Revista Mexicana de Biodiversidad

Revista Mexicana de Biodiversidad 89 (Suplem. 2018): S45 - S64

Suplemento

Riqueza y diversidad de insectos acuáticos en la cuenca del río Usumacinta en México

Richness and diversity of aquatic insects in the Usumacinta River basin in Mexico

María Mercedes Castillo [a, *], Rafael Barba-Álvarez [b] y Alfredo Mayorga [b]

[a] *Departamento de Ciencias de la Sustentabilidad, El Colegio de la Frontera Sur, Carretera Villahermosa-Reforma Km. 15.5 Ranchería Guineo, Sección II, 86280 Villahermosa, Tabasco, México*

[b] *Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 3er Circuito Exterior, Cd. Universitaria, 04510 Ciudad de México, México*

*Autor para correspondencia: mmcastillo@ecosur.mx (M.M. Castillo)

Recibido: 10 marzo 2017; aceptado: 23 noviembre 2017

Resumen

A pesar de la importancia ecológica de los insectos acuáticos, se conoce poco sobre la distribución y ecología de este grupo de organismos en la cuenca del río Usumacinta. El objetivo fue analizar patrones de riqueza y diversidad de los insectos acuáticos en esta cuenca en México. Se realizaron revisiones de colecciones y literatura y muestreos en arroyos, ríos y lagunas en Centla, Tenosique-Palizada y Lacantún-Yaxchilán. Con las recolectas, el número de familias se incrementó de 45 reportadas a 72, mientras que el número de géneros aumentó de 109 a 192. La zona Lacantún-Yaxchilán presentó la riqueza más alta con 70 géneros, seguida por Centla con 69 y Tenosique-Palizada con 62. Ephemeroptera y Trichoptera fueron abundantes en los ambientes lóticos de Lacantún-Yaxchilán mientras que en Centla y Tenosique-Palizada dominaron Díptera, Hemiptera y Odonata. La menor abundancia se observó en la época de lluvias en las 3 áreas estudiadas. La mayor riqueza y diversidad se encontró en ríos y arroyos de Lacantún-Yaxchilán y en una laguna de Centla, lo cual sugiere que hábitats con mayor diversidad pueden encontrarse a lo largo de la cuenca tanto en ambientes lóticos de los tributarios como en el plano de inundación del río Usumacinta.

Palabras clave: Macrofitas acuáticas; Laguna de inundación; Centla; Montes Azules; Arroyo; Áreas protegidas

Abstract

Aquatic insects play an important role in aquatic ecosystem but little is known about their diversity, distribution and ecology in the Usumacinta River Basin. The objective was to analyze richness and diversity patterns of aquatic insect assemblages in the Usumacinta Basin in Mexico. Entomological collections and literature were revised for reported taxa for the Usumacinta watershed. Sampling was conducted in streams, rivers, and floodplain lakes in Centla, Tenosique-Palizada and Lacantún-Yaxchilán. The number of families was increased from 45 to 70 and the number of genera from 109 to 192. The Lacantún-Yaxchilán area showed the highest richness, with 70 genera, followed by

ISSN versión electrónica: 2007-8706; Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (4.0) http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.0.2177

http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.0.2177

Centla with 69 and Tenosique-Palizada with 62. Ephemeroptera and Trichoptera were very abundant and diverse in the lotic habitats of Lacantún-Yaxchilán, while Diptera, Hemiptera and Odonata dominated in the lentic habitats of Centla and Tenosique-Palizada. Abundance was lower during the rainy season in the three study areas. The highest diversity was associated to streams and rivers in Lacantún-Yaxchilán and a floodplain lake in Centla with abundant aquatic macrophytes, suggesting that habitats with greater diversity can occur at different points along the basin, including the lotic environments of the tributaries and in lakes of the Usumacinta floodplain.

Keywords: Aquatic macrophytes; Floodplain lagoon; Centla; Montes Azules; Stream; Protected areas

Introducción

Los ecosistemas dulceacuícolas concentran una elevada diversidad de especies, dado que cerca del 9.5% del total de las especies de animales descritas hasta ahora se encuentran en un 0.8% de la superficie que ocupan estos ecosistemas a escala global (Strayer y Dudgeon, 2010). Sin embargo, la elevada demanda por el uso del agua, los impactos de cambios en el uso del suelo sobre los ecosistemas acuáticos, la sobreexplotación de especies acuáticas y la introducción de especies exóticas, entre otras amenazas, han llevado a colocar a la biodiversidad dulceacuícola en un alto riesgo de extinción, que supera el de los organismos terrestres (Collen et al., 2014; Dudgeon et al., 2006). De las 126,000 especies de agua dulce que se conocen, un 60.4% son insectos, variando mucho el grado de conocimiento entre los diferentes órdenes, siendo para algunos, como los Diptera, muy escasa la información actualmente existente (Balian et al., 2008).

Además de ser un grupo diverso, los insectos acuáticos son un componente importante de las comunidades de invertebrados en ecosistemas dulceacuícolas, pudiendo dominar la abundancia en arroyos y lagunas tropicales (Jacobsen et al., 2008; Kouamé et al., 2010). Estos organismos se caracterizan por presentar al menos una fase del desarrollo dentro del agua, así como diversas adaptaciones al intercambio gaseoso y a la osmorregulación, que les permite ocupar una variedad considerable de microhábitats en los ambientes acuáticos (Cummins et al., 2008). Los insectos acuáticos juegan un papel importante en el procesamiento de la materia orgánica tanto de origen acuático como terrestre, representando un enlace importante entre las fuentes basales de energía y niveles tróficos superiores como anfibios y peces (Hershey et al., 2010). Además de este servicio ecosistémico de soporte, este grupo representa una fuente de alimento para diversos grupos indígenas en Asia, África y América (incluyendo México) y suministra diversos servicios culturales por su papel en la pesca deportiva, el biomonitoreo de ecosistemas acuáticos y la medicina tradicional, entre otros (Macadam y Stockan, 2015; Ramos-Elorduy y Pino-Moreno, 2001, 2004).

Diversos factores afectan la composición, la diversidad y la abundancia de los insectos acuáticos. Aspectos físicoquímicos del agua como la concentración de oxígeno, la temperatura y la salinidad, así como elementos del hábitat físico como el sustrato y la corriente pueden influir sobre estos organismos (Allan y Castillo, 2007; Hershey et al., 2010). La disponibilidad de alimento es otro factor que puede influir sobre la abundancia y composición del ensamble de insectos, ya que influye sobre los grupos tróficos presentes y la producción secundaria (Allan y Castillo, 2007). Estos factores pueden variar a lo largo de una red fluvial, desde los arroyos de cabecera hasta los ríos en las tierras bajas y lateralmente desde el cauce principal del río al plano de inundación, influyendo sobre la composición y abundancia de los ensambles de insectos (Junk et al., 1989; Vannote et al., 1980). También estos ensambles pueden presentar variaciones estacionales debido a cambios en las condiciones de flujo que pueden influir sobre la calidad del agua, el hábitat físico y las fuentes de alimento afectando las tasas de crecimiento y mortalidad (Jacobsen et al., 2008).

