticas de los Odonata entre los arroyos muestreados en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Generado a partir de una matriz de similitud de Bray-Curtis y utilizando el UPGMA como método de amalgamiento. CL= Colorín, RP= Pinolapa, EZ= Estanzuela, CH= Chichihua y TZ= Ticuiz.

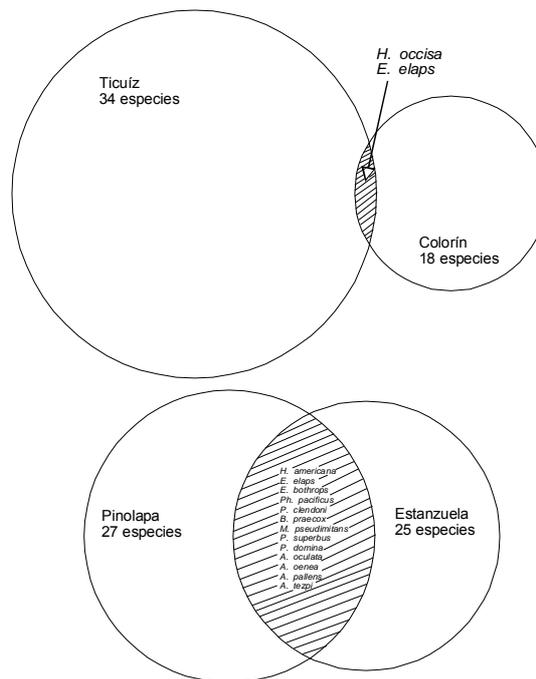


Figura 118. Representación gráfica mediante diagramas de Venn de la similitud faunística menor (TZ y CL) y mayor (RP y EZ) en función de los tamaños de las faunas y el número de especies compartidas. Los diámetros de los círculos representan el número de especies de cada arroyo y el grado de solapamiento (similitud) se hizo recorriendo los diámetros de los círculos sobre si mismos en proporción al número de especies compartidas.

7.4.7.1. Índice de Whittaker

Al aplicar el índice de Whittaker se obtuvo, $\beta = (75 \text{ especies}) / (15 \text{ especies} - 1) = 5.36$, el cual representa de una manera general la tasa de recambio de especies entre las cinco localidades estudiadas. En la función de Whittaker se puede realizar la siguiente substitución: $\gamma = (\beta)(\alpha)$, de donde se obtiene que $\gamma = (5.36)(15)$. Si la similitud faunística es pequeña (como lo fueron la mayoría de las comparaciones) se advierte que la tasa de recambio es alta. En la diversidad del paisaje (γ) de la Sierra de Coalcomán se advierte que ambos componentes β y α juegan papeles importantes.

7.4.8. Ensamblajes por estación del año

La riqueza, composición y abundancia de las especies que conformaron los ensamblajes estacionales se muestra en el cuadro 39. El número de especies para primavera y otoño fue igual, 54 especies. A pesar de que la abundancia fue notablemente inferior en verano, con respecto de las otras estaciones, el número de especies fue similar al de invierno donde también se registró una de las mayores abundancias. Los valores de diversidad H' fueron muy similares entre las cuatro estaciones (Cuadro 40). Al ordenar estos valores se produce la siguiente secuencia: otoño > primavera > verano > invierno, mientras que Simpson ordenó de la siguiente forma: invierno > verano > primavera > otoño. El índice de Renyi no permitió apreciar el orden general de la diversidad de las cuatro estaciones, en cambio sí permitió apreciar algunas diferencias pareadas (Cuadro 41).

Cuadro 39. Riqueza, composición y abundancia de los ensamblajes de larvas de odonatos por estaciones del año en los cinco arroyos de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. P= Primavera, V= Verano, O= Otoño e I= Invierno.

Especie	Clave	P	%	V	%	O	%	I	%	Total	%
<i>Hetaerina americana</i>	Heam	27	1.4	28	3.79	319	5.53	53	1.39	427	3.49
<i>H. capitalis</i>	Heca	253	13.11	22	2.98	175	3.03	56	1.47	506	4.13
<i>H. cruentata</i>	Hecr	23	1.19			11	0.19	1	0.03	35	0.29
<i>H. occisa</i>	Heoc	6	0.31	4	0.54	66	1.14	66	1.74	142	1.16
<i>H. titia</i>	Heti	6	0.31	-	-	-	-	-	-	6	0.05
<i>Archilestes grandis</i>	Argr	5	0.26	-	-	1	0.02	10	0.26	16	0.13
<i>Palaemnema domina</i>	Pado	35	1.81	6	0.81	64	1.11	138	3.63	243	1.99
<i>Neoneura amelia</i>	Neam	1	0.05	-	-	-	-	1	0.03	2	0.02

<i>Protoneura cara</i>	<i>Prca</i>	1	0.05	1	0.14	-	-	1	0.03	3	0.02
<i>Argia anceps</i>	<i>Aran</i>	7	0.36	12	1.63	-	-	2	0.05	21	0.17
<i>A. carlcooki</i>	<i>Arca</i>	-	-	1	0.14	1	0.02	12	0.32	14	0.11
<i>A. cuprea</i>	<i>Arcu</i>	-	-	1	0.14	-	-	-	-	1	0.01
<i>A. extranea</i>	<i>Arax</i>	-	-	1	0.14	-	-	-	-	1	0.01
<i>A. funcki</i>	<i>Arfu</i>	7	0.36	-	-	-	-	4	0.11	11	0.09
<i>A. lacrimans</i>	<i>Arla</i>	1	0.05	-	-	-	-	-	-	1	0.01
<i>A. oculata</i>	<i>Aroc</i>	119	6.17	36	4.88	25	0.43	50	1.31	230	1.88
<i>A. oenea</i>	<i>Aroe</i>	126	6.53	66	8.94	99	1.72	266	6.99	557	4.55
<i>A. pallens</i>	<i>Arpa</i>	1	0.05	2	0.27	-	-	8	0.21	11	0.09
<i>A. pulla</i>	<i>Arpu</i>	540	27.98	275	37.26	201	3.48	232	6.1	1248	10.2
<i>A. tarascana</i>	<i>Arta</i>	21	1.09	17	2.3	3	0.05	59	1.55	100	0.82
<i>A. tezpi</i>	<i>Arte</i>	3	0.16	1	0.14	21	0.36	117	3.08	142	1.16
<i>A. ulmeca</i>	<i>Arul</i>	9	0.47	2	0.27	-	-	10	0.26	21	0.17
<i>Argia sp.</i>	<i>Arsp</i>	-	-	1	0.14	2	0.03	1	0.03	4	0.03
<i>Enallagma novaehispaniae</i>	<i>Enno</i>	26	1.35	1	0.14	49	0.85	2	0.05	78	0.64
<i>E. praevarum</i>	<i>Enpr</i>	-	-	27	3.66	-	-	40	1.05	67	0.55
<i>E. semicirculare</i>	<i>Ense</i>	-	-	31	4.2	17	0.29	3	0.08	51	0.42
<i>Telebasis salva</i>	<i>Tesa</i>	179	9.27	12	1.63	245	4.25	74	1.95	510	4.17
<i>T. griffini</i>	<i>Tegr</i>	2	0.1	-	-	48	0.83	-	-	50	0.41
<i>Aeshna williamsoniana</i>	<i>Aewi</i>	1	0.05	-	-	-	-	-	-	1	0.01
<i>Coryphaesha adnexa</i>	<i>Coad</i>	-	-	1	0.14	11	0.19	1	0.03	13	0.11
<i>C. apeora</i>	<i>Coap</i>	2	0.1	-	-	-	-	-	-	2	0.02
<i>C. viriditas</i>	<i>Covi</i>	-	-	-	-	1	0.02	-	-	1	0.01
<i>Remartinia luteipennis</i>	<i>Relu</i>	1	0.05	2	0.27	12	0.21	-	-	15	0.12
<i>Rhionaesha psilus</i>	<i>Rhps</i>	-	-	-	-	2	0.03	-	-	2	0.02
<i>Aphylla protracta</i>	<i>Appr</i>	1	0.05	1	0.14	13	0.23	-	-	15	0.12
<i>Erpetogomphus bothrops</i>	<i>Erbo</i>	-	-	2	0.27	-	-	1	0.03	3	0.02
<i>E. cophias</i>	<i>Erco</i>	3	0.16	-	-	16	0.28	-	-	19	0.16
<i>E. elaps</i>	<i>Erel</i>	193	10	37	5.01	1062	18.41	1749	45.99	3041	24.84
<i>Erpetogomphus sp.</i>	<i>Ersr</i>	-	-	-	-	3	0.05	-	-	3	0.02
<i>Phyllogomphoides luisi</i>	<i>Phlu</i>	21	1.09	2	0.27	106	1.84	91	2.39	220	1.8
<i>Ph. pacificus</i>	<i>Phpa</i>	10	0.52	3	0.41	104	1.8	10	0.26	127	1.04
<i>Ph. apiculatus</i>	<i>Phap</i>	2	0.1	-	-	695	12.05	12	0.32	709	5.79
<i>Progomphus lambertoi</i>	<i>Prla</i>	2	0.1	-	-	101	1.75	14	0.37	117	0.96
<i>P. clendoni</i>	<i>Prcl</i>	34	1.76	32	4.34	138	2.39	52	1.37	256	2.09
<i>P. marcellae</i>	<i>Prma</i>	61	3.16	-	-	8	0.14	65	1.71	134	1.09
<i>P. zonatus</i>	<i>Przo</i>	11	0.57	4	0.54	48	0.83	20	0.53	83	0.68
<i>Brechmorhoga nubecula</i>	<i>Brnu</i>	10	0.52	-	-	17	0.29	13	0.34	40	0.33
<i>B. praecox</i>	<i>Brpr</i>	12	0.62	27	3.66	434	7.52	364	9.57	837	6.84
<i>B. rapax</i>	<i>Brra</i>	3	0.16	4	0.54	122	2.11	1	0.03	130	1.06
<i>B. tepeaca</i>	<i>Brte</i>	5	0.26	-	-	45	0.78	5	0.13	55	0.45
<i>Dythemis multipunctata</i>	<i>Dymu</i>	-	-	1	0.14	-	-	-	-	1	0.01
<i>D. nigrescens</i>	<i>Dyni</i>	1	0.05	9	1.22	9	0.16	7	0.18	26	0.21
<i>D. sterilis</i>	<i>Dyst</i>	1	0.05	-	-	6	0.1	-	-	7	0.06
<i>Erythemis plebeja</i>	<i>Erpl</i>	2	0.1	-	-	55	0.95	-	-	57	0.47
<i>E. simplicollis</i>	<i>Ersi</i>	1	0.05	-	-	-	-	-	-	1	0.01
<i>Erythemis sp.</i>	<i>Ertssp</i>	-	-	4	0.54	-	-	1	0.03	5	0.04
<i>Erythrodiplax basifusca</i>	<i>Erba</i>	-	-	-	-	-	-	1	0.03	1	0.01
<i>E. fervida</i>	<i>Erfe</i>	-	-	-	-	1	0.02	-	-	1	0.01
<i>Erythrodiplax sp.</i>	<i>Ertxsp</i>	3	0.16	1	0.14	4	0.07	7	0.18	15	0.12
<i>Macrothemis inacuta</i>	<i>Maina</i>	7	0.36	-	-	-	-	-	-	7	0.06
<i>M. inequiunguis</i>	<i>Maine</i>	18	0.93	24	3.25	5	0.09	11	0.29	58	0.47
<i>M. pseudimitans</i>	<i>Maps</i>	78	4.04	17	2.3	1270	22.01	132	3.47	1497	12.23

<i>M. ultima</i>	<i>Maul</i>	7	0.36	8	1.08	10	0.17	14	0.37	39	0.32
<i>Micrathyría aequalis</i>	<i>Miae</i>	21	1.09	1	0.14	6	0.1	6	0.16	34	0.28
<i>M. didyma</i>	<i>Midy</i>	1	0.05	-	-	-	-	-	-	1	0.01
<i>Miathyria marcella</i>	<i>Mima</i>	4	0.21	1	0.14	1	0.02	-	-	6	0.05
<i>Libellula croceipennis</i>	<i>Licr</i>	-	-	-	-	21	0.36	7	0.18	28	0.23
<i>Orthemis discolor</i>	<i>Ordi</i>	-	-	-	-	1	0.02	-	-	1	0.01
<i>O. ferruginea</i>	<i>Orfe</i>	1	0.05	-	-	19	0.33	1	0.03	21	0.17
<i>Pachydiplax longipennis</i>	<i>Palo</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0
<i>Paltothermis cyanosoma</i>	<i>Pacy</i>	-	-	-	-	1	0.02	-	-	1	0.01
<i>P. lineatipes</i>	<i>Pali</i>	-	-	-	-	3	0.05	-	-	3	0.02
<i>Perithemis domitia</i>	<i>Pedm</i>	5	0.26	10	1.36	40	0.69	6	0.16	61	0.5
<i>Pseudoleon superbus</i>	<i>Pssu</i>	10	0.52	-	-	32	0.55	6	0.16	48	0.39
<i>Tauriphila australis</i>	<i>Taa</i>	-	-	-	-	1	0.02	-	-	1	0.01
Abundancia		1930	100	738	100	5770	100	3803	100	12241	100
Especies		54		42		54		49		75	

Cuadro 40. Parámetros de los ensamblajes de larvas de odonatos para las estaciones del año. En cada estación se realizaron dos colectas, generalmente a principios y finales de cada estación.

	Primavera	Verano	Otoño	Invierno
Número de especies	54	42	54	49
Abundancia	1930	738	5770	3803
Simpson (D)	0.13	0.17	0.11	0.24
Shannon-Weaver (H')	2.63	2.56	2.71	2.26
Simpson-Gini	7	83	89	76
Riqueza de Margalef	7.01	6.21	6.12	5.70
Equidad de Pielou (J)	0.66	0.68	0.68	0.58
Alfa de Fisher	10.31	9.67	8.24	7.74
Berger-Parker	0.28	0.37	0.22	0.46

Cuadro 41. Comparaciones pareadas de la diversidad de los ensamblajes de larvas de odonatos usando el índice de Renyi. La interpretación de cada celda es, por ejemplo: la diversidad en primavera es mayor que la diversidad en verano (en negritas).

	Primavera	Verano	Otoño
Primavera	1		
Verano	Prim> Vera	1	
Otoño	No comp.	Vera> Otoñ	1
Invierno	Prim> Invi	No comp.	Otoñ> Invi

El dendrograma generado a partir de la matriz de similitud cuantitativa de Bray-Curtis mostró que los ensamblajes de primavera+verano por un lado, y otoño+invierno por el otro, conforman, al parecer, faunas temporales diferentes (Figura 119). En todo caso, ambas unidades faunísticas presentaron 64 especies cada una, sin embargo, la primera tuvo una abundancia de 2,668 larvas

comparada con 9,573 larvas de la segunda. Cuando se juzga la similitud entre estas dos faunas por presencia/ ausencia ésta resulta alta (Simpson= 84.37%), sin embargo, cuando se considera la abundancia resulta baja 33.52%. Esto significa que la gran mayoría de las especies están presentes en ambas faunas (ambos conjuntos de estaciones) aunque con abundancias relativas muy diferentes.

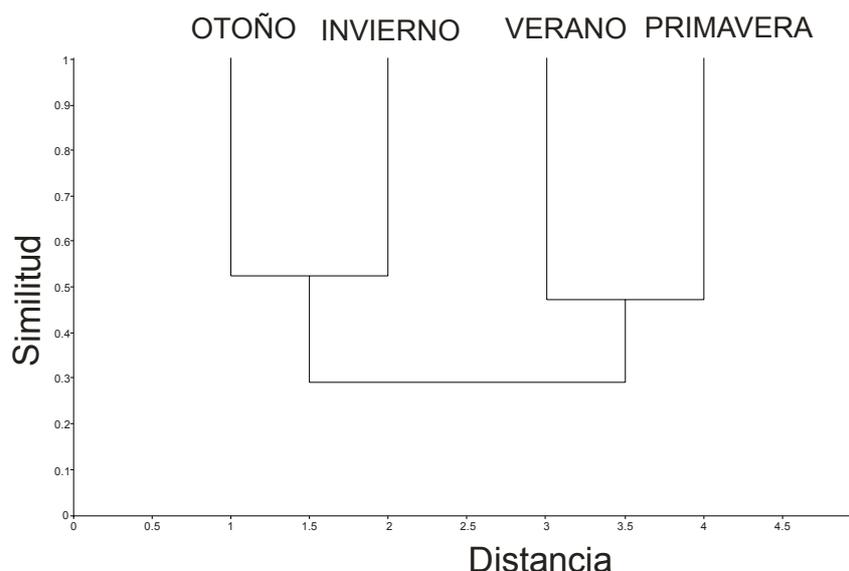


Figura 119. Dendrograma que muestra las relaciones faunísticas de los Odonata entre las estaciones del año en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Generado a partir de una matriz de similitud de Bray-Curtis y como método de amalgamamiento de unión de pares por promedio (UPGMA).

7.4.9. Ensamblajes por estratos

El cuadro 42 muestra la riqueza, composición y abundancia de las especies que conformaron los ensamblajes de los estratos. Los parámetros ecológicos de estos ensamblajes se encuentran en el cuadro 43. La riqueza y diversidad fueron poco mayores en orillas, mientras que la abundancia fue similar en orillas y rápidos. Los remansos contienen la menor riqueza y abundancia. La diversidad H' ordena los estratos así: orillas > rápidos > remansos; mientras que Simpson ordena remansos > rápidos > orillas. Los perfiles de diversidad de Renyi indicaron que la diversidad que mantienen las orillas es superior a la de los rápidos (Figura 120). Por su parte la diversidad de orillas y rápidos fueron superiores a la de los

remansos. Los perfiles de diversidad de Renyi fueron congruentes con el ordenamiento de H'.

Cuadro 42. Riqueza, composición y abundancia de los ensamblajes de larvas de odonatos de los estratos muestreados en los cinco arroyos de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Nombres largos de las especies en Cuadro 39.

Especie/estrato	Orilla	%	Rápidos	%	Remanso	%	Total	%
<i>Aran</i>	9	0.22	-	-	-	-	9	0.11
<i>Arfu</i>	4	0.10	-	-	-	-	4	0.05
<i>Aroc</i>	110	2.72	8	0.20	27	7.22	145	1.72
<i>Aroe</i>	65	1.61	361	9.24	1	0.27	427	5.07
<i>Arpu</i>	501	12.39	209	5.35	-	-	710	8.43
<i>Arta</i>	69	1.71	-	-	-	-	69	0.82
<i>Arte</i>	64	1.58	57	1.46	25	6.68	146	1.73
<i>Arul</i>	14	0.35	-	-	-	-	14	0.17
<i>Assp</i>	1	0.02	1	0.03	-	-	2	0.02
<i>Arla</i>	-	-	-	-	1	0.27	1	0.01
<i>Arca</i>	13	0.32	-	-	-	-	13	0.15
<i>Arex</i>	1	0.02	-	-	-	-	1	0.01
<i>Arpa</i>	9	0.22	2	0.05	-	-	11	0.13
<i>Tesa</i>	289	7.15	91	2.33	-	-	380	4.51
<i>Tesp</i>	-	-	50	1.28	-	-	50	0.59
<i>Neam</i>	1	0.02	-	-	-	-	1	0.01
<i>Heam</i>	337	8.33	14	0.36	1	0.27	352	4.18
<i>Hecr</i>	28	0.69	1	0.03	-	-	29	0.34
<i>Heca</i>	170	4.20	243	6.22	49	13.10	462	5.48
<i>Heoc</i>	90	2.23	6	0.15	3	0.80	99	1.18
<i>Argr</i>	5	0.12	-	-	1	0.27	6	0.07
<i>Enpr</i>	22	0.54	-	-	-	-	22	0.26
<i>Ense</i>	32	0.79	15	0.38	-	-	47	0.56
<i>Enno</i>	43	1.06	16	0.41	-	-	59	0.70
<i>Pado</i>	10	0.25	164	4.20	-	-	174	2.07
<i>Prca</i>	1	0.02	-	-	-	-	1	0.01
<i>Erco</i>	7	0.17	1	0.03	1	0.27	9	0.11
<i>Erel</i>	781	19.31	1472	37.70	237	63.37	2490	29.56
<i>Erbo</i>	2	0.05	-	-	1	0.27	3	0.04
<i>Ers</i>	8	0.20	-	-	-	-	8	0.09
<i>Przo</i>	12	0.30	36	0.92	1	0.27	49	0.58
<i>Prcl</i>	72	1.78	37	0.95	10	2.67	119	1.41
<i>Prma</i>	54	1.34	57	1.46	19	5.08	130	1.54
<i>Prla</i>	99	2.45	23	0.59	2	0.53	124	1.47
<i>Phsp</i>	194	4.80	36	0.92	1	0.27	231	2.74
<i>Phpa</i>	21	0.52	16	0.41	5	1.34	42	0.50
<i>Phlu</i>	111	2.74	60	1.54	42	11.23	213	2.53
<i>Appr</i>	3	0.07	12	0.31	-	-	15	0.18
<i>Coad</i>	7	0.17	6	0.15	-	-	13	0.15
<i>Covi</i>	-	-	1	0.03	-	-	1	0.01
<i>Relu</i>	4	0.10	11	0.28	-	-	15	0.18
<i>Orfe</i>	13	0.32	8	0.20	-	-	21	0.25
<i>Brte</i>	29	0.72	25	0.64	-	-	54	0.64
<i>Brnu</i>	14	0.35	9	0.23	-	-	23	0.27

<i>Maul</i>	10	0.25	14	0.36	4	1.07	28	0.33
<i>Main</i>	38	0.94	21	0.54	1	0.27	60	0.71
<i>Maps</i>	500	12.36	41	1.05	32	8.56	573	6.80
<i>Brra</i>	10	0.25	12	0.31	-	-	22	0.26
<i>Prdo</i>	-	-	1	0.03	-	-	1	0.01
<i>Pacy</i>	1	0.02	-	-	-	-	1	0.01
<i>Pali</i>	3	0.07	-	-	-	-	3	0.04
<i>Brpr</i>	47	1.16	648	16.59	3	0.80	698	8.29
<i>Dymu</i>	1	0.02	-	-	-	-	1	0.01
<i>Dyni</i>	15	0.37	9	0.23	-	-	24	0.28
<i>Dyst</i>	-	-	7	0.18	-	-	7	0.08
<i>Licr</i>	9	0.22	-	-	-	-	9	0.11
<i>Pedm</i>	11	0.27	45	1.15	-	-	56	0.66
<i>Pssu</i>	15	0.37	24	0.61	7	1.87	46	0.55
<i>Ertmsp</i>	7	0.17	4	0.10	-	-	11	0.13
<i>Erpl</i>	44	1.09	11	0.28	-	-	55	0.65
<i>Erfe</i>	-	-	1	0.03	-	-	1	0.01
<i>Myae</i>	7	0.17	11	0.28	-	-	18	0.21
<i>Mydy</i>	-	-	1	0.03	-	-	1	0.01
<i>Myma</i>	2	0.05	4	0.10	-	-	6	0.07
<i>Prca</i>	1	0.02	1	0.03	-	-	2	0.02
<i>Ersi</i>	-	-	1	0.03	-	-	1	0.01
<i>Erhesp</i>	4	0.10	-	-	-	-	4	0.05
<i>Taau</i>	-	-	1	0.03	-	-	1	0.01
Abundancia	4044		3905		474		8423	
Especies	59		50		23		68	

Nota. La abundancia total de este cuadro y el número de especies no se corresponde con el cuadro 42 debido a que hubo muestras sin ser asignadas a estratos, mismas que si fueron asignadas a estaciones y tipos de muestras.

Cuadro 43. Parámetros ecológicos de los ensamblajes de larvas de odonatos para los estratos.

	Orillas	Rápidos	Remansos
Número de especies	59	50	23
Abundancia	4044	3905	474
Simpson (D)	0.09	0.19	0.28
Shannon-Weaver (H')	2.92	2.35	1.86
Simpson-Gini	91	81	72
Riqueza de Margalef	6.98	5.93	3.57
Equidad de Pielou (J)	0.72	0.60	0.59
Alfa de Fisher	9.79	8.09	5.05
Berger-Parker	0.19	0.38	0.50

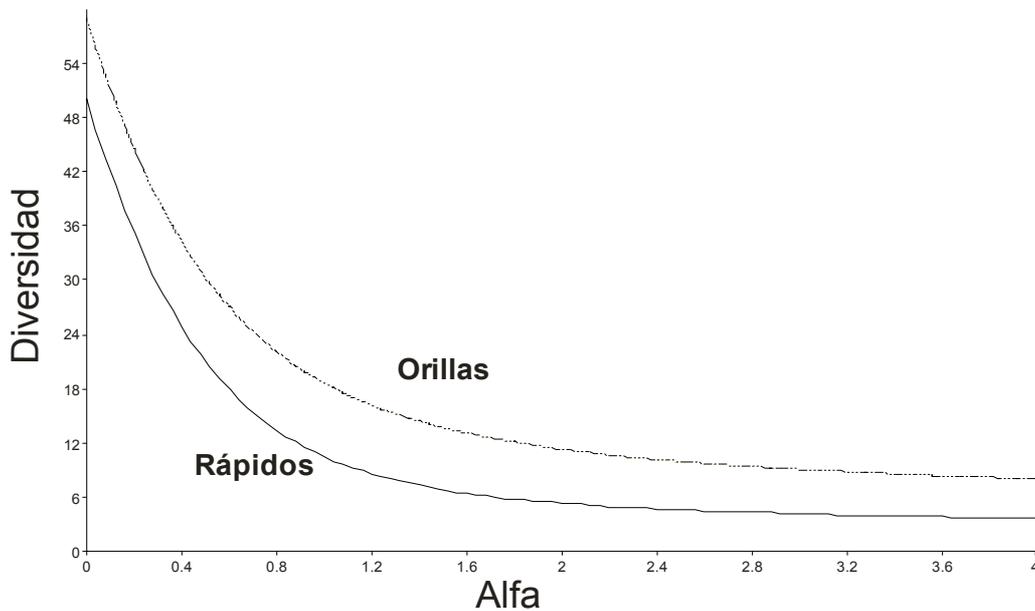


Figura 120. Perfiles de diversidad de Renyi para los ensamblajes de Odonata de orillas y rápidos de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. La diversidad de las orillas > diversidad de los rápidos.

7.4.10. Curvas de acumulación de especies

7.4.10.1. Especies raras

La Figura 121 muestra cómo se acumulan las especies raras (*singletons*, *doubletons*, únicas y duplicadas) conforme se acumula el esfuerzo de muestreo. Estas especies son la base para los cálculos de los estimadores no paramétricos y se ven afectados por el alto número de estas especies. En total el número de *singletons* (especies representadas por un solo individuo) fue de 14, el de *doubletons* (especies representadas por dos individuos) fue de 5, el de especies únicas (especies registradas en una sola muestra) fue de 20 y el de especies duplicadas (especies registradas en dos muestras) fue de 6 para la Sierra de Coalcomán (SC); esto es, entre el 7 y 25% de las especies. Aunque el esfuerzo de colecta parece no haber sido suficiente para completar la lista, al menos en un 95%, resulta evidente que de no haberse hecho este esfuerzo, algunas de estas especies no se hubieran registrado. Parece evidente que se requiere de un gran esfuerzo adicional para tener un 95% de la lista estimada para SC.

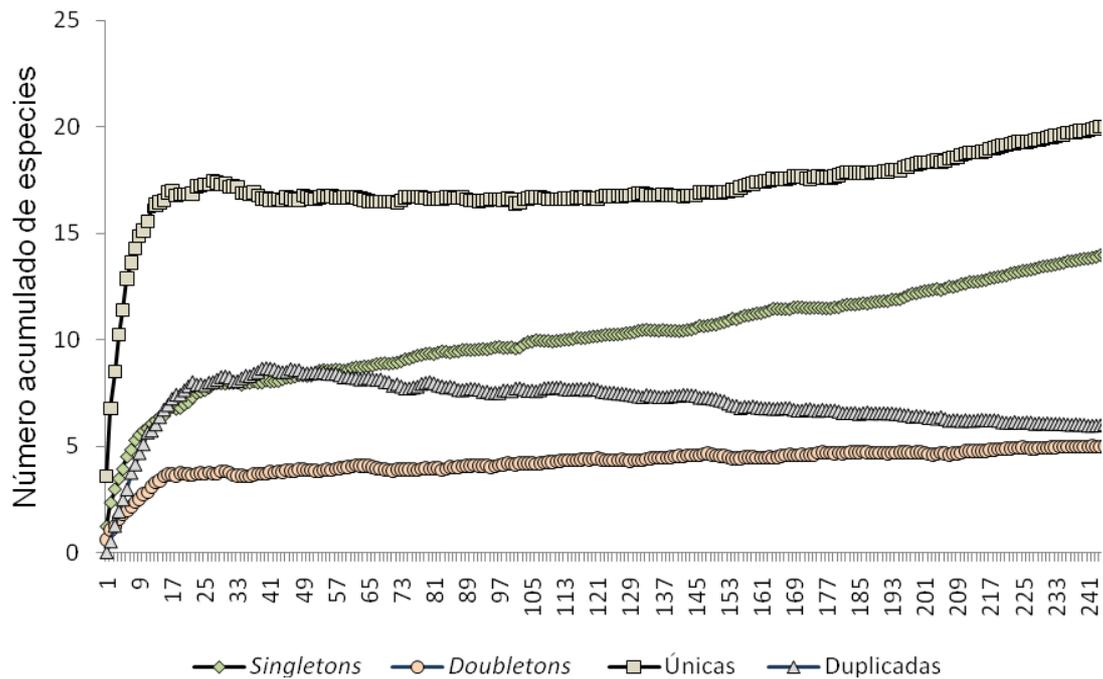


Figura 121. Gráfico que muestra como se acumulan las especies raras de Odonata *singletons*, *doubletons*, únicas y duplicadas en las muestras de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Las líneas indican el crecimiento acumulado en el número de especies según se incrementa el número de muestras. Para todas las curvas, cada punto es la media de 100 valores obtenidos mediante 100 aleatorizaciones del orden de entrada de las muestras. Nótese que la acumulación de las especies representadas por un solo individuo (*singletons*) continúa creciendo de acuerdo con la curva.

7.4.10.2. Estimadores no paramétricos

Las curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores no paramétricos se muestran en la figura 122. Los estimadores no paramétricos para datos de presencia-ausencia Chao2, Jack2, Bootstrap y MaoTau estimaron 103, 109.8, 84.5 y 76 especies respectivamente, dando eficiencias del muestreo de 72.8%, 68.3%, 88.8%, 98.6% (Cuadro 44). Estos estimadores predicen entre 9 y 34 especies más por registrarse en SC. El límite superior del MaoTau predice 85.4 especies (eficiencia de 87.8%) y 10 especies más por registrarse. Por otro lado, los estimadores de riqueza no paramétricos para datos de abundancia Chao1 y ACE estimaron 91.2 y 94.1 especies respectivamente, con eficiencias del muestreo de 82.3% y 79.7% también respectivamente. Estos estimadores

predicen de 16 a 19 especies más por registrarse en SC. De acuerdo con estos estimadores haría falta un gran esfuerzo para alcanzar un 95% de la lista. El número de singletons fue de 14, doubletons 5, las especies únicas 20 y las duplicadas 6.

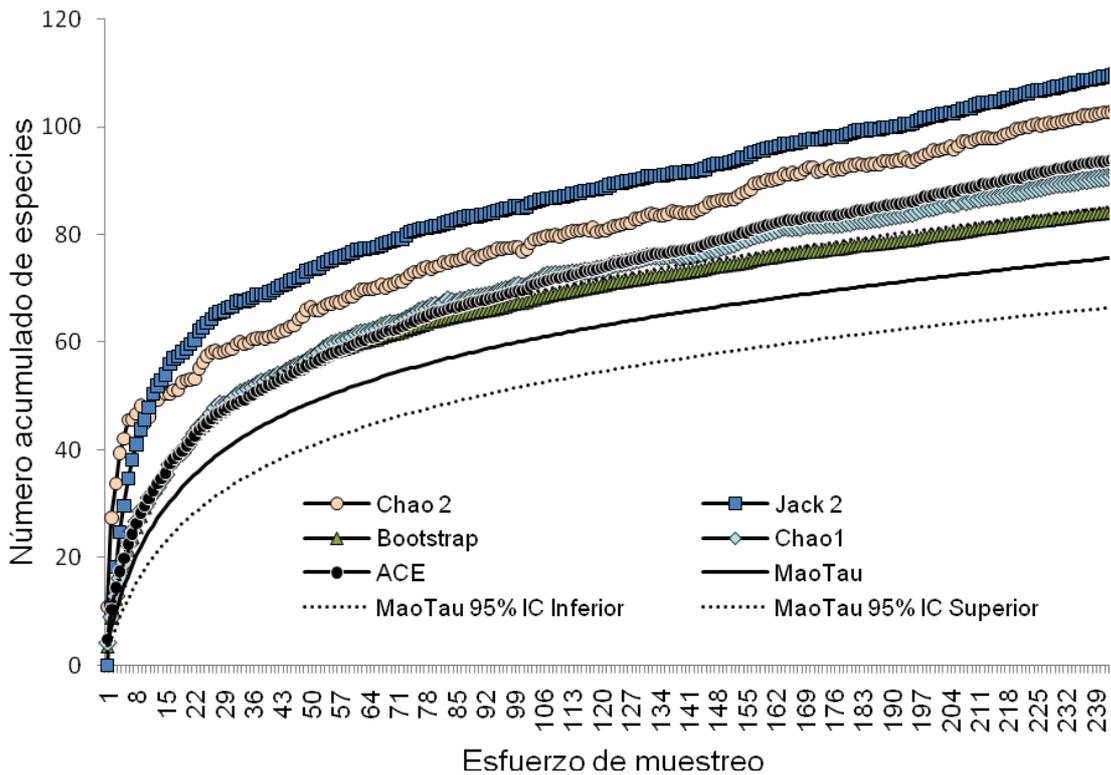


Figura 122. Curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores no paramétricos para el ensamblaje de larvas de odonatos de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México.

Cuadro 44. Estimadores no paramétricos para los arroyos muestreados y para la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Se presenta la eficiencia del muestreo de acuerdo con cada estimador y los límites de confianza al 95% para algunos de ellos.

	Colorín	Estanzuela	Ticuiz	Chichihua	Pinolapa	SC
MaoTau	18	25	36	30	28	75
- CI 95%	13.39	20.17	27.81	27	21.34	66.58
+ CI 95%	22.61	29.83	42.19	35	34.66	85.42
Singletons	6	3	10	3	3	14
Doubletons	3	4	4	5	2	5
Únicas	7	7	15	7	11	20
Duplicadas	3	3	5	5	3	6
ACE	27.59	27.18	46.87	32.91	29.57	94.06
Eficiencia	65.24	91.98	74.67	94.2	94.69	81.86
Chao 1	21.75	25.6	44	31.5	29	91.17

Eficiencia	82.76	97.66	79.55	98.41	96.55	84.46
- CI 95%	18.64	25.05	37.13	31.04	28.09	80.3
+ CI 95%	40.02	32.11	73.02	37.13	38.68	129.53
Chao 2	23.14	30.17	52.04	34.44	41.42	103.03
Eficiencia	77.79	82.86	67.26	90.01	67.6	74.74
- CI 95%	18.98	25.98	39.98	31.68	31.32	85
+ CI 95%	45.1	52.23	93.36	48.37	82.31	157.2
Jack 2	28.75	35.81	59.21	39.89	46.43	109.83
Eficiencia	62.61	69.81	59.11	77.71	60.31	70.11
Bootstrap	20.94	28.01	41.27	34.46	32.43	84.46
Eficiencia	85.96	89.25	84.81	89.96	86.34	91.17

7.4.10.3. Modelos paramétricos

Las curvas de acumulación de especies generadas por las funciones de Clench y de von Bertalanffy se muestran en la Figura 123. Los coeficientes de determinación (R^2) generados por la función de Clench fueron, en general, mayores que aquellos generados por la función de von Bertalanffy, lo cual implica inicialmente que este modelo ajustó mejor cualquier conjunto de datos (Cuadro 45). En la Figura 123 la línea punteada por encima de las curvas representa la asíntota predicha por la función de Clench ($S= 82$). El esfuerzo necesario para alcanzar esta asíntota implica un número muy grande de muestras (esfuerzo) de acuerdo con la derivada de Clench.

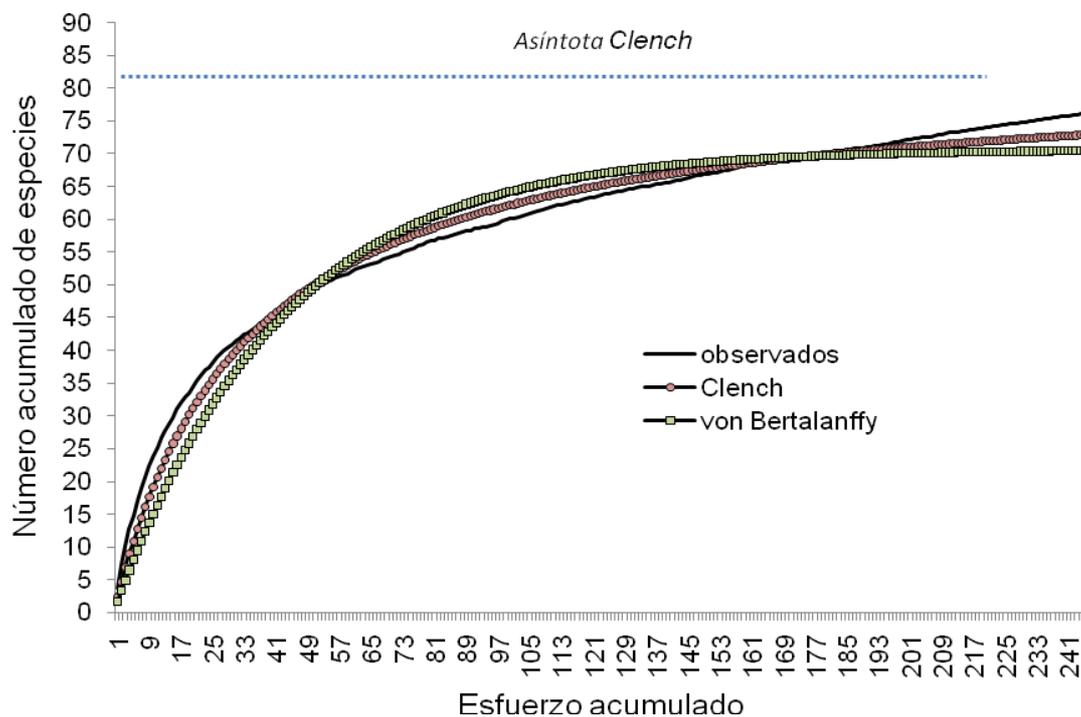


Figura 123. Curvas de acumulación de especies de Odonata generadas por las funciones de Clench y de von Bertalanffy (Dependencia Lineal). La línea punteada es la asíntota estimada por Clench.