La región Neotropical es la segunda más diversa en insectos acuáticos después de la zona Paleártica, aunque dado que la zona Holoártica ha sido más estudiada, los patrones globales de diversidad en insectos acuáticos pueden presentar cierto sesgo (Balian et al., 2008). De allí, la necesidad de estudiar la composición y distribución de insectos acuáticos en ecosistemas tropicales para identificar zonas de alta riqueza de especies que ayuden a definir áreas prioritarias para la conservación enfocadas hacia los ambientes dulceacuícolas, dado que la tendencia mundial se ha orientado hacia la protección de los ecosistemas terrestres (Abell et al., 2007; Herbert et al., 2010; Howard et al., 2015). Esto es particularmente relevante para las especies de insectos acuáticos debido a que muestran un alto endemismo dentro de la ecorregiones globales, por lo que la desaparición de una especie en una región puede llevar a su extinción (Dudgeon et al., 2006).

En el sur de México, son escasos los estudios sobre insectos acuáticos (Bond et al., 2014; Bueno-Soria y Barba-Álvarez, 2011; Bueno-Soria et al., 2005; Estrada-Loreto, 2011). En particular, se conoce poco sobre la distribución

y ecología de este grupo en los ambientes acuáticos de la cuenca del Usumacinta, a pesar de ser el río más grande de Mesoamérica, con una elevada biodiversidad y numerosas áreas protegidas (March-Mifsut y Castro, 2010). La mayoría de los trabajos encontrados que hacen referencia a insectos acuáticos en la cuenca son estudios taxonómicos, que describen alguna nueva especie o bien mencionan nuevos registros (Flint, 1970, 1972, 1974; González-Soriano y Paulson, 2011; Lugo-Ortiz y McCafferty, 1994, 1998; McCafferty, 1968). Pocos estudios se han orientado a la caracterización de los ensambles de insectos acuáticos y su función como indicadores biológicos tanto en las subcuencas ubicadas en México como en Guatemala (Bestelmeyer y Leeanne, 2000; Estrada-Loreto, 2011; Reyes-Morales, 2014). Aunado a ésto, las presiones por la transformación del uso del suelo y la alteración hidrológica en la cuenca (March-Mifsut y Castro, 2010), hacen imperante conocer la distribución de los insectos acuáticos como insumo para la identificación de zonas prioritarias de conservación de la biota acuática. Por lo tanto, dada la importancia de los insectos acuáticos en los ecosistemas y la escasa información existente para la cuenca del río Usumacinta, en este trabajo se propone analizar la composición del ensamble de insectos acuáticos en hábitats lénticos y lóticos en la cuenca del Usumacinta en México para identificar áreas y condiciones que estén asociadas con mayor riqueza y diversidad. Nuestro enfoque fue estudiar el ensamble de insectos acuáticos en arroyos, ríos y lagunas en 3 zonas a lo largo de la cuenca del río Usumacinta durante 3 temporadas del año.

Materiales y métodos

La revisión de insectos acuáticos registrados en la cuenca del río Usumacinta se realizó considerando los 5 órdenes de insectos: Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Odonata y Megaloptera, cuyos miembros son estrictamente acuáticos, es decir, que alguna fase del ciclo de vida se desarrolla en estos ambientes. La búsqueda también se orientó hacia familias que presentan especies con algún estadio acuático en los órdenes: Coleoptera, Lepidoptera, Hemiptera, Orthoptera, Hymenoptera y Diptera. Se le solicitó a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio) información sobre insectos incluida en el Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB) (proyectos de origen de registros: Casas-Martínez et al., 2012; Casas-Martínez y Orozco Bonilla, 2004; Contreras-Ramos, 2000; Díaz-Batres, 2004; Gómez y Gómez 2004; Huerta-Jiménez, 2015; Ponce-García, 2012). También se consultaron diversas colecciones entomológicas (Colección Nacional de Insectos [CNIN], Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Smithsonian National Museum of Natural History, Essig Museum of Entomology Collections en la University de California, Berkeley) así como el compendio en el portal SCAN (Symbiota Collections of Arthropods Network, http://symbiota4.acis.ufl.edu/scan/portal/index.php) que integra los catálogos de diversas colecciones de Norte América, incluyendo México. Además se revisó literatura que contiene registros para la región para determinar si incluía reportes de especies acuáticas para la cuenca.

La cuenca del río Usumacinta tiene una extensión de 73,195.22 km^2 y es compartida principalmente por Guatemala (57.9%) y México (47.1%), aunque una pequeña proporción se encuentra en Belice (0.001%). En México, sus principales tributarios son los ríos Lacantún, Chancalá, Chacamax y San Pedro. La cuenca presenta un plano de inundación con numerosas lagunas y pantanos aguas abajo de Tenosique en Tabasco. A pesar que un 32% de la cuenca se encuentra bajo algún régimen de protección, incluyendo 8 reservas de biósfera y numerosos parques nacionales y estatales, el 36% de la cuenca ha experimentado conversión de la vegetación nativa a otros usos (March-Mifsut y Castro, 2010).

Los muestreos se realizaron en 3 zonas en la cuenca del río Usumacinta en México ubicadas en Centla, Tenosique-Palizada y Lacantún-Yaxchilán en un gradiente altitudinal (0-160 m snm) (fig. 1). El muestreo incluyó lagunas de inundación, canales, arroyos y ríos, abarcando así diversos tipos de ambientes acuáticos.

En la zona Centla perteneciente al delta del Usumacinta se muestrearon las lagunas San Pedrito (3 sitios), La Puerta Pajaral (2 sitios) y San Isidro (3 sitios), así como los canales de conexión de las lagunas San Pedrito y San Isidro con el río Usumacinta (canales San Pedrito y Salsipuedes, respectivamente). Todos los sitios muestreados en esta zona se encuentran dentro del perímetro de la Reserva de Biosfera Pantanos de Centla (Guerra-Martínez y Ochoa-Gaona, 2008). Las lagunas de San Pedrito y La Puerta Pajaral presentan escasa vegetación acuática flotante o sumergida y se encuentran bajo la influencia de la intrusión salina, presentando elevada conductividad en algunas temporadas del año (2,800-6,500 $\mu S\ cm^{-1}$, M. Castillo, datos no publicados). En San Isidro, la vegetación acuática flotante y sumergida fue más abundante observándose: *Eichhornia* sp., *Pistia* sp., *Salvinia auriculata*, *Nympha* sp., *Cabomba palaeformis*, *Oxycarium cubense* y *Najas* sp., entre otras. Los muestreos se realizaron en octubre de 2014, en marzo, junio y septiembre de 2015, abarcando los periodos de secas, inicio de lluvias y lluvias.

En la zona Tenosique-Palizada de la planicie de inundación se recolectaron muestras en las lagunas de Nueva Esperanza (3 sitios), Canitzán (3 sitios) y en los

http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.0.2177

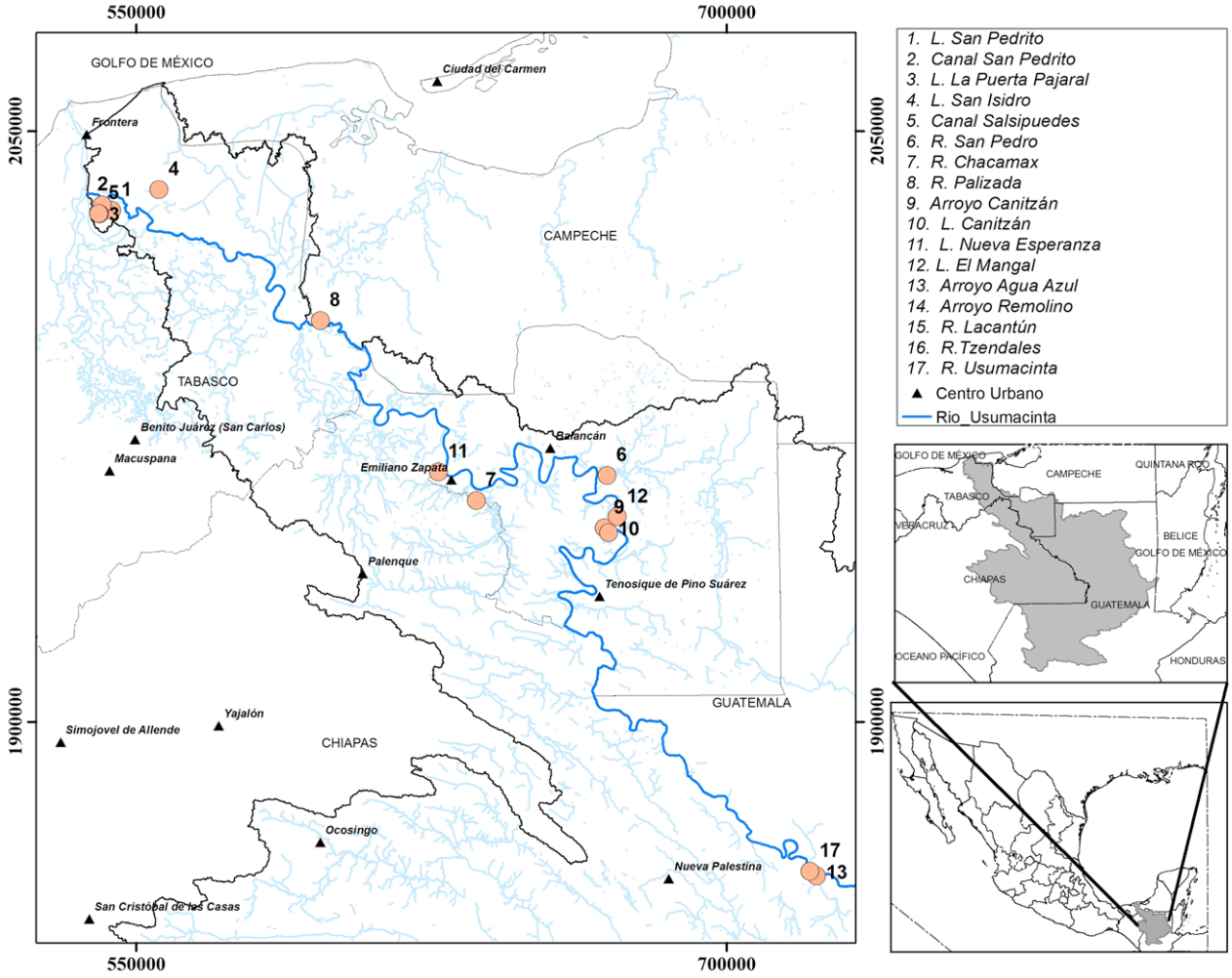

Figura 1. Ubicación de puntos de muestreo en la cuenca del río Usumacinta.

ríos San Pedro (2 sitios), Chacamax (2 sitios) y Palizada (2 sitios). Esta zona está más impactada por actividades humanas como ganadería, agricultura y centros urbanos. La vegetación en las márgenes de la laguna de Nueva Esperanza está dominada por zarzales (*Mimosa pigra*) mientras que en Canitzán hay una mezcla de *Phragmites* sp., *Typha* sp. y *Thalia pontederia*. Plantas flotantes como *Eichhornia* sp. y *Salvinia auriculata* estuvieron presentes en ambas lagunas pero en baja abundancia. Los muestreos se realizaron en abril, junio y agosto de 2015. También se recolectaron muestras en el arroyo Canitzán y en la laguna El Mangal (3 sitios) en octubre de 2014.

La zona Lacantún-Yaxchilán se encuentra a una altitud de 160 m snm y comprende la parte baja de la subcuenca del río Lacantún así como el cauce principal del río Usumacinta y algunos arroyos que drenan hacia los ríos. Se realizaron 3 campañas de muestreo en 2015 en los meses de marzo, junio y septiembre. Los puntos en el río Lacantún fueron: el cauce principal a la altura del ejido Reforma Agraria, el arroyo Remolino y el río Tzendales. El arroyo Remolino atraviesa la Reserva Ejidal Reforma Agraria mientras que el río Tzendales se encuentra dentro de la Reserva de Biosfera de Montes Azules. También se trabajó sobre el cauce principal del río Usumacinta a la altura de Frontera Corozal (playón Macachi) y los arroyos Agua Azul y Guatemala, que desembocan al río Usumacinta entre Frontera Corozal y Yaxchilán.

Se utilizó una red tipo “D” (500 µm) para recolectar insectos acuáticos asociados a la vegetación acuática (macrofitas flotantes, sumergidas, emergentes) en las orillas de los ríos y lagunas. Para el muestreo de arroyos y ríos vadeables se empleó una malla de pateo (500 µm), ya que permite remover el sustrato. Los muestreos se realizaron empleando un enfoque multihábitat cubriendo

http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.0.2177

la zona litoral, la vegetación acuática y los sedimentos del fondo, de ser esto factible, aplicándose tiempos similares de esfuerzo en todos los sitios. En cada sitio de estudio se recolectaron 3 réplicas y se tomaron las coordenadas geográficas. Las muestras fueron preservadas en etanol al 70%, etiquetadas y transportadas al laboratorio para su separación, identificación y conteo. Para la identificación se emplearon principalmente los trabajos de Berner y Pescador (1988), Blackwelder (1944,1945), Bueno-Soria (1984, 2010), Bueno-Soria y Flint (1978), Chacón y Segnini (1996), Cranston y Daly (2008), Edmunds et al. (1976), Flint et al. (1999), McCafferty (1983), McCafferty et al. (1997), Morse (1999, 2009), Needham et al. (2000), Novelo (1996, 1997a, 1997b), Pescador y Richard (2004), Stewart y Stark (1993), Usinger (1956), Westfall y May (1996) y Wiggins (1996).