Las pendientes de las rectas para cada arroyo fueron calculadas como las rectas tangentes, es decir, la primera derivada de la función ajustada y evaluada en ese esfuerzo realizado (n). De acuerdo con estos valores, los listados más completos son aquellos con menor pendiente, donde la tasa de incremento de las especies tiende a 0. El listado de EZ y el de CL parecen ser los más completos. Estos valores coinciden bien con el hecho de que en EZ se realizó el mayor esfuerzo de colecta ($n=65$), sin embargo, no se estableció una relación directamente proporcional entre las pendientes y el porcentaje de eficiencia (E_f). Esto es, dependiendo del sitio de que se trate, puede realizarse un gran esfuerzo y obtener bajos resultados, como es el caso del Colorín donde el esfuerzo aplicado fue superior al aplicado en TZ y a RP, sin embargo, la cantidad de especies registrada fue menor. Las asíntotas indican que, al parecer un esfuerzo diferencial es necesario de aplicar en cada sitio para tener un listado más completo,

independientemente de la experiencia que se tenga con el grupo, ya que con los mismos métodos de muestreo y la misma experiencia se requieren esfuerzos diferentes para llevar los listados por ejemplo a un 95%.

En general, un mayor esfuerzo de colecta es necesario realizar en TZ, CH y en RP para tener listas más completas de la Sierra de Coalcomán.

Cuadro 45. Parámetros generados por las funciones de Clench y de von Bertalanffy para SC= Sierra de Coalcomán, CL= Colorín, EZ= Estanzuela, TZ= Ticuiz, CH= Chichihua y RP= Río Pinolapa. Donde n = esfuerzo de colecta, $Sobs$ = número de especies observadas, a = la pendiente al inicio del muestreo, b = un parámetro relacionado con el modo en que se acumulan las especies nuevas durante el muestreo, a/b = asíntota, R^2 = es el coeficiente de determinación, Ef = eficiencia del muestreo y $Pdte$ = pendiente. La pendiente fue evaluada utilizando la primer derivada de la función de Clench $[a/(1+b*n)^2]$ y la primer derivada de la función de von Bertalanffy a $[a * \exp(-b*n)]$.

	Sobs		Clench						von Bertalanffy					
	n		a	b	a/b	R^2	Ef	$Pdte$	a	b	a/b	R^2	Ef	$Pdte$
SC	77	248	2.5	0.03	82.62	98.37	93.19	0.035	1.69	0.02	70.48	93.68	109.3	0.005
CL	18	49	1.84	0.09	21.38	98.62	84.18	0.068	1.4	0.08	17.17	96.06	104.8	0.026
EZ	25	65	3.19	0.12	26.58	95.19	94.06	0.041	2.1	0.09	22.85	87.42	109.4	0.005
TZ	35	38	3.03	0.06	47.8	99.4	73.22	0.261	2.55	0.07	35.53	98.51	98.5	0.166
CH	31	54	2.98	0.08	37.99	99.71	81.59	0.109	2.28	0.08	30.41	98.49	101.9	0.04
RP	28	42	3.68	0.12	31.23	95.13	89.67	0.104	2.63	0.1	25.75	89.97	108.7	0.036

7.4.11. Curvas de acumulación de especies para Zygoptera y Anisoptera

Con el fin de estimar la mayor completitud de los listados de especies por suborden se obtuvieron las estimaciones de riqueza por métodos paramétricos y no paramétricos para ambos subordenes. De esta manera, se espera saber con mayor precisión en que grupo enfatizar futuras colectas.

Del total de muestras, los Zygoptera se registraron en el 82%, mientras que los Anisoptera se registraron en el 83%.

7.4.11.1. Estimadores no paramétricos

Los estimadores no paramétricos para datos de presencia-ausencia MaoTau, Chao2, Jack2 y Bootstrap estimaron 28, 29.5, 32.9 y 30.1 especies de Zygoptera respectivamente (Figura 124), lo cual da como eficiencias de muestreo 100%, 94.95%, 84.87% y 93.15%, respectivamente. El número de especie estimado por registrar aún en la Sierra de Coalcomán varía entre 0 y 5. El límite

superior del MaoTau estimó 31.1 especies (eficiencia de 90.2%) indicando que faltan por registrarse 3 especies. Los estimadores de riqueza no paramétricos para datos de abundancia Chao 1 y ACE predijeron 29.5 y 30.7 especies, eficiencias de muestreo de 94.9 y 91.1 y sugieren que faltan por registrarse 2 o 3 especie.

Para los Anisoptera (Figura 125), los estimadores de riqueza no paramétricos MaoTau, Chao2, Jack2 y Bootstrap estimaron 47, 81.8, 74.81 y 52.9 especies respectivamente, lo cual da como eficiencia del muestreo 100%, 57.4%, 62.83%, 88.80% también respectivamente. Estos estimadores predijeron entre 0 y 34 especies de Anisoptera más por registrarse en SC. El límite superior del MaoTau estimo 56.9 especies (eficiencia de 82.6%), y 9 o 10 especies más por registrarse. Por otro lado, los estimadores de riqueza no paramétricos para datos de abundancia Chao1 y ACE estimaron 65.3 y 65.5 especies, eficiencias del muestreo de 71.9% y 71.8% respectivamente, y predijeron 18 especies más por registrarse en SC.

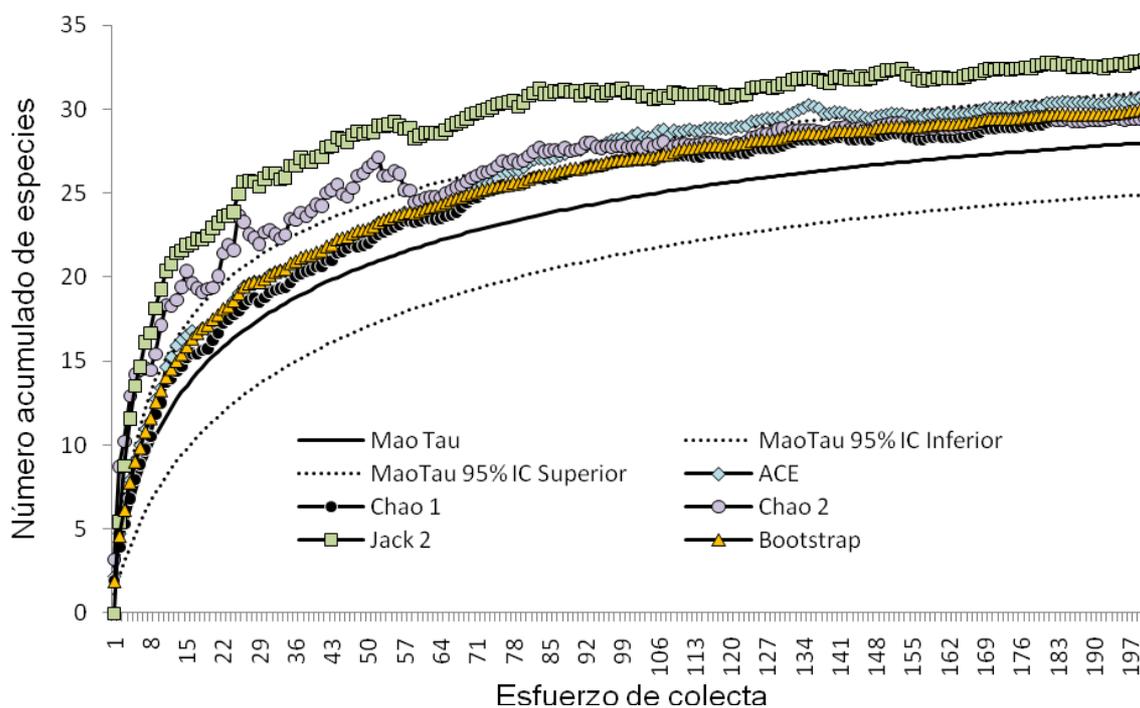


Figura 124. Curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores de riqueza no paramétricos para los Zygoptera (Odonata) de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México.

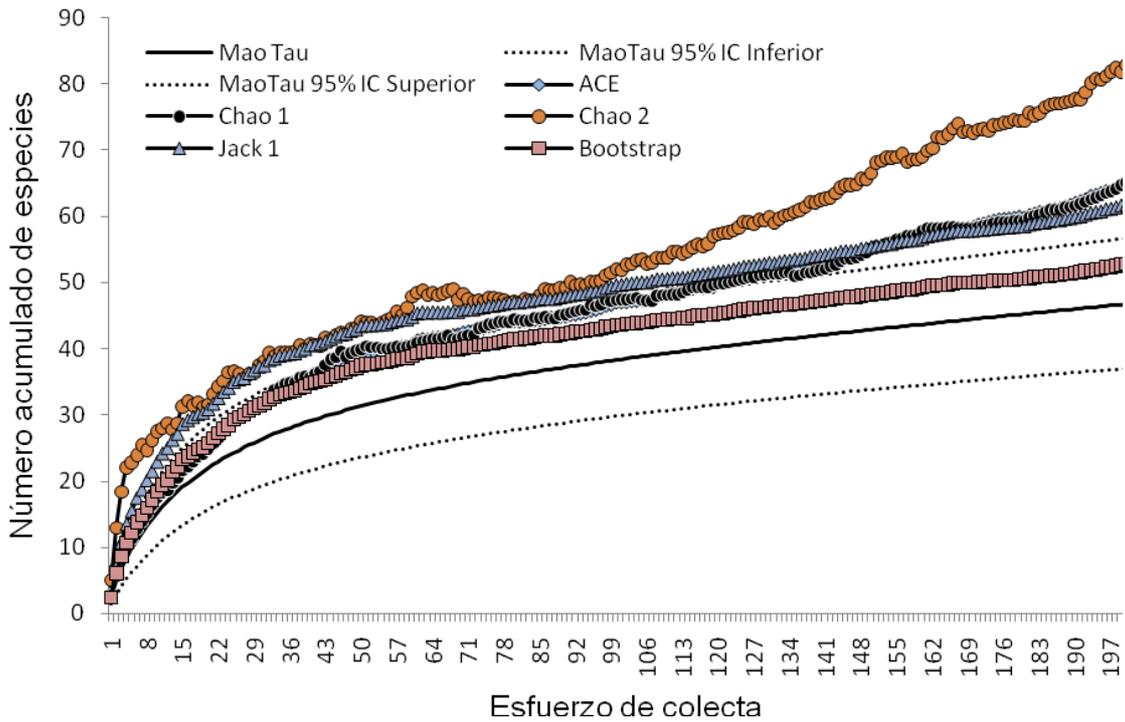


Figura 125. Curvas de acumulación de especies generadas por los estimadores de riqueza no paramétricos para los Anisoptera (Odonata) de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México.

7.4.11.2. Estimadores paramétricos

En relación con los métodos paramétricos (Figura 126 y Cuadro 46) Clench predijo 30 especies para Zygoptera y 51 para Anisoptera, mientras que von Bertalanffy subestimó la predicción estimando 26 y 43 especies respectivamente. En general, los datos se ajustaron mejor al modelo de Clench y, a juzgar por los coeficientes de determinación (R^2) para ambos subordenes, Clench explicó mejor la variación en la acumulación de especies a través del muestreo.

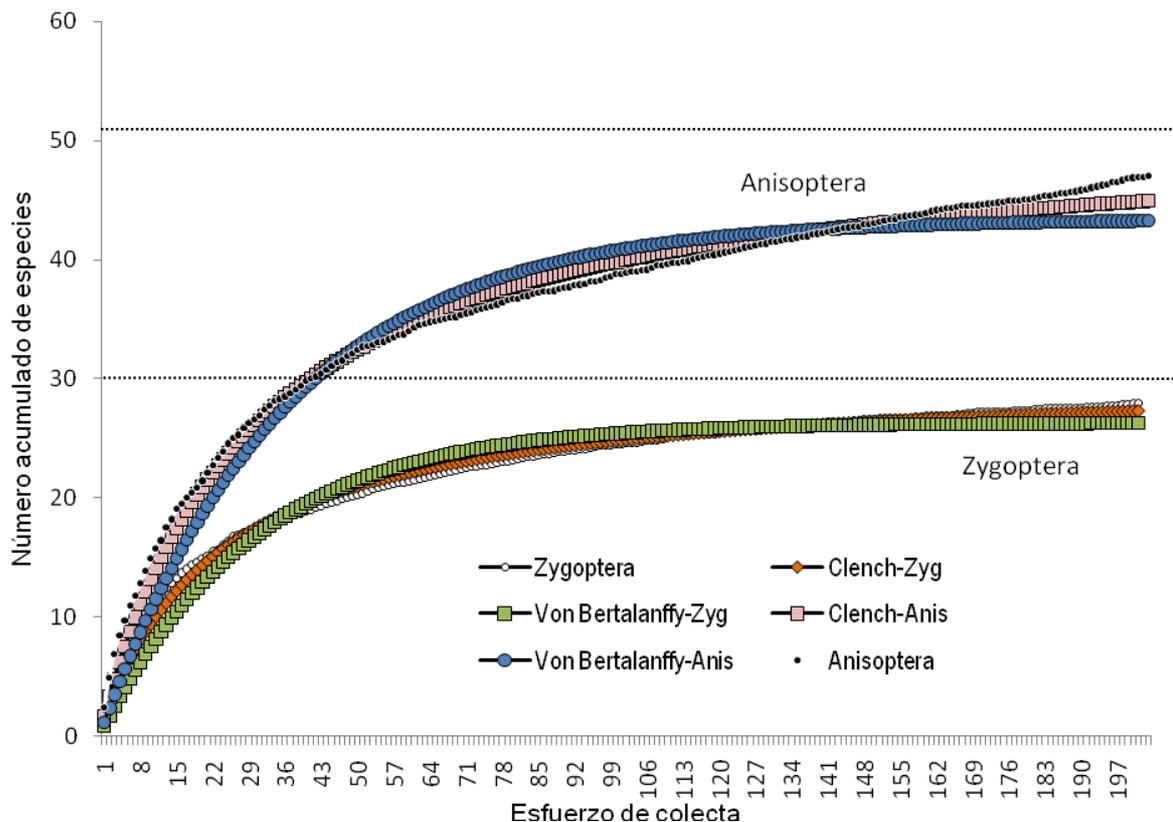


Figura 126. Curvas de acumulación de especies generadas por las funciones de Clench y de von Bertalanffy para Zygoptera y Anisoptera (Odonata) de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Las líneas punteadas son las asíntotas estimadas por Clench.

De manera general, se considera que la lista de Zygoptera es más completa que la de Anisoptera. Este hecho resulta interesante ya que esto pudiera ser esperado en el caso de los imágos para los cuales resulta más fácil capturar a los Zygopteros que son con frecuencia fácilmente encontrados en las cercanías de los cuerpos de agua, *Argia*, *Telebasis*, *Hetaerina* son casi siempre lo primero que empieza a adicionarse a la lista de Zygoptera; mientras que *Orthemis*, *Libellula* y algunos géneros de Gomphidae son de los primeros en conformar la lista de Anisoptera (muchos Aeshnidae son difíciles de capturar y se registran visualmente en ocasiones). Al parecer ocurre lo mismo con las larvas, donde la adición inicial de especies parece ser equitativa (parte inicial de las curvas, primeras muestras) pero bien pronto la adición de más especies de Zygoptera decrece mientras que la

de Anisoptera aumenta (Figura 126), y en general las pendientes de las curvas de Clench señalan que al final del esfuerzo de muestreo realizado la tasa de incremento de especies es casi tres veces mayor en Anisoptera, lo cual indica que aún a este nivel de esfuerzo continúan adicionándose especies de este suborden con mayor velocidad. Sin embargo, aunque estas expectativas son para imagos, resulta sumamente difícil tratar de incrementar el esfuerzo de muestreo sobre las larvas de Anisoptera, ya que para ello es necesario el conocimiento de la ecología y biología de las larvas. Un análisis particular del conjunto de muestras donde la mayor abundancia y cantidad de especies de Anisoptera fueron registradas pudiera ser útil para direccionar un muestreo futuro.

Cuadro 46. Parámetros generados por las funciones de Clench y de von Bertalanffy para los subordenes Zygoptera y Anisoptera con el fin de evaluar la perfección de los listados. Donde n = esfuerzo de colecta, $Sobs$ = número de especies observadas, a = la pendiente al inicio del muestreo, b = un parámetro relacionado con el modo en que se acumulan las especies nuevas durante el muestreo, a/b = asíntota (número de especies esperado), R^2 = es el coeficiente de determinación, Ef = eficiencia del muestreo y $Pdte$ = pendiente. La pendiente fue evaluada utilizando la primer derivada de la función de Clench $[a/(1+b*n)^2]$ y la primer derivada de la función de von Bertalanffy a $[a * \exp(-b*n)]$.

	<i>Sobs</i>		Clench						von Bertalanffy					
	<i>n</i>		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a/b</i>	R^2	<i>Ef</i>	<i>Pdte</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a/b</i>	R^2	<i>Ef</i>	<i>Pdte</i>
Zygoptera	28	201	1.37	0.05	30.33	98.93	93.33	0.014	0.89	0.03	26.35	94.13	107.69	0.015
Anisoptera	47	203	1.76	0.03	51.32	98.93	92.16	0.028	1.22	0.03	43.47	95.18	109.30	0.027

7.4.12. Modelos de abundancia de especies

Todos los ensamblajes de especies, incluyendo el de la Sierra de Coalcoán, fueron bien ajustados por el modelo log normal (Cuadro 47). La prueba de bondad de ajuste (Ch^2) indicó que ningún otro modelo ajustó bien los datos de abundancia de las especies de ningún ensamblaje. Las figuras 127 a 132 muestran las curvas teóricas para cada ensamblaje, así como la distribución observada, ésta se corresponde con las frecuencias de aquellas especies cuya abundancia quedo comprendida dentro de cada octava. De esta manera, generalmente las primeras dos octavas (o una) contienen altos números de especies que son todos los *singletons* y *doubletons*. Los patrones varían también con la forma de construir las octavas. Para el presente trabajo las octavas fueron generadas de manera automática por el programa Past (programa gratuito). Algunos ensamblajes produjeron en la curva teórica una línea oblicua en su extremo izquierdo, mientras que en otros ésta no fue muy evidente.

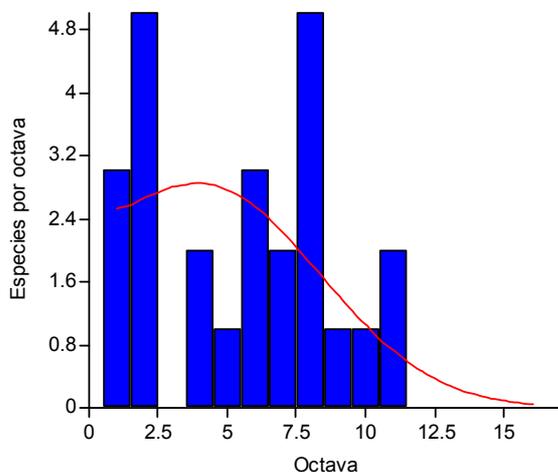


Figura 127. Modelo Log-normal para la abundancia de las especies de larvas de Odonata de la Estanzuela, Michoacán, México. El ajuste de este modelo a los datos produce una curva teórica con sesgo (oblicuidad) en su extremo izquierdo. También parece ser bimodal.

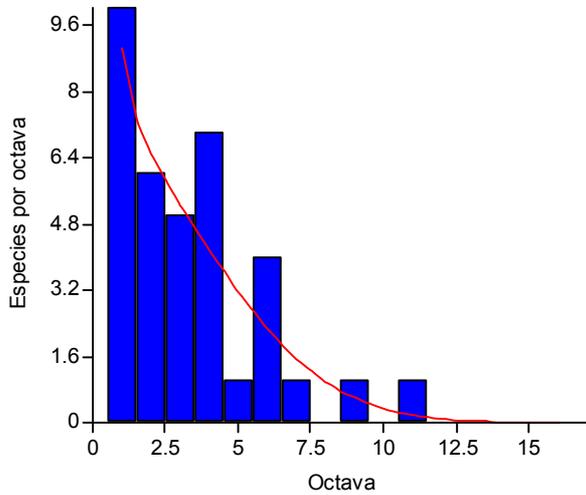


Figura 128. Modelo Log-normal para la abundancia de las especies de larvas de Odonata del Ticuiz, Michoacán, México. El modelo ajustado no presenta oblicuidad en su extremo izquierdo.

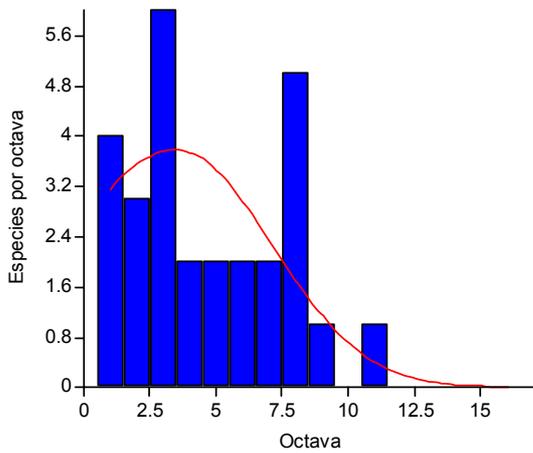


Figura 129. Modelo Log-normal para la abundancia de las especies de larvas de Odonata del río Pinolapa, Michoacán, México. La curva teórica presenta oblicuidad en su extremo izquierdo. También parece haber dos picos (bimodal).

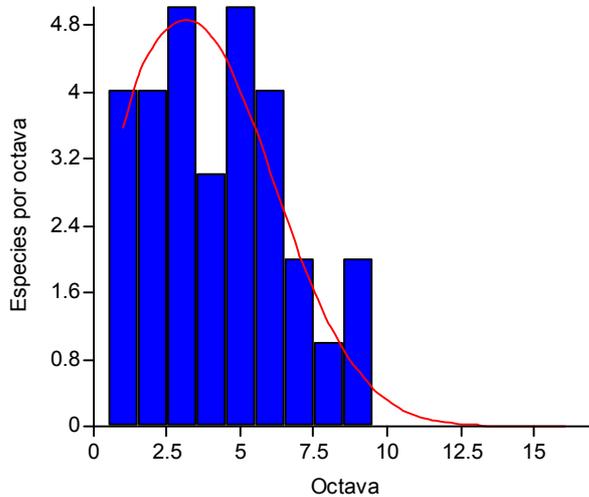


Figura 130. Modelos Log-normal para la abundancia de las especies de larvas de Odonata de la Chichihua, Michoacán, México. La curva teórica presenta oblicuidad en su extremo izquierdo. La distribución parece bimodal.

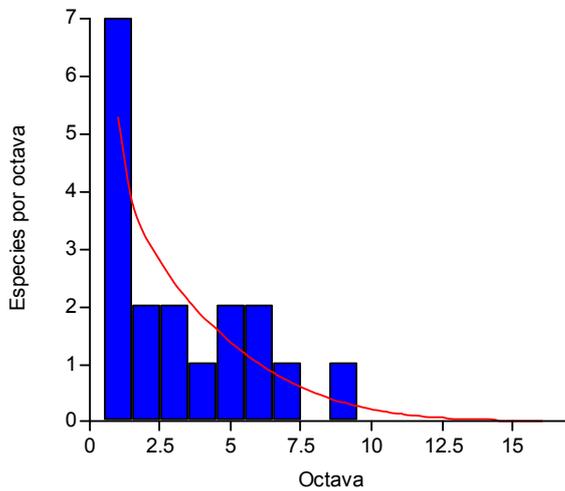


Figura 131. Modelo Log-normal para la abundancia de las especies de larvas de Odonata del Colorín, Michoacán, México. Este ensamblaje presenta muchas especies raras (abundancias de 1 y 2 individuos = *singletons* y *doubletons*), lo cual produce que la primera octava (que contiene dichas especies) sea la de mayor frecuencia. La curva no presenta sesgo (oblicuidad) en su extremo izquierdo.

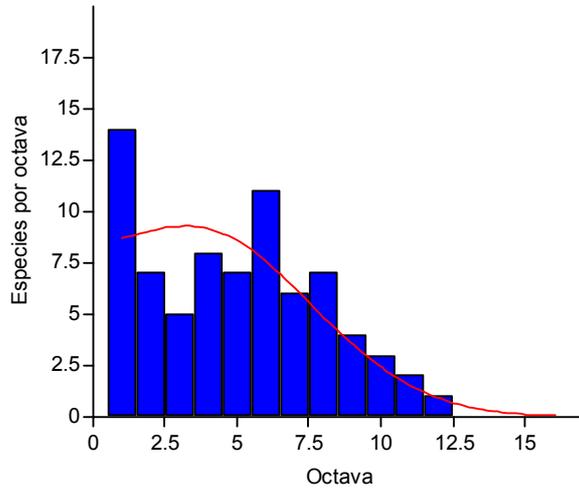


Figura 132. Modelo Log-normal para la abundancia de las especies de larvas de Odonata de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México (izquierda). Lo que se representa en las octavas (categorías de abundancia) es el número de especies, al parecer los patrones de distribución de estos organismos (así como los de otros grupos de insectos) son bimodales (o tal vez multimodales).

Cuadro 47. Parámetros estimados por cuatro modelos de abundancia de especies para los ensamblajes de larvas de Odonata. Para todos los modelos se utilizó una prueba Chi^2 como prueba de bondad del ajuste. El estadístico Chi^2 fue calculado con la fórmula: $Chi^2 = \sum (\text{observado-esperado})^2 / \text{esperado}$, con **k-1 categorías o clase como grados de libertad**. Se acepta H_0 (distribuciones iguales) cuando $Chi^2 < Chi^2_{tablas}$ con **k-1 gl**, en caso contrario se rechaza. Los valores de $p > 0.05$ indican que los datos no se ajustan bien al modelo.

	Distribución/ Parámetro	Log-normal (Preston, 1948,1962)	Geométrica (Motomura 1932 (in Tokeshi 1990))	Log-series* (Fisher <i>et al.</i> , 1943)	Vara quebrada (McArthur, 1957)
EZ	Media	1.22	-	-	-
	Varianza	1.50	-	-	-
	α	-	-	3.47	-
	x	-	-	1.00	-
	k	-	0.27	-	-
	Chi ²	6.52	228.80	310.60	1988.00
	p	0.259	0.000	0.000	0.000
TZ	Media	0.10	-	-	-
	Varianza	1.40	-	-	-
	α	-	-	6.16	-
	x	-	-	1.00	-
	k	-	0.15	-	-
	Chi ²	4.40	12940.00	1564.00	5157
	p	0.355	0.000	0.000	0.000
RP	Media	1.064	-	-	-
	Varianza	1.056	-	-	-
	α	-	-	4.20	-
	x	-	-	1.00	-
	k	-	0.21	-	-
	Chi ²	3.67	3229.00	659.50	3967.00
	p	0.597	0.000	0.000	0.000
CH	Media	0.9513	-	-	-
	Varianza	0.719	-	-	-
	α	-	-	5.4	-
	x	-	-	1.0	-
	k	-	0.17	-	-
	Chi ²	1.08	452.10	113.20	790.50
	p	0.956	0.000	0.000	0.000
CL	Media	-0.745	-	-	-
	Varianza	2.301	-	-	-
	α	-	-	3.31	-
	x	-	-	1.00	-
	k	-	0.29	-	-
	Chi ²	1.30	1557.00	325.50	1125.00
	p	0.254	0.000	0.000	0.000
SC	Media	1.105	-	-	-
	Varianza	1.286	-	-	-
	α	-	-	10.5	-
	x	-	-	1.0	-
	k	-	0.10	-	-
	Chi ²	7.35	6914.00	724.50	11930.00
	p	0.499	0.000	0.000	0.000

*= serie logarítmica

Adicionalmente, se generaron los ajustes de los ensamblajes particionados de acuerdo con lo propuesto por Magurran & Henderson (2003). En los pies de las figuras 132 a 135 se encuentran los parámetros de ambos modelos que ajustaron mejor a ambos conjuntos de especies (especies núcleo y ocasionales). En general se cumplió lo propuesto por Magurran & Henderson (2003) en cuanto a que el conjunto de especies núcleo fue bien ajustado por una log normal, mientras que las especies ocasionales fueron ajustadas por una serie logarítmica (log series). Los criterios para separar los conjuntos de especies en núcleo y ocasionales fueron la rareza (aquellas especies con abundancia relativa inferior al 1%); mientras que las restantes fueron consideradas como especies núcleo. Adicionalmente, se utilizó como criterio para separar ambos grupos de especies la proporción varianza/media de cada especie (Magurran & Henderson, 2003). Los resultados de los ajustes fueron los siguientes para cada cuerpo de agua:

EZ: En un ordenamiento de la abundancia relativa de mayor a menor, las primeras 12 especies fueron núcleo conformando el 97.07% de la abundancia total, y las restantes 13 fueron ocasionales. El primer conjunto se ajustó bien al modelo log normal y el segundo al de la serie logarítmica (Figura 133). Ningún otro modelo ajustó con significancia estadística a uno u otro conjunto de especies.

CH: Las primeras 15 especies más abundantes fueron núcleo que en conjunto sumaron el 95.79% de la abundancia, las especies restantes fueron ocasionales. El primer conjunto se ajustó bien al modelo log normal, mientras que el segundo se ajustó al modelo geométrico (Figura 134). Cabe mencionar que en este caso otros modelos ajustaron bien al conjunto de especies ocasionales, sin embargo, considerando el tamaño de Ch^2 el mejor ajuste fue al modelo geométrico.

RP: Las primeras 10 especies más abundantes fueron núcleo que juntas sumaron el 95.33% de la abundancia total, mientras que las restantes 18 especies conformaron el conjunto de especies ocasionales. El primero conjunto se ajustó bien al modelo log normal, mientras que el segundo se ajustó a la serie logarítmica (Figura 135).

En los casos de TZ y CL los conjuntos de especies núcleo, que en general estuvieron conformados por muy pocas especies, no se ajustaron al modelo log normal. Las curvas generadas por el modelo log normal para estos ensamblajes completos mantiene cierta similitud (ver arriba Figuras 128 y 131), siendo éstos sin lugar a dudas también los casos extremos en conservación y alteración. La(s) primer(as) octavas de estos dos cuerpos de agua son muy elevadas, indicando que muchas especies fueron raras y no se hizo evidente la pequeña concavidad en el extremo izquierdo de ambas curvas teóricas. TZ tiene un grado de alteración tal que este puede ser el factor que propicie la mayor riqueza de especies; parece claro que muchas especies raras no están bien establecidas y su registro puede representar intentos reiterados (y tal vez fallidos) en tratar de establecerse en el área. Es posible que muchas de estas especies raras estén bien establecidas en otras partes (más conservadas) del mismo TZ. Por su parte CL presentó similitud en la estructura de la abundancia de especies con TZ, sin embargo, las razones por las cuales se registraron tantas especies raras deben ser diferentes a las de TZ.

SC: El conjunto de especies núcleo fue de 18, que conformaron el 89.47% de la abundancia total, y las restantes 57 fueron especies ocasionales. La abundancia de las 18 especies núcleo efectivamente se ajustó bien al modelo log normal, mientras que la de las especies ocasionales se ajustó bien al modelo geométrico (derecha Figura 135). Cabe mencionar que la abundancia de las especies núcleo no se ajustó a ningún otro modelo, y que el modelo log normal tampoco ajustó al conjunto de especies ocasionales y, ni el modelo geométrico a las especies ocasionales.

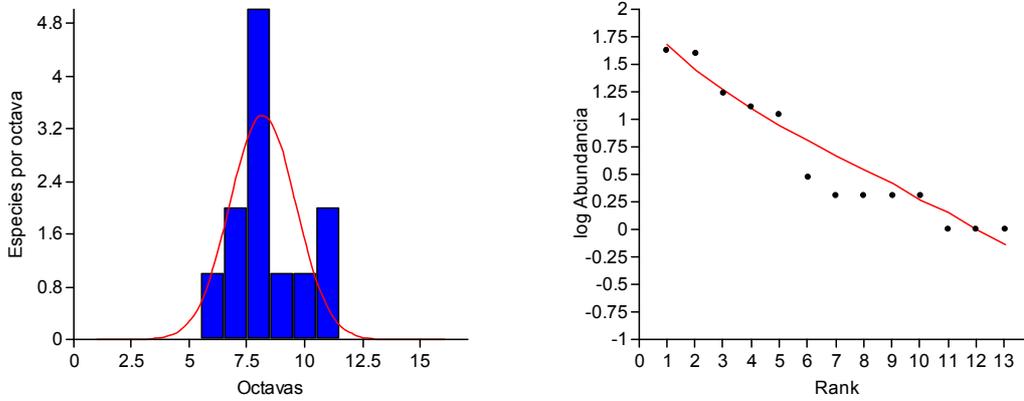


Figura 133. Ajuste del modelo log normal a las especies núcleo (izquierda) de la Estanzuela, con parámetros media= 2.37, varianza= 0.18, $\chi^2 = 2.38$, $p = 0.12$; y el modelo de la serie logarítmica ajustado a las especies ocasionales (derecha), con parámetros $\alpha = 3.53$, $x = 0.97$, $\chi^2 = 10.73$, $p = 0.15$.

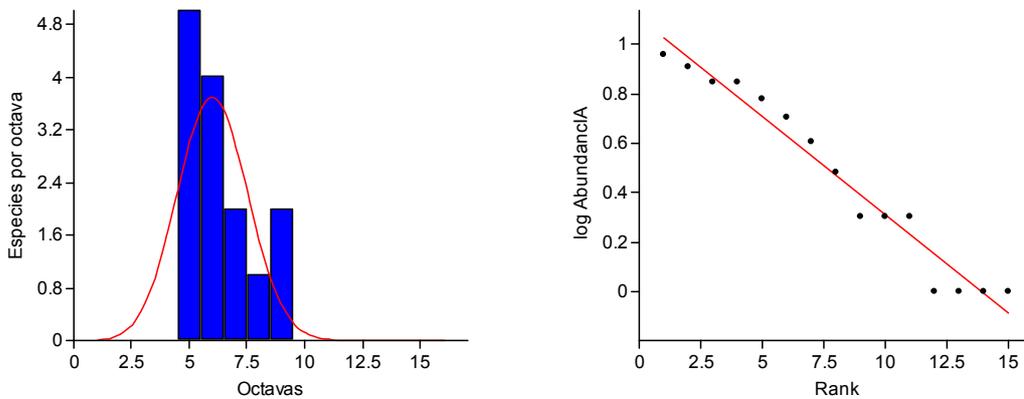


Figura 134. Ajuste del modelo log normal al conjunto de especies núcleo de la Chichihua (izquierda), con parámetros media= 1.68, varianza= 0.22, $\chi^2 = 1.79$, $p = 0.18$; y el modelo geométrico ajustado al conjunto de especies ocasionales, con parámetros $k = 0.17$, $\chi^2 = 0.90$, $p = 0.99$.

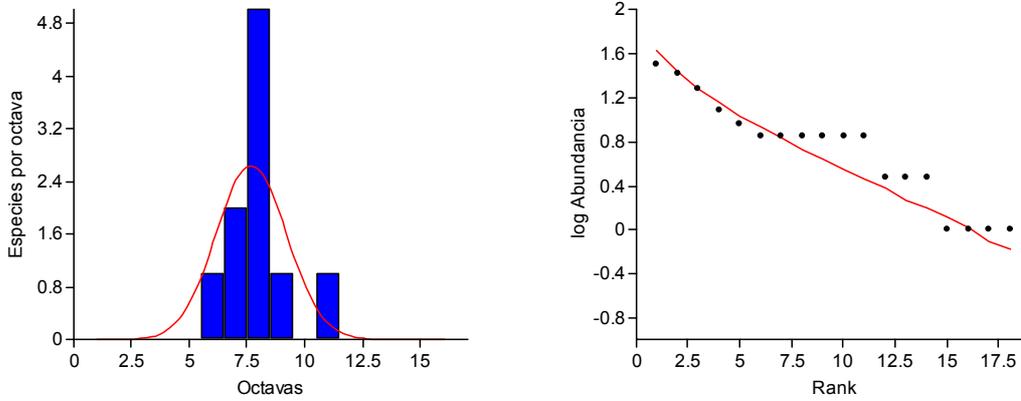


Figura 135. Ajuste del modelo log normal ajustado al conjunto de especies núcleo del Pinolapa (izquierda), con parámetros media= 2.23, varianza= 0.21, $\chi^2 = 2.75$, $p = 0.10$; y el modelo de la serie logarítmica ajustado a las especies ocasionales, con parámetros $\alpha = 5.29$, $x = 0.97$, $\chi^2 = 14.93$, $p = 0.13$

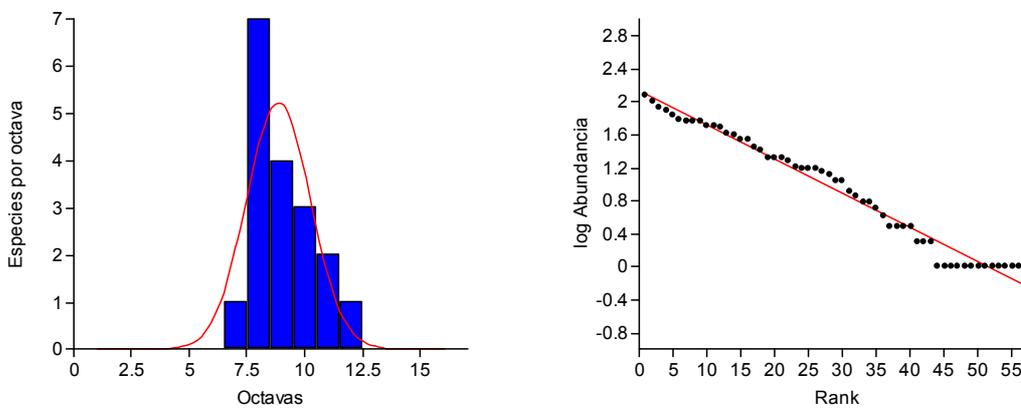


Figura 136. Ajuste del modelo log normal al conjunto de especies núcleo de la Sierra de Coalcomán (izquierda), con parámetros media= 2.58, varianza= 0.17, $\chi^2 = 3.19$, $p = 0.074$; y el modelo geométrico ajustado a las especies ocasionales, con parámetros $k = 0.09$, $\chi^2 = 26.65$, $p = 0.97$.