Para comparar la composición y estructura del ensamble de insectos acuáticos entre sitios y zonas se emplearon solo los resultados de los muestreos llevados a cabo en 2015, dado que se disponía de muestras de los mismos sitios en las 3 temporadas, haciendo comparativos los resultados. Se calcularon los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') y dominancia de Simpson (D) para cada zona y localidades empleando el nivel de género (Mueller et al. 2013). Para comparar la composición entre sitios de cada zona y entre zonas, se utilizó una ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) empleando la abundancia de organismos por género. Para someter a prueba la hipótesis nula de que no existen diferencias en el ensamble de insectos entre sitios y temporadas de muestreo se realizó un análisis de varianza multivariado con base en permutaciones (Permanova) basándose en matrices de similitud de Bray-Curtis construidas a partir de la abundancia de cada género. Al encontrarse diferencias significativas se aplicaron comparaciones múltiples y el análisis Simper para identificar los taxones que más contribuyeron a estas diferencias (Anderson, 2001; Clarke, 1993; Clarke y Warwick, 2001). Todos los análisis fueron realizados usando PRIMER & PERMANOVA 6 y el nivel de significancia empleado fue de 5%.

Resultados

El número de registros de insectos acuáticos para la cuenca del río Usumacinta en la base de datos de Conabio (SNIB) fue de 782 e incluyó los órdenes: Odonata, Hemiptera, Megaloptera, Hymenoptera, Orthoptera, Trichoptera, Coleoptera y Diptera. En esta base de datos no aparecen registros para los órdenes estrictamente acuáticos: Ephemeroptera y Plecoptera, ni para Lepidoptera. El total de los registros incluye 8 órdenes, 16 familias, 36 géneros y 118 especies para la cuenca del Usumacinta en territorio mexicano. Diptera presentó el mayor número de géneros (20) y especies registradas (94), además de concentrar el 58% del total de los registros. Al analizar la distribución por municipios, se observa que el 60% de los registros se ubican en el municipio de Ocosingo y el 71% en la subcuenca del río Lacantún, mientras que los registros son escasos en los municipios de la parte norte de la cuenca (Centla, Jonuta). Al combinar todas las fuentes de registros consultadas (Conabio, literatura y colecciones), se obtuvieron 225 especies y 109 géneros que abarcan 10 órdenes y 45 familias, siendo Odonata y Diptera los mejor representados con 35 y 28 géneros respectivamente (tabla 1; apéndice 1).

Con el trabajo de campo realizado, se recolectaron 10 órdenes de insectos acuáticos (Ephemeroptera, Odonata, Orthoptera, Plecoptera, Hemiptera, Megaloptera, Trichoptera, Lepidoptera, Coleoptera, y Diptera), 61 familias y 127 géneros. La identificación a nivel de especie no fue posible debido a la falta de claves especializadas para la región. Al comparar con los reportes previos, el número de familias se incrementó en 27, ascendiendo de 45 reportadas a 72. Es importante resaltar que únicamente 44 géneros de los recolectados coinciden con los reportados previamente, con lo cual, este estudio contribuyó con 83

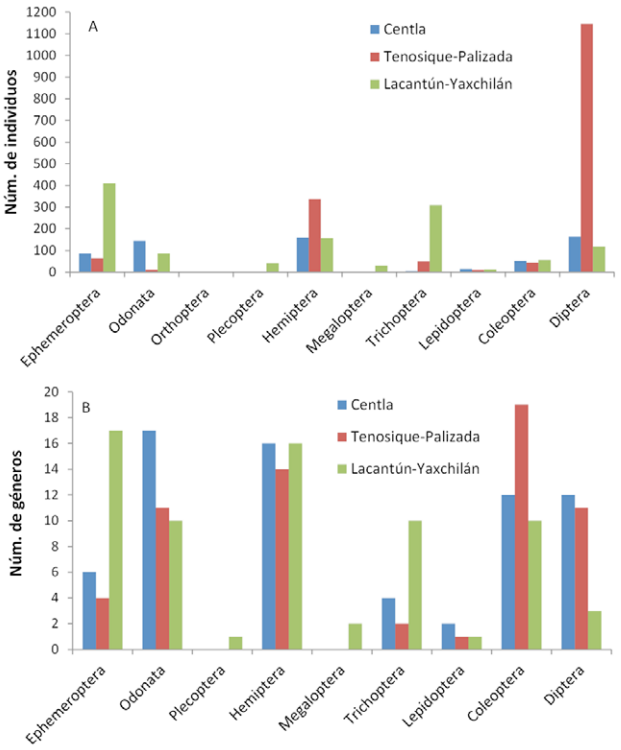

Figura 2. Número de individuos recolectados (A) y riqueza de géneros (B) por orden para cada zona estudiada.

http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.0.2177

nuevos registros de géneros para la cuenca (apéndice 2), haciendo un gran total actualizado de 192 géneros de insectos acuáticos registrados para la cuenca del río Usumacinta. El mayor número de registros nuevos de familias para la cuenca fue en los órdenes Hemiptera y Ephemeroptera, mientras que los nuevos registros de géneros fueron más numerosos en Coleoptera, Hemiptera y Ephemeroptera (tabla 1).

En este estudio, Diptera fue el orden de insectos acuáticos más abundante con 1,415 ejemplares, representando el 41.09%, seguido por Hemiptera y Ephemeroptera con 653 (19%) y 556 (16%) ejemplares respectivamente. Chironomidae (Diptera) fue la familia más abundante y a la vez dominante, constituyendo el 35.9% del total. Coleoptera, Hemiptera y Odonata fueron los órdenes con mayor riqueza con 26, 26 y 21 géneros respectivamente, seguidos por Diptera con 19.

Zona Centla. En esta zona del delta se recolectaron 69 géneros pertenecientes a 40 familias (apéndice 2) y dominaron en abundancia los órdenes: Odonata, Diptera, Hemiptera y Ephemeroptera (fig. 2). Los órdenes con mayor riqueza de géneros fueron: Odonata, Hemiptera, Coleoptera y Diptera. Entre los Odonata, dominó la familia Libellulidae, específicamente *Miathyria marcella* y en los Hemiptera, el género *Rhagovelia* de la familia Veliidae. *Tropisternus* sp., de la familia Hydrophilidae, fue el coleóptero más abundante. Los Diptera más abundantes fueron los Chironomidae y dentro de los Ephemeroptera, el género dominante fue *Caenis* (Caenidae), seguido de *Baetis* (Baetidae). La laguna San Isidro fue el sitio con mayor número de géneros (45) seguido del canal Salsipuedes y las lagunas de San Pedrito y La Puerta Pajaral (tabla 2). Igualmente la diversidad (índice de Shannon) fue más alta en la laguna de San Isidro y en el canal Salsipuedes que en las lagunas San Pedrito y la Puerta Pajaral. La laguna de San Isidro y el canal Salsipuedes presentaron mayor abundancia que San Pedrito y La Puerta Pajaral, donde la abundancia disminuyó en el muestreo de junio. Entre las fechas de muestreo se observaron cambios en la abundancia, presentando una tendencia a disminuir en la temporada de lluvias (septiembre) en casi todos los grupos (fig. 3A), mientras que riqueza pasó de 25 géneros en la temporada de secas a 58 en lluvias.

Los resultados del escalamiento multidimensional (fig. 4A), así como los resultados de Permanova indican diferencias significativas en la estructura de los ensambles entre sitios ($F_{3,54}$ = 3,8663, p = 0.004) y temporadas de muestreo ($F_{2,54}$ = 2.25, p = 0.007). A pesar de existir una gran variación entre los puntos de muestreo, como se evidencia en los factores de interacción que incluyen los puntos ($F_{10,54}$ = 2.58, p = 0.0001), la interacción entre temporadas y sitios fue significativa ($F_{6,54}$ = 1.60, p = 0.0124) indicando que el efecto de la época de muestreo es diferente entre los sitios. Esto se evidencia al realizar las comparaciones múltiples para el factor temporada, las cuales indican que solo el canal Salsipuedes presentó diferencias entre temporadas (p < 0.048). Por otra parte, al realizar las comparaciones entre sitios, se detectaron diferencias significativas entre la laguna de San Isidro y las lagunas San Pedrito (p = 0.015) y La Puerta Pajaral (p = 0.028) en la temporada de secas, siendo las disimilitudes entre sitios mayores al 91%. Las diferencias entre las lagunas San Isidro y San Pedrito estuvieron dadas principalmente por la mayor abundancia de Chironomidae en San Pedrito

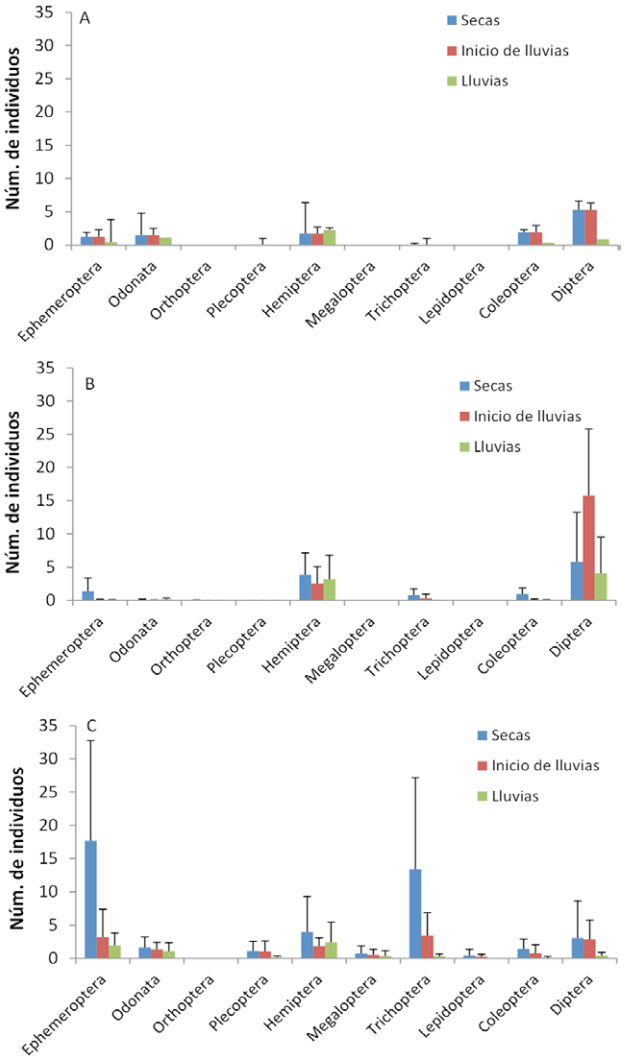

Figura 3. Abundancia de los órdenes de insectos acuáticos en cada temporada de muestreo y para cada zona estudiada (A) Centla, (B) Tenosique-Palizada y (C) Lacantún-Yaxchilán. Se presentan promedio y desviación estándar entre los sitios de muestreo para cada temporada.

http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.0.2177

y de *Libellula* sp., *Caenis* sp., *Abedus* sp., *Argia* sp. y *Tauriphila* sp. en la laguna de San Isidro explicando estos géneros un 69% de las diferencias. Un patrón similar se observó entre San Isidro y La Puerta Pajaral. En la temporada de inicio de lluvias, se encontraron diferencias entre San Isidro y el Canal Salsipuedes ($p = 0.019$) así con la laguna de San Pedrito ($p = 0.003$), con disimilitudes mayores al 81% entre sitios. La mayor abundancia de Chironomidae, *Eristalis* sp., *Tropisternus* sp., *Berosus* sp. y *Belostoma* sp. en Salsipuedes y de *Caenis* sp. en San Isidro definieron las diferencias entre estos sitios en un 70%. En San Isidro la mayor abundancia de los géneros

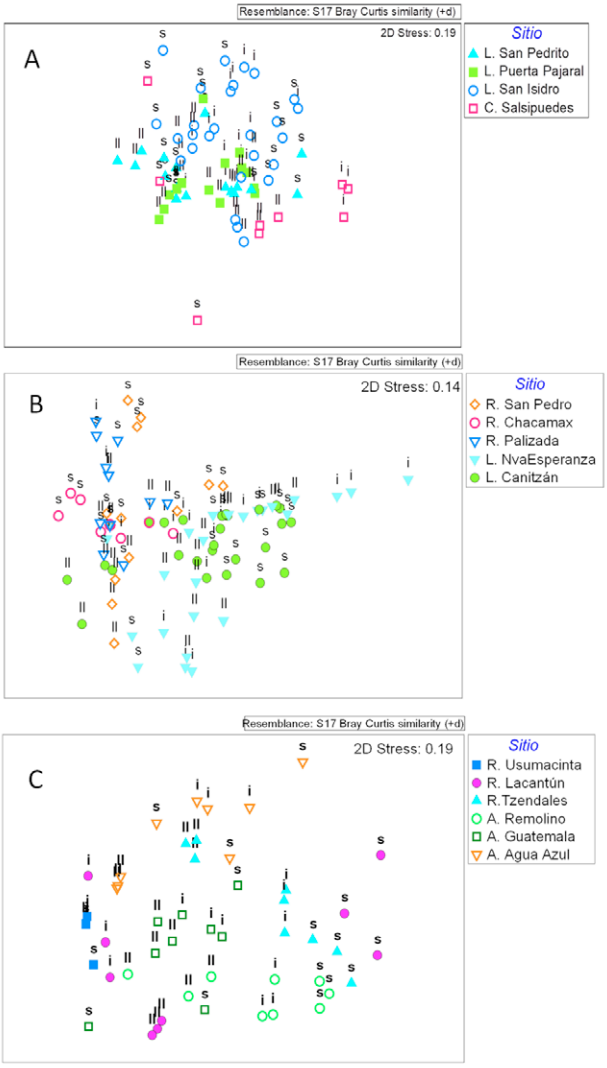

Figura 4. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) de las muestras recolectadas en los sitios de cada zona estudiada (A) Centla, (B) Tenosique-Palizada y (C) Lacantún-Yaxchilán. Se muestran las fechas de recolecta de cada muestra en la temporada de secas (s), inicio de lluvias (i) y lluvias (ll).