7.4.13. Analisis de la rareza

En la Sierra de Coalcomán, 14 especies resultaron *singletons* (especies con abundancia igual a 1) y tres fueron *doubletons* (especies con abundancia igual a 2) (Cuadro 48). La mayoría de los *singletons* fueron anisópteros de la familia Libellulidae, de TZ y CL principalmente. Lo anterior significa que la mayor parte de la rareza se registró del sitio con mayor evidencia de alteración (TZ) y del sitio con mayor evidencia de conservación (CL). La Chichihua fue la tercera localidad de donde se registraron más especies raras, se considera que este cuerpo de agua tiene un grado intermedio de alteración. Por otro lado, resulta interesante que una de las familias que aportó un alto número de especies a la lista de la Sierra de Coalcomán, Libellulidae, también resultara una de las que aportó una parte considerable de la rareza.

El AC no evidenció asociación significativa entre las especies raras con las condiciones taxonómica, espacial o temporal (Inercia total= 0.001, $Ch^2_{48} = 0.27$, $p=1.00$). En el AC se generaron tres dimensiones (tabla de 17 especies x 4 estaciones o familias), de las cuales las dos primeras resultaron significativas y explicaron el 94.5%. La dimensión 1 explicó el 66.7% de la varianza y evidenció una cierta asociación del mayor número de especies raras con otoño y primavera (condición temporal) y simultáneamente evidenció (lado izquierdo) una mayor asociación de la rareza con el suborden Anisoptera (condición taxonómica) (Figura 137).

Cuadro 48. Distribución taxonómica, espacial y temporal de las especies raras (larvas) de Odonata de SC. Anis= Anisoptera, Zyg= Zygoptera, Aesh=Aeshnidae, Lib= Libellulidae, Coena= Coenagrionidae, Prot= Protoneuridae.

Clave especie	<i>Singleton</i> <i>Doubleton</i>	Suborden	Familia	Arroyo	Estación
<i>Aewi</i>	1	Anis	Aesh	CL	Prim
<i>Covi</i>	1	Anis	Aesh	TZ	Otoñ
<i>Dymu</i>	1	Anis	Lib	CH	Vera
<i>Erba</i>	1	Anis	Lib	CH	Invi
<i>Ordi</i>	1	Anis	Lib	CH	Otoñ
<i>Pacy</i>	1	Anis	Lib	CL	Otoñ
<i>Ersi</i>	1	Anis	Lib	TZ	Prim
<i>Erfe</i>	1	Anis	Lib	TZ	Otoñ
<i>Midy</i>	1	Anis	Lib	TZ	Prim
<i>Palo</i>	1	Anis	Lib	TZ	Vera

<i>Taau</i>	1	Anis	Lib	TZ	Otoñ
<i>Arcu</i>	1	Zyg	Coena	CL	Vera
<i>Arla</i>	1	Zyg	Coena	CL	Prim
<i>Arex</i>	1	Zyg	Coena	EZ	Vera
<i>Neam</i>	2	Zyg	Prot	TZ	Prim
<i>Coap</i>	2	Anis	Aesh	TZ	Invi
<i>Rhps</i>	2	Anis	Aesh	CH	Otoñ

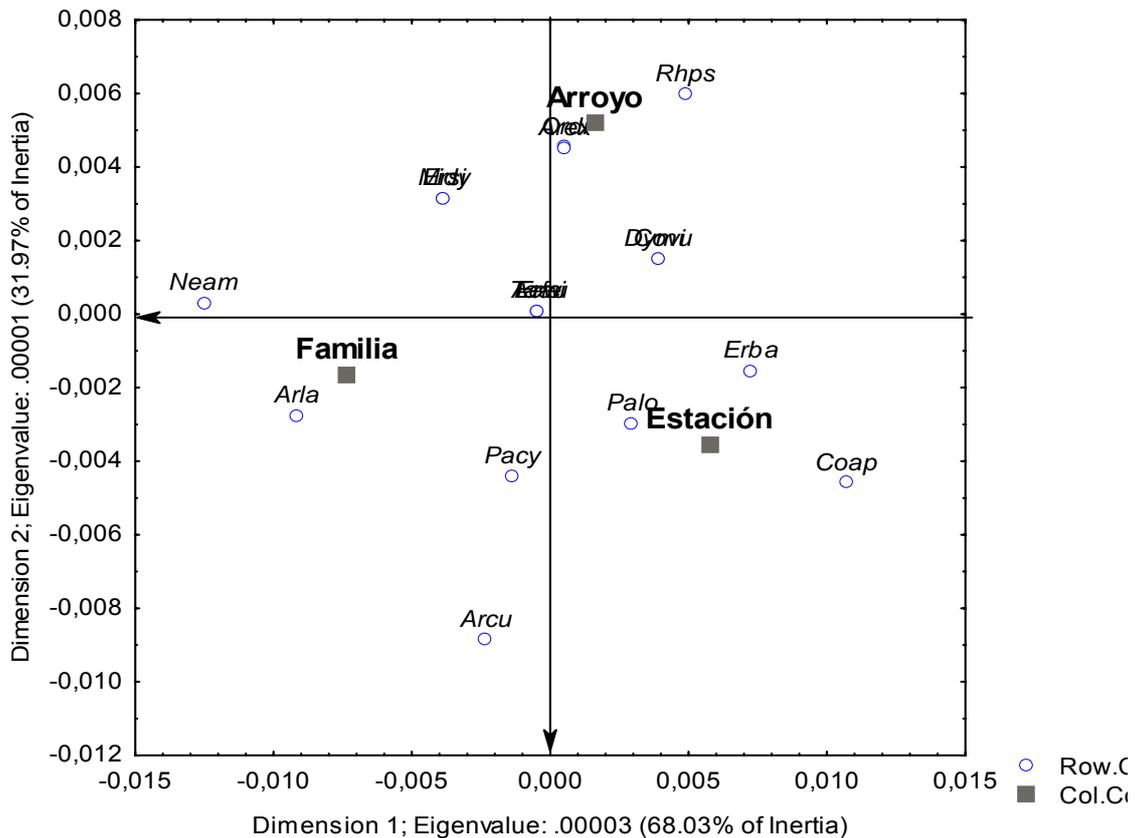


Figura 137. Análisis de Correspondencias generado a partir del cuadro 49, con el fin de explorar si la condición de especie rara (rareza) está asociada a una cualidad taxonómica, espacial o temporal

7.4.14. Correlación

Los Cuadros 49 y 50 muestran los coeficientes de correlación de Spearman (r_s , correlación por rangos) obtenidos entre las variables fisicoquímicas temperatura, pH, conductividad y oxígeno, así como la altitud y pendiente de los sitios de colecta, con la abundancia de aquellas especies más abundantes y frecuentes en las muestras y las correlaciones entre las abundancias de las especies. Se obtuvieron diferentes correlaciones significativas tanto positivas

como negativas, sin embargo y de acuerdo con Corbet (1999), toda correlación en este terreno debe ser interpretada con sus respectivas reservas, debido a que no se puede garantizar una verdadera relación causa-efecto.

Por otro lado, estas relaciones significativas de variables pareadas pueden representar evidencia incipiente de un efecto indirecto sobre la abundancia de las especies. Adicionalmente, la variación en los rangos de oxígeno, pH, temperatura y conductividad pudiera ser muy estrecha y no tener un verdadero “efecto” sobre la abundancia de los taxa, sin embargo, esto solo puede ser interpretado con mayor objetividad a partir del mayor conocimiento de la ecología y biología de las especies, terreno en el cual existe un desconocimiento casi total.

En el cuadro 36 sólo se han incluido aquellas especies con las mayores abundancias y frecuencias en las muestras y se han correlacionado con los valores promedio por colecta de las variables fisicoquímicas. La medición de estas variables en los puntos exactos del muestreo es más recomendable para buscar relaciones debido a que implica la verdadera asociación entre dichas características del medio y la biota existente en ese espacio.

La temperatura se correlaciono significativa y positivamente con la abundancia de cuatro Coenagrionidae, negativamente con un Calopterygidae, Lestidae y tres Gomphidae (salvo *Aphylla protracta* con la que fue positiva), positivamente con dos Aeshnidae. Entre los Libellulidae la mayoría de las correlaciones fueron positivas, salvo con los géneros *Brechmorhoga* y *Macrothemis*. El pH se correlaciono positiva y negativamente sin un patrón definido; por su parte, la conductividad se correlaciono positivamente con Coenagrionidae, negativamente con un Calopterygidae y Lestidae, positivamente con Gomphidae (excepto con *Erpetogomphus copias* y *Progomphus zonatus*) y hubo correlaciones negativas y positivas con Libellulidae. Finalmente, el oxígeno sólo se correlaciono negativamente con la abundancia de *Hetaerina occisa*.

Cuadro 49. Coeficientes de correlación de Spearman (r_s) entre las variables fisicoquímicas y las abundancias de las especies más abundantes y frecuentes en las muestras. * = correlación significativa con $p < 0.05$, $N = 220$.

	Temperatura °C	pH H ⁺	Conductividad μ/cm	Oxígeno ppm	Altitud m snm	Pendiente grados
<i>Aran</i>	-0.04	0.14	-0.02	-0.11	0.21*	-0.06
<i>Aroc</i>	0.18*	0.15*	0.15*	0.02	-0.19*	0.10
<i>Aroe</i>	-0.08	0.24*	0.03	-0.01	0.22*	-0.12
<i>Arpu</i>	0.51*	-0.31*	0.44*	-0.14	-0.47*	-0.54*
<i>Arta</i>	-0.06	0.16*	-0.04	-0.01	0.30*	-0.09
<i>Arte</i>	-0.05	0.28*	0.24*	-0.09	0.03	-0.29*
<i>Arul</i>	-0.10	0.09	-0.07	-0.07	0.17*	0.05
<i>Tesa</i>	0.36*	-0.31*	0.34*	-0.13	-0.39	-0.40*
<i>Heam</i>	-0.04	0.21*	0.08	0.02	0.27*	-0.23*
<i>Hecr</i>	-0.08	0.03	-0.09	0.09	0.20*	-0.01
<i>Heca</i>	-0.54*	-0.34*	-0.60*	0.15	0.27*	0.62*
<i>Heoc</i>	-0.10	-0.08	-0.05	-0.17*	-0.14	0.23*
<i>Argr</i>	-0.28*	-0.19*	-0.20*	-0.01	0.16*	0.20*
<i>Ense</i>	0.09	0.05	0.12	0.11	-0.01	-0.16*
<i>Enno</i>	0.17*	-0.13	0.19*	-0.11	-0.20*	-0.22*
<i>Pado</i>	-0.04	0.22*	0.06	-0.11	-0.10	-0.07
<i>Erco</i>	-0.16*	-0.20*	-0.17*	0.07	0.08	0.17*
<i>Erel</i>	-0.22*	0.34*	0.06	-0.11	0.21*	-0.28*
<i>Przo</i>	-0.33*	-0.31*	-0.40*	0.07	0.22*	0.35*
<i>Prcl</i>	0.09	0.06	0.24*	-0.12	-0.23*	0.00
<i>Prma</i>	0.02	0.10	0.22*	-0.04	-0.01	-0.24*
<i>Prla</i>	-0.06	0.15*	0.06	0.08	0.22*	-0.31*
<i>Phsp</i>	-0.09	0.07	-0.04	0.00	0.13	0.02
<i>Phpa</i>	0.11	0.04	0.21*	-0.05	-0.19*	-0.12
<i>Phlu</i>	-0.05	0.23*	0.23*	-0.07	-0.02	-0.33*
<i>Appr</i>	0.27*	-0.23*	0.21*	-0.06	-0.28*	-0.24*
<i>Coad</i>	0.20*	-0.21*	0.20*	-0.13	-0.25*	-0.22*
<i>Relu</i>	0.26*	-0.19*	0.19*	0.07	-0.25*	-0.22*
<i>Orfe</i>	0.15*	-0.14	0.15*	0.07	-0.19*	-0.17*
<i>Brte</i>	-0.33*	-0.36*	-0.37*	0.09	0.14	0.35*
<i>Brnu</i>	0.08	0.01	0.07	-0.07	-0.14	0.09
<i>Maul</i>	-0.36*	-0.24*	-0.40*	0.05	0.17*	0.43*
<i>Main</i>	0.16	0.15*	0.16*	-0.04	-0.13	0.10
<i>Maps</i>	-0.04	0.27*	0.11	-0.12	-0.05	-0.10
<i>Brra</i>	-0.21*	-0.16*	-0.30*	0.14	0.11	0.28*
<i>Brpr</i>	-0.03	0.20*	0.12	0.05	-0.01	-0.15*
<i>Dyni</i>	0.03	0.09	0.20*	-0.10	-0.06	-0.21*
<i>Pedm</i>	0.26*	-0.19*	0.30*	-0.20*	-0.33*	-0.32*
<i>Pssu</i>	0.03	0.12	0.10	0.07	-0.09	-0.16*
<i>Erthsp</i>	0.23*	-0.16*	0.16*	0.06	-0.23*	-0.16*
<i>Myae</i>	0.26*	-0.25*	0.26*	-0.06	-0.32*	-0.28*

Cuadro 50. Coeficientes de correlación de Serman entre las abundancias de las especies de Odonata. *= correlación significativa con $p < 0.05$, N= 220.

	Aran	Aroc	Aroe	Arpu	Arta	Arte	Arul	Tesa	Heam	Hecr	Heca	Heoc	Argr	Ense	Enno	Pado	Erco	Erel
Aran																		
Aroc	-0.04																	
Aroe	-0.08	0.03																
Arpu	0.02	-0.13	-0.26															
Arta	0.70	-0.06	0.00	-0.03														
Arte	-0.04	-0.08	-0.03	-0.03	-0.06													
Arul	0.17	-0.06	-0.06	-0.07	-0.06	-0.06												
Tesa	-0.05	-0.09	-0.19	0.58	-0.07	-0.09	-0.07											
Heam	0.22	0.09	0.28	-0.04	0.25	0.13	-0.02	-0.11										
Hecr	-0.03	-0.05	0.16	-0.08	0.30	-0.05	-0.03	-0.06	0.30									
Heca	-0.07	-0.13	-0.26	-0.22	-0.03	-0.13	0.06	-0.16	-0.19	0.11								
Heoc	-0.05	0.19	0.15	-0.15	-0.07	-0.09	-0.07	-0.11	-0.05	-0.06	-0.06							
Argr	-0.03	-0.06	-0.12	-0.03	-0.05	-0.06	-0.04	0.11	-0.10	-0.04	0.30	0.03						
Ense	0.21	-0.05	-0.03	0.18	0.29	0.08	-0.03	0.16	0.01	-0.03	-0.08	-0.06	-0.04					
Enno	-0.03	-0.05	-0.09	0.20	-0.04	0.08	-0.03	0.17	0.09	-0.03	-0.08	-0.06	-0.04	0.38				
Pado	-0.06	0.06	0.43	-0.20	-0.09	0.12	-0.09	-0.14	-0.01	-0.07	-0.20	0.26	-0.09	-0.07	-0.07			
Erco	-0.03	-0.05	-0.10	-0.09	-0.04	-0.05	-0.04	-0.06	-0.09	-0.03	0.26	-0.06	0.11	-0.03	-0.03	-0.08		
Erel	0.04	-0.01	0.42	-0.20	0.04	0.36	0.03	-0.21	0.41	0.14	-0.28	0.13	-0.07	0.01	-0.05	0.37	-0.13	
Przo	-0.05	-0.09	-0.15	-0.15	0.02	-0.09	0.03	-0.11	-0.11	0.17	0.50	-0.03	0.41	-0.06	-0.06	-0.14	0.25	-0.20
Prcl	-0.06	0.33	0.25	-0.20	-0.09	0.17	-0.09	-0.14	0.15	-0.07	-0.20	0.29	-0.09	-0.07	-0.07	0.27	-0.08	0.36
Prma	-0.03	-0.05	0.09	-0.09	-0.04	0.43	-0.04	-0.06	0.08	-0.03	-0.09	-0.06	-0.04	-0.03	-0.03	0.01	-0.03	0.22
Prla	-0.05	-0.03	0.17	-0.17	0.00	0.24	0.11	-0.12	0.26	-0.06	-0.17	-0.12	-0.08	0.04	-0.06	0.04	-0.07	0.42
Phsp	0.15	0.10	0.22	-0.05	0.23	-0.11	0.01	-0.13	0.32	0.33	-0.14	0.12	-0.08	0.04	-0.07	0.00	-0.07	0.41
Phpa	-0.04	0.17	-0.01	0.09	-0.06	0.17	-0.06	0.03	0.20	-0.05	-0.13	0.13	-0.06	0.08	0.20	0.01	-0.05	0.16
Phlu	-0.04	0.02	0.00	-0.06	-0.06	0.75	-0.05	-0.09	0.24	-0.04	-0.12	-0.08	-0.06	0.10	0.10	0.14	-0.05	0.41
Appr	-0.03	-0.05	-0.10	0.42	-0.04	-0.05	-0.04	0.24	-0.09	-0.03	-0.09	-0.06	-0.04	0.16	0.16	-0.08	-0.03	-0.13
Coad	-0.03	-0.05	-0.09	0.40	-0.04	-0.05	-0.03	0.41	0.00	-0.03	-0.08	-0.06	-0.04	0.18	0.39	-0.07	-0.03	-0.12
Relu	-0.03	-0.05	-0.09	0.27	-0.04	-0.05	-0.03	0.51	-0.08	-0.03	-0.08	-0.06	-0.04	0.39	0.18	-0.07	-0.03	-0.12
Orfe	-0.02	-0.04	-0.07	0.13	-0.03	-0.04	-0.03	0.42	-0.06	-0.02	-0.06	-0.04	-0.03	-0.02	-0.02	-0.06	-0.02	-0.09
Brte	-0.04	-0.07	-0.14	-0.12	-0.06	-0.07	0.06	-0.09	-0.12	0.09	0.38	-0.01	-0.06	-0.04	-0.04	-0.11	0.09	-0.18
Brnu	-0.03	0.07	0.18	-0.09	-0.04	-0.05	-0.04	-0.06	0.06	-0.03	-0.09	0.16	-0.04	-0.03	-0.03	0.27	-0.03	0.08
Maul	-0.05	-0.09	-0.17	-0.15	-0.07	-0.09	0.14	-0.11	-0.15	0.07	0.55	-0.10	0.22	-0.05	-0.05	-0.13	0.28	-0.22
Main	-0.04	0.32	-0.03	-0.11	-0.05	0.02	0.07	-0.08	0.01	-0.04	-0.11	0.25	-0.05	-0.04	-0.04	0.09	-0.05	-0.03
Maps	0.02	0.27	0.05	-0.08	-0.04	0.33	0.05	-0.06	0.12	-0.08	-0.22	0.24	0.03	0.10	0.02	0.30	-0.09	0.48
Brra	-0.03	-0.06	-0.11	-0.10	-0.04	-0.06	-0.04	-0.07	-0.10	-0.04	0.19	0.03	0.09	-0.04	-0.04	-0.08	0.13	-0.14
Brpr	-0.08	0.06	0.50	-0.21	-0.11	0.14	-0.04	-0.13	0.21	0.06	-0.20	0.14	-0.05	-0.09	-0.09	0.58	-0.09	0.43
Dyni	0.19	-0.05	-0.10	0.24	0.12	0.31	-0.04	0.16	0.06	-0.03	-0.09	-0.06	-0.04	0.55	0.34	0.08	-0.03	0.15
Pedm	-0.04	-0.07	-0.14	0.52	-0.05	0.02	-0.05	0.32	-0.05	-0.04	-0.11	-0.08	-0.05	0.26	0.25	-0.10	-0.05	-0.12
Pssu	-0.03	0.05	0.02	0.04	-0.04	0.28	-0.04	0.03	0.13	-0.03	-0.09	0.03	-0.04	0.13	0.13	0.25	-0.04	0.26
Erthsp	-0.03	0.09	-0.03	0.20	-0.04	-0.05	-0.03	0.27	0.00	-0.03	-0.08	-0.06	-0.04	0.17	0.39	-0.07	-0.03	-0.12
Myae	-0.03	-0.06	-0.12	0.39	-0.05	-0.06	-0.04	0.58	-0.04	-0.04	-0.10	-0.07	-0.05	0.13	0.13	-0.09	-0.04	-0.15

7.4.14.1. Correlaciones con el número de especies

La pendiente de los arroyos (inclinación) se correlacionó significativamente con el número de especies de manera negativa ($r_s = -0.27$, $p < 0.05$) y con la conductividad positivamente ($r_s = 0.16$, $p < 0.05$), con el resto de las variables no hubo correlación significativa (Cuadro 51). La primera de estas correlaciones implica que la mayor pendiente impide, de alguna forma, que algunas especies se establezcan en los arroyos con mayor velocidad de corriente. Dado que en las orillas de los arroyos se tiene el mayor número de especies, parece razonable que los arroyos con mucha pendiente y por ende alta velocidad de corriente ofrecerán pocas posibilidades de establecerse a muchas especies de odonatos. La no correlación del número de especies con la altitud, no implica que no sea verídico el hecho de que la diversidad de especies disminuye con la altitud (y con la mayor latitud). Este es un fenómeno difícil de apreciar dentro del rango altitudinal tan estrecho que presentan los sitios de muestreo. Si bien CL es uno de los arroyos con mayor altitud y con el menor número de especies, otros de mayor altitud como CH, presentaron más especies. Aunque, evidentemente, existen diferencias notables entre ambos cuerpos de agua, ya que CH es más ancho y con mayor diversidad de hábitats en las orillas; su lecho es de composición arenosa, mientras que el del CL es principalmente de roca.

Otras correlaciones significativas se obtuvieron entre la temperatura y la conductividad ($r_s = 0.72$), temperatura y altitud ($r_s = -0.66$), temperatura y pendiente ($r_s = -0.55$), altitud y pH ($r_s = 0.32$), conductividad y oxígeno ($r_s = -0.31$), conductividad y altitud ($r_s = -0.66$), conductividad y pendiente ($r_s = -0.73$), oxígeno y altitud ($r_s = 0.18$), oxígeno y pendiente ($r_s = 0.20$) y entre altitud y pendiente ($r_s = 0.28$).

El Colorín fue el arroyo con mayor pendiente y también el de menor número de especies, a pesar de presentar el mejor estado de conservación. Otras características, además de la pendiente, pueden estar afectando el uso de este arroyo para la reproducción y establecimiento de los odonatos. Si bien en CL se registró el menor número de especies, también es cierto que es el arroyo con

mayor disimilitud respecto a los demás cuerpos de agua, esto es, fue el arroyo con mayor número de especies exclusivas. En Zimapan (Novelo-Gutiérrez *et al.*, 2002) se registraron también menos especies de larvas de odonatos en un arroyo de gran inclinación (El Saucillo) en cuyo curso se forman terrazas (pozas) consecutivas sobre un lecho de roca, que en un río adjunto (río San Francisco). Ambos arroyos presentaron, por la velocidad de su corriente, poca vegetación riparia y orillas rocosas; el limo, hojarasca, algas, y otras características generalmente escasean en estos arroyos torrenciales, por lo que el efecto de la pendiente puede ser indirecto sobre la riqueza de odonatos.

Cuadro 51. Coeficientes de correlación de Spermán (r_s) entre el número de especies y las variables fisicoquímicas.

	#Especies	Temperatura	pH	Conductividad	Oxígeno	Altitud
#Especies	1.00					
Temperatura	-0.07	1.00				
pH	-0.02	0.10	1.00			
Conductividad	0.16	0.72	0.08	1.00		
Oxígeno	-0.11	0.09	0.11	-0.31	1.00	
Altitud	-0.07	-0.66	0.32	-0.61	0.18	1.00
Pendiente	-0.27	-0.55	-0.12	-0.73	0.20	0.27

7.4.14.2. Correlación Canónica (CC)

Para la Correlación Canónica (CC) se formaron dos grupos de variables. El primero integrado por las variables fisicoquímicas (variables independientes) temperatura, conductividad, pH y oxígeno; y el segundo, formado por las abundancias de las especies (variables dependientes) de las cuales, solo se consideraron para el análisis aquellas especies más abundantes y frecuentes en las muestras. El objetivo fue explorar la correlación entre ambos grupos de variables. De esta manera se tiene una variable canónica fisicoquímica a la cual se le puede llamar variable fisicoquímica ($V_{Fisicoquímica}$) la cual explica un porcentaje de la variación de la otra variable a la cual se le puede llamar variable biológica ($U_{Biológica}$).

Por razones del funcionamiento del algoritmo se decidió formar dos variables biológicas: la primera integrada por las abundancias de las especies de Zygotera ($U_{Zygotera}$) y la otra por las abundancias de los Anisoptera ($U_{Anisoptera}$).

Zygotera. La CC entre ($U_{Zygotera}$) y ($V_{Fisicoquímica}$) evidenció correlación significativa, ($R_{canónica} = 0.65$, $\chi^2 = 188.81$, $gl = 64$, $p < 0.001$). En este análisis se obtuvieron seis raíces, las dos primeras resultaron significativas ($p < 0.05$).

La interpretación de cada raíz se hizo en función de los pesos canónicos de sus respectivas variables. El cuadro 52 muestra los pesos canónicos (coeficientes) para las raíces de cada grupo. Las raíces para cada variable quedan definidas por relaciones lineales de las variables donde los coeficientes son los respectivos pesos canónicos, de la siguiente forma:

$$\text{Raíz 1 de } V_{Fisicoquímica} = 1.50(\text{temperatura}) - 0.49(\text{pH}) \dots + 0.02(\text{pendiente})$$

$$\text{Raíz 2 de } V_{Fisicoquímica} = -0.50(\text{temperatura}) + 0.17(\text{pH}) \dots - 0.82(\text{pendiente})$$

Cuadro 52. Coeficientes Canónicos para los dos conjuntos de variables analizados.

Coeficientes canónicos estandarizados para la variable biológica $U_{Zygotera}$

	Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3	Raíz 4	Raíz 5	Raíz 6
Aran	0.31	-0.21	0.06	1.17	-1.07	0.28
Aroc	0.02	0.06	0.50	0.14	-0.06	-0.57
Aroe	-0.52	0.11	-0.42	0.09	-0.10	-0.17
Apu	0.23	0.74	-0.22	0.12	-0.35	-0.06
Arla	-0.32	0.11	-0.29	-0.37	0.18	-0.21
Arla	-0.69	0.37	0.12	0.06	-0.06	0.32
Anul	-0.18	0.00	-0.18	-0.17	0.28	-0.32
Tesa	0.09	0.21	-0.10	-0.24	0.47	0.04
Heam	-0.17	-0.13	-0.19	0.04	0.40	-0.32
Heac	0.06	-0.07	-0.06	0.19	-0.03	-0.17
Heca	0.13	-0.24	-0.12	-0.34	-0.33	0.25
Heoc	-0.10	0.13	0.21	-0.17	-0.18	-0.22
Anpr	-0.17	-0.12	-0.33	-0.41	-0.36	-0.32
Erse	-0.19	0.09	-0.10	-0.47	0.97	-0.06
Erno	0.20	0.12	-0.19	-0.02	-0.07	-0.25
Pado	0.07	0.14	0.49	-0.38	-0.04	-0.13

Coeficientes canónicos estandarizados para la variable fisicoquímica $V_{Fisicoquímica}$

	Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3	Raíz 4	Raíz 5	Raíz 6
Temperatura	1.50	-0.54	0.04	1.32	-0.50	-0.56
pH	-0.49	0.17	0.49	0.37	0.27	1.04
Cond	-0.85	-0.57	1.13	-0.13	-0.36	-2.58
Oxígeno	-0.27	-0.26	0.09	-0.67	1.06	-0.14
Altitud	0.44	-1.25	-0.33	1.19	-0.87	-1.59
Pendiente	0.02	-0.82	1.54	-0.12	-0.85	-1.36

La primera raíz mide principalmente una diferencia entre la temperatura y la conductividad; mientras que la segunda raíz mide esencialmente un decremento entre altitud y pendiente.

Las dos primeras raíces de $U_{Zygoptera}$ quedan definidas por las siguientes relaciones lineales de variables:

$$\text{Raíz 1 de } U_{Zygoptera} = 0.31(\text{Aran}) + 0.02(\text{Aroc}) \dots + 0.07(\text{Pado})$$

$$\text{Raíz 2 de } U_{Zygoptera} = -0.21(\text{Aran}) + 0.06(\text{Aroc}) \dots + 0.14(\text{Pado})$$

La primera raíz mide principalmente un incremento de la abundancia de *Argia oenea* y *Argia tezpi*, mientras que la segunda mide un incremento de la abundancia de *Argia pulla* y *Argia tezpi*.

La primera correlación canónica (correlación entre *Raíz 1 de* $V_{Fisicoquímica}$ y *Raíz 1 de* $U_{Zygoptera}$) sugiere esencialmente que el incremento en la abundancia de *Argia oenea* y *A. tezpi* está relacionado con el aumento en la temperatura y el decremento de la conductividad. Conforme el agua es más cálida y tiene menos cantidad de sales disueltas se favorece la abundancia de estas dos especies. La segunda correlación canónica sugiere que el incremento en la abundancia de *Argia anceps*, *Argia pulla* y *Argia tezpi* está relacionado con el decremento de la altitud y pendiente. Esto es, a menor altitud y menor inclinación se favorece el incremento en la abundancia de *Argia pulla* y *A. tezpi*. El efecto de las variables puede ser indirecto sobre la abundancia de las especies. De acuerdo con estas raíces la abundancia de *A. tezpi* está correlacionada con la temperatura y conductividad del agua y con la altitud y pendiente del arroyo. La altitud puede estar relacionada con la distribución vertical de la especie, mientras que la pendiente con el establecimiento de características en los arroyos que hacen posible su reproducción, como serían la existencia de plantas riparias y el establecimiento de algas que se posibilita por menor velocidad de corriente (menor inclinación), aunque también la velocidad está en relación con la rugosidad del canal, características de las orillas, presencia de rocas, pendiente y otras.

Anisoptera. En el caso de los Anisoptera, el CC evidenció correlación canónica significativa ($R_{canónica} = 0.77$, $Chi^2 = 384.20$, $gl = 150$, $p < 0.001$, $N = 174$). Los pesos canónicos de las variables se muestran en el cuadro 53. Las raíces 1 y 2 de $V_{Fisicoquímica}$ quedan definidas por las siguientes relaciones lineales de variables:

$$\text{Raíz 1} = 1.57(\text{altitud}) - 0.86(\text{pH}) \dots +0.69(\text{pendiente})$$

$$\text{Raíz 2} = 0.19(\text{temperatura}) -0.29(\text{pH}) \dots -1.31(\text{pendiente})$$

La primera raíz mide principalmente una diferencia entre los incrementos de temperatura-altitud-pendiente y el pH, mientras que la segunda raíz mide esencialmente un decremento de pendiente y altitud.

Cuadro 53. Coeficientes Canónicos para los dos conjuntos de variables analizados para Anisoptera.

Coeficientes canónicos estandarizados para la variable biológica $U_{Anisoptera}$							Coeficientes canónicos estandarizados para la variable fisicoquímica $V_{Fisicoquímica}$						
	Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3	Raíz 4	Raíz 5	Raíz 6		Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3	Raíz 4	Raíz 5	Raíz 6
Erco	0.19	0.00	-0.02	-0.09	-0.10	0.02	Temperatura	1.30	0.19	-1.03	0.47	0.02	-1.36
Erel	-0.36	-0.19	0.12	-0.11	-0.42	0.34	pH	-0.86	-0.29	0.24	0.49	0.83	-0.09
Przo	0.31	-0.04	0.21	-0.16	-0.14	0.23	Coad	0.22	-1.24	-1.76	-1.87	-0.93	0.32
Przl	0.05	-0.11	-0.14	-0.30	-0.05	-0.14	Oxígeno	-0.09	0.28	-0.19	-0.33	0.41	1.16
Prma	-0.24	-0.12	0.02	-0.09	-0.09	0.04	Altitud	1.47	-0.82	-1.48	0.27	-1.04	-0.61
Prln	0.25	0.00	-0.65	-0.23	-0.65	0.34	Pendiente	0.69	-1.31	-0.92	-1.53	0.08	-0.47
Plszp	0.04	0.02	-0.13	-0.26	0.29	0.07							
Plsca	-0.04	0.05	-0.07	-0.21	0.25	0.22							
Plhu	-0.47	0.14	0.48	0.32	0.40	0.11							
Acor	0.01	0.53	0.07	-0.11	-0.12	-0.10							
Coad	0.15	-0.46	0.08	0.21	-0.28	-0.38							
Reln	0.11	0.37	-0.08	-0.14	0.32	0.58							
Orle	-0.01	0.34	0.02	-0.02	0.17	0.34							
Brie	0.17	0.01	0.08	-0.05	-0.01	0.04							
Bran	-0.05	-0.02	-0.04	-0.24	0.13	-0.02							
Masl	0.20	-0.16	0.35	-0.17	-0.10	0.04							
Masn	0.00	-0.09	-0.21	-0.31	0.30	-0.35							
Mapa	-0.05	0.06	0.26	0.27	-0.14	-0.11							
Rara	0.15	-0.07	0.27	-0.01	0.26	0.21							
Bprp	-0.13	0.00	0.36	-0.35	0.00	-0.21							
Nusi	-0.01	-0.27	-0.36	0.19	-0.16	-0.04							
Pedo	-0.12	0.18	0.19	-0.18	0.09	-0.10							
Pssa	0.03	-0.09	-0.23	-0.37	0.11	0.17							
Erllso	-0.04	0.70	0.05	-0.19	0.07	0.04							
Myae	-0.18	0.40	0.21	-0.22	-0.26	-0.16							

Las dos primeras raíces de la $V_{Anisoptera}$ quedan definidas por las siguientes relaciones lineales de variables:

$$\text{Raíz 1} = 0.19(\text{Erco}) -0.36(\text{Erel}) \dots -0.18(\text{Myae})$$

$$\text{Raíz 2} = -0.01(\text{Erco}) -0.36(\text{Erel}) \dots +0.40(\text{Myae})$$

La primera raíz mide principalmente una diferencia entre los decrementos de la abundancia de *Phyllogomphoides luisi*- *Erpetogomphus elaps* -*Progomphus marcellae* y los incrementos de *Progomphus zonatus*- *Progomphus lambertoi*- *Macrothemis ultima*. Cuando se analizan las dos primeras raíces de ambas variables se tiene:

Raíz 1 físicoquímica= *Raíz 1 Anisoptera* (Bloque derecho y Bloque izquierdo)

1.57(altitud)- 0.86(pH)... +0.69(pendiente) = 0.19(*Erco*) -0.36(*Erel*)... -0.18(*Myae*)

La primera correlación canónica (correlación entre Raíz 1 físicoquímica y Raíz 1 Anisoptera) sugiere esencialmente que el incremento de la abundancia de *Progomphus zonatus*, *Progomphus lambertoi* y *Macrothemis ultima*, y el decremento de la abundancia de *Phyllogomphoides luisi*, *Erpetogomphus elaps* y *Progomphus marcellae* esta correlacionado con el incremento de temperatura, altitud y pendiente y el decremento del pH. En otras palabras, a mayor altitud y temperatura más cálida del agua, pero menos acidez, se favorece la abundancia de *Progomphus zonatus*, *Progomphus lambertoi* y *Macrothemis ultima* y se desfavorece la abundancia de *Phyllogomphoides luisi*, *Erpetogomphus elaps* y *Progomphus marcellae*. Puede ser que ocurra una segregación de las especies, entre los sitios y dentro de los sitios, por razones de temperatura y acidez del agua, estas últimas en relación con la estacionalidad. Esto podría estar relacionado con el hecho de que los arroyos de mayor altura varían su temperatura a través del año lo cual puede favorecer, por temporadas, el mejor establecimiento de algunas especies. Tal vez algunas especies usan ciertos arroyos de altura para su reproducción en los momentos cuando las aguas son más cálidas y menos ácidas. Si bien estas variables pueden no tener un efecto directo sobre los odonatos, pueden ser responsables, en mayor o menor grado, del surgimiento de otras variables que pueden ser determinantes sobre la reproducción de los odonatos, como serían la disponibilidad de presas, la menor abundancia de depredadores y la disponibilidad de sitios de oviposición y/o percha.

Una segregación de las especies entre los sitios y dentro de los sitios por razones de temperatura y acides del agua, estas últimas en relación con la estacionalidad, puede estar ocurriendo. Esto puede estar relacionado con el hecho de que los arroyos de mayor altura varían su temperatura a través del año lo cual puede favorecer, por temporadas, el mejor establecimiento de algunas especies. Tal vez algunas especies usan ciertos arroyos de altura para su reproducción en los momentos cuando las aguas son más cálidas y menos ácidas. Si bien estas variables pueden no tener un efecto directo sobre los odonatos, pueden ser responsables, en mayor o menor grado, del surgimiento de otras variables que pueden ser determinantes sobre la reproducción de los odonatos, como serían la disponibilidad de presas, la menor abundancia de depredadores por arriba de los odonatos y la disponibilidad de sitios de oviposición y/o percha.

7.4.15. Análisis de Correspondencias (AC)

7.4.15.1. Asociación entre especies y estratos

El AC evidenció asociación significativa entre especies y estratos (Inercia total= 0.23, $Ch^2_{87} = 137.08$, $p = 0.0005$). En el AC se generaron tres dimensiones, de las cuales las dos primeras explicaron el 86.98% de la variación de los datos. La dimensión 1, que explicó el 60.48% de la variación, separó a los rápidos (derecha en la Figura 138), donde las especies asociadas con este estrato fueron *Brechmorhoga praecox*, *Progomphus zonatus* y *Argia oenea*; mientras que *Macrothemis ultima* y *Progomphus marcella* mostraron mayor afinidad por los remansos. La dimensión 2 separó a las orillas donde se aprecia que el mayor número de especies tuvo afinidad por este estrato. Las pozas en las orillas mostraron gran similitud con las orillas, sin duda se trata de ambientes más de tipo léntico.