Miathyria, *Caenis* y *Baetis* y la menor abundancia de Chironomidae en San Pedrito, explicaron el 70% de las diferencias. En la temporada de lluvias, no se detectaron diferencias entre los ensambles de insectos acuáticos de los cuerpos de agua de esta zona ($p > 0.153$).

Zona Tenosique-Palizada. En esta zona de la planicie de inundación se recolectó un total de 62 géneros pertenecientes a 33 familias (apéndice 2), dominando los insectos de los órdenes Diptera, principalmente Chironomidae, y Hemiptera de la familia Notonectidae, siendo *Martarega* el género más abundante. Los órdenes con mayor riqueza de géneros fueron: Coleoptera, Hemiptera, Diptera y Odonata (fig. 2). La laguna de Canitzán presentó el mayor número de géneros, seguida por el río San Pedro, la laguna de Nueva Esperanza, mientras que los ríos Palizada y Chacamax fueron los más pobres en número de géneros (tabla 2). En las lagunas dominaron los Chironomidae llegándose a registrar en la laguna de Nueva Esperanza la mayor abundancia en este estudio con 632 ejemplares recolectados en un solo punto. Los Hemiptera, específicamente del género *Martarega*, fue el segundo grupo más abundante en este sitio. En el río San Pedro dominaron *Rheumatobates* sp. (Gerridae) y *Smicridea* sp. (Hydropsychidae) y en el Palizada dominó *Rhagovelia* sp. (Veliidae). El río Chacamax presentó además de baja riqueza, poca abundancia (24 ejemplares), siendo *Trichocorixa* sp. (Corixidae) el taxón más abundante. Aunque la laguna el Mangal solo se muestreó en octubre de 2014, se recolectaron 25 géneros en una sola oportunidad, dominando *Scirtes* sp. (Scirtidae) y *Protoneura* sp. (Protoneuridae). En el arroyo Canitzán, destacó la abundancia de Ephemeroptera (*Camelobaetidius* sp.) y Coleoptera de la familia Heteroceridae. Los índices de diversidad fueron más altos para el río San Pedro, seguido de la laguna Canitzán y los valores más bajos para la laguna de Nueva Esperanza y el río Chacamax (tabla 2).

En la gráfica de nMDS para esta zona se visualiza la separación de las lagunas de los ríos muestreados (fig. 4B). Los resultados de la Permanova indican que las diferencias entre fechas de muestreo no son significativas ($F_{2,78} = 0.89$, $p = 0.555$), así como la interacción entre sitios y fechas de muestreo ($F_{8,78} = 0.80$, $p = 0.84$). Aunque hay un efecto significativo de los sitios de muestreo, las interacciones significativas que incluyen los puntos de muestreo indican una alta variabilidad espacial ($F_{8,78} = 8.23$, $p = 0.001$). El análisis Simper indica que las disimilitudes entre los sitios fueron mayores al 91%. Diferencias entre la laguna de Canitzán y los ríos San Pedro y Chacamax vienen dadas por la mayor abundancia de Chironomidae, *Martarega* sp. y *Anopheles* sp. en la laguna de Canitzán. Igualmente, la mayor abundancia de Chironomidae, *Martarega* sp. y *Belostoma* sp. en la laguna de Nueva Esperanza la

http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.0.2177

diferencian de los ríos Chacamax y San Pedro. El río San Pedro se diferenció del Chacamax por la mayor abundancia de *Rheumatobates* sp., Chironomidae y *Smicridea* sp. En el río Palizada, la mayor abundancia de *Rhagovelia* sp. marcó la diferencia con los otros sitios. A pesar que el factor temporal no fue significativo, la riqueza en la zona varió de 35 géneros en marzo, a 15 en junio y 14 en septiembre, mientras que la abundancia tuvo su valor más alto en esta zona focal en el mes de junio (fig. 3B).

Zona Lacantún-Yaxchilán. Aquí se presentó la mayor riqueza con 43 familias y 70 géneros (apéndice 2). Los órdenes Ephemeroptera, Trichoptera y Hemiptera dominaron en abundancia (fig. 2), mientras que la mayor riqueza de géneros la presentaron los órdenes Ephemeroptera, Hemiptera, Coleoptera y Trichoptera. Entre los Ephemeroptera dominó *Traverella* sp. (Leptophlebiidae), *Chimarra* sp. (Philopotamidae) en los Trichoptera, y *Ambrysus* sp. (Naucoridae) entre los Hemiptera. La mayor riqueza se encontró en el río Tzendales y en el arroyo Remolino con 45 y 43 géneros respectivamente, mientras que el sitio sobre el río Usumacinta presentó baja riqueza y abundancia (tabla 2). El índice de Shannon igualmente fue mayor en el río Tzendales seguido del arroyo Remolino, siendo estos valores los más altos reportados para este estudio. Los sitios con mayor abundancia de insectos fueron el río Lacantún y el arroyo Remolino. En cuanto a la temporada de muestreo, secas (marzo) e inicio de lluvias (junio), fueron los meses en los que se obtuvo la mayor riqueza con 55 y 54 géneros, respectivamente. En temporada de lluvias (septiembre), el número de géneros disminuyó a 27, así como la abundancia de individuos recolectados (fig. 3C). Sin embargo, algunos géneros como *Baetis* y *Hetaerina* en el río Tzendales y *Rhagovelia* en el río Lacantún aumentaron sus densidades durante la temporada de lluvias.