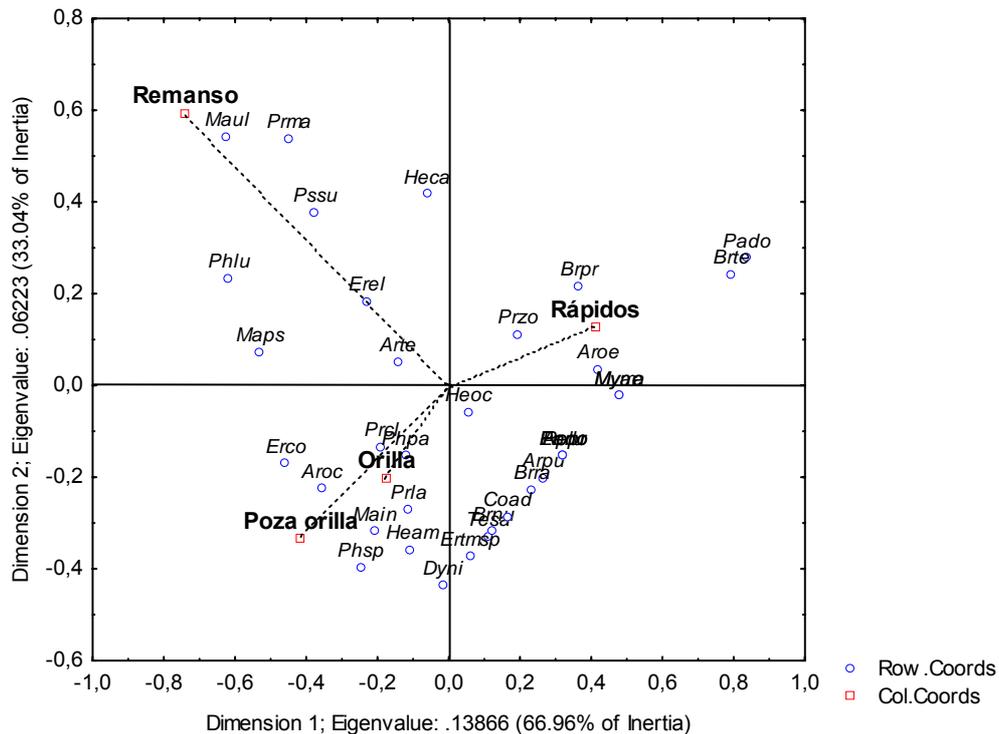


Figura 138. Análisis de Correspondencias global entre las especies y los estratos en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Solo considera a las especies con las mayores frecuencias.

7.4.15.2. Asociación entre especies y estaciones del año

El AC para las estaciones evidenció asociación entre especies y estaciones (Inercia total= 0.19, $Ch^2_{111}=158.92$, $p= 0.002$). Se generaron tres dimensiones, de las cuales, las dos primeras resultaron significativas y explicaron el 81.81% de la variación de los datos. La dimensión 1 que explicó el 45.51% separó al otoño (izquierda en la Figura 139) mostrando que las especies asociadas fueron *Erpetogomphus cophias*, *Hetaerina americana*, *Brechmorhoga praecox*, *Phyllogomphoides pacificus*, *Progomphus zonatus*, *Progomphus lambertoi*, *Hetaerina cruentata*, *B. tepeaca* y *Phyllogomphoides* sp. entre otras. La dimensión 2, que explicó el 36.31% de la variación, separó al verano.

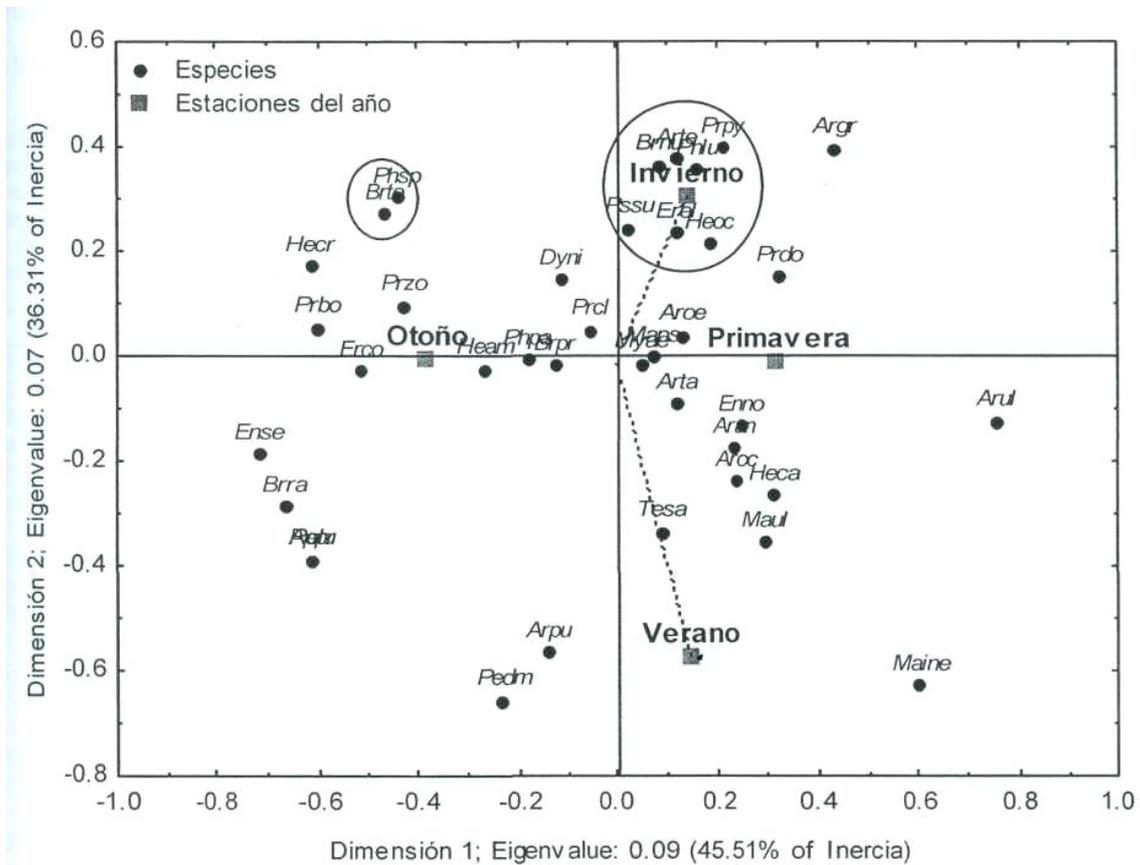


Figura 139. Análisis de Correspondencias entre las especies y las estaciones en la Sierra de Coacomán, Michoacán, México.

7.4.15.3. Asociación entre especies y tipos de muestras

Se determinaron más de 70 tipos de muestras (combinaciones de características) (Cuadro 54). Para poder realizar el AC fue necesario agrupar la mayoría de los tipos de muestras en: grupo A, aquellas muestras que contuvieron hidrofitos sumergidos (*Egeria* sp.) en alguna proporción; grupo MI, aquellas muestras de materiales inertes, rocas, detrito, grava, etc., y grupo P, aquellas muestras que contuvieron plantas o partes de plantas (no *Egeria* sp.) El AC evidenció asociación significativa entre especies y tipos de muestras (Inercia total=1.25, $Chi^2_{638}=1199.7$, $p=0.000$). Se generaron 22 dimensiones, de las cuales las dos primeras resultaron significativas y explicaron una baja proporción de la variación de los datos, 50.08%. La dimensión 1, que explicó el 33.37% separó a las muestras de raíz+arena y raíz del resto de las muestras que se agolparon del lado derecho de la Figura 140.

Cuadro 54. Número de especies en los 21 tipos de muestras principales en SC. Los últimos tres grupos, A, MI y P representan a su vez agrupaciones mayores de muestras con algas, materia inerte y con plantas respectivamente. Algas se refiere a cualquier tipo de algas (filamentosa o gelatinosa), materia muerta a toda muestra que contuviera exclusivamente dicha condición (detrito, arena, rocas, hojarasca, grava), plantas a cualquier tipo de planta o parte de ellas (pasto, raíz, lentejilla, lirio). El número de especies fue mayor en el grupo P y en las muestras de detrito.

Tipo de muestra	#Especies			
1 Alga filamentosa	10	Grupo A	Gravilla+limo	Pasto+lentejilla+grava
2 Alga gruesa	13	Alga gelatinosa	Gravilla-arena+limo	Pasto+limo+detrito
3 Algas	11	Algas fil+detrito	Hojarasca+detrito	Pastos
4 Algas+detrito	9	Algas gruesa+arena+grava	Hojarasca+detrito+rocas	Pastos+limo
5 Arena	18	Algas gruesas+ arena	Hojarasca+grava+veget	Plantas+algas
6 Arena+detrito	9	Algas gruesas+grava	Limo	Plantas+detrito
7 Arena+gravilla	11	Algas gruesas+rocas+grava	Detrito+rocas	Plantas+raiz+imo
8 Arena+hojarasca	7	Algas+limo	Limo+arena	Raiz d lirio acuatico
9 Arena+limo	22	Arena+algas	Limo+arena+rocas	Raiz+alga+limo
10 Detrito	32	Arena+algas+limo	Limo+Detrito+arena	Raiz+hojarasca
11 Detrito+arena	10	Detrito+algas+limo	Limo-arena	Raiz+limo
12 Detrito+limo	13	Grava fina+algas fil	Rocas+arena+detrito	Raiz+limo+arena
13 Grava	6	Rocas+algas	Rocas+arena+gravilla	Raiz+limo+det
14 Hojarasca	14	Rocas+arena+algas	Rocas+detrito	Raiz+plantas
15 Hojarasca+detrito	14		Rocas+grava+detrito	Raiz+rocas
16 Hojarasca+limo	6	Grupo MI	Tronco lavado/hoj+rocas	
17 Hojarasca+rocas	16	Arena banco		
18 Poza adjunta	11	Arena+limo+hojar	Grupo P	
19 Raiz	14	Arena+rocas	Arena+plantas+limo	
20 Raíz+arena	22	Banco arena blanca	Arena+plantas+limo+detrito	
21 Rocas	5	Grava+arena	Arena+plantas+raiz	
22 Grupo A	25	Grava+arena+detrito	Arena+raiz+limo	
23 Grupo MI	28	Gravilla+arena	Limo+arena+raiz	
24 Grupo P	48	Gravilla+arena+limo	Pasto+fango	

7.4.16. Análisis discriminante (AD)

7.4.16.1. Zygoptera

Arroyos. El AD aplicado a Zygoptera evidenció segregación de grupos (Wilk's lambda= 0.17, $F_{108, 653} = 3.45$, $p < 0.05$). Se generaron cuatro raíces, las tres primeras explicaron el 85.20% de la variación de los datos. La primera raíz separó las muestras del Ticuiz (Figura 141, izquierda círculos negros) del resto de los arroyos. En esta separación las especies más importantes por sus coeficientes canónicos fueron *Argia pulla* y *Hetaerina titia* (Cuadro 55); mientras que la raíz 2 segregó principalmente las muestras de CL (parte superior en la misma figura) del resto de los arroyos. Las especies importantes en esta separación fueron *Archilestes grandis*, *Enallagma praevarum*, *Hetaerina capitalis* y *Argia oculata* entre otras. La raíz 3 en combinación con la 1 y 2 tiende a segregar todos los grupos; en esta raíz las especies importantes fueron *Argia oculata*, *Palaemnema domina*, *Argia oenea*, *Argia tezpi*, entre otras. Por otro lado, las distancias de Mahalanobis indicaron diferencia significativa entre los 5 grupos (Cuadro 56). Al parecer, los cinco ensamblajes de Zygoptera son entidades bien definidas por su riqueza, composición y abundancia.

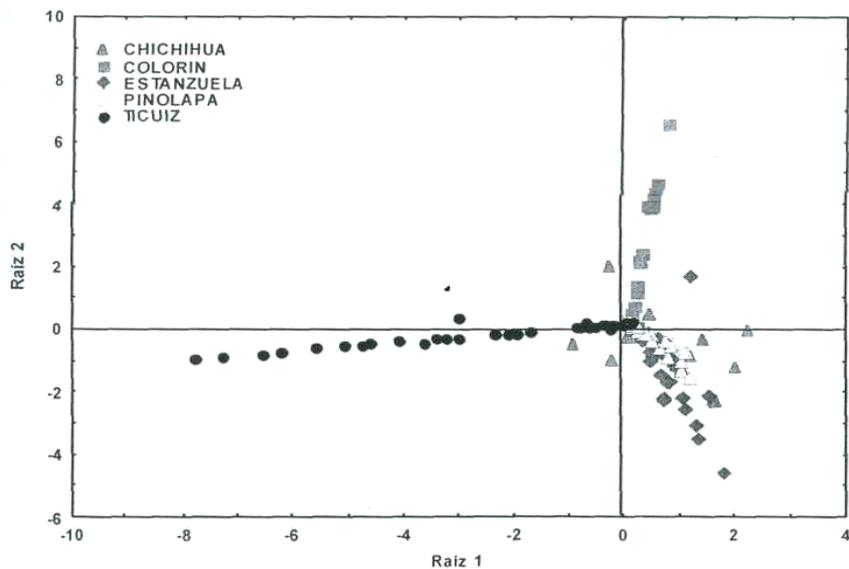


Figura 141. Proyección de las muestras, clasificadas por cuerpo de agua, en las que se registraron larvas de Zygoptera en el plano generado por las dos primeras raíces.

Cuadro 55. Coeficientes estandarizados para las variables canónicas. A mayor valor absoluto del coeficiente mayor importancia en la segregación independientemente del grupo en el que se encuentren las especies, sin embargo, el signo de cada coeficiente es importante porque tiende a “jalar” la muestra hacia un punto del plano carteciano (positivo o negativo).

	Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3	Raíz 4		Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3	Raíz 4
<i>Aran</i>	0.135	0.249	-0.302	0.082	<i>Tesa</i>	-0.413	-0.128	0.034	-0.014
<i>Arfu</i>	0.100	-0.118	-0.216	-0.157	<i>Tegr</i>	-0.256	-0.079	0.020	-0.010
<i>Aroc</i>	0.267	-0.421	0.521	0.166	<i>Nean</i>	0.269	0.080	0.001	-0.018
<i>Aroe</i>	0.266	-0.151	-0.416	0.390	<i>Heam</i>	0.121	0.014	-0.210	0.247
<i>Arpu</i>	-1.160	-0.353	0.053	0.004	<i>Hecr</i>	-0.015	0.065	-0.064	0.092
<i>Arta</i>	0.028	-0.020	-0.157	0.264	<i>Heca</i>	0.035	0.485	0.177	-0.246
<i>Arte</i>	0.205	-0.337	-0.404	-0.603	<i>Heti</i>	0.620	0.206	0.002	0.002
<i>Arul</i>	0.109	-0.155	0.210	0.156	<i>Heoc</i>	0.155	-0.255	0.313	0.115
<i>Arla</i>	0.018	0.246	0.092	-0.125	<i>Argr</i>	0.039	0.683	0.206	-0.283
<i>Arcu</i>	0.019	0.248	0.093	-0.126	<i>Enpr</i>	0.070	-0.485	-0.325	0.446
<i>Arca</i>	0.071	-0.133	0.186	0.052	<i>Ense</i>	-0.161	0.029	0.233	-0.100
<i>Arex</i>	0.040	-0.047	0.085	0.021	<i>Enno</i>	-0.104	-0.046	-0.006	-0.035
<i>Arpa</i>	0.166	-0.196	-0.162	-0.280	<i>Pado</i>	0.122	-0.336	0.427	-0.440
<i>Arsp</i>	0.120	0.095	0.292	-0.061	Eigenval	0.995	0.525	0.466	0.345
					Cum.Prop	0.427	0.652	0.852	1.000

Cuadro 56. Distancias cuadradas de Mahalanobis para las comparaciones pareadas entre los ensamblajes de Zygoptera. Un * significa diferencias significativa con $p < 0.05$

	CHICHIHUA	COLORIN	ESTANZUELA	PINOLAPA
CHICHIHUA	0.000			
COLORIN	3.898*	0.000		
ESTANZUELA	3.851*	4.766*	0.000	
PINOLAPA	4.181*	6.168*	4.640*	0.000
TICUIZ	6.896*	7.409*	8.231*	9.133*

Estratos. Se aplicó un AD para determinar si los tres estratos (rápidos, orillas y remansos) eran separados en función de sus ensamblajes de Zygoptera. El AD evidenció segregación de los estratos (Wilk's lambda= 0.67, $F_{54,344} = 1.37$, $p = 0.049$). Se obtuvieron dos raíces, las cuales explicaron el 100% de la variación de los datos. En la raíz 1 son especies importantes en segregar orillas y rápidos *Enallagma praevarum*, *E. semicirculare* y *Argia oenea* (Figura 142); mientras que en la raíz 2 son especies importantes *Argia pulla*, *A. lacrimans*, *A. oenea* y *Hetaerina titia* (Cuadro 57). La raíz 2 no segrega orillas y rápidos, tiende a segregar cada uno de estos conjuntos de muestras en dos.

Las distancias cuadradas de Mahalanobis (Cuadro 58) entre los centroides de grupo fueron: rápidos y orillas (1.53*), rápidos y remanso (1.38) y orilla y remanso (1.26). Solo la primera resultó significativa, evidenciando diferencia entre orillas y rápidos. Las muestras de remansos no se separaron claramente de las de rápidos y orillas. La matriz de clasificación mostró que en general solo el 62% de las muestras estuvo bien clasificado (asignado a uno y otro estrato). Particularmente, el 90% de las muestras que originalmente se clasificaron como de rápidos estuvieron bien clasificadas; el 51.11% de las de orillas estuvieron bien clasificadas, pero solo el 4% de las de remansos estuvieron bien asignadas a este estrato. Esto ocurrió porque muchas muestras que se tomaron hacia las orillas donde había corriente fueron clasificadas como de rápidos, otras que se tomaron en las orillas donde había corriente fueron clasificadas como de orillas. A pesar de esto, el AD es capaz de reclasificar estas muestras por su riqueza y abundancia y reasignarlas a los grupos donde teóricamente deberían estar. No existen dudas de que hay diferencias importantes entre la riqueza, composición y abundancia entre orillas y rápidos, sin embargo, sería conveniente ante la dificultad de clasificar algunas muestras en el campo, separarlas en orillas y centro estrictamente.

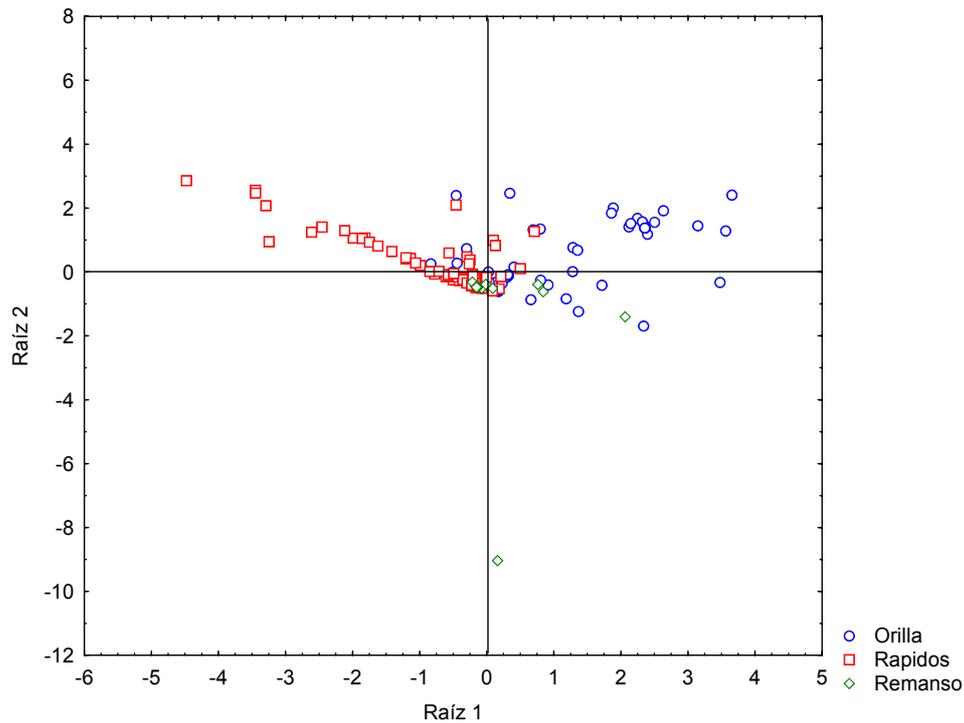


Figura 142. Proyección de las muestras, clasificadas por estratos, en las que se registraron larvas de Zygoptera en el plano generado por las dos primeras raíces.

Cuadro 57. Coeficientes estandarizados para las variables (especies de Zygoptera) en las raíces canónicas.

	Raíz 1	Raíz 2		Raíz 1	Raíz 2
<i>Aran</i>	-0.06	-0.03	<i>Tegr</i>	-0.19	0.11
<i>Arfu</i>	0.21	0.10	<i>Neam</i>	0.29	-0.12
<i>Aroc</i>	0.30	-0.15	<i>Heam</i>	0.30	0.09
<i>Aroe</i>	-0.45	0.40	<i>Hecr</i>	0.15	0.04
<i>Arpu</i>	-0.09	0.60	<i>Heca</i>	-0.04	0.09
<i>Arta</i>	0.24	0.15	<i>Heti</i>	0.20	-0.30
<i>Arte</i>	0.05	-0.02	<i>Heoc</i>	0.23	0.19
<i>Arul</i>	0.33	0.25	<i>Argr</i>	0.21	0.01
<i>Assp</i>	0.11	0.21	<i>Enpr</i>	0.74	0.01
<i>Arla</i>	0.02	-0.60	<i>Ense</i>	-0.60	0.13
<i>Arcu</i>	0.18	0.13	<i>Enno</i>	0.11	0.06
<i>Arca</i>	0.15	0.13	<i>Pado</i>	-0.25	0.16
<i>Arex</i>	0.09	0.18	Eigenval	0.340	0.103
<i>Arpa</i>	0.20	0.14	Cum.Prop	0.767	1.000
<i>Tesa</i>	0.19	0.15			

Cuadro 58. Distancias cuadradas de Mahalanobis para las comparaciones pareadas de los estratos. Un * significa diferencias significativa con $p < 0.05$.

	Orilla	Rápidos
Rápidos	1.53*	
Remanso	1.26	1.38

Estaciones. El AD evidencio segregación de los ensamblajes de odonatos estacionales (Wilk's lambda= 0.62, $F_{81,649} = 1.38$, $p = 0.019$). Se generaron tres raíces, las dos primeras explicaron el 80.50% de la variación de los datos. La primera raíz tiende a separar principalmente las muestras de invierno (Figura 143), mientras que la segunda tiende a polarizar ligeramente estas muestras (tal vez las dos colectas de invierno). En la primera raíz las especies importantes fueron *Argia tezpi*, *A. tarascanana*, *A. oenea* y *Archilestes grandis*; mientras que en la segunda lo fueron *Argia anceps*, *Enallagma semicirculare* y *Hetaerina americana*, entre otras (Cuadro 59). Por otro lado, las distancias de Mahalanobis evidenciaron que solo invierno difiere de las otras tres estaciones (Cuadro 60).

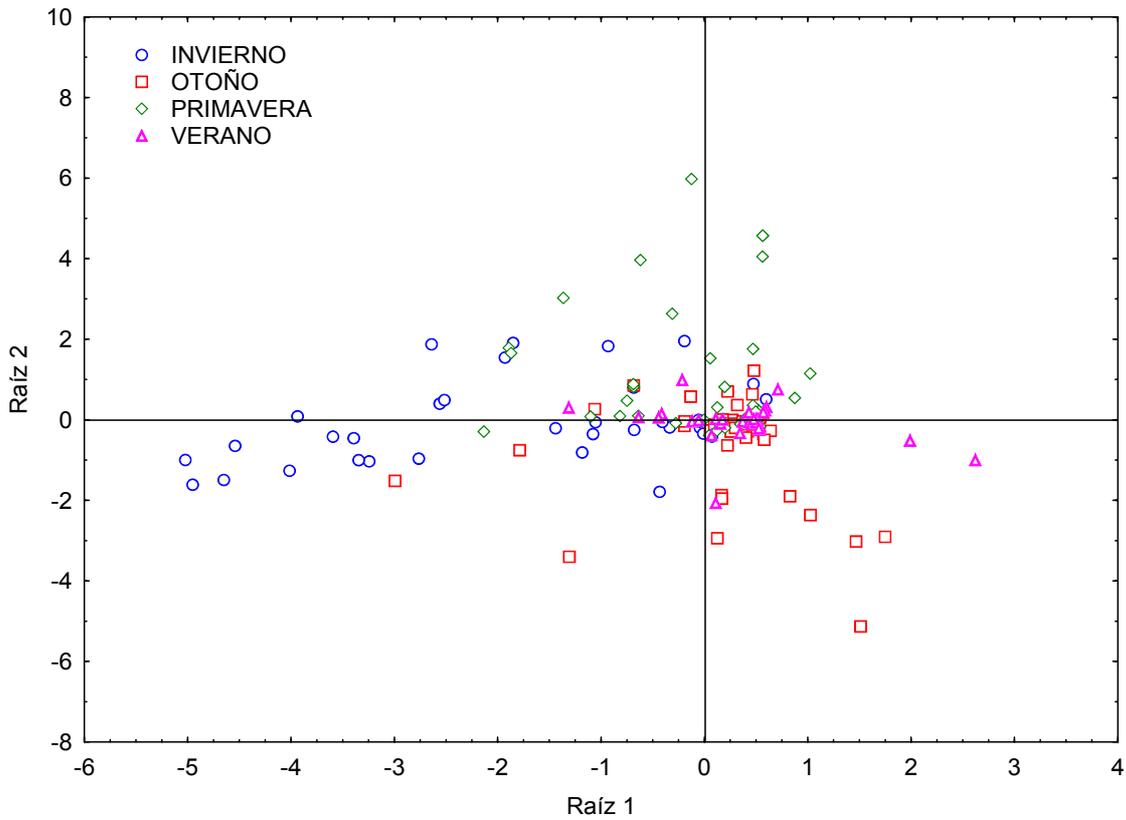


Figura 143. Proyección de las muestras, clasificadas por estación del año, en las que se registraron larvas de Zygoptera en el plano generado por las dos primeras raíces.

Cuadro 59. AD, coeficientes estandarizados para las variables canónicas.

	Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3		Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3
<i>Aran</i>	0.376	0.745	0.046	<i>Tesp</i>	0.066	-0.193	-0.196
<i>Arfu</i>	-0.125	0.229	-0.087	<i>Nean</i>	-0.239	0.084	-0.347
<i>Aroc</i>	-0.107	0.384	-0.111	<i>Heam</i>	0.078	-0.426	-0.359
<i>Aroe</i>	-0.438	0.102	0.284	<i>Hecr</i>	0.154	0.348	-0.159
<i>Arpu</i>	0.051	0.175	0.594	<i>Heca</i>	-0.002	0.145	-0.233
<i>Arta</i>	-0.478	-0.217	0.091	<i>Heti</i>	-0.050	0.283	-0.368
<i>Arte</i>	-0.566	-0.151	0.035	<i>Heoc</i>	-0.133	-0.246	-0.117
<i>Arul</i>	-0.349	0.012	0.001	<i>Argr</i>	-0.425	0.307	-0.266
<i>Arsp</i>	-0.042	-0.239	0.002	<i>Enpr</i>	-0.020	-0.286	0.367
<i>Arla</i>	0.004	0.294	-0.118	<i>Ense</i>	-0.063	-0.522	0.014
<i>Arcu</i>	0.095	-0.029	0.376	<i>Enno</i>	0.099	-0.247	-0.342
<i>Arca</i>	-0.276	-0.053	0.073	<i>Pado</i>	-0.206	-0.167	-0.304
<i>Arex</i>	0.118	-0.112	0.401				
<i>Arpa</i>	-0.261	0.047	0.138	Eigenval	0.275	0.145	0.102
<i>Tesa</i>	-0.052	0.053	-0.323	Cum.Prop	0.527	0.805	1.000

Cuadro 60. Distancias de Mahalanobis para las comparaciones pareadas por estaciones. Un * significa diferencia significativa con $p < 0.05$

	INVI	OTOÑ	PRIMA
INVI	0.000		
OTOÑ	1.784*	0.000	
PRIMA	1.641*	1.033	0.000
VERA	2.071*	0.868	1.030

7.4.16.2. Anisoptera

Arroyos. El AD evidenció segregación de los ensamblajes entre los cuerpos de agua (Wilk's lambda= 0.17, $F_{108,859} = 4.44$, $p < 0.05$). Se obtuvieron cuatro raíces, las primeras tres explicaron el 92.6% de la variación de los datos. La primera raíz separó las muestras de TZ (parte derecha de la Figura 144) del resto de los arroyos. En esta separación fueron importantes las especies *Coryphaeshna viriditas*, *Perithemis domitia* y *Remartinia luteipennis* (Cuadro 61). La segunda raíz separó bien las muestras de CL (parte inferior en la misma figura), en esta fueron importantes las especies *Macrothemis ultima* y *Progomphus zonatus* principalmente. La tercera raíz separó bien RP y EZ (gráfico no incluido), en esta fueron importantes las especies *Phyllogomphoides luisi* y *Coryphaeshna viriditas*. Por otro lado, las distancias de Mahalanobis evidenciaron que todos los ensamblajes son diferentes (Cuadro 62), si bien, la mayor diferencia entre los centroides de grupo estuvo entre TZ y CL, TZ y RP.

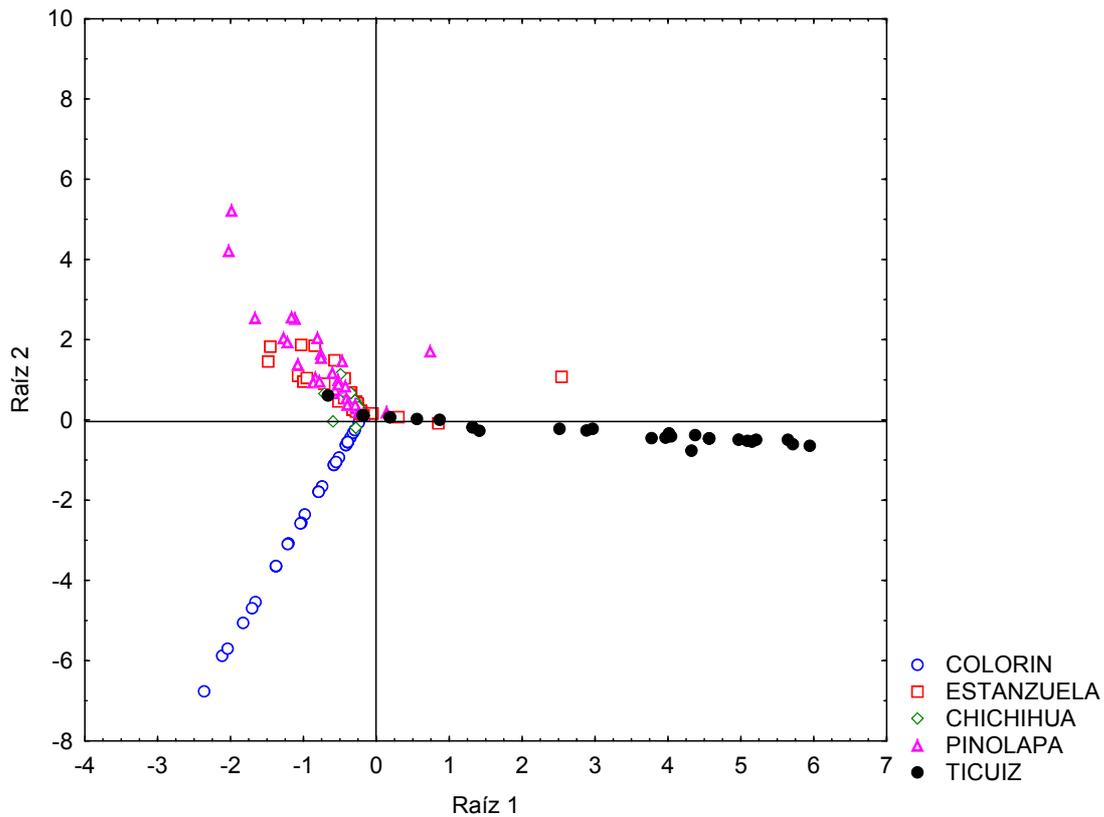


Figura 144. Proyección de las muestras, clasificadas por cuerpo de agua, en las que se registraron larvas de Anisoptera en el plano generado por las dos primeras raíces.

Cuadro 61. Coeficientes estandarizados para las variables canónicas.

	Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3	Raíz 4		Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3	Raíz 4
<i>Phlu</i>	-0.233	0.332	0.704	-0.245	<i>Brte</i>	-0.086	-0.274	0.079	-0.107
<i>Maul</i>	-0.152	-0.478	0.138	-0.180	<i>Pali</i>	-0.051	0.181	0.225	-0.120
<i>Przo</i>	-0.143	-0.441	0.126	-0.135	<i>Pssu</i>	0.152	-0.054	-0.344	-0.090
<i>Myma</i>	0.460	-0.057	0.076	-0.090	<i>Prdo</i>	-0.076	-0.239	0.069	-0.087
<i>Coad</i>	0.064	0.006	-0.017	-0.037	<i>Brsp</i>	-0.076	-0.239	0.069	-0.087
<i>Prcl</i>	-0.184	0.190	-0.349	-0.353	<i>Ersi</i>	0.255	-0.031	0.042	-0.050
<i>Myae</i>	0.386	-0.047	0.081	-0.072	<i>Erhesp</i>	-0.153	0.011	-0.014	0.042
<i>Prca</i>	0.374	-0.046	0.066	-0.072	<i>Dyst</i>	0.049	-0.014	0.052	0.010
<i>Main</i>	-0.044	0.154	-0.261	-0.367	<i>Pedm</i>	2.220	-0.235	0.329	-0.476
<i>Brnu</i>	-0.024	0.089	-0.322	-0.316	<i>Covi</i>	-3.385	0.357	-0.511	0.736
<i>Licr</i>	-0.028	0.060	-0.048	0.582	<i>Relu</i>	1.439	-0.159	0.229	-0.309
<i>Prla</i>	-0.069	0.228	0.273	0.068	<i>Pacy</i>	-0.067	-0.211	0.061	-0.077
<i>Ertm</i>	0.465	-0.091	0.103	-0.046					
<i>Prma</i>	-0.079	0.197	0.320	-0.161	Eigenval	1.016	0.693	0.450	0.174
<i>Erco</i>	-0.083	-0.261	0.075	-0.097	Cum.Prop	0.436	0.733	0.926	1.000

Cuadro 62. Distancias de Mahalanobis para las comparaciones pareadas de los arroyos. Un * significa diferencia significativa con $p < 0.05$

	COLORIN	ESTANZUELA	CHICHIHUA	PINOLAPA
COLORIN	0.00			
ESTANZUELA	5.22*	0.00		
CHICHIHUA	4.07*	1.82*	0.00	
PINOLAPA	7.04*	4.47*	3.31*	0.00
TICUIZ	10.67*	8.27*	7.41*	10.51*

Estratos. El AD (forward stepwise) evidencio segregación de los ensamblajes de Anisopteros entre los estratos (Wilk's lambda = 0.72, $F_{28,284} = 1.79$, $p = 0.009$). Podemos suponer por el estadístico lambda que la segregación no es muy buena o muy evidente. Se generaron dos raíces, la primera separó rápidos y orillas (Figura 145), las especies importantes fueron *Dytemis sterilis*, *Aphylla protracta* y *Brechmorhoga praecox* entre otras (Cuadro 63); mientras que la segunda raíz tiende a segregar las muestras de orillas y rápidos. A pesar de que la distancia de Mahalanobis no fue la menor entre rápidos y orillas (Cuadro 64), si fue la única significativa ($p < 0.05$). De esta manera se establece que son diferentes los ensamblajes de Anisoptera entre orillas y rápidos.

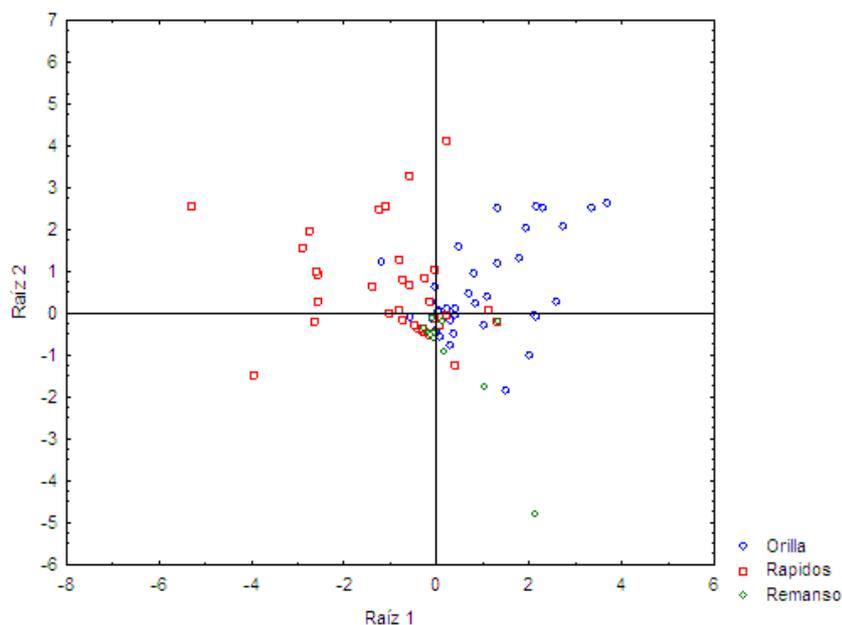


Figura 145. Proyección de las muestras, clasificadas por estratos, en las que se registraron larvas de Anisoptera en el plano generado por las dos primeras raíces canónicas.

Cuadro 63. Coeficientes estandarizados para las variables canónicas. Con negritas están marcados aquellos de mayor peso.

	Raíz 1	Raíz 2
<i>Brpr</i>	-0.678	0.404
<i>Prla</i>	0.403	0.488
<i>Phlu</i>	0.282	-0.389
<i>Dyst</i>	-1.316	-0.335
<i>Erco</i>	0.401	0.090
<i>Przo</i>	-0.258	0.245
<i>Appr</i>	1.022	0.485
<i>Maps</i>	0.283	0.247
<i>Main</i>	0.047	0.638
<i>Erbo</i>	0.203	-0.446
<i>Dyni</i>	0.187	0.399
<i>Orfe</i>	0.223	0.283
<i>Ersr</i>	0.230	0.208
<i>Brra</i>	-0.136	0.372
Eigenval	0.272	0.089
Cum.Prop	0.754	1.000

Cuadro 64. Distancias cuadradas de Mahalanobis entre para las comparaciones pareadas. Un * significa diferencia significativa con $p < 0.05$

	Orilla	Rápidos
Orilla	0.000	
Rápidos	1.235*	0.000
Remanso	0.932	1.175

Estaciones. El AD (foreward stepwise) aplicado a los datos de Anisotpera evidenció segregación de los ensamblajes estacionales (Wilk's lambda=0.46, $F_{72, 508}=2.09$, $p < 0.01$). Se generaron tres raíces, las dos primeras explicaron el 89.50% de la variación de los datos. La primera raíz segregó principalmente al conjunto de muestras de otoño (izquierda en la Figura 146) del resto de las muestras. En esta segregación fueron importantes las especies *Progomphus lambertoi*, *Libellula croceipennis*, *Phyllogomphoides* sp., *Ph. pacificus*, *Coriphaeshna adnexa* y *Pseudoleon superbus* por sus pesos canónicos (=coeficientes estandarizados) (Cuadro 65), entre otras. La raíz 2 tiende a segregar las muestras de otoño (tal vez las dos colectas de esta estación). Sólo el conjunto de muestras de otoño fue estadísticamente diferente de los otros tres grupos a juzgar por sus distancias de Mahalanobis (Cuadro 66). Al parecer el ensamblaje de otoño tiende a ser

diferente. Un mismo número de especies que en primavera pero con mayores abundancias.

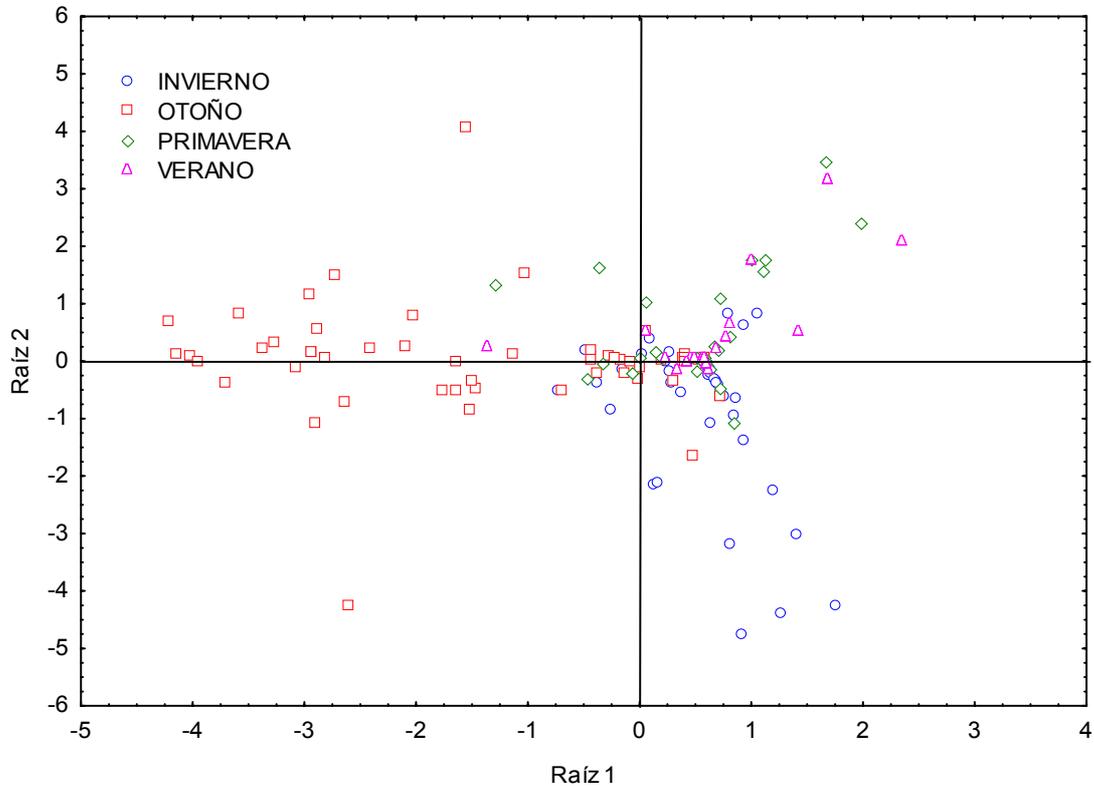


Figura 146. Proyección de las muestras, clasificadas por estaciones del año, en las que se registraron larvas de Anisoptera en el plano generado por las dos primeras raíces.

Cuadro 65. Coeficientes estandarizados para las variables canónicas.

	Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3		Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3
<i>Erel</i>	0.288	-1.048	0.113	<i>Dymu</i>	0.080	0.225	0.419
<i>Pssu</i>	-0.336	0.641	-0.256	<i>Prdo</i>	0.079	0.221	0.420
<i>Prla</i>	-0.496	0.071	0.190	<i>Orfe</i>	-0.310	-0.203	0.177
<i>Phsp</i>	-0.420	0.227	0.029	<i>Myma</i>	0.109	0.341	-0.364
<i>Brte</i>	-0.329	0.011	0.011	<i>Brra</i>	-0.275	0.021	0.046
<i>Coad</i>	-0.348	-0.086	0.095	<i>Przo</i>	-0.269	-0.115	-0.017
<i>Erco</i>	-0.292	0.070	-0.056	<i>Brsp</i>	-0.251	0.009	0.033
<i>Licr</i>	-0.454	0.023	0.059	<i>Brpr</i>	-0.286	0.036	0.146
<i>Phpa</i>	-0.362	-0.016	0.023	<i>Pali</i>	-0.221	0.002	0.039
<i>Erba</i>	0.268	-0.327	0.023	<i>Pacy</i>	-0.218	0.002	0.039
<i>Erbo</i>	0.031	-0.062	0.630	<i>Erthms</i>	-0.183	0.175	-0.107
<i>Erhes</i>	0.131	0.234	0.405	Eigenval	0.673	0.177	0.100
<i>Main</i>	0.175	0.293	-0.248	Cum.Prop	0.709	0.895	1.000

Cuadro 66. Distancias cuadradas de Mahalanobis entre los centroides de grupo. Un * indica diferencia significativa con $p < 0.05$

	INVI	OTOÑ	PRIMA
INVI	0.000		
OTOÑ	3.342*	0.000	
PRIMA	1.177	3.168*	0.000
VERA	1.536	3.910*	0.989

7.4.16.3. *Argia*

Arroyos. El género *Argia* tuvo representantes en todos los cuerpos de agua, lo cual lo hace un género ideal para fines comparativos y para buscar especies indicadoras. El AD para este análisis evidenció segregación significativa de grupos (Wilk's lambda=0.34, $F_{56,690}=3.97$, $p < 0.001$). Cabe recordar que cuando la Wilk's lambda tiende a 0 implica mayor segregación de grupos y, si tiende a 1 implica que no hay segregación de grupos. Una Wilk's lambda de 0 implicaría segregación perfecta.

En el análisis se obtuvieron cuatro raíces, las dos primeras explicaron el 72.33 % de la variación de los datos y las tres primeras explicaron el 88.50%. Cabe recordar que en el análisis se obtienen tantas raíces menos uno de lo primero que sea menor, el número de grupos conformados por el factor o el número de variables en el análisis. En este caso son 5 grupos (arroyos) y 14 variables (especies) por lo que se obtuvieron $5-1=4$ raíces. La interpretación de cada raíz se realizó en función de los pesos canónicos de las respectivas variables.

Las raíces son combinaciones lineales de las variables (especies) donde sus coeficientes son los pesos estandarizados (pesos canónicos). La primera raíz dividió a los arroyos en dos grupos TZ (derecha) y el resto (izquierda) (Figura 147). En esta raíz las especies con mayor peso canónico fueron *A. pulla*, *A. oenea*, *A. tezpi* y *A. oculata* (Cuadro 67). La especie clave de *Argia* en TZ fue *A. pulla*, que fue la responsable de polarizar a este cuerpo de agua con respecto de los otros. En general, la importancia de cada especie estuvo en función de su abundancia. *Argia oenea* y *A. oculata* segregaron EZ, mientras que *A. oenea*

segregó CH y RP. La segunda raíz, separó arriba y abajo (a partir del origen) y en la parte de abajo quedaron principalmente las muestras de EZ. Las especies con mayor peso en esta raíz fueron *A. tezpi* y *A. oculata*, que fueron las especies que segregan a este arroyo.

Por otro lado, la matriz de distancias cuadradas de Mahalanobis (Cuadro 68) mostró que la mayor distancia (mayor diferencia) existe entre RP y TZ, y la menor (mayor similitud) entre CH y CL. Se puede afirmar, no solo para estos extremos de similitud y diferencia sino para todos los cuerpos de agua, que sus ensamblajes resultaron únicos y diferentes entre sí, a juzgar por su riqueza, composición y abundancia de especies de *Argia*.

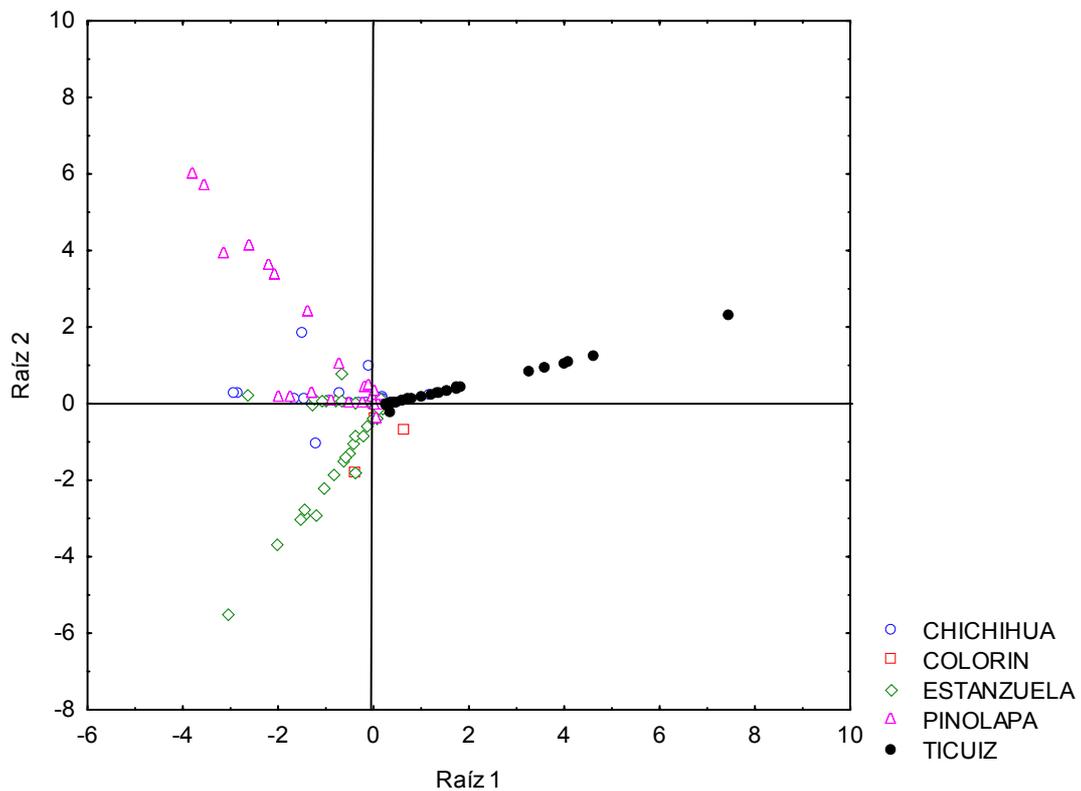


Figura 147. Proyección de las muestras en el espacio bidimensional generado por las dos primeras raíces a partir de la riqueza y abundancia de larvas del género *Argia* en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México.

Cuadro 67. Coeficientes estandarizados para las variables canónicas.

	Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3	Raíz 4
<i>Aran</i>	-0.030	0.084	0.215	0.283
<i>Arfu</i>	-0.183	0.266	-0.041	0.057
<i>Aroc</i>	-0.327	-0.542	-0.585	0.037
<i>Aroe</i>	-0.511	0.048	-0.162	0.499
<i>Arpu</i>	0.712	0.204	-0.516	0.235
<i>Arta</i>	-0.067	0.003	0.248	0.428
<i>Arte</i>	-0.445	0.667	-0.327	-0.192
<i>Arul</i>	-0.153	-0.241	-0.134	0.079
<i>Arla</i>	0.029	-0.047	0.196	-0.323
<i>Arcu</i>	0.029	-0.047	0.196	-0.323
<i>Arca</i>	-0.106	-0.208	-0.239	0.022
<i>Arex</i>	-0.043	-0.076	-0.077	0.007
<i>Arpa</i>	-0.256	0.274	-0.203	-0.097
<i>Arsp</i>	-0.092	-0.251	-0.022	-0.303
Eigenval	0.556	0.373	0.208	0.148
Cum.Prop	0.433	0.723	0.885	1.000

Cuadro 68. Matriz de distancias cuadradas de Mahalanobis para las comparaciones pareadas de los arroyos utilizando las especies de *Argia*. Un * señala diferencia significativa 95%.

	CH	CL	EZ	RP
CH	0.00			
CL	1.51*	0.00		
EZ	1.94*	2.29*	0.00	
RP	3.01*	4.16*	4.15*	0.00
TZ	3.30*	2.77*	4.56*	6.11*

8. DISCUSIÓN

8.1. Diversidad

En ecología muchos términos son ambiguos. Biodiversidad es uno de ellos, ya que no hay un punto de encuentro entre las definiciones de diversos autores, ni en un mismo autor a través del tiempo, en lo que se refiere a los tipos de biodiversidad y sus propiedades, quedando el acuerdo general solamente en el nivel del contenido etimológico del término "biodiversidad".

A pesar de que al inicio del presente trabajo se adoptó la definición contenida en el Convenio sobre la Diversidad Biológica (CDB, 1992) "*la variabilidad de organismos vivos de cualquier fuente, incluidos, entre otras cosas, los ecosistemas terrestres y marinos y otros ecosistemas acuáticos y los complejos ecológicos de los que forman parte; comprende la diversidad dentro de cada especie, entre las especies y de los ecosistemas*", en el presente estudio se considera como tal al conjunto de especies (término también ambiguo), reconocibles por criterios morfológicos. Desde este punto de vista la diversidad es entonces un concepto multidimensional (muchas especies) que es reducido a una cantidad escalar (un número), el cual puede ser usado con fines descriptivos y comparativos mediante los llamados (*sensu lato*) "índices de diversidad".

De acuerdo con los resultados obtenidos, es evidente que la Sierra de Coalcomán alberga un importante e interesante ensamblaje de odonatos. Los datos de este estudio arrojaron una riqueza de 75 especies obtenidas exclusivamente a partir de las larvas; esta cifra es notablemente superior a lo que se tiene registrado para los adultos en todo el estado de Michoacán y que totaliza 54 especies (González-Soriano & Novelo-Gutiérrez, 2007). Si consideramos que la recolecta de los imagos es más rápida y relativamente más fácil (en términos de la velocidad en que se acumulan las especies y en el menor esfuerzo empleado en campo), entonces la cifra alcanzada en el presente trabajo muestra una alta eficiencia en el muestreo.

Por otra parte, este trabajo marca un hito en los estudios de ecología de larvas de Odonata en México, por ser el primero que aborda un análisis comparativo simultáneo de 5 ensamblajes, a escala local y de paisaje, con el fin de dilucidar su riqueza, estructura y composición en términos cualitativos y cuantitativos; así como el relacionar la odonatofauna registrada con diversas variables del medio.

La diversidad en la Sierra de Coalcomán se ordenó de la siguiente forma: SC> TZ> CH> RP> EZ> CL. Este ordenamiento coincide con el proporcionado por los valores de diversidad α (alfa de Williams) calculados a partir del modelo log series y el método de Renyi. La alfa de Williams es independiente del tamaño de muestra, característica deseable en un índice de diversidad, lo que permite comparar los ensamblajes de una manera más fiable (Krebs, 1972). Desde este punto de vista resulta recomendable ordenar la diversidad con base en la alfa de Williams y por el método de Renyi.

En relación con la diversidad particular de los cuerpos de agua, la de TZ merece un comentario más extenso. En general, este cuerpo de agua está sometido a perturbación humana de moderada a fuerte. Su lecho, principalmente conformado por grava gruesa, al parecer es con frecuencia dragado, alterando las condiciones que hacen posible el establecimiento de la odonatofauna. Fue posible percatarse de este hecho durante las colectas, ya que durante algunas de ellas las condiciones existentes eran nuevas en algunos tramos. No obstante, pudiera ser que esta modificación favorezca el establecimiento de algunas especies oportunistas, ya que la remoción del sustrato original y la alteración de la orilla del arroyo propiciaron la formación de subsistemas lénticos que son ideales para estas especies. Esto estaría de acuerdo con la hipótesis de alteración intermedia de Connell (1978) que predice que la mayor diversidad se encontrara bajo condiciones de alteración intermedia.

Por otro lado, la distribución de la riqueza y abundancia de los odonatos que se reproducen en este cuerpo de agua entre los estratos permite apreciar que ambos son ricos en especies. Las 36 especies registradas están repartidas en

ambos estratos, siendo estos complementarios (Índice de Bray-Curtis= 57.63%) del ensamblaje general en TZ y la alteración de uno u otro produciría una pérdida de la riqueza y abundancia de las especies.

A juzgar por lo observado a través del trabajo de campo, TZ tal vez represente el primero o segundo cuerpo de agua con mayor grado de alteración. Es posible que el tramo trabajado de este cuerpo de agua represente a su vez una fracción muy alterada del mismo, y que río arriba se establezcan otras condiciones que representen un estado de mayor conservación. Esto resulta importante ya que en trabajos futuros se podrían contrastar ambos ensamblajes de larvas de odonatos, lo cual permitiría a su vez evaluar y cuantificar el daño que el dragado del lecho impone a estos organismos.

Si es cierto que la diversidad a nivel superespecífico (género, familia) se explica mejor por razones históricas y aquella a nivel de especie por razones ecológicas, la diversidad debería ser mejor evaluada por otros métodos como los índices de diversidad taxonómicos que consideran la información a nivel género y/o familia.

Con relación a la diversidad del paisaje (Sierra de Coalcomán), el índice de Whittaker permitió advertir que en ésta juegan papeles importantes tanto la diversidad beta como la alfa. Se considera que el componente beta es alto, confirmando de alguna manera la hipótesis del México betadiverso (Arita & León-Paniagua, 1993; Sarukhán *et al.*, 1996) que ha sido confirmada para mamíferos (Rodríguez *et al.*, 2003), helmintos

La diversidad beta se ha reconocido como un elemento importante para entender la relación que existe entre la diversidad regional y local (Ricklefs & Schluter, 1993). El área de distribución de una especie y la diversidad beta se relacionan de la siguiente manera: si en una región las especies tienen áreas de distribución pequeñas, los sitios difieren entre sí en cuanto a la composición de especies, es decir, la diversidad beta es alta. Por el contrario si las especies tienen áreas de distribución amplia, los sitios se parecen entre sí en términos de la composición de especies y la diversidad beta es baja (Arita & León Paniagua

1993). Desde el punto de vista de la conservación biológica, la diversidad beta es un componente que debe ser tomado en cuenta en el establecimiento de estrategias eficientes para la protección tanto de áreas naturales como de especies particulares (Scott *et al.* 1999). A pesar de la importancia teórica y aplicada de la diversidad beta, su entendimiento y uso general se ha visto obstaculizado por varios factores como la gran variedad de métodos para cuantificarla y la falta de claridad conceptual para saber en qué contexto utilizar los diferentes métodos (Lennon *et al.* 2002). Actualmente no se puede concluir acerca de la existencia de patrones generales en este componente de la diversidad debido a que los resultados muestran tendencias inconsistentes entre regiones y grupos taxonómicos.

8.2. Comparación con otros estudios

La riqueza de especies de odonatos de SC resulta superior a las 31 especies en estado larval (14 Zygoptera, 17 Anisoptera) reportadas por Novelo-Gutiérrez *et al.*, (2002) de dos tributarios de la Hidroeléctrica Ing. F. Hiriarte Balderrama en Zimapán, Hidalgo; de esta misma localidad poco más tarde Alonso-Eguía (2004) reportó 54 especies (larvas y adultos) ampliando el área de muestreo; también es superior a las 59 especies de adultos (31 Zygoptera y 26 Anisoptera) reportadas para la Sierra de Huauchinango en Puebla por Gómez-Anaya & Novelo-Gutiérrez (1993); superior a las 51 especies de adultos (27 Zygoptera y 24 Anisoptera) reportadas por Cuevas-Yañes (2007) para la Hidroeléctrica de Patla (El Pozo) y del Río Tecpatlán, Zihuateutla, Puebla; superior también a las 31 especies (adultos y larvas) registradas para la Reserva de la Michilia en Durango por González-Soriano & Novelo-Gutiérrez, (1991). Sin embargo, la diversidad de odonatos de SC resulta similar a las 74 especies de adultos (23 Zygoptera y 51 Anisoptera) reportadas por Novelo-Gutiérrez *et al.*, (1988) para el estado de Quintana Roo; similar también con las 72 especies de adultos (42 Zygoptera y 30 Anisoptera) reportadas por Novelo-Gutiérrez & Peña-Olmedo (1991) para la Sierra Norte de Hidalgo. Pero resulta inferior si se compara

con las 104 especies de adultos (45 Zygoptera y 59 Anisoptera) reportadas por González-Soriano (2002) para la región de la Huasteca en San Luis Potosí.

En relación con algunos estudios en el mundo, la riqueza de odonatos de SC es mayor que la registrada por Ellenrieder (2000) de Punta Lara (Encenada, Buenos Aires, Argentina) con 28 especies considerando adultos y larvas (9 Zygoptera, 19 Anisoptera) de un bosque subtropical y pastizales; superior a la reportada por Schridde & Shuling (1994) de una zona de irrigación mediterránea (Francia) con 28 especies entre adultos y larvas (10 Zygoptera, 18 Anisoptera); superior a las 18 especies (adultos solamente, 6 Zygoptera, 12 Anisoptera) reportadas por Lutz *et al.*, (1969) del norte de Carolina (USA); mayor que las 10 especies (larvas, 7 Zygoptera, 3 Anisoptera) reportadas por Hofmann & Mason (2005) de zonas con manejo agrícola del este de Inglaterra; mayor que las 26 especies (larvas y adultos) reportadas por Shalen & Ekestubbe (2001) de ambientes lénticos boreales de Suecia; superior a las 56 especies (adultos) reportadas por Shuling *et al.*, (2006) del oeste de Namibia (Africa); superior a las 61 especies (adultos) reportadas por Opperl (2005) de un bosque lluvioso de Papua, Nueva Guinea; superior a las 59 especies de adultos (28 Zygoptera y 31 Anisoptera) reportadas por Norma-Rashid *et al.*, (2001) para el lago Tasek Bera en Malasia; superior a las 24 especies de adultos (13 Zygoptera y 11 anisoptera) registradas D'Amico *et al.*, (2004) del suroeste de Francia (Arjuzanx, Landes); superior a las 35 especies de adultos (15 Zygoptera y 20 Anisoptera) registradas por Suh & Samways, (2001) de un jardín botánico africano; superior a las 39 especies de adultos, larvas y exuvias (13 Zygoptera y 26 Anisoptera) reportadas por Jakab *et al.*, 2002 para una zona pantanosa en Tisza Tó en Hungría; superior a las 14 especies de adultos (5 Zygoptera y 9 Anisoptera) registradas por Samways (2003) de Mayotte (Archipiélago Comoro). Sin embargo, cabe resaltar que en este último trabajo el área de muestreo fue tan solo de 2.5 km² por lo que esta diversidad de odonatos representa una de las mayores reportadas hasta la fecha. Asimismo, la odonatofauna de SC es inferior a las 40 especies de Zygoptera (solo este suborden) reportadas por Urrutia (2005) para el Valle Geográfico del río Cauca en Colombia.

8.3 Curvas de acumulación de especies

Las pendientes de las rectas para cada arroyo fueron calculadas como las rectas tangentes, es decir, la primera derivada de la función ajustada y evaluada en ese esfuerzo realizado (n). De acuerdo con estos valores, los listados más completos son aquellos con menor pendiente, donde la tasa de incremento de las especies tiende a 0. De esta forma, los listados de EZ y de CL parecen ser los más completos. Estos valores coinciden bien con el hecho de que en EZ se realizó el mayor esfuerzo de colecta ($n=65$), sin embargo, no se estableció una relación directamente proporcional entre las pendientes y el porcentaje de eficiencia (E_f). Esto es, dependiendo del sitio de que se trate, puede realizarse un gran esfuerzo y obtener bajos resultados, como es el caso de CL donde el esfuerzo aplicado fue superior al aplicado en TZ y RP, sin embargo, la cantidad de especies registrada fue menor. Las asíntotas indican que, al parecer, es necesario aplicar un esfuerzo diferencial en cada sitio para tener un listado más completo, independientemente de la experiencia que se tenga con el grupo, ya que con los mismos métodos de muestreo y la misma experiencia se requieren esfuerzos diferentes para llevar los listados a un 95%. Es posible que el factor determinante en la completitud de una lista este más relacionado con las características intrínsecas del ambiente donde se realiza el muestreo, ya que la experiencia y el método son constantes que se aplican en cualquier sitio, sin embargo, las velocidades a las cuales se adicionan las especies y finalmente los esfuerzos que se deben realizar son diferentes. La experiencia se aplica en función de lo que el ambiente ofrece, y la experiencia por si sola no garantiza que se obtendrán más especies donde no existen. También es necesario que el esfuerzo se aplique en un determinado lapso de tiempo donde la probabilidad de registrar más especies sea mayor, ya que las especies no ocurren igualmente en el tiempo. La estacionalidad es un factor importante en este caso. La experiencia debería indicarnos que debemos colectar con mayor énfasis en ciertos periodos de tiempo y en ciertos sitios más que en otros; lo cierto es que acudimos a los sitios de igual manera y en los mismos tiempos. Tal vez se hace esto porque al final lo que la experiencia dicta es que la naturaleza es impredecible y que es factible encontrar especies donde menos probable parece y

en el tiempo menos adecuado. La experiencia debería permiti aplicar esfuerzos diferentes en tiempos y sitios diferentes y obtener resultados optimos. Sin embargo, cuando se aplica de esta manera la experiencia resulta que los resultados no son comparables, ya que si se obtuvieron más especies en un sitio donde se aplico mayor esfuerzo se atribuyen estos resultados al mayor énfasis aplicado. La única manera de hacer los resultados comparables es aplicar iguales esfuerzos aplicando también por igual la experiencia.

Es posible medir el esfuerzo y los resultados en el incremento de especies a un listado, sin embargo, no es posible cuantificar la experiencia y relacionarla con los tamaños de los listados, por lo que la experiencia resulta una covariable en el campo que de alguna forma debe influir en el tamaño del listado aunque no es posible precisar en cuanto influye. La experiencia resulta una constante en el campo donde un colector que colecta en diferentes sitios con un mismo esfuerzo obtiene listados diferentes lo cual implica que por más experiencia que se tenga no se pueden extraer especies de donde no existen.

8.4. Modelos de abundancia de especies

Una manera de juzgar el ajuste de la abundancia de las especies a los modelos es mediante la comparación de sus parámetros estimados (Hendrickson 1979). Todos los ensamblajes de odonatos de los arroyos, incluyendo el de la SC completa, se ajustaron bien a la distribución log normal ($p > 0.05$, asociado a Chi^2 en todos los casos). La interpretación biológica del modelo log-normal supone una subdivisión jerárquica del nicho en la cual la probabilidad de dividirlo es independiente de la longitud del segmento, o una comunidad especializada en diferentes elementos del hábitat que se subdividen jerárquicamente. Esta distribución caracteriza comunidades grandes o estables en equilibrio. De acuerdo con este modelo, cuando un gran número de factores determinan el número de individuos por especie, la variación al azar de estos factores (los procesos que

regulan la ecología de la comunidad) dará por resultado la distribución normal del número de individuos por especie (Magurran, 1988; Krebs, 1989).

Se han propuesto diversas teorías sobre la distribución de los recursos, pero aun no hay acuerdo sobre el papel que determina la estructura de la comunidad (ensamblaje en este caso). La ausencia de un acuerdo no significa que conocer las relaciones de abundancia no tenga un valor práctico.

Las comunidades sometidas a contaminación o estrés se caracterizan por un cambio en su abundancia de especies que generalmente pasan de una distribución normal logarítmica hacia series geométricas. Todos los ensamblajes de larvas de odonatos de la SC se ajustaron bien al modelo log-normal, lo cual de alguna manera indica que aún son ensamblajes con un grado de conservación aceptable. La distribución log-normal ajusta una gran variedad de datos de diversas comunidades (Krebs, 1972). Contrariamente, las comunidades que se ajustan al modelo de vara quebrada son muy escasas a pesar de que la interpretación ecológica parece más razonable al distribuirse los recursos de una manera más equitativa.

Se cree que es un suceso fenomenológico el que la mayoría de las grandes series de datos reportadas se ajusten bien al modelo log normal; aunque también se piensa que puede ser un efecto o consecuencia del Teorema del Límite Central (TLC) (May, 1975), debido a que muchas cosas no ecológicas tienden a distribuirse de manera log normal. Cuando un gran número de pequeñas variables o factores independientes determinan el valor de una cierta variable (abundancia), las variaciones aleatorias de tales factores resultarán en que dicha variable este distribuida normalmente. Por lo anterior, el azar juega un papel importante en la colonización y establecimiento de las especies.

Sugihara (1980), observó que los organismos responden a gradientes continuos (no a clases discretas) y seleccionan pedazos del eje del nicho aleatoriamente y no primero las especies más abundantes, de tal manera que los organismos responden a todo el eje de recursos que está disponible para ellos,

donde cualquier fragmento del nicho puede ser igualmente conseguido sin considerar el tamaño particular (abundancia).

Por otro lado, la mayoría de las distribuciones observadas en la SC parecen ser bimodales, (excepto la del CL), incluso alguna parece tener tres modas (TZ). Si se acepta este hecho, entonces deberán existir ciertas implicaciones teóricas (Lobo & Favila, 1999), si bien algunas distribuciones podrían ser consideradas como multimodales. Cabe explicar que la manera en como se construyen las octavas (clases de abundancia) resulta importante en la forma del histograma. Si las octavas son construidas de acuerdo con lo establecido por Preston (1948), A: 0-1; B: 1-2; C: 2-4; D: 4-8; E: 8-16, etc., en escala Log_2 , la primera octava contiene a la mitad de las especies con abundancias de un individuo (*singletons*) y la octava B contiene la otra mitad de los únicos y la mitad de las especies con abundancia de dos individuos (*doubletons*), etc. Si las octavas son construidas por el método de Williams (1964) serían: A: 1; B: 2-4; C: 4-8; D: 8-16; E: 16-32, etc., en escala Log_3 la frecuencia (altura) de las octavas cambia y por consiguiente la forma del histograma. Esto pudiera ser una primera causa de que las distribuciones parezcan ser bimodales (e incluso trimodales), sin embargo, si al variar los métodos para construir las octavas se mantiene el patrón bimodal, debe existir alguna implicación teórica. Lobo & Favila (1999) explican la aceptación de tal distribución bimodal para los escarabajos estercoleros, mencionando que tal patrón también ha sido observado en Staphylinidae (Hanski & Hammond, 1986; Hanski, 1989).

Se sabe también que la abundancia relativa de las especies de larvas de odonatos está determinada por una combinación de depredación por vertebrados, depredación intragremial (puede ser también canibalismo), y una interferencia en la competencia (Johnson & Crowley, 1980, Johnson *et al.*, 1987, Wissinger & McGrady, 1993). Los ensamblajes de odonatos en sitios donde no hay depredadores superiores (peces) parecen estar dominados por especies activas de rápido crecimiento que son fuertes depredadores intragremiales pero sensibles a la depredación por peces, mientras que en sitios con peces está dominada por

especies crípticas de odonatos con baja actividad y baja vulnerabilidad a los peces depredadores. En los sitios sin peces depredadores los odonatos son los depredadores de punta (top predators), mientras que donde sí los hay éstos suelen ser los depredadores de punta (Johnson & Crowley, 1980; McPeck, 1990, 1998; Johansson, 1993, 2000; Johansson & Brodin, 2003). En sitios sin peces se espera fuerte depredación intragremial, mientras que en sitios con peces se espera que la depredación suprima a las especies dominantes, de tal manera que los recursos estarán más homogéneamente repartidos. Esto puede resultar en una mayor equidad en lugares con peces depredadores.

Particularmente, las especies más dominantes en RP y EZ fueron anisópteros de tamaño mediano, *Erpetogomphus elaps* y *Macrothemis pseudimitans* respectivamente; mientras que en CL y TZ fueron los zygopteros, *H. capitalis* y *Argia pulla* respectivamente y en CH fue compartida entre *Hetaerina americana* y *E. elaps*. A pesar de que no se determinó el estatus alimentario de los peces en los cuerpos de agua es probable que la estructura de la dominancia esté determinada en cierta medida por depredación. Tal vez el caso que más se ajusta a estas teorías sea TZ, donde dominan claramente dos zygopteros y las formas grandes de anisópteros fueron escasas.

La respuesta de los organismos ante la depredación puede ser morfológica o conductual (Sih, 1987). Dichas diferencias pueden existir aún entre especies de un mismo género (*Leucorrhinia*) y deben estar relacionadas con los patrones de abundancia de las especies (Johannes & Johansson, 2004). Generalmente las larvas de *Hetaerina* registradas en SC se asocian bien con las orillas de los arroyos, entre las raíces de los pastos y de la vegetación riparia, su color y forma, así como sus movimientos lentos les hacen pasar desapercibidas (cripticas) ante los depredadores. Es posible que esto esté relacionado con su gran abundancia en CH como especie dominante.

Aunado a lo anterior, se ha observado que al comparar dos ensamblajes de odonatos, con y sin peces depredadores, ambos pueden ser ajustados por un mismo modelo de abundancia de especies. Esto es debido a que aquellos bajo

influencia de depredadores tienden a reengranarse nuevamente, existiendo una sustitución de especies. Los modelos de abundancia de especies no detectan estos cambios. A su vez este hecho trae como consecuencia el cuestionamiento del supuesto reparto de recursos que esta implícito en el modelo. Por otro lado, la utilidad de estos modelos de abundancia de especies para evaluar impacto no se cuestiona ya que es la pérdida de la riqueza (y el cambio en la abundancia) lo que produce una transición entre un modelo y otro. Se considera que el impacto (en algún umbral) producirá dicha transición; sin embargo, la inclusión de un depredador mayor crea una sustitución de especies y subsecuentemente un reengranaje de las especies restantes. Puede sugerirse aquí una comparación entre ensamblajes provenientes de cuerpos de agua con y sin depredadores y sus consiguientes modelos de abundancia de especies. Adicionalmente, puede sugerirse como una hipótesis a probar, que los efectos de la inclusión de un depredador y los de la alteración por contaminación no son iguales.

8.5. Rareza

En la Sierra de Coalcomán 14 especies resultaron *singletons* y tres fueron *doubletons*. La mayoría de los *singletons* fueron anisópteros de la familia Libellulidae, de TZ y CL principalmente. Lo anterior significa que la mayoría de esta parte de la rareza se registró del sitio con mayor evidencia de alteración (TZ) y del sitio con mayor evidencia de conservación (CL). CH fue la tercera localidad de donde se registraron más especies raras, si bien, este cuerpo de agua parece tener un grado intermedio de alteración. Resulta interesante que una de las familias que aportó un alto número de especies a la lista de SC, también sea la que aportó una parte considerable de la rareza. Se desconoce si este hecho representa una generalidad en los inventarios de odonatos respecto a la familia Libellulidae. Sin duda en el campo el colector se percata de que algunas o muchas especies son raras y difíciles de coleccionar, de tal suerte que la colecta de un solo ejemplar es lo máximo posible. Asimismo, se percata de que algunas especies son comunes con un gran número de ejemplares y decide coleccionar una serie. Sin

embargo, no existe un análisis de qué familia(s) contiene el mayor número de especies raras, en qué época del año registra más especies raras y de qué sitio. La distribución diferencial de la rareza puede tener implicaciones importantes en relación con la conservación, pero también su máximo registro en un tiempo determinado y en una familia taxonómica puede estar ligado a aspectos ecológicos y evolutivos respectivamente.

El AC de la SC mediante el cual se analizó la rareza permitió observar que, al parecer, no está claramente asociada con alguna cualidad taxonómica de familia, espacial (arroyo) o temporal (estación del año). Lo anterior significa que existen especies raras en toda la Sierra, en diferentes tiempos de colecta y en diferentes familias de Odonata.

La rareza parece una condición variable con la escala geográfica. Por ejemplo, a nivel local RP tuvo tres *singletons* (no hubo *doubletons*), *Protoneura cara*, *Erpetogomphus bothrops* y *E. cophias*, sin embargo, a nivel Sierra perdieron esta condición, de tal manera que, no hay *singletons* de esta localidad a esta escala. Lo mismo ocurrió con otras especies de otros cuerpos de agua. Al parecer, a mayor tamaño de muestra las condiciones de “raro” y “común” cambian; algunas especies raras dejan de serlo y algunas especies comunes se hacen más comunes al aumentar notablemente su abundancia. Tal vez esto pueda ser un efecto del sobremuestreo. A escala de paisaje (Sierra) el conjunto total de muestras bien puede ser considerado como un sobremuestreo. Cuando se sobremuestra puede propiciarse que las especies comunes incrementen notablemente su abundancia pero también existe la posibilidad de que un *singleton* se convierta en un *doubleton* y que a su vez un *doubleton* incremente su abundancia y deje de ser considerado especie rara. Si bien el sobremuestreo puede también anexar nuevos *singletons* a la lista, lo más probable es que principalmente se incremente la abundancia de las especies comunes.