En el nMDS se observó que los sitios de estas zona están separados entre sí (fig. 4C). Las muestras del río Lacantún, aparecen separadas en 2 grupos, pareciéndose más al río Usumacinta en la temporada de lluvias. Los resultados de la Permanova indican efectos significativos de la temporada ($F_{2,36}$ = 6.50, p = 0.001) y el sitio de muestreo ($F_{5,36}$ = 8.15, p = 0.001) así como una interacción significativa entre temporada y sitios ($F_{10,36}$ = 3.85, p = 0.001). Las comparaciones múltiples para el factor temporada indican diferencias significativas entre las temporadas para casi todo los sitios ($p < 0.035$), excepto para el río Tzendales y los arroyos Guatemala y Agua Azul entre secas e inicio de lluvias ($p > 0.1$). En la temporada de secas, las comparaciones entre sitios indican que la baja abundancia en el río Usumacinta marca las diferencias con los ríos Tzendales, Agua Azul y Remolino, siendo las disimilitudes mayores a 68%. En la temporada de inicio de lluvias (junio), se obtuvieron diferencias significativas entre todos los sitios de muestreo ($p < 0.023$). De acuerdo a los resultados de SIMPER las disimilitudes fueron mayores a 77% entre sitios y la baja abundancia en el Lacantún en esta época define las diferencias entre este río y los demás sitios de muestreo. La mayor abundancia de *Traverella* sp., *Smicridea* sp., *Anacroneuria* sp. y *Baetis* sp. en el río Tzendales contribuye en un 40% a las disimilitudes con los arroyos Agua Azul y Guatemala, en los cuales destaca la mayor abundancia de *Atopsyche* sp. y *Serromya* sp. en el primero y de *Rhagovelia* sp. en el segundo. En el arroyo Remolino, la mayor abundancia de *Chimarra* sp. y *Anacroneuria* sp. marca las diferencias con otros arroyos. En la temporada de lluvias, también

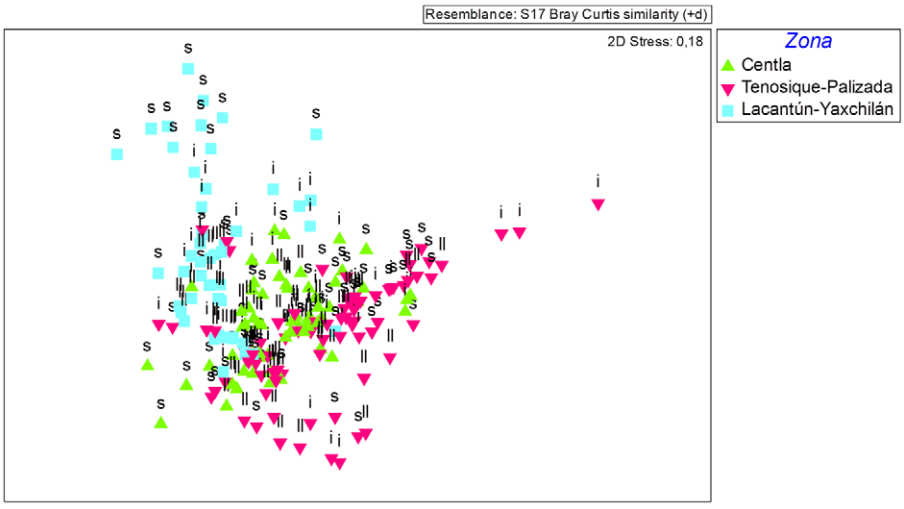

Figura 5. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) de las muestras recolectadas en las 3 zonas estudiadas. Se muestran las fechas de recolecta de cada muestra en la temporada de secas (s), inicio de lluvias (i) y lluvias (ll).

http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.0.2177

se observaron diferencias significativas entre los sitios de muestreo ($p < 0.014$), siendo las disimilitudes entre sitios mayores al 75%. Las diferencias entre el río Lacantún y los demás sitios vienen dadas por la mayor abundancia de *Rhagovelia* sp. y *Ambrysus* sp. en este río. En el río Tzendales, la abundancia más elevada de *Baetis* sp., *Hetaerina* sp. y *Lachlania* sp. contribuyó a las diferencias con los demás arroyos y ríos, mientras que en el arroyo Remolino destaca la mayor abundancia de *Thraulodes* sp., *Corydalus* sp. y *Limnophila* sp. En el arroyo Guatemala, la mayor abundancia de *Trepobates* sp. y *Leptohyphes* sp. contribuyó a las diferencias con otros sitios, mientras que en el arroyo Agua Azul es *Hetaerina* sp. el género más abundante.

Al comparar las 3 áreas se evidencia una mayor riqueza y diversidad en Lacantún-Yaxchilán, seguida de Centla (tabla 2). El nMDS aplicado a las 3 zonas (fig. 5) agrupa las muestras de la zona Lacantún Yaxchilán, separadas de las zonas Centla y Tenosique-Palizada, las cuales presentan una mayor similitud entre ellas. Los resultados de la Permanova indican diferencias significativas entre las 3 zonas ($F_{2,243} = 9.12$, $p = 0.001$) y las 3 temporadas ($F_{2,243} = 3.58$, $p = 0.001$), así como una interacción significativa entre estos 2 factores, indicando que el efecto de la temporalidad varía por zona ($F_{4,243} = 2.18$, $p = 0.001$). Al realizar las comparaciones múltiples se evidencian diferencias significativas entre las temporadas de secas y lluvias para las 3 áreas de muestreo ($p < 0.025$). Los resultados de Simper indican que los géneros que contribuyen a las diferencias entre zonas varían entre temporadas. Así, al comparar entre las zonas en la temporada de secas, la abundancia de Chironomidae, *Caenis* sp., *Libellula* sp. y *Abedus* sp. en Centla, Chironomidae, *Caenis* sp., *Trichocorixa* sp., *Martarega* sp. y *Belostoma* sp. en Tenosique-Palizada y *Chimarra* sp., *Smicridea* sp., *Traverella* sp., *Baetis* sp., *Baetodes* sp. y *Simulium* sp. en la zona Lacantún-Yaxchilán contribuyeron a explicar entre 50-60% de las diferencias entre zonas como lo indican los resultados de Simper. Al inicio de lluvias la abundancia de Chironomidae, *Caenis* sp. y *Miathyri*a sp. en Centla, Chironomidae y *Martarega* sp. en Tenosique-Palizada y de *Simulium* sp., *Chimarra* sp., *Smicridea* sp., *Limnocoris* sp. y *Anacroneuria* sp. en Lacantún-Yaxchilán, explicaron alrededor del 60% de las diferencias entre zonas. En la temporada de lluvias, la mayor abundancia de Chironomidae y *Tauriphila* en Centla, Chironomidae, *Rheumatobates* sp., *Martarega* sp. y *Tenagobia* sp. en Tenosique-Palizada y *Rhagovelia* sp., *Hetaerina* sp., *Baetis* sp., *Trepobates* sp. y *Leptohyphe* sp. en Lacantún-Yaxchilán explicaron cerca del 60% de las diferencias entre las zonas.

Entre los ambientes muestreados, la riqueza y diversidad fue más alta en arroyos y ríos que en las lagunas (tabla 2). Los ríos y arroyos de la zona Lacantún-Yaxchilán presentaron mayor riqueza, diversidad y abundancia que los de las otras zonas. Por otra parte, las lagunas en la zona Centla presentaron mayor riqueza y diversidad que las de la zona Tenosique-Palizada, mientras que estas últimas presentaron la mayor abundancia.