Cuando los ensamblajes tienen muchas especies raras y son sobremuestreados, la línea de velo (veil-line) que corresponde a la parte más izquierda de la log normal teórica se hace más evidente. En el presente estudio,

esta parte inicial, más cóncava, de la línea teórica de la log normal se hizo aún más evidente en los ensamblajes del RP y CH. La línea de velo estrictamente corresponde al límite inferior de la octava (clase de abundancia) que contiene a aquellas especies para las cuales un solo individuo fue observado (*singletons*), cuando las octavas son construidas con el método de Preston (1948). En general, casi invariablemente de cómo se construyan las octavas, las dos primeras contendrán a las especies raras, *singletons* y *doubletons*, de tal manera que en un ensamblaje con muchas especies raras estas dos barras serán las de mayor altura.

Algunos autores (citas) explican los patrones de distribución de la rareza y lo común argumentando que las especies raras presentan esta cualidad como una consecuencia de su área de distribución, ya que las especies son abundantes en sus centros de distribución y raras hacia la periferia de estas áreas. Sin embargo, debido a que el patrón de rareza cambia con la escala geográfica, a escala local deberíamos admitir que el área de muestreo representa el límite de la distribución de varias (con frecuencia muchas) especies, y de la misma forma que la SC representa el límite de distribución norte-sur, sur-norte, etc., de cada especie rara así detectada por el muestreo. Si bien este argumento puede ser congruente con el hecho de que lo raro deja de serlo conforme la muestra se incrementa (área), es también evidente que en general en Odonata, lo que es raro, es raro; y lo que es común, es común también. Muchas especies mantienen su condición de “raras” en su registro municipal, estatal o nacional; mientras que otras son comunes y su registro es casi predecible (por ej.; *Orthemis ferruginea*, *Libellula saturata*, algunas especies de *Erpetogomphus*, muchas especies de *Argia* y de Libellulidae, etc.). Tal vez la lista más actualizada de Odonata de México señale que un gran número de especies tienen registros muy restringidos en área y número de ejemplares, mientras que otras son comunes y abundantes. Entonces el patrón de la distribución de la abundancia de las especies parece repetirse a diferentes escalas geográficas.

Otra explicación sobre los patrones de distribución de la rareza y lo común es la de Hanski (1982) llamada “regla general de la naturaleza”; *las especies abundantes generalmente están ampliamente distribuidas* (y viceversa). Las posibles razones son: 1) Un artificio del muestreo (cuando el muestreo es insuficiente, las especies raras no serán registradas); 2) Se distribuyen así en función de sus requerimientos, los generalistas serán abundantes y ampliamente distribuidos, mientras que los especialistas estarán restringidos a áreas donde ocurran sus requerimientos; 3) Se distribuyen así debido a sus tasas vitales, una especie con alta r (tasa intrínseca de crecimiento) será capaz de ser más abundante y tendrá mayor dispersión; 4) Se distribuyen así acordes con la hipótesis de núcleo-satélite (core-satellite hypothesis), las especies núcleo son localmente abundantes y son frecuentes y están bien distribuidas regionalmente; las especies satélite tienen baja densidad y frecuencia; esta hipótesis puede explicar el patrón de rareza y abundancia de las especies y se basa en propiedades de extinción-colonización (las especies con mayor dispersión son menos vulnerables a la extinción debido a su menor tasa de extinción).

Por otro lado y de acuerdo con Magurran & Henderson (2003), la estructura de la distribución de la abundancia de las especies puede descomponerse en dos componentes: especies núcleo (core species) que son persistentes, abundantes y que deben estar biológicamente asociadas con el hábitat y que presentan efectivamente una distribución log normal, y las especies ocasionales que se encuentran con baja frecuencia y abundancia en el registro, tienen diferentes requerimientos de hábitat y siguen una distribución de la serie logarítmica (log series). Cuando la distribución de ambos tipos de especies se mezclan se produce un sesgo negativo (oblicuidad) en la parte inicial de la curva. Esta oblicuidad se ha convertido en una interrogante para los ecólogos en la actualidad (Magurran & Henderson, 2003). Dicha curvatura u oblicuidad representa un cambio entre las distribuciones log normal y la serie logarítmica. En un histograma las primeras octavas contienen a las especies con menor abundancia y puede apreciarse en la curva teórica, más o menos, a partir de qué octava ocurre el cambio.

Una teoría que ayuda a explicar tal oblicuidad es la teoría unificada de biodiversidad y biogeografía de Hubbel (2001) con su nuevo modelo de distribución llamado “suma cero multinomial” (zero-sum multinomial), en el cual el grado de oblicuidad es una función del tamaño de la comunidad y de la tasa de inmigración. En el presente trabajo se presentó oblicuidad o sesgo negativo en los ensamblajes de larvas de EZ, RP, CH y SC (ver Figuras 126, 128, 129 y 131 respectivamente).

Se ha postulado un proceso de subdivisión del nicho multidimensional con base en dicha oblicuidad negativa. Desde el punto de vista de Magurran & Henderson (2003) esta explicación parece mejorar si se atiende por separado la distribución de las especies: las especies núcleo por un lado y las ocasionales por otro. La división del ensamblaje en dos conjuntos no es arbitraria y para ello se han considerado diferentes criterios: el valor promedio del índice de diversidad de Simpson, el grado de asociación con las características del medio y la relación varianza/media ($var/media$).

Para los ensamblajes del presente trabajo se ha hecho la separación considerando el criterio de rareza; aquellas especies con abundancia relativa inferior a 1% son raras (= especies ocasionales) y las restantes han sido consideradas como especies núcleo. Adicionalmente, se ha utilizado como criterio para separar ambos grupos de especies la proporción $var/media$ de cada especie (Magurran & Hwenderon 2003). La relación $var/media$ ha sido usada como índice de dispersión (Ludwing & Reynolds, 1988) y es la base con la cual se han propuesto otros índices de dispersión. Cuando esta proporción es igual o cercana a 1 ($var= media$) el patrón de distribución es aleatorio y sigue una distribución de Poisson; cuando $var>media$ el patrón de distribución es agregado y sigue una distribución binomial negativa y, cuando $var< media$ el patrón de distribución es uniforme y sigue una distribución binomial positiva. Aquellas especies cuya proporción es igual o cercana a 1 representan eventos de colecta que deben estar relacionados con condiciones inusuales que en nuestro caso podrían ser tormentas que producen crecimiento en los arroyos y ocurre deriva, o períodos

inusuales de calor o sequía. Debe suponerse que estas especies cuyos registros son ocasionales no están bien establecidas a las condiciones del hábitat, al menos en los transectos de muestreo.

8.6. Correlaciones

8.6.1. Temperatura

Generalmente se considera que los Odonata evolucionaron en ambientes tropicales y que algunas características de las especies que viven actualmente en las zonas templadas sugieren una retención de adaptaciones por los ambientes cálidos (Pritchard, 1982). Este mismo autor y en el mismo año propuso que la conservación de dichas adaptaciones a la temperatura es evidente en *Argia*, un género de origen neotropical (Walker, 1953), siendo uno de sus representantes más norteños *Argia vivida* Hagen, que vive en el oeste de Norte América, desde México hasta Alberta y Columbia Británica. Más tarde, Leggott & Pritchard (1985) probaron que poblaciones de *Argia vivida* provenientes de diferentes regímenes termales mostraron igual desarrollo al ser criadas a una temperatura constante.

La mayor información sobre el efecto de la temperatura sobre aspectos biológicos y ecológicos de los Odonata proviene de ambientes lénticos o de ensayos de laboratorio; muy poco se sabe de su efecto sobre los ensamblajes o poblaciones de larvas. Lo que sí se sabe es que la temperatura afecta la mortalidad de los huevos de varias especies de odonatos, también afecta el tiempo de eclosión, siendo menor a mayor temperatura del agua (Corbet, 1999). Se sabe, por datos de campo y ensayos de laboratorio, que la temperatura del agua (20-30°C) y la disponibilidad del alimento afectan la distribución de *Ischnura verticalis* (Coenagrionidae) en un ambiente léntico en Ontario (Baker & Feltmate 1989). Al parecer la tasa de alimentación (feeding rate) de *Pyrrhosoma nymphula* (Coenagrionidae) es afectada negativamente por temperaturas bajas (4-5°C) de acuerdo con datos de campo y laboratorio (Lawton, 1971). Lutz (1974a, b) reportó la influencia de la temperatura y el fotoperíodo sobre el desarrollo (duración de los

estadios) en los individuos de *Tetragoneuria cynosura* (Corduliidae); al parecer, los días cortos y altas temperaturas retrasan el desarrollo.

En México, Novelo-Gutiérrez *et al.* (2002) reportaron rangos de temperatura de 10.2 a 29.1°C (Río San Francisco) y 8.1 a 22.6 °C (El Saucillo) dos tributarios de la Hidroeléctrica de Zimapan en Hidalgo con riquezas de 30, 21 y proporciones Anisoptera: Zygoptera de 16:14 y 11:10 respectivamente.

En el presente trabajo varias especies de Zygoptera y Anisoptera mostraron correlación (positiva o negativa) con la temperatura (Cuadro CC Total). La temperatura también se correlacionó positivamente con la conductividad ($r_s = 0.72$), lo cual implica que a mayor concentración de sales se incrementa la temperatura del agua o viceversa. La correlación negativa y significativa de la temperatura con la altitud implicaría que los arroyos de mayor altura son en general de aguas más frescas; y la correlación con la pendiente indicaría que entre más inclinación presenten los arroyos el agua será más fresca. Esto último debe estar en relación con la corriente, la cual enfría y oxigena el agua.

El incremento en la temperatura ha sido asociado con la deforestación (Dodds, 2002), lo cual acelera el ciclo de vida de los insectos. Las altas temperaturas también dan como resultado baja concentración de oxígeno disuelto, lo que afecta la producción biótica de una comunidad (Allan, 1995).

8.6.2. pH

Las aguas de los cinco arroyos muestreados en SC son, en general, de neutras a ligeramente básicas (rango global: 7.00- 8.58). Se puede decir del total de especies registradas que están adaptadas a un pH de neutro a poco básico. Los efectos fisiológicos inducidos por el del pH alto (>9) han sido estudiados menos que los producidos por pH bajo debido a que en general las aguas con pH alto son menos comunes (Doudoroff & Katz, 1950; Alabaster & Lloyd, 1980). La mayoría de la información concerniente al posible efecto del pH sobre la diversidad y/o abundancia de los odonatos proviene de ambientes lénticos (lagos, lagunas) (Corbet, 1999). Es difícil inferir los efectos directos del pH a partir de estudios de campo, algunos autores han realizado experimentos de laboratorio

sobre algunos odonatos para medir sus respuestas al pH (Bell & Neveker, 1969), ya que estas pueden variar también con el estado larval (Gorham & Vodopich, 1992). Las posibles correlaciones no necesariamente implican una relación causal (Corbet, 1999). La abundancia de varias especies de Zygoptera y Anisoptera de los arroyos muestreados se correlacionó negativa o positivamente con el pH (ver Cuadro 49). Varios autores han citado especies de odonatos de aguas principalmente ácidas, que al parecer es la característica que prevalece en ambientes lénticos. Carbone *et al.*, (1998) reportaron altas abundancias de *Leucorrhinia glacialis*, *Aeshna eremita*, *A. interrupta*, *Boyeria grafiana*, *Basiaeshna janata* y *Enallagma* sp., de un gradiente de pH de 4.7 a 7.3 del lago Sudbury, Ontario; Bell & Nebeker (1969) reportaron a *Boyeria vinosa* como una especie que no puede tolerar valores de pH inferiores a 3.25 por periodos cortos de tiempo y a *Ophiogomphus rupinsulensis* como un tolerante moderado a la acidez. Algunos autores reportan que en ciertos ensamblajes de odonatos las especies numéricamente más importantes son las más afectadas después de la liberación de las aguas negras. Por otro lado, varios autores han reportado un decremento de la diversidad de Odonata en relación con cambios en el pH (Finlandia: Meriläinen & Hynynen, 1990; Alemania: Blattner 1990, Böhmer *et al.*, 1991, Canada: Pollard & Berril 1992). En Zimapán, México (Novelo-Gutiérrez *et al.*, 2000) reportaron rangos de pH de 8.28 a 11 (río San Francisco) y de 7.72 a 10.16 (arroyo El Saucillo) con riquezas de odonatos de 32 y 22 especies, respectivamente, sin realizar un análisis de correlación. En el presente estudio el número de especies muestral no se correlacionó con el gradiente de pH ($r_s = 0.02$, $p > 0.05$), tal vez porque los valores de pH que se asociaron con el número de especies muestral fueron los promedios por colecta o tal vez porque la variación en el rango estrecho del pH no “afectó” la presencia/ausencia de los taxa. Los efectos del pH pueden ser indirectos sobre los odonatos, como el que afecten a otros organismos que constituyen sus presas y cuyos rangos de tolerancia al pH son menores. La biota de un cuerpo de agua puede ser afectada directamente por períodos de acidificación o indirectamente por cambios en las proporciones de organismos sensibles y tolerantes al pH en diferentes niveles tróficos (Muniz,

1991). Por otro lado, las actividades humanas pueden producir cambios (acidificación) en las aguas, lo que puede producir la eliminación de peces insectívoros (top predators), lo cual lleva a una nueva estructura trófica donde los odonatos pueden tomar el nivel superior (McNicol *et al.*, 1987). Ciertas especies de odonatos coexisten con peces, otras en cambio están restringidas a sitios sin peces (Corbet, 1999). Entre las primeras puede haber mezclas de Zygoptera y Anisoptera que viven entre las macrofitas sumergidas y detrito alóctono. También, algunas especies de odonatos ocupan las pozas temporales marginales de los arroyos como una adaptación para reducir la depredación por peces, ya que en estos sitios temporales generalmente no hay peces. Si la tolerancia a los cambios de pH es mayor en odonatos que en peces depredadores, esto puede ser factor importante debido a que la mayor tolerancia se convierte en una adaptación ventajosa, un cambio brusco de pH (contaminación) puede eliminar a los peces pero no a los odonatos. Dentro de este mismo contexto de relación entre peces depredadores y odonatos, el cambio en el patrón conductual puede también ser factor importante en sitios con peces donde algunas larvas de odonatos se ocultan más de noche y tienen menos movimientos durante el día (Henrikson, 1988). Por otro lado, algunas características morfológicas, como las espinas dorsales, podrían estar más desarrolladas en las especies que habitan los cuerpos de agua donde existen peces depredadores como mecanismos defensivos (Johansson & Samuelsson, 1994).

8.6.3. Oxígeno

Muy pocos organismos toleran bajas concentraciones de oxígeno (Coffman & Ferrington, 1979). La concentración de oxígeno disuelto (OD) afecta el comportamiento, metabolismo y sobrevivencia de las larvas de odonatos (Corbet, 1999). El OD varía entre los hábitats y dentro de los mismos de acuerdo con la profundidad, la cercanía a las orillas y las horas del día-noche (Corbet, 1999), asimismo, es afectado por el movimiento del agua. En general suele haber una segregación de las especies entre los ambientes lóticos y lénticos y, aún dentro de los primeros, también ocurre una segregación causada por la velocidad de la

corriente (Corbet, 1999). Algunos movimientos durante el ciclo día-noche que exhiben las larvas están correlacionados con cambios en la concentración de oxígeno que se da con la profundidad, así como movimientos estacionales de las larvas de *Pachydiplax longipennis* en la zona litoral cuando en el fondo ocurren cambios de OD (Lawrence, 1982). Se considera que las larvas de Odonata no ocupan sitios por debajo de 9 m de profundidad en ambientes lénticos (Wright, 1943).

En el presente estudio, el oxígeno se correlacionó positivamente ($p < 0.05$) con la pendiente. Se puede pensar que, a mayor pendiente, mayor movimiento del agua y por ende mayor oxigenación. El mejor ejemplo de esto sería CL, que tuvo la mayor pendiente, una de las mayores velocidades de corriente y el mayor promedio en concentración de oxígeno. Sin embargo, al parecer el OD no depende necesariamente de la mayor inclinación y de la mayor corriente, como se apreció en el caso del TZ, donde la pendiente no fue de las mayores pero sí la velocidad. Al parecer la morfología y rugosidad de canal (lecho) juegan un papel importante como determinante de la velocidad, ya que dicha rugosidad es contrastante entre TZ y CL. TZ no presenta rugosidad ni caídas, la masa de agua fluye sin golpearse, de tal manera que el agua fluye rápido aún con poca inclinación del arroyo. Las pequeñas o grandes caídas (cascadas) pueden ser, más que la velocidad por sí sola, un factor importante en la oxigenación. Es posible que el agua debajo de las caídas presente mayor oxigenación que aquella que, aunque en grandes masas y con gran velocidad, fluye por un canal ancho y sin rugosidad.

El OD también se correlacionó positivamente con la altitud. Esto implicaría que los arroyos de mayor altitud presentaron mayor OD. Tal vez esto no constituya una regla en general, puede estar en relación con el hecho de que CL siendo uno de los sitios de mayor altura es también uno de los más conservados. CL de hecho es el arroyo con menor impacto humano. Por otro lado, puede establecerse una relación inversa entre el OD y la temperatura que es menor a mayor altura.

Sólo la abundancia de *Hetaerina occisa* y la de *Perithemis domitia* se correlacionó significativamente con el OD (ver Cuadro 49). Desafortunadamente, este tipo de correlaciones a nivel de especie con variables fisicoquímicas son escasas en la literatura sobre odonatos; sin embargo, se ha reportado correlación significativa y negativa entre el OD y la abundancia de otros insectos acuáticos como los Chironomidae (Navarrete-Salgado *et al.*, 2004).

Novelo-Gutiérrez *et al.* (2002) reportaron rangos de oxígeno (ppm) de 4.4-21.8 (río San Francisco) y 0.5-16.5 (arroyo El Saucillo), dos tributarios de la Presa Zimapán, Hidalgo. No se realizó correlación alguna entre dicho parámetro y la riqueza y abundancia de larvas de odonatos.

8.6.4. Conductividad

El promedio de sólidos disueltos totales para los ríos de todo el mundo ha sido estimado en alrededor de 120 ppm (Livingston, 1963). CL fue el único arroyo que tuvo un promedio inferior a esta estimación mundial, aún el extremo superior del intervalo de confianza al 95% fue inferior a este valor. El resto de los cuerpos de agua tuvo un valor promedio que fluctuó entre 460.89 (CH) y 666.83 (RP). De acuerdo con Rawson (1951) y Hooper (1951) las concentraciones de sólidos disueltos totales guardan una correlación positiva con la productividad en lagos. Al mismo tiempo los sólidos disueltos afectan la penetración de la luz en la columna de agua y la absorción selectiva de los diferentes largos de onda que integran el espectro visible.

En el presente trabajo, la conductividad se correlacionó significativa y negativamente con el OD, altitud y pendiente. El oxígeno disminuye con la mayor concentración de sales. Los arroyos de mayor altitud y pendiente presentaron menor cantidad de sales disueltas. Esto puede deberse a que en general son también los arroyos más conservados y la cantidad de solutos es el resultado de un proceso de erosión natural más que por perturbación humana (contaminación).

8.5. Conservación y uso potencial de los odonatos

Recientemente algunos autores han insistido en proponer a los odonatos como indicadores de salud de los ecosistemas dulceacuícolas (Shuling *et al.*, 2006) indicando que la base para poder hacerlo es inicialmente identificar la composición específica que conforma los ensamblajes, esto es, generar el conocimiento básico para poder aplicarlo posteriormente. Según los mismos autores esto debe hacerse principalmente en las zonas tropicales donde este conocimiento es muy escaso.

Lo anterior es perfectamente cierto y claro para México, país megadiverso (Halffter, 1992), donde varios inventarios de odonatos se han realizado de diferentes estados o parte de ellos (Morelos, Puebla, Hidalgo, Durango, Veracruz, entre otros), sin embargo, su uso potencial como indicadores de calidad ecológica no ha avanzado. Es indudable el valor de dichos listados, ya que los futuros inventarios pueden indicarnos algún grado de impacto, o que la diversidad se ha mantenido.

En este último sentido se estaría utilizando al ensamblaje de odonatos (adultos y/o larvas) como indicadores de estado ecológico, más no de la biodiversidad. El valor bioindicador de los odonatos como indicadores de biodiversidad es tan cuestionable como lo es para cualquier otro grupo de seres vivos. ¿Qué grupo de organismos (plantas o animales) es representativo de la biodiversidad total o al menos parcial de un área determinada? (¿qué grupo de insectos es representativo del resto de los insectos?). Dado que la respuesta no es fácil de una manera objetiva y comprobable, parece inminente la necesidad de inventariar toda la vida, desde las formas microscópicas hasta las macroscópicas. Si bien la alteración debe inicialmente afectar algunas formas de vida, persistiendo otras más resistentes, es difícil precisar cuales. Se intuye que son las más sensibles, pero este conocimiento de sensibilidad o tolerancia implica a su vez el conocimiento suficiente de la biología y ecología de las formas vivas. Lo cual es una tarea gigantesca y particularmente no avanzada en nuestro país. Desde esta

perspectiva parece más razonable utilizar la respuesta multiorganismal como indicador de impacto, que la de una sola especie.

Por otro lado, cuando se analizan los ecosistemas puede definirse su heterogeneidad espacial, es decir, la variedad de hábitats diferentes que contienen. En este sentido, la diversidad estaría representada por el número o variación de sitios diferentes en un ecosistema que pueden ser colonizados por distintas especies. En particular, los seres vivos presentes en una región no pueden deducirse de los factores geográficos, sino que deben ser examinados empíricamente. Desde la biogeografía, la biodiversidad se mide a través de la heterogeneidad de hábitats en una zona determinada. En general, las zonas cálidas tienen mayor diversidad de especies y de hábitats que las zonas frías, es decir, la biodiversidad disminuye con el aumento de la latitud y la altitud. La precipitación también tiene influencia sobre este factor, en las zonas con mayores precipitaciones la biodiversidad es mucho mayor que en zonas secas. De hecho, los bosques tropicales, que representan menos del 10% de la superficie del planeta, contienen más del 90% de las especies.

De lo antedicho se desprende que la diversidad de especies está íntimamente relacionada con la diversidad de ecosistemas. Esta estrecha relación conduce a la certeza de que no podemos conservar la diversidad de especies si no conservamos los ecosistemas y, consecuentemente, la destrucción de ecosistemas es la principal causa de la acelerada extinción específica de los últimos siglos.

De acuerdo con Novelo-Gutiérrez & Gómez-Anaya (enviado), la odonatofauna de la Sierra de Coalcomán está integrada por habitantes de varias provincias biogeográficas, incluyendo géneros con especies restringidas a una o dos provincias (Costa Pacífica Mexicana y Depresión del Balsas [*sensu* Morrone, 2001]), y algunos endemismos.

Como ya se ha dicho, la biodiversidad se concibe en diversas escalas, desde la variabilidad genética hasta la integración de ecosistemas pasando por la

riqueza de especies. Este trabajo se abordó desde la perspectiva de la riqueza (número de especies) y la integración de éstas en ensamblajes locales. Los datos que arrojó este estudio evidencian que la odonatofauna de la Sierra de Coalcomán es rica por la complementariedad que exhiben los ensamblajes que se establecen en cada uno de los cuerpos de agua de dicha área, es decir, no basta la conservación de uno o dos de los cuerpos de agua estudiados para salvaguardar de manera íntegra la biodiversidad de la SC, sino que cada uno presenta características propias que abonan a un todo. Esto se advierte claramente al observar los resultados de los análisis de similitud que, aunque agrupan o relacionan a algunos ensamblajes, lo hacen a una escala baja de significancia. El Análisis Discriminante evidenció que en general a nivel de Zygoptera, Anisoptera o del género *Argia*, los ensamblajes se segregan como entidades diferentes.

Por otra parte, la SC ha sido propuesta como Región Terrestre Prioritaria por la CONABIO (Arriaga *et al.*, 2000). A su vez, Villaseñor-Gómez (2005) menciona que el área comprendida por los municipios de Coalcomán, Aquila y Coahuayana fue propuesta como área prioritaria para la conservación de la biodiversidad, basada en criterios florísticos y faunísticos, durante el Primer Taller para la Conservación de Áreas Prioritarias del estado de Michoacán. Los resultados de este trabajo apoyan dicha propuesta con base en la riqueza considerable de especies a nivel local y del paisaje, así como el muy especial ensamblaje que habita en la Cañada de CL. De esta manera, los resultados de este estudio podrían ser considerados como uno de los primeros datos cuantitativos sistematizados obtenidos para un grupo de invertebrados acuáticos que apoyen la propuesta de conservación de esta área en el estado de Michoacán.

9. CONCLUSIONES

- 1) Las variables fisicoquímicas mostraron una alta variación local y estacional, lo cual se traduce en una alta heterogeneidad de condiciones del hábitat. Bajo este resultado inicial se puede advertir que a mayor heterogeneidad del hábitat correspondiera una mayor diversidad. Si bien esta premisa es a nivel de la Sierra, también se espera que a mayor diversidad de microambientes en los arroyos (formas erosivas, deposicionales, litologías de las rocas, texturas de los sedimentos, contenido en materia orgánica de estos últimos) la diversidad será también mayor.
- 2) Con relación al objetivo 2, este se cumplió ya que se describió la riqueza y composición de cada ensamblaje de larvas de odonatos, calculando diferentes estimadores de diversidad, riqueza, dominancia y equidad como descriptivos de cada ensamblaje. Se analizó la riqueza y abundancia entre estratos (orillas, remansos y rápidos) y entre estaciones del año (primavera, verano, otoño e invierno), así como entre los diferentes tipos de muestras (macrofitos, algas, limo, raíces, arena, etc., o combinaciones de varias).
- 3) Respecto al objetivo 3, que corresponde al análisis global de la odonatofauna de la Sierra de Coalcomán, los resultados faunísticos mostraron 75 especies en 30 géneros y 8 familias, 28 especies de Zygoptera y 48 de Anisoptera. El suborden Zygoptera centró su mayor riqueza en los géneros *Argia* y *Hetaerina*, mientras que en Anisoptera un mayor número de especies se repartió entre un mayor número de géneros. Al parecer los arroyos pequeños como el Colorín en la Sierra de Coalcomán y el Saucillo (un arroyo tributario de la presa Ing. F. Hiriart Balderrama en Zimapán, Hidalgo) tienden a tener faunas similares (pequeñas) mientras que cuerpos de agua mayores (río San Francisco en la misma presa en Zimapán, Hidalgo) y Pinolapa y Estanzuela en Coalcomán tienen a tener

faunas mayores, el tamaño y anchura parecen definir el tamaño de las faunas.

Los ensamblajes a nivel local son comparables con otros reportados para diferentes localidades de México, sin embargo, a nivel de la Sierra el ensamblaje representa uno de los mayores reportados para México hasta la fecha, si bien es el mayor reportado para ensamblajes de larvas exclusivamente.

Los dos cuerpos de agua con mayor número de especies raras fueron Ticuiz y Colorín, pudiendo explicarse el caso del primero por un ambiente mixto lótio-léntico, menor altitud y un grado intermedio de alteración; mientras que en el segundo caso se explica por la altitud, geomorfología del arroyo y estructura del hábitat.

Los resultados parciales de este estudio confirman la hipótesis de alteración intermedia (*intermediate-disturbance hipótesis*) de Connell (1978), ya que el Ticuiz presenta un grado de alteración moderado y fue el que tuvo el mayor número de especies. Esta hipótesis ya ha sido corroborada con base en otros ensamblajes de odonatos (Stewart & Samways, 1998).

Riqueza de especies y diversidad no son términos equiparables. Si bien el Ticuiz tuvo el mayor número de especies, la diversidad de acuerdo con el índice de Renyi fue ligeramente mayor en la Chichihua. El factor abundancia juega un papel importante en la estimación de la diversidad.

- 4) El uso del índice de Renyi (Tóthmérész, 1995) ha sido propuesto para comparar la diversidad (Southwood & Henderson, 2000). Se considera que este índice permitió la comparación eficiente del Colorín con respecto a los demás cuerpos de agua, siendo esta diversidad inferior a la de los otros arroyos. Otra aceveracion válida gracias a este índice fue que la diversidad de la Chichihua fue superior a la de los restantes arroyos debido a que su perfil se localiza por encima del de los demás cuerpos de agua. Esto último coincide bien con diferentes autores quienes han argumentado que ésta localidad es de alta diversidad respecto a otros grupos faunísticos. Existe

actualmente un estudio técnico justificativo (diagnóstico) de “la Chichihua” en donde las autoridades locales y la sociedad civil proponen su incorporación al Sistema Estatal de Áreas Naturales Protegidas.

Si bien el índice de Renyi es una técnica que no permite hacer afirmaciones con base en probabilidades resulta muy útil desde el punto de vista de que incluye los valores de diferentes índices de diversidad (una familia de índices de diversidad) como son Shannon-Weaver, Simpson y Berger-Parker que son comúnmente utilizados en evaluaciones de la biodiversidad. En este sentido las aseveraciones hechas sobre la diversidad son de carácter más general. El inconveniente ligado a su uso se centra en el hecho de que los perfiles puedan cruzarse, en cuyo caso, no es posible concluir sobre el orden jerárquico de la diversidad, sin embargo, este hecho se considera que contiene implicaciones ecológicas de interés. Otros medios de comparar la diversidad solo se aplican a un determinado índice, p. ej. la prueba *t* de Hutchenson con corrección de Bonferroni para la diversidad de Shannon-Weaver, siempre y cuando se conozca la varianza que generalmente no se reporta en los trabajos de investigación; aunado a lo anterior, existe el inconveniente ligado al error estadístico en comparaciones pareadas múltiples.

- 5) En general en la Sierra de Coalcomán, la proporción Anisoptera/ Zygoptera fue cercana a 2:1 en abundancia y de 6:4 en número de especies.

Las familias con mayor número de especies fueron Libellulidae y Coenagrionidae, hecho que coincide bien con cualquier ensamble reportado para México. Adicionalmente, el género *Argia* (Coenagrionidae) resultó el más rico en especies, hecho que también resulta común en los ensamblajes mexicanos.

La proporción de especies/géneros de odonatos predicha para la región biogeográfica neotropical (Kalkman *et al.*, 2008) que es de aproximadamente de 8.8 no se cumplió en este trabajo, siendo ésta de 2.5. Esto puede estar relacionado con el hecho de que el área de colecta esta localizada en la

zona de transición (neotropical-neártica), cuya localización varía de acuerdo con los diferentes grupos faunísticos. Si bien la mayoría de los géneros/especies que siguen las tierras bajas se registraron principalmente en el Ticuiz (10 m snm), otros, los registrados a mayor altura son en su mayoría de afiliación neártica. Adicionalmente a esto, es posible que dicha proporción represente un promedio que principalmente se cumple hacia las partes bajas del continente Americano y que los ensamblajes neotropicales hacia el norte presenten variaciones importantes en esta proporción.

- 6) Es posible que exista una distribución temporal del espacio-alimento entre algunas de las familias más importantes. En cuanto a la abundancia total, la Chichihua y el Colorín mostraron los menores números promedio de larvas y fueron diferentes estadísticamente con los otros arroyos. A nivel de suborden ambos grupos se comportaron de manera diferente espacial (arroyos) y temporalmente (estaciones del año). El promedio de Coenagrionidae fue notablemente mayor en Ticuiz y éste difirió significativamente de los otros arroyos. El menor promedio de Coenagrionidae se registró en el Colorín. No hubo variación significativa del promedio de Coenagrionidae entre las estaciones del año. Los Gomphidae fueron más abundantes y sin diferencia en Estanzuela y Pinolapa, promedios que fueron diferentes a los del Ticuiz, Colorín y Chichihua. Esta familia mostró sus mayores promedios en invierno y otoño (sin diferencia), mientras que en primavera y verano sus promedios fueron menores e iguales estadísticamente. Por su parte los Libellulidae fueron más abundantes en Estanzuela y Pinolapa (sin diferencia significativa), asimismo lo fueron notablemente en otoño. Finalmente, los Calopterygidae fueron más abundantes en Colorín y Chichihua y durante el otoño y la primavera.
- 7) La tasa de recambio resultó alta entre los sitios de muestreo. La similitud faunística resultó en general baja a juzgar por el índice de similitud de Bray-

Curtis (similitud cuantitativa). Si bien la mayor similitud ocurrió entre Pinolapa y Estanzuela, en el resto de las comparaciones pareadas fue inferior al 25%. A menor similitud faunística corresponde una mayor tasa de recambio (diversidad beta) y viceversa. Esto tiene que ver con el área de distribución de las especies. Si el área de distribución de las especies es grande, estas ocurrirán en todos los ensamblajes y por lo tanto la similitud será alta lo cual implica un bajo recambio de especies. Si por el contrario el área de distribución de las especies es restringida (es local) la similitud será baja (como ocurre en la Sierra de Coalcomán) lo cual implica una tasa de recambio alta. Esto confirma de alguna manera la hipótesis del México betadiverso que ha sido corroborada para mamíferos y helmintos (por mencionar otros ejemplos). La diversidad beta y la complementariedad (no analizada en el presente trabajo) son parte de los multicriterios de diversidad útiles en las propuestas de conservación.

Finalmente, la hipótesis de similitud faunística planteada por el análisis cluster indica que el Colorín presenta la fauna más diferente, la cual puede considerarse como un ensamblaje típico de arroyos de montaña. Con base en este resultado es posible advertir que por riqueza y diversidad el Colorín quedaría fuera de toda posibilidad de ser un área de interés para la conservación, sin embargo, resulta lo contrario ya que incluye un número de especies exclusivas que precisamente lo separan de los otros arroyos. Sin duda un análisis de complementariedad incluiría al Colorín como un área de interés.

- 8) Los estimadores de riqueza mostraron variación en sus predicciones. Chao2 parece realizar las estimaciones más plausibles por el lado de los estimadores no paramétricos, mientras que Clench parece hacerlo por el de los paramétricos. Estimar para comparar y evaluar la eficiencia del muestreo tiene sentido, sin embargo, si dichas estimaciones se realizan y se considera al estimado como una meta para futuras colectas puede resultar en un círculo vicioso, ya que mientras una nueva especie sea

adicionada a la lista, la esperanza de encontrar más nunca será cero. Esto implicaría tiempos y esfuerzos enormes y, definitivamente por más experiencia que se tenga en el grupo y tiempo que se pase en el campo no podrá enlistarse más de lo que realmente existe en el área.

Particularmente y en relación con los odonatos, puede tenerse una idea intuitiva de lo que es factible encontrar en un área debido a que la experiencia en el grupo permite apreciar el potencial taxonómico del mismo con mayor exactitud, cosa que no ocurre con otros grupos megadiversos como Coleoptera, donde una predicción de 100 especies más puede ser alcanzable o hasta rebasable, mientras que en los Odonata de la Sierra de Coalcomán una predicción de 10 o 15 especies más (sobre el esfuerzo que se ha hecho) es para la mayoría de los casos inalcanzable.

- 9) Los modelos de abundancia de especies permitieron ver que los cinco cuerpos de agua no presentan alteración fuerte, si bien mantienen un grado aceptable de conservación. Esto se deriva del hecho de que los cinco ensamblajes se ajustaron bien al modelo log normal, el cual predice poco o nulo impacto. Se predice una transición de un modelo a otro por impacto, generalmente a partir del log normal. Por arriba del log normal se encuentra el modelo de vara quebrada de McArthur, y por abajo el log series y el modelo geométrico. Hacia cualquier extremo una transición predice cambio que ha ocurrido, el ensamblaje se reajusta y se plantea un reparto diferente de los recursos. Esta última parte resulta para algunos autores una mera metáfora. Lo cierto resulta que los datos se ajustan verídicamente a un modelo matemático y a través de una prueba de bondad del ajuste se confirma que siguen dicho patrón, la otra parte, la del reparto de los recursos es la que pudiera no ser cierta. Una cosa no implica necesariamente la otra.

Parte de los resultados confirman la hipótesis de Magurran & Henderson (2003) al predecir que al dividir un ensamblaje en dos partes, especies núcleo y especies ocasionales, el primer conjunto se ajustará bien al

modelo log normal, mientras que el segundo conjunto lo hará al modelo log series. Sin embargo, existe problema al asignar algunas especies de abundancia intermedia a uno u otro grupo. Estos criterios deben ser definidos y estandarizados.

Finalmente, también es posible utilizar estos modelos para predecir la riqueza teórica; más aún, se puede predecir el número de especies para cada clase de abundancia.

10) Las técnicas multivariadas exploratorias funcionan como un semillero que permiten el planteamiento de hipótesis a probar en futuros estudios. Esta es tal vez el mejor resultado de un estudio descriptivo (como lo es esencialmente el presente). La hipótesis de relaciones faunísticas que plantea el análisis cluster para la Sierra de Coalcomán, las asociaciones entre las especies por los estratos, estaciones y tipos de muestras. Adicionalmente, aunque la correlación no es una técnica exploratoria ya que existe una probabilidad asociada, si lo es en el terreno de la causalidad. Corbet (1999) advierte que toda correlación con el pH, oxígeno, conductividad y temperatura debe ser interpretada con precaución. Se sabe que muchas variables pueden resultar correlacionadas sin existir una verdadera relación causa-efecto, solo por azar. Muchos efectos también pueden ser indirectos como puede ser el caso de las variables fisicoquímicas en los arroyos que pueden estar afectando la producción de algas, y estas a su vez la disponibilidad de herbívoros (presas) que posibilitan las poblaciones de depredadores entre las cuales están los odonatos.

10. LITERATURA CITADA

- Alabaster, J.S. & R. Lloyd, 1980. Water quality criteria for freshwater fish. European Inland Fisheries Advisory Commission Report (FAO). Butterworth, London-Boston. 297 pp.
- Alatalo, R. & R. Alatalo, 1977. Components of diversity: multivariate analysis with interaction. *Ecology* 58(4):900- 906.
- Alayo, P. 1968. Las Libélulas de Cuba (Insecta - Odonata). *Torreia, Nueva Serie*, 2: 3-102.
- Alba-Tercedor, J. 1996. Macroinvertebrados acuáticos y calidad de las aguas de los ríos. IV Simposio del agua en Andalucía (SIAGA). Almería, Vol. II. 203-213. ISBN: 84-7840-262-4.
- Allan, J.D. 1995. Stream Ecology: structure and function of running waters. Chapman and Hall, London. 388 pp.
- Alonso-Eguía, L.O.E. 2004. Ecología de las Asociaciones de Odonata en el Área de Influencia de las Microcuencas Afectadas por la Presa Zimapán, Querétaro e Hidalgo. Tesis Doctoral. Director: Dr. Pedro Gutiérrez Yurrita. Biología U.A.Q.
- Anholt, B.R. 1994. Cannibalism and early instar survival in a larval damselfly. *Oecologia* 99:60-65.
- Arita, H.T. & L. León-Paniagua. 1993. Diversidad de mamíferos terrestres. *Ciencias*, número especial 7:13-22.
- Arriaga Cabrera, L., V. Aguilar Sierra, J. Alcocer Durand, R. Jiménez Rosenberg, E. Muñoz López, E. Vázquez Domínguez (coords.). 1998. *Regiones hidrológicas prioritarias*. Escala de trabajo 1:4 000 000. 2ª edición. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México (Mapa).
- Arriaga, L., J.M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez & E. Loa (coordinadores). 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México.

- Baev, P. & L. Penev, 1995. BIODIVI: Program for calculating biological diversity parameters, Similarity niche overlap, and chueter analisis, ver. 5.1 pensoft. Sofia . Moscow, pp. 57
- Baker, R.L., & B.W. Feltmate, 1989. Depth selection by larval *Ischnura verticalis* (Odonata: Coenagrionidae): effects of temperature and food. *Fresh. Biol.* 22:169-175.
- Barbour, M.T., J. Gerritsen, B.D. Snyder y J.B. Stribling. 1999. Rapid Bioassessment Protocols for Use in Streams and Wadeable Rivers: Periphyton, Benthic Macroinvertebrates and Fish, Second Edition. EPA 841-B-99-002. U.S. Environmental Protection Agency; Office of Water; Washington, D.C.
- Bell, H.L. & A.V. Nebeker. 1969. Preliminary studies on the tolerance of aquatic insects to low pH. *J. of the Kansas Entomol. Soc.*, 42:230-236.
- Benke, A.C. & Benke, S.S. 1975. Comparative dynamics and life histories of coexisting dragonfly populations. *Ecology*, 56:302-17.
- Benke, A.C. 1976. Dragonfly production and prey turnover. *Ecology*, 57:915-27.
- Benke, A.C. 1978. Interactions among coexisting predators - a field experiment with dragonfly larvae. *J. Animal Ecol.*, 47:335-350.
- Bertalanffy, L. von. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biol.* 10: 181-213.
- Blattner, S. 1990. Field-und Laborstudien zum Einfluss hoher Säure-und Aluminiumkonzentration auf Libellen im Nordschwarzwald. DpT, Univ. Hogenheim. (OdA 7910.).
- Blois, C. 1985. The larval diet of three Anisoptera (Odonata) species. *Freshw. Biol.* 15:505-514.
- Bohanan, R.E. & D.M. Johnson. 1983. Response of littoral invertebrate populations to a spring fish exclusion experiment. *Freshwater Invertebrate Biology* 2:28-40.
- Böhmer, J., Vollmer, W., & Rahmann, H. 1991. Amphibien und Insekten als mögliche Bioindikatoren für hohe Säure- und Aluminiumbelastungen in

- Nordschwarzawald. Verein Deutscher Ingenieure Düsseldorf Berichte. 901:967-983. (OdA 8930).
- Boix D., S. Gascón, J. Sala A. Badosa, S. Brucet, R. López-Flores, D.M. Martinoy, J. Gifre & X. D. Quintana. 2008. Patterns of composition and species richness of crustaceans and aquatic insects along environmental gradients in Mediterranean water bodies. *Hydrobiologia* 597:53–69.
- Bray, J. & J. Curtis. 1975. An Ordination of the unland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monog.* 27: 325-349.
- Bried, J.T., B.D. Herman & G.N. Ervin. 2007. Umbrella potential of plants and dragonflies for wetland conservation: a quantitative case study using the umbrella index. *Journal of Applied Ecology* 44:833-842.
- Briers, R.A. & Biggs, J. 2003. Indicator taxa for the conservation pond invertebrate diversity. *Aquatic Conservation: Marine and freshwater ecosystems*, 13: 323-330.
- Bulánková, E. 1997. Dragonflies (Odonata) as bioindicators of environmental quality. *Biologia* 52(2): 177-180.
- Calwell, J.P., Thorp, J.H. & Jervey, T.O. 1980. Predator-prey relationships among larval dragonflies, salamanders and frogs. *Oecologia (Berlin)* 46:285-289.
- Campbell, B. & Novelo-Gutiérrez, R. 2007. Reduction in odonate phylogenetic diversity associated with dam impoundment is revealed using taxonomic distinctness. *Fundamental and Applied Limnology Archiv für Hydrobiologie* 168(1): 83-92.
- Campbell, J.A. & J.B. Murphy. 1997. A New Species of *Geophis* (Reptilia, Serpentes, Colubridae) from the Sierra de Coalcoman, Michoacan, Mexico *Journal of Herpetology* 11(4):397-403.
- Carbone J., W. Keller, & R. W. Griffiths. 1998. Effects of changes in acidity on aquatic insects in rocky littoral habitats of lakes near Sudbury, Ontario. *Rest. Ecol.* 6:376–389.
- Carchini, G. & E. Rota, 1985. Chemico-physical data on the habitats of reophile Odonata from Central Italy. *Odonatologica* 14(3):239-245.

- Carle, F.L., 1979. Environmental monitoring potential of the Odonata, with a list of rare and endangered Anisoptera of Virginia, United States. *Odonatologica* 8(4):319-323.
- Castella, E. 1987. Larval Odonata distribution as a describer of fluvial ecosystems: the Rhône and Ain Rivers, France. *Adv. Odonatol.* 3: 23-40.
- Chao, A. & S.M Lee. 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *J.I of the Amer. Stat.I Assoc.* 87, 210-217.
- Chao, A. 1984. Non-parametric estimation of the classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11:265–270.
- Chao, A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43:783–791.
- Chao, A., M.-C. Ma, & M.C.K. Yang. 1993. Stopping rules and estimation for recapture debugging with unequal failure rates. *Biometrika* 80:193-201.
- Che Salmah, M.R., S.T.S. Hassan, A. Abu Hassan & A.B. Ali. 1998. Influence of physical and chemical factors on the larval abundance of *Neurothemis tullia* (Drury) (Odonata: Libellulidae) in a rain fed rice field. *Hydrobiologia* 389:193-202.
- Chovanec, A., J. Waringer, R. Raab & G. Laister. 2004. Lateral connectivity of a fragmented large river system: assessment on a macroscale by dragonfly surveys (Insecta: Odonata). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 14 (2):163-178.
- Chovanec, A. 1998. The composition of the dragonfly community (Insecta: Odonata) of a small artificial pond in Mödling (Lower Austria): seasonal variations and aspects of bioindication. *Lauterbornia* H. 32:1-14.
- Chutter, F.M. 1972. An empirical biotic index of the quality of water in South African streams and rivers. *Water Res.* 6:1930.
- Clark, T.E. & M.J. Samways. 1996. Dragonflies (Odonata) as indicators of biotope quality in the Kruger National Park, South Africa. *Journal of applied ecology* 33(5): 1001-1012.

- Clausnitzer, V. 2003. Dragonfly communities in coastal habitats of Kenya: indication of biotope quality and the need of conservation measures. *Biodiversity and Conservation* 12:333-356.
- Clench, H. 1979. How to make regional lists of butterflies. Some thoughts. *Journal of the Lepidopterist's Society* 33:216–231.
- Coffman, W.P. & Ferrington, L.C. 1979. Chironomidae. In: Merritt, R.W. y K. W. Cummins. An introduction to aquatic insects of North America. 3a Ed. Michigan State University, 551-643.
- Collins, N.M. & J.A. Thomas. 1991. *The conservation of insects and their habitats*. Academic Press Ltd., London, 450 pp.
- Colwell, R.K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>
- Colwell, R.K., & Coddington, J.A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. of the Royal Soc. (Series B)* 345:101-118.
- Colwell, R.K., C.X. Mao, & J. Chang. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85:2717-2727.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Corbet, P.S. 1999. Dragonflies: behavior and ecology of Odonata. Cornell University Press, Ithaca, N.Y.
- Crowley, P.H., & D.M. Johnson, 1982. Habitat and seasonality as niche axes in and odonate community. *Ecology* 63: 1064-1077.
- Cuevas-Yañes, K. 2007. Los odonatos (Insecta: Odonata) de la Hidroeléctrica de Patla (El Pozo) y del Río Tecpatlán, Zihuateutla, Puebla, México. *Dugesiana* 14(2): 83-91.
- Cummins, K.W. & R.W. Merritt. 1996. An Introduction to the Aquatic Insects of North America, Kendall Hunt Pub Co.

- D'Amico, F., S. Darblade, S. Avignon, S. Blanc-Manel & S. J. Ormerod. 2004. Odonates as Indicators of Shallow Lake Restoration by Liming: Comparing Adult and Larval Responses. *Restoration Ecology* 12(3): 439-446.
- Daget, P. 1980. Le nombre de diversité de Hill, un concept unificateur dans la théorie de la diversité écologique. *Acta Ecol. (Ecol. Gener.)* 1(1):51-70.
- Daniel, O. 1998. Subsidios al uso del índice de diversidad de Shannon. In: Congreso Latinoamericano IUFRO, 1, Valdivia-Chile. IUFRO, Tema 3, CD-ROM.
- David, S. 1993. Threatened and rare dragonflies species (Insecta, Odonata) of the Slovak Republic (in Czech). *Biológia* (Bratislava), 48, p. 177-182.
- Davies, N.B. 1983. Polyandry, cloaca-pecking and sperm competition in dunnocks. *Nature* (London), 302:334-336.
- Delgado, L. 2001. A new species of *Ceraspis*, with a key to the mexican species of the genus (Coleoptera: Melolonthidae; Melolonthinae). *J. N.Y. Entomol. Soc.*, 109(1):167-170.
- Dodds, W.K. 2002. *Freshwater Ecology: Concepts and Environmental Applications*. Academic Press, San Diego, CA.
- Dommanget, J.L. 1998. *Les libellules et leurs habitats. Eléments de gestion et restauration*. Société Française d'Odonatologie, 20 pp.
- Doudoroff, P., & M. Katz. 1950. Critical review of literature on the toxicity of industrial wastes and their components to fish. I. alkalies, acids, and inorganic gases. *Sewage Ind. Wastes*. 22:1432-1458.
- Erwin, T.L. 1988, The Tropical Forest Canopy: The Heart of Biotic Diversity, In: E.O.Wilson, ed., *Biodiversity*, National Academy Press, Washington, D.C., pp.123-129.
- Erwin, T.L., 1997, Biodiversity at its utmost: Tropical Forest Beetles, in, Reaka-Kudla, M.L., D.E. Wilson, and E.O.Wilson (eds.), *Biodiversity II*, Joseph Henry Press, Washington, D.C., pp.27-40.
- Ferreras-Romero, M. 1984. The odonate communities associated with distinct aquatic environments of the Sierra Morena (Andalucia), Spain. *Notul. Odonatol* 2(4):57-61.

- Ferreras-Romero, M. 1988. New data on the ecological tolerance of some rheophilous Odonata in Mediterranean Europe (Sierra Morena, Southern Spain). *Odonatologica* 17(2):121-126.
- Ferreras-Romero, M. 1994. Life story of the species that make up the Odonata association characteristic of a permanent stream in the western mediterranea basin: preliminary results. *Adv. Odonatol.* 6:45-48.
- Figueras, S.M. 2003. "Análisis de Correspondencias", [en línea] *5campus.com, Estadística*
- Figueroa, R., Araya, E., Parra, O. & Valdovinos, C. 1999. Macroinvertebrados bentónicos como indicadores de calidad de agua. Resúmenes Sexta Jornada del Comité Chileno para el Programa Hidrológico Internacional. 1-24.
- Fisher, R.A., A.S. Corbet & C.B. Williams. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample from an animal population. *J. Anim. Ecol.* 12:42-58.
- Fore, L.S., J.R. Karr & R.W. Wisseman. 1996. Assessing invertebrate responses to human activities: evaluating alternative approaches. *Journal of the North American Benthological Society* 15(2): 212-231.
- Galdean, N., Callisto, M., Barbosa, F.A. 2001. Biodiversity assessment of benthic macroinvertebrates in altitudinal ecosystems of Serra do Cipo (MG, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 61: 239-248.
- Garrison, R.W. & J.E. Hafernik Jr. 1981. Population structure of the rare damselfly, *Ischnura gemina* (Kennedy) (Odonata: Coenagrionidea). *Oecologia (Berlin)* 48:377-384.
- Gaston, K.J. & T.M. Blackburn. 2000. Pattern and process in macroecology. Blackwell Science, Oxford. 377 pp
- Gaufin, A.R. 1958. The effects of pollution on a midwestern stream. *Ohio Journal of Science* 58:197-208.
- Gentry, B., C.T. Garten, F.G. Howell & M.H. Smith. 1975. Thermal ecology of dragonflies in habitats receiving reactor effluent. *In: Environment effects of*

- cooling systems at nuclear power plants, pp. 563-574. International Atomic Energy Agency, Vienna.
- Gerritsen, J., J. Burton, & M.T. Barbour. 2000. A Stream Condition Index for West Virginia Wadeable Streams. Tetra Tech, Inc., Owings Mills, Maryland. Prepared for West Virginia Department of Environmental Protection, Charleston, NC.
- Gini, C. 1912. *Variabilita e mutabilita*. Bologna.
- Glowka, L., F. Burhenne-Guilmin & H. Synge, 1996. Guía del convenio sobre la diversidad biológica. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Publicado por IUCN, 179 pp.
- Gómez, L., Y. Larduet & N. Abrahantes. 2001. Contaminación y biodiversidad en ecosistemas acuáticos. El fitoplancton de la Bahía de Santiago de Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 22(3):191-197.
- Gómez-Anaya, J.A. & R. Novelo-Gutiérrez. 1993. Odonata de la Sierra de Huauchinango, Puebla, México. *Bull. Amer. Odonatol.* 1(4):71-73.
- Gómez-Anaya, J.A., R. Novelo-Gutiérrez & R. Arce-Pérez, 2000. Odonata de la zona de influencia de la Central Hidroeléctrica "Ing. Fernando Hiriart Balderrama" (P.H. Zimapán), Hidalgo, México. *Folia Entomol. Mex.* 108: 1-34.
- González-Soriano, E. & M. del P. Villeda-Callejas. 2000. *Ophiogomphus purepecha* spec. nov., from Mexico (Anisoptera: Gomphidae). *Odonatologica* 29:261-266.
- González-Soriano, E. & Novelo-Gutiérrez, R. 2007. Odonata of Mexico revisited. Odonata: Biology of Dragonflies (ed. B.K. Tyagi). Cientific Publishers (India), 105-136.
- González-Soriano, E. & R. Novelo-Gutiérrez, 1991. Odonata de la Reserva de la Biosfera de La Michilía, Durango, México. Parte I: Imagos. *Folia Entomol Mex.* 81: 67-105.
- González-Soriano, E. 1992. *Macrothemis ultima*, new species, a new dragonfly from the State of Jalisco, Mexico (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 21(1): 91-95.

- González-Soriano, E. 2002. Odonata de la huasteca potosina (Insecta). Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. S122. México, D. F.
- Good, I.J. 1953. The populations frequencies of species and the estimation of population parameter. *Biometrika* 40:237-264.
- Gorham, C.T. & Vodopich, D.S. 1992. Effects of acidic pH on predation rates and survivorship of damselfly nymphs. *Hydrobiologia*, 242(1): 51-62.
- Grimaldi, D. & M.S. Engel, 2005. Evolution of the Insects. Cambridge University press, New York.
- Gupta, A. 1995. Metal accumulation and loss by *Crocothemis servilia* (Drury) in a small lake in shilling, northeastern India (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 24(3):283-289.
- Halffter, G. 1992. La diversidad de Iberoamérica. Acta Zoológica Mexicana. Vol. Especial 1992., Instituto de Ecología, SEDESOL y CYTED. México.
- Hammer, O. & Harper D. 2006. Paleontological data analysis. John Wiley & Sons, Chichester. 162 pp.
- Hammond, P.M. 1994. Practical approaches to the estimation of the extent of biodiversity in speciose groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 345, 119-136.
- Hanski, I. & P. Hammond, 1986. Assemblages of carrion and dung Staphylinidae in tropical rain forests in Sarawak, Borneo. *Annales Entomologici Fennici*. 52(1):1-19.
- Hanski, I. 1989. Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? *Trends in Ecology and Evolution* 4:113–114.
- Hart, C.W. & Fuller, S.L.H. (Eds) 1974. "Pollution Ecology of Freshwater Invertebrates". (Academic Press: New York).
- Hawkes, H.A., 1979. Invertebrates as indicators of river water quality. Pages 2–1 to 2–45 in A. James and L. Evison (eds.), Biological indicators of water quality. John Wiley and Sons, New York.
- Hawking, J.H. & T.R. New. 2002. Interpreting dragonfly diversity to aid in conservation assessment: lessons from the Odonata assemblage at Middle

- Creek, north-eastern Victoria, Australia. *Journal of Insect Conservation* 6:171-178.
- Hellawell, J.M. 1986. *Biological Indicators of Freshwater Pollution and Environmental Management*. Elsevier, London.
- Hendrichson, J.A. 1979. The biological motivation for abundance models. In *Statistical Distributions in Ecological Work* (J. K. Ord, G.P. Patil, and C. Taillie, Eds.). International Co-operative Publ., Fairland, MD, pp. 263-274.
- Henrikson, B.I. 1988. The absence of antipredator behaviour in the larvae of *Leucorrhinia dubia* (Odonata) and the consequences for their distribution. *Oikos* 51: 179-183.
- Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427-431.
- Hilsenhoff, W. L. 1988. Rapid field Assessment of organic pollution with a family-level biotic index. *Journal of the North American Benthological Society* 7(1): 65-68.
- Hilty, J., & A. Merenlender. 2000. Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health. *Biological Conservation* 92:185-197.
- Hofmann, T.A. & Ch.F. Mason. 2005. Habitat characteristics and the distribution of Odonata in a lowland river catchment in eastern England. *Hydrobiologia* 539:137-147.
- Holloway, J.D. & Stork, N.E. 1991. The dimensions of biodiversity: the use of invertebrates as indicators of human impact. In *The Biodiversity of Micro-Organisms and Invertebrates: Its Role in Sustainable Agriculture*. (ed. D. L. Hawksworth), pp 37-61. CAB International, London.
- Hooper, F.F., R.C. Ball & H.A. Tanner. 1951. An experiment in the artificial circulation of a small Michigan lake. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 82 (1952): 222-241.
- Hubbell, S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press. ISBN 0-691-02128-7.

- Hughes, J., Hellmann J., Ricketts T., & Bhoannan B. 2001. Counting the uncountable: statistical approaches to estimating microbial diversity. *Applied and Environmental Microbiology* 67:4399-4406.
- Hurlbert, S.H. 1971. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 54:427-432.
- Hurtado-González, S., M.A. Rico & P.J. Gutiérrez-Yurrita. 2001. Efecto del Malatión (insecticida organofosforado) sobre los insectos acuáticos de los afluentes de la Presa Zimapán, Querétaro-Hidalgo. XXX Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas, Monterrey, Nuevo León.
- Iliopoulou-Georgudaki, J., V. Kantzaris, P. Katharios, P. Kaspiris, Th. Georgiadis & B. Montesantou. 2003. An application of different bioindicators for assessing water quality: a case study in the rivers Alfeios and Pineios (Peloponnisos, Greece). *Ecological Indicators* 2:345-360.
- INEGI. 2006. "Sistema para la consulta del Anuario Estadístico Michoacán de Ocampo. Edición 2006". México: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, [<http://www.inegi.gob.mx/est/contenidos/espanol/sistemas/ae06/estatal/mic/index.htm>] (Consulta: febrero 2007).
- Jakab, T., Müller, Z., Dévai, G.Y. & Tóthmérész, B. 2002. Dragonfly assemblages of a shallow lake type reservoir (Tisza-Tó, Hungary) and its surroundings. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 48 (3):161–171.
- Janzen, D.H., & T.W. Schoener. 1968. Differences in insect abundance and diversity between more humid and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49:96–110.
- Jara, C. 2002. Evaluación de la existencia de insectos bioindicadores de la calidad del agua en zonas rítrónicas y potámicas de tres ríos de la zona semiárida de Chile. Memoria de título entregada a la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, para optar al Título Profesional de Biología mención en Medio Ambiente. 30 pp.

- Jenkins, D.W. 1971. Global biological monitoring. *In Man's Impact on Terrestrial and Oceanic Ecosystems* (ed. W. H. Matthews, F. E. Smith and E. D. Goldberg), pp. 351-370. The Colonial Press, U.S.A.
- Jiménez-Valverde, A. & Hortal, J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8:151-161.
- Johannes, M.D. & F. Johansson. 2004. Morphological and behavioral defenses in dragonfly larvae: trait compensation and cospecialization. *Behavioral Ecology* 15(4):614-620.
- Johansson, F. & Brodin, T. 2003. Effects of fish predators and abiotic factors on dragonfly community structure. *J Freshw Ecol* 18:415–423
- Johansson, F. & L. Samuelsson. 1994. Fish-induced abdominal spine length of *Leucorrhinia dubia* (Odonata) larvae?. *Oecologia* 100:74-79.
- Johansson, F. 1993. Effects of prey type, prey density and predator presence on behavior and predation risk in a larval damselfly. *Oikos* 68:481-489.
- Johansson, F. 2000. The slow-fast life style characteristics in a suite of six species of odonate larvae. *Freshw. Biol.* 43:149-159.
- Johansson, F., Göran E., Brodin, T. & Gardfjell, H.. 2006. Species abundance models and patterns in dragonfly communities: effects of fish predators. *Oikos* 114: 27-36.
- Johnson, D. & P.H. Crowley. 1989. A ten year study of the odonate assemblage of bays Mountain Lake, Tennessee. *Adv. Odonatol.* 4:1-15.
- Johnson, D. M., B. Akre & P. H. Crowley. 1975. Modeling arthropod predation: wasteful killing by damselfly naiads. *Ecology* 56:1081–1093.
- Johnson, D.M. & P.H. Crowley. 1982. Habitat and seasonal segregation among coexisting Odonate larvae. *Odonatologica* 9:297-308.
- Johnson, D.M. 1991. Behavioral ecology of larval dragonflies and damselflies. *Trends Ecol. Evol.* 6:8-13.
- Johnson, D.M., C.L. Pierce, T.H. Martin, C.N. Watson, R.E. Bohanan & P.H. Crowley. 1987. Prey depletion by odonate larvae: combining evidence from multiple field experiments. *Ecology* 68:1459-1465.

- Johnson, D.M., P.H. Crowley, R.E. Bohanan, C.N. Watson, & T.H. Martin. 1985. Competition among larval dragonflies: a field enclosure experiment. *Ecology* 66:119-128.
- Johnson, D.M., T.H. Martin, M. Mahato, L.B. Crowder & P.H. Crowley. 1995. Predation, density dependence, and life histories of dragonflies: a field experiment in a freshwater community. *J.N. Am. Benthol. Soc* 14(4):547-562.
- Kalkman, V.J., Clausnitzer, V., Klaas-Douwe, B., Orr A. G., Paulson D. R. & Tol van J. 2008. Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater, *Hydrobiologia*, 595:3561-363.
- Kolkwitz, R., & M. Marsson. 1908. Oekologie der pflanzlichen Saprobien. *Ber. Dtsch. bot. Ges.* 26:505-519.
- Kolkwitz, R., & M. Marsson. 1909. Oekologie der tierischen Saprobien. *Int. Rev. Hydrobiol.* 2:126-152.
- Krebs, C.J. 1972. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. Harper and Row, Publishers: New York, N.Y. London, Engl. 694 pp.
- Krebs, C.J. 1989. Ecological Methodology. Harper & Row Publishers, New York.
- Lawrence, V.M. 1982. Dispersal of Odonata naiads in farm ponds. Abstr. 30th Ann. Meet. *N. Am. Benthol. Soc., Ann Arbor, Michigan*: 2 (abstract only).
- Lawton, J.H. 1971. Maximum and actual field feeding-rates in larvae of the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Odonata: Zygoptera) *Fresh. Biol.* 1 (1): 99–111.
- Lee-Foote, A. & CH.L. Rice-Hornung. 2005. Odonates as biological indicators of grazing effects on Canadian prairie wetlands. *Ecological Entomology* 30:273-283.
- Leggott, M.A. & G. Pritchard, 1985. The effect of temperature on rate of egg and larval development in populations of *Argia vivida* (Odonata: Coenagrionidae) from habitats with different thermal regimes. *Can. J. Zool.* 63: 2578-2582.

- Lennon, J.J., P. Koleff, J.J. Greenwood, & K.J. Gaston. 2002. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *J. of Anim. Ecol.* 70:966-979.
- Livingston, D.A. 1963. Chemical composition of rivers and lakes. Professional Paper 440G. U.S. Geol. Surv., Washington, DC.
- Lobo, J.M., & M.E. Favila. 1999. Different ways of constructing octaves and their consequences on the prevalence of the bimodal species abundance distribution, *Oikos* 87: 321-326.
- Lohmann, H. 1996. Das phylogenetische System der Anisoptera (Odonata), *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 106(9): 209-266.
- Lombardo, P. 1997. Predation by *Enallagma* nymphs (Odonata, Zygoptera) under different conditions of spatial heterogeneity. *Hydrobiologia* 356:1-9.
- Ludwig, J.A. & J.F. Reynolds. 1988. Statistical Ecology, 337 pp. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Luis-Martínez, M.A. 2001. Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera) del estado de Michoacán: Fase III. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. R256. México, D.F.
- Lutz, P.E. 1974a. Environmental Factors Controlling Duration of Larval Instars in *Tetragoneuria Cynosura* (Odonata), *Ecology* 55(3):630-637.
- Lutz, P.E. & A.R. Pittman. 1969. Some ecological factors influencing a community of adult odonata. *Ecology* 51(2): 279-284.
- Lutz, P.E. 1974b. Effects on Temperature and Photoperiod on Larval Development in *Tetragoneuria cynosura* (Odonata: Libellulidae). *Ecology* 55(2):370-377.
- Macan, T.T. 1977. The fauna in the vegetation of a moorland fishpond as revealed by different methods of collecting. *Hydrobiologia*, 55:3-15.
- MacArthur, R.H. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 43:293-295.
- Magurran, A.E. & P. A. Henderson. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature* 422: 714-716.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. London: Blackwell Publishing.

- Maitland, P. & Morgan, N.C. 1997. Conservation management of freshwater habitats: Lakes, rivers and wetlands. London; New York: Chapman & Hall; Series: Conservation Biology Series 9:233.
- Manly, B.F.J., 1998. Multivariate statistical methods. (2nd ed.). Chapman & Hall. 215 pp.
- Margalef, R. 1958. Information theory in ecology. *Gen. Syst.* 3:36-71.
- Marques, M.M. & F. Barbosa. 2001. Biological quality of waters from impacted tropical watershed (middle Rio Doce basin, southeast Brazil), using benthic macroinvertebrate communities as an indicator, *Hydrobiologia* 457: 69-76
- Martins, K. The distribution and occurrence frequency of gomphidae (Odonata: gomphidae) in river Gauja. *Acta Universitatis Latviensis* 710:17-28.
- May, R.M. 1975. *Patterns of species abundance and diversity*. Pp. 881-120 in: Ecology and Evolution of Communities (M.L. Cody and J.M. Diamond, eds.). Harvard University Press, Cambridge, MA.
- McNicol, D.K., B.E. Bendell, & R. K. Ross. 1987. Studies of the effects of acidification on aquatic wildlife in Canada: waterfowl and trophic relationships in small lakes in northern Ontario. *Can. Wildl. Serv. Occas. Pap.* 62. 76 pp.
- McPeck, M.A. 1990, Determination of species composition in the *Enallagma* damselfly assemblages of permanent lakes, *Ecology* 71(2): 83-98.
- McPeck, M.A. 1998. Comments on *Enallagma cyathigerum* and *vernal*. *Argia* 10(1): 22-23.
- Meriläinen, J.J. & J. Hynynen. 1990. *Benthic invertebrates in relation to acidity in Finnish forest lakes*. In Acidification in Finland, eds. P. Kaupii, P. Anttila, and K. Kenttämies, pp. 1029-49. Springer-Verlag, Berlin.
- Miller, P.L. 1987. An examination of the prolonged copulations of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 16:37-56.
- Molinari, J. 1989. La diversidad ecológica: un enfoque unificado, conceptual y metodológico, para su cuantificación. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Univers. Central, Venezuela. 164 p.

- Moore N.W. 1997. Status survey and conservation action plan. Dragonflies. IUCN/SSC Odonata Specialist Group, IUCN, Gland and Cambridge.
- Moore, N.W. 1983. *In*: P.S. Corbet (Ed.), Current topics in dragonfly biology. *Soc. Int. Odonatol. Rapid. Comm. (Suppl.)* 2:16.
- Moore, N.W. 1984. Dragonflies as indicators of environmental health. *Newsl. Spec. Survival Comm. I.U.C.N.* 4:7-8.
- Moreno, C.E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Ediciones CYTED. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo. México. 86 p.
- Morin, P.J. 1984. Odonate guild composition: experiments with colonization history and fish predation. *Ecology* 65(6):1866-1873.
- Morrone, J.J. 2001. *Biogeografía de America Latina y el Caribe*. Manuales & Tesis Sociedad Entomológica Aragonesa, Vol. 3, Zaragoza. Spain.
- Muniz, I.P. 1991. Freshwater Acidification: Its Effects on Species and Communities of Freshwater Microbes, Plants and Animals, *Proc. Royal Soc. Edinburgh*, 1. 97B: 227–254
- Murdoch, W.W., Evans, F. C. & Peterson, C.H. 1972. Diversity and pattern in plants and insects. *Ecology* 53, 819-829.
- Nagel, H.G. 1977. Analysis of invertebrate diversity in a mixed prairie ecosystem. *J. Kansas Entomol. Soc.* 52(4): 777- 786.
- Navarrete Salgado, N. A., E.F. Guillermo & Contreras Gilberto. 2004. Abundancia de Quironómidos (Diptera: Chironomidae) en el bordo "JC" del norte del Estado de México en el periodo de secas. *Hidrobiologica* 14(2): 157-160.
- NCH. 1333. 1987. Instituto Nacional de Normalización INN- Chile. Requisitos de calidad de agua para diferentes usos. Segunda edición. 9 pp.
- Nehring, R.B., R. Nisson, & G. Minasian. 1979. Reliability of aquatic insects versus water samples as measures of aquatic lead pollution. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 22:103-8.
- Norma-Rashid, Y., A. Mohad-Sofian & M. Zakaria-Ismail. 2001. Diversity and distribution of Odonata (dragonflies and damselflies) in the fresh water swamp lake Tasek Bera, Malaysia. *Hydrobiologia* 459:135-146.

- Norris, R.H. & A. Georges. 1993. Analysis and interpretation of benthic macroinvertebrates surveys. *In*: D. M. Rosemberg y V.H. Resh (eds.): Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates. Chapman y Hall, New York. 234-286.
- Noss, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4:355-364.
- Novelo-Gutiérrez, R. & E. González-Soriano. 1985. Descripción de la náyade de *Cora marina* Selys, 1868 (Odonata: Polythoridae), *Folia Entomol. Mex.* 63: 5-12.
- Novelo-Gutiérrez, R. & E. González-Soriano. 1986. Descripción de las larvas de *Palaemnema desiderata* y *P. paulitoyaca* (Odonata: Platystictidae). *Folia Entomol. Mex.* 67:13-24.
- Novelo-Gutiérrez, R. & E. González-Soriano. 1991. Odonata de la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango, México. Parte II. Larvas. *Folia Entomol. Mex.* 81: 107-164.
- Novelo-Gutiérrez, R. & Peña-Olmedo, J. 1991. Odonata from the northern mountain range of Hidalgo State, Mexico. *Notulae Odonatologicae* 3(8): 129-131.
- Novelo-Gutiérrez, R. 1985. Descripción de la náyade de *Cora marina* Selys, 1868 (Odonata: Polythoridae) *Folia Entomol. Mex.* 63:5-12.
- Novelo-Gutiérrez, R. 1994. Megapodagrionidae (Odonata: Zygoptera) de México y Centroamérica 1. Las náyades de *Philogenia carrillica*, *P. peacocki* y *P. terraba*. *Acta Zool. Mex.* (n.s) 63:61-73.
- Novelo-Gutiérrez, R. 2000. Description of the larva of *Hetaerina infecta* Calvert (Odonata: Calopterygidae). *Proc. Entomol. Soc. Washington* 102(1): 99-104.
- Novelo-Gutiérrez, R. 2007a. *Progomphus lambertoi* (Odonata: Anisoptera: Gomphidae), a new species from Mexico. *Proc. of the Entomol. Soc. of Wash.*, 109(4):791–797.
- Novelo-Gutiérrez, R. 2007b. *Progomphus marcelae* spec. nov. from Western Mexico (Anisoptera: Gomphidae). *Odonatologica* 36(1):79-84.

- Novelo-Gutiérrez, R., J. A. Gómez-Anaya y R. Arce-Pérez. 2002. Community structure of Odonata larvae in two streams in Zimapan, Hidalgo, Mexico. *Odonatologica* 31(3): 273-286.
- Novelo-Gutiérrez, R., O. Canul-G. & J. Camal-M. 1988. Los odonatos del estado de Quintana Roo, México (Insecta: Odonata). *Folia Entomol. Mex.* 74:13-68.
- Okland, J. & Okland, K.A. 1986. The effects of acid deposition on benthic animals in lakes and streams. *Experientia* 42:471-86.
- Oppel, S. 2005. Habitat associations of an Odonata community in a lower montane rainforest in Papua New Guinea. *International Journal of Odonatology* 8(2):243-257.
- Palmer, M.W. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71(3):1195-1198.
- Palmer, M.W. 1991. The estimation of species richness: the second-order Jackknife reconsidered. *Ecology*. 72:1512-1513.
- Patil, G.P. & Taillie, C. 1979. An overview of diversity. In *Ecological Diversity in Theory and Practice*. F. Grassle, G. P. Patil, W. Smith, and C. Taillie, eds. International Co-operative Publishing House, Fairland, Md. pp. 3-27.
- Paulson, D.R. 1977. Odonata. In Hurlbert, S.H. (ed.), "Biota acuática de Sudamérica Austral," pp. 170-184. San Diego State Univ. Press, California.
- Peet, R.K. 1974. The measurement of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5:285-307.
- Pielou, E.C. 1966. Shannon's formula as a measure of species diversity: its use and misuse. *Am. Nat.* 100:463-465.
- Pierce, C.L., P.H. Crowley & D.M. Johnson. 1985. Behavior and ecological interactions of larval odonata. *Ecology* 66(5):1504-1512.
- Pimentel, D. & A.G. Wheeler, Jr. 1973. Species and diversity of arthropod in the alfalfa community. *Environ. Entomol.* 2(4):659-667.
- Pollard, J.B. & M. Berrill. 1992. The distribution of dragonfly nymphs across a pH gradient in south-central Ontario lakes. *Canadian Journal of Zoology* 70(5): 878-885.

- Ponce S.J. & Francke O. F. 2004. Una nueva especie de alacrán del género *Centuroides* Marx (1890) (Scorpiones, Buthridae) de la depresión del Balsas, México. *Acta Zoologica Mexicana (n.s.)* 20(2): 221-232
- Ponce S.J. & Francke O. F. 2005. A new species of *Diplocentrus* (Arachnida: Scorpiones) from Michoacan, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 49- 53
- Poole, R.W. 1974. *An introduction to quantitative ecology*. McGraw-Hill - Series in Population Biology, Kingsport Press, USA, 532p.
- Preston, F.W. 1948. The commonness and the rarity of species. *Ecology* 29:254-283.
- Preston, F.W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity of species. *Ecology* 43:185-215.
- Pritchard, G. 1982. Life history strategies in dragonflies and the colonization of North America by the genus *Argia* (Odonata: Coenagrionidae). *Advances in Odonatology* 1:227-241.
- Pryke, J.S. & M. J. Samways. 2008. Conservation of invertebrate biodiversity on a mountain in a global biodiversity hotspot, Cape Floral Region. *Biodivers Conserv* DOI 10.1007/s10531-008-9414-4.
- Rawson, D.S. 1951. The total mineral content of lake waters. *Ecology*, 32:669-672.
- Rehn, A.C. 2003. Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata. *Systematic Entomology* 28(2): 181-240.
- Remsburg, A.J., A.C. Olson & M.J. Samways. 2008. Shade alone reduces adult dragonfly (Odonata: Libellulidae) abundance. *J. Insect Behav.* DOI 10.1007/s10905-008-9138z.
- Renyi, A. 1961. On measures of entropy and information. In: Neyman, J. (ed.) *Proceedings of the 4th Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability*, vol. I, pp. 547-561. University of California Press, Berkeley, CA.
- Richardson, R. E. 1925. Illinois River bottom fauna in 1923. *Bulletin of the Illinois Natural History Survey*. 15:391-422.

- Richardson, R. E. 1929. The bottom fauna of the Middle Illinois River 1913-1925. Its distribution, abundance, valuation and index value in the study of stream pollution. *Bulletin of the Illinois Natural History* 17:387-475.
- Ricklefs, R.E. & D. Schluter. 1993. *Species diversity in ecological communities, historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- Rincón, J. E. 1995. Evaluación preliminar de la calidad de las aguas del río Mucujún (Edo. Mérida) utilizando los macroinvertebrados bénticos. *Investigaciones Científicas* 1(1):33-46.
- Riss, W., R. Ospina & J. D. Gutiérrez. 2002. Establecimiento de valores de bioindicación para macroinvertebrados acuáticos de la sabana de Bogotá. *Caldasia* 24(1):135-156.
- Roback, S.S. 1974. Insects (Arthropods: Insecta). *In*: C.W. Hart & S.L.H. Fuller, (Eds), *Pollution ecology of freshwater invertebrates*, pp. 313-376. Academic Press, London-New York.
- Rodríguez, J.I. 2003. Asimilación de Plomo por la comunidad del macrobentos del área de influencia hidrológica de la presa Zimapán y su importancia en la transmisión de este xenobiótico a la tilapia *Oreochromis mossambicus*. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro. México.
- Rodríguez, P., J. Soberón & H.T. Arita. 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoologica Mexicana* (n.s.) 89: 241-259.
- Rosenberg, D.M. & V.H. Resh. 1993. *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*. Chapman & Hall, N.Y. 488 pp.
- Routledge, R.D. 1979. Diversity indices: which ones are admissible?. *J. Theor. Biol.* 76:503-515.
- Saavedra, J.P. & Sissom, W.D. 2004. A new species of the Genus *Vaejovis* (Scorpiones, Vaejovidae) endemic to the Balsas Basin of Michoacan, Mexico. *The Journal of Arachnology* 32:539-544.

- Sahlén, G. & K. Ekestubbe. 2001. Identification of dragonflies (Odonata) as indicators of general species richness in boreal forest lakes. *Biodiversity and Conservation* 10:673-690.
- Samways, M.J. 1994. *Insect Conservation Biology*. Chapman & Hall, Londres, 358 pp.
- Samways, M.J. 2003. Threats to the tropical island dragonfly fauna (Odonata) of Mayotte, Comoro archipelago. *Biodiversity and Conservation* 12:1785-1792.
- Santos, N.D. 1981. Odonata. In Hurlbert, S.H., Rodríguez, G., and Santos, N.D. (eds.), "Aquatic biota of tropical South America." Part 1: "Arthropoda," pp. 64-85. San Diego State Univ., Press, California.
- Sarukhán, J., J. Soberón & J. Larson-Guerra. 1996. Biological conservation in a high beta diversity country. Pp. 246-263 *In*: E. di Castri and T. Younes (eds). *Biodiversity, science and development: toward a new partnership*.
- Schindler, M., F. Christian & A. Chovanec. 2003. Dragonfly associations (Insecta: Odonata) in relation to habitat variables: a multivariate approach. *Hydrobiologia* 497:169-180.
- Schindler, M., Fesl, C. & Chovanec, A. 2003. Dragonfly associations (Insecta: Odonata) in relation to habitat variables: a multivariate approach. *Hydrobiologia* 497: 169-180.
- Schmidt, E., 1983. Odonaten als Bioindikatoren für mitteleuropäische Feuchtgebiete. *Verh. dt. zool. Ges.* 76:131-136.
- Schridde, P., & F. Suhling, 1994. Larval dragonfly communities in different habitats of a Mediterranean running water system. *Adv. Odonatol.* 6: 89-100.
- Scott, J.M., E.A. Norse, H.T. Arita, A. Dobson, J.A. Estes, M. Foste, B. Gilbert, D. Jensen, R.L. Knight, D. Mattson & M.E. Soulé. 1999. The issue of scale in selecting and designing biological reserves. Pp. 19-37 *In*: M.E. Soulé and J. Terborgh (eds). *Continental Conservation, scientific foundations of regional reserve networks*. Island Press, Washington, D. C.
- Scott, J.M., E.A. Norse, H.T. Arita, A. Dobson, J.A. Estes, M. Foste, B. Gilbert, D. Jensen, R.L. Knight, D. Mattson & M.E. Soulé. 1999. The issue of scale in selecting and designing biological reserves. Pp. 19-37 *In*: M.E. Soulé and J.

- Terborgh (eds). *Continental Conservation, scientific foundations of regional reserve networks*. Island Press, Washington, D. C.
- Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente (2004). (<http://suma.michoacan.gob.mx/pdf/ANP-ETJ/la%20chichihua2.%20JUNIO%202004.pdf>) (Fecha de consulta marzo de 2008).
- Segnini, S. 2003. El uso de los macroinvertebrados bentónicos como indicadores de la condición ecológica de los cuerpos de agua corriente. *Ecotropicos* 16(2):45-63.
- Shannon, C.E. & Weaver W. 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana, Illinois, USA.
- Shuling, F. & S. Lepkojus. 2001. Differences in growth and behavior influence asymmetric predation among early-instar dragonfly larvae. *Can. J. Zool.* 79:854-860.
- Shuling, F., G. Sahlen., A. Martens., E. Marais & C. Schütte. 2006. Dragonfly assemblages in arid tropical environments: a case study from western Namibia. *Biodiversity and Conservation* 15:311–332.
- Sih, A. 1987. Predators and prey life style. In: Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities (Kerfoot WC., Sih A, eds). Hanover, New Hampshire: University Press of New England; 203-224.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 168: 688
- Smith, E.P. & G. van Belle. 1984. Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics*, 40:119-129.
- Smith, J., M.J. Samways & S. Taylor. 2007. Assessing riparian quality using two complementary sets of bioindicators. *Biodivers Conserv.* 16:2695-2713.
- Sneath, P.H.A. 1988. The phenetic and cladistic approaches. En *Prospects in Systematics* (ed Hawksworth, D.L.), pp. 252-273. Systematics Association, Clarendon Press, Oxford
- Soberón, J. & Llorente, J. 1993. The use of the species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7:480-488.
- Sokal, R.F. & P.H. Sneath. 1963. Principles of numerical taxonomy. Freeman and Co., San Francisco. 359 pp.

- Solbrig, O. T. 1991. "From genes to Ecosystems: A research agenda for biodiversity" Report of a IUBS-SCOPE-UNESCO workshop. Cambridge, Mass. USA.
- Southwood, T.R.E. & Henderson, P. A. 2000. *Ecological Methods*. 3rd ed. Blackwell Science, Oxford.
- Statsoft, Inc. 1998. *STATISTICA for Windows* [Programa de computadora]. Statsoft, Inc.Tulsa.
- Steiner, C., B. Siegert, S. Schulz & F. Shuling. 2000. Habitat selection in the larvae of two species of Zygoptera (Odonata): biotic interactions and abiotic limitation. *Hydrobiologia* 427: 167–176.
- Stewart, N.E. & M.J. Samways. 1998. Conserving Dragonfly (Odonata) Assemblages Relative to River Dynamics in an African Savanna Game Reserve. *Conservation Biology* 12(3): 683-692.
- Stork, N.E. 1994. Inventories of biodiversity: more than a question of numbers. In *Systematics and Conservation Evaluation*. (ed. P. L. Forey, C. J. Humphries and R. I. Vane-Wright), pp. 81-100. Clarendon Press, Oxford.
- Storks, R., J.L. Nystrom, M.L. May & M.A. McPeck. 2005. Parallel evolution in ecological and reproductive traits to produce cryptic damselfly species across the holarctic *Evolution* 59(9):1976-1988.
- Sugihara, G. 1980. Minimal community structure: an explanation of species-abundance patterns. *American Naturalist* 116:770-787.
- Suh, A.N. & M. J. Samways. 2001. Development of a dragonfly awareness trail in an African botanical garden. *Biological Conservation* 100:345-353.
- Takamura, K., S. Hatakeyama, & H. Shiraishi. 1991. Odonata larvae as an indicator of pesticide contamination. *Appl. Entomol. Zool.* 26:321-326.
- Thorp, J.H. & Bergey, E.A. 1981. Field experiments on responses of a freshwater, benthic macroinvertebrate community to vertebrate predators. *Ecology* 62:365-375.
- Thorp, J.H. & M.L. Cohtran. 1984. Regulation of fresh water community structure at multiple intensities of dragonflies predation. *Ecology* 65:1546-1555.

- Thorp, J.H. & M.R. Diggins. 1982. Factors affecting depth distribution of dragonflies and other benthic insects in a thermally destabilized reservoirs. *Hydrobiologia* 87:33-44.
- Tillyard R.J. 1917. *The Biology of Dragonflies (Odonata or Paraneuroptera)*. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.
- Tokeshi, M. 1990. Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisited. *J. Anim. Ecol.* 59:1129-1146.
- Tol, J. Van & Verdonk, M.J. 1988. *The protection of dragonflies (odonata) and their biotopes*. European Committee for the Conservation of Nature and Natural Resources. Council of Europe. Estrasburgo. 181 pp.
- Toro, J., J. Schuster, J. Kurosawa, E. Araya & M. Contreras. 2003. Diagnóstico de la calidad del agua en sistemas lóticos utilizando diatomeas y macroinvertebrados bentónicos como bioindicadores Río Maipo (Santiago:Chile) Ed. SOCIEDAD CHILENA DE INGENIERÍA HIDRÁULICA XVI CONGRESO CHILENO DE INGENIERÍA HIDRÁULICA.
- Tóthmérész, B. 1995. Comparison of different methods for diversity ordering. *Journal of Vegetation Science* 6:283-290.
- Travis, J., Kenn W.H. & Julianna, J. 1985. The role of relative body size in a predator-prey relationship between dragonfly naiads and larval anurans. *Oikos* 45:59-65.
- Trevino, J., 1997. Dragonflies naiads as an indicator of pond water quality. *Watershed Protect. Techn.* 2(4):533-535.
- Tynkkynen, K., J.J. Rantala & J. Sohonen. 2004. Interspecific aggression and carácter displacement in the damselfly *Calopteryx splendens*. *J. Evol. Boil.* 17:759-767.
- Urrutia, M.X. 2005. Riqueza de especies de Odonata Zigoptera por unidades fisiográficas en el departamento del Valle del Cauca. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 6(2):30-36.
- Usinger, R.L. (ed.). 1956. Aquatic insects of California. University of California Press. Berkley. 508 pp.
- Van Tol, J. 2005. Global Species Database Odonata. <http://www.odonata.info>

- Verneaux, J., P. Galmiche, F. Janier & A. Monnot, 1982. Une nouvelle méthode pratique d'évaluation de la qualité des eaux courantes. *Annls scient. Univ. Besancon* (Biol. Anim.) 3:11-21.
- Villalobos, M. 2001. Calidad de las aguas de los ríos de Navarra. 13 pp.
- Villaseñor-Gómez, L.E. (editora). 2005. La biodiversidad en Michoacán: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México.
- von Ellenrieder, N. 2000. Species composition and temporal variation of odonate assemblages in the subtropical-pampasic ecotone, Buenos Aires, Argentina *Odonatologica* 29(1):17-30.
- Waage, J.K. 1979. Reproductive character displacement in *Calopteryx* (Odonata: Calopterygidae). *Evolution* 33(1):104-116.
- Walker, E.M. 1953. The Odonata of Canada and Alaska. Vol. 1. University of Toronto Press, Toronto, ON. 292pp.
- Washington, H.G. 1984. Diversity, biotic and similarity indices: a review with special relevance to aquatic ecosystems. *Water Res* 18:653–694.
- Wasscher, M. T. 1983. In: P.S. Corbet, Current topics in dragonfly biology. *Soc. Int. Odonatol. Rapid Comm.* (Suppl.) 2:16
- Watson, J.A. 1981. Odonata (dragonflies and damselflies). In: "Ecological Biogeography of Australia". (Ed. A. Keast.) (Junk: The Hague).
- Watson, J.A.L. 1982. A truly terrestrial dragonfly larva from Australia (Odonata: Corduliidae). *J. Aust. Entomol. Soc.* 21:309-311.
- Watson, J.A.L., A.H. Arthington, & D.L. Conrick, 1982. Effect of sewage effluent on dragonflies (Odonata) of Bulimba Creek, Brisbane. *Aust. J. Marine Freshw. Res.* 33:517-528.
- Westfall, M.J. 1983. In: P.S. Corbet, Current topics in dragonfly biology. *Soc. Int. Odonatol. Rapid Comm.* (Suppl.) 2:17
- Wheeler, Q.D. 1995. Systematics and Biodiversity. Policies at higher levels. *BioScience* S21- S28.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*

21:213-251.

- Wilhm, J.L. 1967. Comparison of some diversity indices applied to population of benthic macroinvertebrates in a stream receiving organic wastes. *J. Wat. Pollut. Control Fed.* 39:1673-1683.
- Williams D.D. & Feltmate B.W. 1992. *Aquatic Insects*. C.A.B. International, Wallingford, Oxford.
- Williams, C.B. 1964. Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology. Academic Press, London.
- Williams, W.T. 1971. Principles of clustering. *Annu. Rev. Ecol. System.* 2:303-326.
- Wilson, E.O. 1994. *La diversidad de la vida*. Editorial Crítica, Barcelona.
- Wilson, M.V. & A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology* 72: 1055-1064.
- Wissinger, S.A. 1989. Comparative population ecology of the dragonflies *Libellula Lydia* and *Libellula luctuosa* (Odonata: Libellulidae). *Canadian Journal of Zoology* 67(4):931-936.
- Wissinger, S.A., & J. McGrady. 1993. Intraguild predation and competition between larval dragonflies: direct and indirect effects on shared prey. *Ecology* 74:207-218.
- Wissinger, S.A., 1988. Life history and size structure of larval dragonfly populations. *J. N. Am. benthol. Soc.* 7(1): 13-28.
- Witkowski, Z. 1978. Correlates of stability and diversity in weevil communities. *Oecologia* 37:85-92.
- Woodiwiss, F.S. 1964. The biological system of stream classification used by the Trent River Board. *Chemistry and Industry* 443-447.
- Woodiwiss, F.S. 1978. *Biological Water Assessment Methods*. Severn-Trent River Authorities, U.K.
- Wright, M. 1943. The effect of certain ecological factors on dragonfly nymphs. *J. Tenn. Acad. Sci.* 18: 172-196.
- Yevtushenko, N. Yu., N.V Bren, & Yu.M. Sytnik. 1990. Heavy metal contents in invertebrates of the Danube River. *Water Science and Technology* 22(5):119-25.

- Zar, J.H., 1984. *Biostatistical analysis*. [2nd ed.]. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Zuccaro, G. & L. Bulla. 1985. Estudio comparativo de la entomofauna en cuatro sabanas venezolanas. *Acta Científica Venezolana* 36(5-6):365-372
- Zúñiga de Cardoso M. 2001. Los insectos como bioindicadores de calidad de agua. Universidad del valle. Departamento de Procesos químicos y Biológicos. Colombia. 22 pp.

11. ANEXOS

Anexo A.

A1. Estimadores de riqueza, diversidad, equidad y dominancia.

Índice de diversidad de Shannon-W.

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i$$

Donde: p_i = proporción del taxa i

S = número de taxones en la muestra

\log_2 = logaritmo base 2

Índice de diversidad de Simpson (λ , se utilizará D para referirse a este índice).

$$\lambda = 1 - \sum_{i=1}^s (p_i)^2$$

Donde

p_i = es la proporción de individuos del " i^{th} " taxón en la comunidad

S = es el número de taxones en la muestra

Índice de Fisher (Fisher et al. 1943).

$$S = \alpha * \text{Log}_e(1 + N/\alpha)$$

Donde

S = número de especies de la muestra

N = número de individuos en la muestra

α = índice de diversidad

Índice de Berger-Parker.

$$B = N_{\max}/N$$

Donde:

$N_{\text{máx}}$ = número de individuos del taxón más abundante.

N = número total de individuos de la muestra.

Índice de riqueza de Margalef.

$$R_M = S - 1 / \ln(n)$$

Donde S = número de taxa

n es el número de individuos en la muestra.

Equitatividad de Pielou (J).

$$J = H' / \ln(S)$$

A2. Estimadores de riqueza

Paramétricos:

Modelo de Clench

$$E(s) = \frac{ax}{1+bx}$$

Modelo de von Bertalanffy (Dependencia lineal)

$$E(s) = a/b(1-e^{-bx})$$

Donde, $E(S)$ = número esperado de especies; a = la ordenada al origen, la intercepción en Y (representa la tasa de incremento de la lista al inicio de la colección); b = la pendiente de la curva; x = número acumulativo de muestras.

No paramétricos:

ACE. Estimador de riqueza no paramétrico para datos de abundancia (Chao *et al.*, 1993).

Chao₁. Es un estimador del número de especies basado en el número de especies raras en la muestra, especies representadas por un solo individuo (*singletons*) y por dos individuos (*doubletons*) (Chao & Lee, 1992).

$$\hat{S}_{Chao1} = S_{obs} + \frac{F_1(F_1 - 1)}{2(F_2 + 1)}$$

Mao Tau (=Sobs). Número de especies esperado en las Q muestras.

Chao₂. Estimador de riqueza Chao₂ con corrección de sesgo.

$$\hat{S}_{Chao2} = S_{obs} + \left(\frac{m-1}{m} \right) \left(\frac{Q_1(Q_1 - 1)}{2(Q_2 + 1)} \right)$$

Donde m= número total de muestras, Q₁= número de especies únicas, Q₂= número de especies duplicadas, S_{obs}= número de especies observado en todas las muestras.

$$\text{Lower 95\% Bound} = S_{obs} + \frac{T}{K}, \text{ Upper 95\% Bound} = S_{obs} + TK,$$

$$\text{where } T = Chao - S_{obs}, \text{ and } K = \exp \left\{ 1.96 \left[\log \left(1 + \frac{\text{var}(\hat{S}_{Chao})}{T^2} \right) \right]^{1/2} \right\}$$

Jackknife 2: Estimador de riqueza Jackknife de segundo orden (incidencia) (Smith & van Belle 1984).

Bootstrap: Estimador de riqueza de Bootstrap (incidencia) (Smith & van Belle 1984).

Anexo B. Variables fisicoquímicas

Anexo B1. Valores de p de los contrastes de Bonferroni para la pendiente de los cinco arroyos. Un * significa diferencia significativa ($p < 0.05$).

Arroyo	RP	CL	EZ	TZ
RP				
CL	0.000*			
EZ	0.095	0.224		
TZ	1.000	0.000*	0.098	
CH	1.000	0.001*	0.333	1.000

Anexo B2. Resultados del MANOVA de dos vías (arroyo y estación) para el efecto de las variables fisicoquímicas. Un * significa efecto significativo con $p < 0.05$

	Wilk's	F	g.l.	Error	p
Intercepto	0.000	196936.1	4	157.00	0.00*
Arroyo	0.001	228.8	16	480.28	0.00*
Estación	0.008	182.2	12	415.67	0.00*
Arroyo*estación	0.035	17.6	48	606.82	0.00*

Anexo B3. Valore de p de los contrastes de Bonferroni entre los cuerpos de agua para la temperatura. Un * significa que hay diferencia significativa ($p > 0.05$).

	CH	CL	EZ	RP
CH				
CL	0.002			
EZ	0.000*	0.000*		
RP	0.000*	0.000*	0.325	
TZ	0.000*	0.000*	0.000*	0.686

Anexo B4. Valores de p de los contrastes de Bonferroni entre los cuerpos de agua para el pH. Un * significa diferencia significativa ($p > 0.05$).

	CH	CL	EZ	RP
CH				
CL	0.000*			
EZ	0.206	0.000*		
RP	0.002*	0.000*	0.000*	
TZ	0.000*	0.775	0.000*	0.000*

Anexo B5. Valores de p de los contrastes de Bonferroni para los arroyos respecto a la conductividad. Un * indica diferencia significativa con $p < 0.05$

	CH	CL	EZ	RP
CH				
CL				
EZ				
RP				

CH				
CL	0.000*			
EZ	0.121	0.000*		
RP	0.000*	0.000*	0.000*	
TZ	0.000*	0.000*	0.000*	1.000

Anexo B6. Valores de p de los contrastes de Bonferroni entre los arroyos respecto al oxígeno. Un * indica diferencia significativa ($p > 0.05$).

	CH	CL	EZ	RP
CH				
CL	1.000			
EZ	1.000	1.000		
RP	1.000	1.000	1.000	
TZ	0.00*	0.00*	0.00*	0.000*

Anexo B7. Valores de p de los contrastes de Bonferroni para las estaciones respecto a la temperatura. Un * indica diferencia significativa ($p > 0.05$).

	Invierno	Otoño	Primavera	Verano
Invierno				
Otoño		0.000*		
Primavera		0.000*	1.000	
Verano		0.000*	0.109	0.068

Anexo B8. Valores de p de los contrastes de Bonferroni entre las estaciones respecto al pH. Un * significa diferencia significativa ($p > 0.05$).

	Invierno	Otoño	Primavera	Verano
Invierno				
Otoño		1.000		
Primavera		0.246	0.373	
Verano		0.000*	0.000*	0.007*

Anexo B9. Valores de p de los contrastes de Bonferroni entre las estaciones respecto a la conductividad. Un * indica diferencia significativa ($p > 0.05$).

	Invierno	Otoño	Primavera	Verano
Invierno				
Otoño		1.000		
Primavera		1.000	1.000	
Verano		1.000	1.000	1.000

Anexo B10. Valores de p de los contrastes de Bonferroni entre las estaciones respecto al oxígeno. Un * indica diferencia significativa ($p > 0.05$).

	Invierno	Otoño	Primavera
Invierno			
Otoño	0.000*		
Primavera	0.000*	0.005*	
Verano	0.000*	0.000*	0.150

Anexo B11. Valores de p de los contrastes de Bonferroni para el efecto cruzado de arroyo*estación sobre la temperatura. Un * significa efecto significativo ($p < 0.05$).

Arroyo	Estación	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
1	CH	Invierno																			
2	CH	Otoño	0.00*																		
3	CH	Primavera	0.00*	1.00																	
4	CH	Verano	0.00*	0.00*	0.00*																
5	CL	Invierno	1.00	0.00*	0.00*	0.00*															
6	CL	Otoño	0.00*	0.01*	0.00*	0.00*	0.00*														
7	CL	Primavera	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*													
8	CL	Verano	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	1.00	0.00*												
9	EZ	Invierno	0.00*	0.05	0.00*	0.00*	0.00*	1.00	0.00*	1.00											
10	EZ	Otoño	0.00*	0.00*	0.00*	1.00	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*										
11	EZ	Primavera	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*									
12	EZ	Verano	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.21	1.00								
13	RP	Invierno	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	1.00	0.02*	1.00	1.00	0.00*	0.00*	0.00*							
14	RP	Otoño	0.00*	0.00*	0.00*	1.00	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	1.00	0.00*	0.00*	0.00*						
15	RP	Primavera	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*					
16	RP	Verano	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*				
17	TZ	Invierno	0.00*	0.00*	0.00*	1.00	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.10	0.00*	0.00*	0.00*	1.00	0.00*	0.00*			
18	TZ	Otoño	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.02*	0.00*	0.00*		
19	TZ	Primavera	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.03*	0.00*	0.00*	0.00*	0.03*	0.00*	0.00*	1.00		
20	TZ	Verano	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.13	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	0.00*	1.00	1.00	

Anexo B12. Valores de p de los contrastes de Bonferroni para el efecto cruzado de arroyo*estación sobre el pH. Un * significa efecto significativo ($p < 0.05$).

LOC	ESTACION	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
1	CH	Invierno																			
2	CH	Otoño	0.00																		
3	CH	Primavera	0.00	1.00																	
4	CH	Verano	0.00	0.00	0.00																
5	CL	Invierno	0.00	0.00	0.00	0.00															
6	CL	Otoño	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13														
7	CL	Primavera	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05													
8	CL	Verano	0.02	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00												
9	EZ	Invierno	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00											
10	EZ	Otoño	1.00	0.29	0.76	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.21										
11	EZ	Primavera	1.00	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.11	1.00									
12	EZ	Verano	0.00	0.01	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00								
13	RP	Invierno	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00							
14	RP	Otoño	0.02	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00	0.00						
15	RP	Primavera	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	1.00	0.00					

16	RP	Verano	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.57		
17	TZ	Invierno	0.19	0.00	0.00	0.00	0.00	0.62	1.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		
18	TZ	Otoño	0.00	0.00	0.00	0.00	0.14	1.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.58		
19	TZ	Primavera	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	1.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	1.00	
20	TZ	Verano	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	1.00

Anexo B13. Valores de p de los contrastes de Bonferroni para el efecto cruzado de arroyo*estación sobre la conductividad. Un * significa efecto significativo ($p < 0.05$).

LOC	ESTACION	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
1	CH Invierno																				
2	CH Otoño	1.00																			
3	CH Primavera	1.00	1.00																		
4	CH Verano	1.00	1.00	1.00																	
5	CL Invierno	0.00	0.00	0.00	0.00																
6	CL Otoño	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00															
7	CL Primavera	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	1.00														
8	CL Verano	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	1.00	1.00													
9	EZ Invierno	1.00	1.00	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00												
10	EZ Otoño	1.00	1.00	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00											
11	EZ Primavera	1.00	1.00	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	1.00										
12	EZ Verano	1.00	1.00	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	1.00	1.00									
13	RP Invierno	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00								
14	RP Otoño	0.72	0.01	0.59	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.81	1.00	1.00	1.00	0.00							
15	RP Primavera	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.04						
16	RP Verano	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	1.00					
17	TZ Invierno	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	1.00	0.19	1.00	1.00				
18	TZ Otoño	0.31	0.00	0.21	0.49	0.00	0.00	0.00	0.00	0.35	1.00	1.00	1.00	0.00	1.00	0.10	0.00	0.45			
19	TZ Primavera	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.19	0.02	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00		
20	TZ Verano	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	1.00	0.18	1.00	1.00	1.00	0.50	1.00	

Anexo B14. Valores de p de los contrastes de Bonferroni para el efecto cruzado de arroyo*estación sobre el oxígeno. Un * significa efecto significativo ($p < 0.05$).

LOC	ESTACION	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
1	CH Invierno																				
2	CH Otoño	0.00																			
3	CH Primavera	1.00	0.00																		
4	CH Verano	1.00	0.00	1.00																	
5	CL Invierno	1.00	0.00	1.00	1.00																
6	CL Otoño	0.00	1.00	0.00	0.07	0.00															
7	CL Primavera	0.00	0.27	0.15	1.00	0.00	1.00														
8	CL Verano	0.00	1.00	0.01	0.49	0.00	1.00	1.00													
9	EZ Invierno	1.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00												
10	EZ Otoño	0.00	1.00	0.00	0.25	0.00	1.00	1.00	1.00	0.00											
11	EZ Primavera	0.36	0.01	1.00	1.00	0.09	1.00	1.00	1.00	0.00	1.00										
12	EZ Verano	0.02	0.00	1.00	1.00	0.00	0.88	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00									
13	RP Invierno	1.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00								
14	RP Otoño	0.00	0.88	0.04	1.00	0.00	1.00	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	1.00	0.00							
15	RP Primavera	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.17	1.00	0.00	1.00	0.01	0.00	0.00	0.47						
16	RP Verano	1.00	0.00	1.00	1.00	0.56	0.19	1.00	1.00	0.00	0.66	1.00	1.00	0.00	1.00	0.00					
17	TZ Invierno	0.01	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00				
18	TZ Otoño	0.05	0.00	1.00	1.00	0.01	0.30	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	1.00	0.00	1.00	0.00	1.00	0.00			
19	TZ Primavera	1.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00		
20	TZ Verano	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.97	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.90	

Anexo C. Análisis Global de los ensamblajes.

Anexo C1. Medias e intervalos de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Odonata de los cinco cuerpos de agua.

	Media	-95.00%	95.00%	N
CH	26.26	16.17	36.34	54
CL	15.37	5.56	25.17	49
EZ	76.93	36.54	117.33	61
RP	78.36	41.48	115.24	42
TZ	55.76	35.15	76.38	38

Anexo C2. Medias e intervalos de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Odonata de las estaciones del año.

	Media	-95.00%	95.00%	N
Invierno	67.786	44.717	90.855	56
Otoño	81.167	44.127	118.206	72
Primavera	29.134	18.131	40.138	67
Verano	13.918	7.701	20.136	49

Anexo C3. Estadísticos del ANOVA de dos vías o factores (cuerpo de agua, estación) aplicado a la abundancia muestral de larvas de Odonata.

	SS	g.l.	MS	F	<i>p</i>
Intercepto	1125.641	1	1125.6	614.74	0.000*
Estación	46.879	3	15.6	8.53	0.000*
Localidad	67.558	4	16.9	9.22	0.000*
Estacion*Localidad	24.800	12	2.1	1.13	0.338
Error	410.165	224	1.8		

Anexo C4. Valores de *p* para los contrastes de Bonferroni aplicados a las abundancias de larvas entre de los cuerpos de agua.

	CH	CL	EZ	RP
CH				
CL	0.437			
EZ	0.092	0.000*		
RP	0.000*	0.000*	0.628	
TZ	0.017*	0.000*	1.000	1.000

Anexo C5. Valores de p para los contrastes de Bonferroni aplicados a las abundancias de larvas entre de las estaciones.

	Invierno	Otoño	Primavera
Invierno			
Otoño	1.000		
Primavera	0.001*	0.004*	
Verano	0.000*	0.000*	0.017*

Anexo C6. Valores promedio de larvas de Zygoptera para cada arroyo, e intervalos de confianza al 95% para la media.

	Media	Zygop -95.00%	Zygop +95.00%	N
CH	16.30	7.692	24.917	54
CL	10.08	0.624	19.533	49
EZ	12.14	4.025	20.256	61
RP	8.81	-8.614	26.224	42
TZ	57.74	45.576	69.914	38

Anexo C7. Valores promedio de larvas de Zygoptera por estación del año, e intervalos de confianza al 95% para la media.

	Media	Zygop -95.00%	Zygop +95.00%	N
Invierno	21.46	13.646	29.282	56
Otoño	19.15	10.429	27.877	72
Primavera	21.01	10.237	31.792	67
Verano	10.49	4.747	16.233	49

Anexo C8. Estadísticos del ANOVA de dos vías o factores (cuerpo de agua, estación) aplicado a la abundancia de larvas de Zygoptera.

	SS	g.l.	MS	F	p
Intercepto	574.39	1	574.39	331.19	0.000
Estación	15.71	3	5.24	3.02	0.031
Localidad	65.82	4	16.45	9.49	0.000
Estacion*Localidad	20.18	12	1.68	0.97	0.479
Error	388.49	224	1.73		

Anexo C9. Valores de p para los contrastes de Bonferroni aplicados a las abundancias de larvas de Zygoptera entre de los cuerpos de agua.

	CH	CL	EZ	RP
CL	0.263			
EZ	1.000	0.577		

RP	1.000	1.000	1.000	
TZ	0.000	0.000	0.000	0.000

Anexo C10. Valores de *p* para los contrastes de Bonferroni aplicados a las abundancias de larvas de Zygoptera entre de las estaciones.

	Invierno	Otoño	Primavera	Verano
Invierno				
Otoño		0.663		
Primavera		0.310	1.000	
Verano		0.013	0.513	1.000

Anexo C11. Valores promedio de larvas de Anisoptera para cada arroyo, e intervalos de confianza al 95% para la media.

	Media	-95.00%	95.00%	N
CH	9.33	5.36	13.31	54
CL	4.59	2.99	6.19	49
EZ	64.33	25.21	103.45	61
RP	67.79	32.35	103.22	42
TZ	7.13	2.61	11.65	38

Anexo C12. Valores promedio de larvas de Anisoptera por estación del año, e intervalos de confianza al 95% para la media

	Media	-95.00%	95.00%	N
Invierno	46.32	25.71	66.93	56
Otoño	62.01	26.08	97.95	72
Primavera	8.12	4.74	11.50	67
Verano	3.43	1.77	5.08	49

Anexo C13. Estadísticos del ANOVA de dos vías o factores (cuerpo de agua, estación) aplicado a la abundancia muestral de larvas de Anisoptera.

	SS	g.l.	MS	F	p
Intercepto	555.95	1	555.95	365.92	0.000
Estacion	63.46	3	21.15	13.92	0.000
Localidad	77.45	4	19.36	12.74	0.000
Estacion*localidad	21.52	12	1.79	1.18	0.298
Error	340.33	224	1.52		

Anexo C14. Valores de p para los contrastes de Bonferroni aplicados a las abundancias de larvas de Anisoptera entre de los cuerpos de agua

	CH	CL	EZ	RP
CH				
CL	1.000			
EZ	0.001	0.000		
RP	0.000	0.000	0.002	
TZ	1.000	1.000	0.000	0.000

Anexo C15. Valores de p para los contrastes de Bonferroni aplicados a las abundancias de larvas de Anisoptera entre de las estaciones.

	Invierno	Otoño	Primavera
Invierno			
Otoño	1.000		
Primavera	0.000	0.000	
Verano	0.000	0.000	0.103

Anexo C16. Valores promedio de larvas de Coenagrionidae para cada arroyo, e intervalos de confianza al 95% para la media.

	Media	-95.00%	95.00%	N
CH	9.54	5.32	13.75	54
CL	0.12	0.03	0.22	49
EZ	7.28	4.61	9.94	61
RP	7.55	4.25	10.84	42
TZ	48.29	29.46	67.12	38

Anexo C17. Valores promedio de larvas de Coenagrionidaea por estación del año, e intervalos de confianza al 95% para la media

	Media	-95.00%	95.00%	N
Invierno	15.71	8.28	23.14	56
Otoño	10.14	4.18	16.10	72
Primavera	15.55	6.31	24.80	67
Verano	9.49	3.67	15.31	49

Anexo C18. Estadísticos del ANOVA de dos vías o factores (cuerpo de agua, estación) aplicado a la abundancia muestral de larvas de Coenagrionidae.

	SS	g.l.	MS	F	p
--	----	------	----	---	---

Intercepto	303.35	1	303.35	226.83	0.0000
Estacion	15.02	3	5.01	3.74	0.0118
Localidad	172.70	4	43.17	32.28	0.0000
Estacion*localidad	15.72	12	1.31	0.98	0.4691
Error	299.57	224	1.34		

Anexo C19. Valores de p para los contrastes de Bonferroni aplicados a las abundancias de larvas de Coenagrionidae entre de las estaciones.

	CH	CL	EZ	RP
CH				
CL	0.000			
EZ	1.000	0.000		
RP	1.000	0.000	1.000	
TZ	0.000	0.000	0.000	0.000

Anexo C20. Valores de p para los contrastes de Bonferroni aplicados a las abundancias de larvas de Coenagrionidae entre de las estaciones.

	Invierno	Otoño	Primavera
Invierno			
Otoño	0.162		
Primavera	0.358	1.000	
Verano	0.060	1.000	1.000

Anexo C21. Medias e intervalos de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Gomphidae de los cinco cuerpos de agua.

	Media	-95.00%	95.00%	N
CH	7.91	4.07	11.75	54
CL	2.04	1.04	3.04	49
EZ	33.51	11.93	55.09	61
RP	51.24	24.25	78.22	42
TZ	1.16	0.24	2.08	38

Anexo C22. Valores promedio de larvas de Gomphidae por estación del año, e intervalos de confianza al 95% para la media

	Media	-95.00%	95.00%	N
Invierno	35.89	18.54	53.25	56
Otoño	32.50	12.09	52.91	72
Primavera	5.22	2.20	8.24	67
Verano	1.37	0.49	2.25	49

Anexo C23. Estadísticos del ANOVA de dos vías o factores (cuerpo de agua, estación) aplicado a la abundancia muestral de larvas de Gomphidae.

	SS	g.l.	MS	F	p
Intercepto	273.44	1	273.44	194.05	0.000
Estación	44.73	3	14.91	10.58	0.000
Localidad	85.75	4	21.44	15.21	0.000
Estacion*localidad	28.75	12	2.40	1.70	0.068
Error	315.65	224	1.41		

Anexo C24. Valores de *p* para los contrastes de Bonferroni aplicados a las abundancias de larvas de Gomphidae entre los cuerpos de agua.

	CH	CL	EZ	RP
CH				
CL	0.039			
EZ	1.000	0.001		
RP	0.000	0.000	0.000	
TZ	0.002	1.000	0.000	0.000

Anexo C25. Valores de *p* para los contrastes de Bonferroni aplicados a las abundancias de larvas de Gomphidae entre de las estaciones.

	Invierno	Otoño	Primavera
Invierno			
Otoño	1.000		
Primavera	0.000	0.000	
Verano	0.000	0.000	0.114

Anexo C26. Valores promedio de larvas de Libellulidae por estación del año, e intervalos de confianza al 95% para la media.

	Media	-95.00%	95.00%	N
Invierno	10.38	5.17	15.58	56
Otoño	29.35	9.60	49.10	72
Primavera	2.88	1.88	3.88	67
Verano	2.04	0.99	3.09	49

Anexo C27. Medias e intervalos de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Libellulidae de los cinco cuerpos de agua.

	Media	-95.00%	95.00%	N
CH	1.43	0.61	2.24	54

CL	2.53	1.42	3.64	49
EZ	30.82	8.29	53.35	61
RP	16.55	5.55	27.55	42
TZ	5.55	1.58	9.53	38

Anexo C28. Valores de U y probabilidades p de la prueba de Mann-Whitney para las comparaciones pareadas de la abundancia de larvas de Libellulidae entre los cuerpos de agua.

	CH	CL	EZ	RP
CL	$U=837, 0.001$			
EZ	$U=869, 0.001$	$U=1055, 0.008$		
RP	$U=509, 0.001$	$U=630, 0.001$	$U=1209, 0.488$	
TZ	$U=691, 0.008$	$U=906, 0.831$	$U=881, 0.0458$	$U=550, 0.017$

Anexo C29. Valores de U y probabilidades p de la prueba de Mann-Whitney para las comparaciones pareadas de la abundancia de larvas de Libellulidae entre las estaciones del año.

	Invierno	Otoño	Primavera
Otoño	$U=1753, p=0.206$		
Primavera	$U=1554, p=0.102$	$U=1701, p=0.003$	
Verano	$U=1031, p=0.028$	$U=1089, p< 0.001$	$U=1493, p=0.406$

Anexo C30. Medias e intervalos de confianza al 95% para la abundancia de larvas de Calopterygidae de los cinco cuerpos de agua.

	Media	-95.00%	95.00%	N
CH	7.06	0.04	14.07	54
CL	10.45	0.98	19.91	49
EZ	2.89	0.48	5.29	61
RP	0.79	0.25	1.32	42
TZ	0.24	-0.14	0.61	38

Anexo C31. Valores promedio de larvas de Calopterygidae por estación del año, e intervalos de confianza al 95% para la media

	Media	-95.00%	95.00%	N
Invierno	3.09	1.16	5.01	56
Otoño	8.04	1.59	14.50	72
Primavera	4.75	-1.10	10.59	67
Verano	0.84	0.34	1.34	49

Anexo C32. Valores de U y probabilidades p de la prueba de Mann-Whitney para las comparaciones pareadas de la abundancia de larvas de Calopterygidae entre los cuerpos de agua.
 *= diferencia significativa $p < 0.05$

	CH	CL	EZ	RP
CL	$U=968, p=0.019^*$			
EZ	$U=1434, p=0.234$	$U=841, p < 0.001^*$		
RP	$U=876, p=0.057$	$U=492, p < 0.001^*$	$U=1155, p=0.399$	
TZ	$U=637, p=0.002^*$	$U=285, p < 0.001^*$	$U=845, p=0.002^*$	$U=667, p=0.208$

Anexo C33. Valores de U y probabilidades p de la prueba de Mann-Whitney para las comparaciones pareadas de la abundancia de larvas de Calopterygidae entre las estaciones del año.

	Invierno	Otoño	Primavera
Otoño	$U=1996, p=0.925$		
Primavera	$U=1614, p=0.184$	$U=2142, p=0.255$	
Verano	$U=1129, p=0.118$	$U=1497, p < 0.159$	$U=1591, p=0.779$