Tabla 1

Familias y géneros por orden reportados previamente para la cuenca y los obtenidos en este estudio. El número total para la cuenca incluye los reportes previos y los resultados del presente trabajo (ni, no identificado)

	Literatura y colecciones		Muestreos		Total	
Orden	Familias	Géneros	Familias	Géneros	Familias	Géneros
Ephemeroptera	3	3	8	18	9	19
Orthoptera	1	1	1	ni	1	1
Plecoptera	1	1	1	1	1	1
Hemiptera	5	8	12	26	12	28
Odonata	10	35	8	21	10	42
Megaloptera	2	3	1	2	2	4
Trichoptera	7	12	8	12	9	17
Lepidoptera	0	0	2	2	2	2
Coleoptera	8	16	11	26	14	34
Hymenoptera	2	2	0	0	2	2
Diptera	6	28	9	19	10	42
Total	45	109	61	127	72	192

http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.0.2177

Discusión

Los resultados de este estudio indican que la riqueza de insectos acuáticos en la cuenca del río Usumacinta es mucho mayor de la previamente conocida (tabla 1) y que la distribución de este grupo de organismos varía a lo largo de la cuenca y entre los tipos de ambientes. Los muestreos realizados permitieron incrementar en 76% el número de géneros previamente reportados para la cuenca y en un 64% el número de familias. Llama la atención la escasez de registros para esta zona de estudio de algunos grupos que permanecen una buena parte del ciclo de vida en ambientes acuáticos como Ephemeroptera y Trichoptera y que pueden encontrarse comúnmente en arroyos, ríos y lagunas. La mayoría de los géneros obtenidos en los muestreos han sido reportados para el resto del país, aunque muchos de ellos en estadios adultos. En el caso de los Ephemeroptera, los géneros *Cercobrachys* y *Terpides*, que ya han sido reportados para Centroamérica, podrían ser nuevos reportes para México (Flowers, 1992; McCafferty, 1985), mientras que *Asioplax* ha sido registrado tanto localidades del centro y norte de México (Querétaro y Tamaulipas) como en Centroamérica (McCafferty, 2011). La familia Lutrochidae (Coleoptera) no ha sido reportada para México, aunque *Lutrochus vestitus* está reportado para Guatemala (Spangler et al., 2001).

Al comparar con la riqueza de algunos grupos a escala regional y continental, se puede apreciar la diversidad en la cuenca. Para Odonata, hay reportadas 14 familias para México y en la cuenca se reportan 10 (González-Soriano y Paulson, 2011). De las 18 familias de coleópteros acuáticos reportadas para México (Arce-Pérez, 1995), en la cuenca del Usumacinta se encuentran 12, además de Staphylinidae y Lutrochidae, indicando la riqueza de familias en la zona. Con relación a los géneros, se han reportado 120 géneros para México (Arce-Pérez, 1995) mientras que en este estudio se encontraron 36. Esta discrepancia puede deberse en parte a que para algunos especímenes de Coleoptera no pudo realizarse la identificación a nivel de género. Para Ephemeroptera hay 12 familias reportadas para México (McCafferty, 2011) y 16 para el Neotrópico (Barber-James et al., 2008), reportándose 9 para la cuenca del río Usumacinta. De Trichoptera se consiguieron en la cuenca del Usumacinta 9 familias de las 17 reportadas para México (Bueno-Soria, 2010) y de las 22 reportadas para el Neotrópico (De Moor e Ivanov, 2008). La mayor riqueza de estos 2 últimos grupos se observó en los arroyos de la zona Lacantún-Yaxchilán, por lo que muestreos más intensivos en este tipo de ambiente, así como en las partes altas de la cuenca podrían aumentar el número de familias y géneros para la cuenca. Probablemente de haber obtenido una mayor resolución taxonómica, se podría haber alcanzado una mejor comprensión de los patrones biogeográficos y temporales para los organismos colectados. Sin embargo, claves específicas al nivel de especie para los estadios inmaduros, que son los que están presentes en los ambientes acuáticos, son escasas lo que dificulta su identificación. En muchos casos se requiere del organismo adulto para identificar la especie; la colecta simultánea de adultos y larvas puede apoyar en la identificación en algunos casos, mientras que en otros, la cría de adultos en el laboratorio a partir de huevos o estadios inmaduros obtenidos en campo puede ser otra forma de mejorar la resolución taxonómica (Merrit et al., 2008).

Las diferencias entre los sitios estudiados pueden estar relacionadas con el tipo de ambiente, ya que aspectos como el flujo de agua y el sustrato varían entre lagunas, ríos y arroyos lo cual puede generar diferencias en los ensambles (Hershey et al., 2010; Vinson y Hawkins, 1998). Los ambientes lénticos estuvieron dominados por los órdenes Diptera, Hemiptera y Odonata, aunque Ephemeroptera (Caenidae) también fue abundante en la laguna de San Isidro en Centla, mientras que en Lacantún-Yaxchilán donde predominaban condiciones lóticas, Ephemeroptera y Trichoptera fueron los órdenes dominantes. Al analizar la riqueza por ambiente, se encontró que ríos y arroyos mostraron mayor riqueza y diversidad que las lagunas, mientras que éstas presentaron mayor abundancia (tabla 2). Aunque los ríos y arroyos con mayor riqueza están en la zona Lacantún-Yaxchilán y posiblemente bajo la influencia de zonas en mejor estado de conservación (Reserva de Biosfera de Montes Azules), también es probable que las condiciones de flujo y sustrato favorezcan la presencia de ciertos grupos como Ephemeroptera y Trichoptera, cuya riqueza de géneros destacó en esta zona (fig. 2). Muchos géneros de Ephemeroptera se encuentran principalmente en hábitat lóticos y la mayor diversidad ha sido encontrada en arroyos pequeños con sustrato rocoso (Waltz y Burian, 2008), como la mayoría de los ríos y arroyos de la zona Lacantún-Yaxchilán. Algunos géneros como *Caenis* y *Baetis* pueden encontrarse en ambientes lénticos (Waltz y Burian, 2008), lo cual coincide con su abundancia en las lagunas de Centla y Tenosique-Palizada. Al igual que Ephemeroptera, Trichoptera fue mucho más abundante en la zona Lacantún-Yaxchilán, lo cual también indica que las condiciones de los arroyos favorecen a este grupo. Varios de los géneros dominantes de tricópteros en esta zona corresponden a organismos filtradores típicos de ambientes lóticos como *Chimarra*, *Smicridea* y *Leptonema*, aunque también fueron abundantes los depredadores como *Atopsyche.* En contraste, este grupo fue menos abundante en las zonas Centla y Tenosique-Palizada y en particular en las lagunas, donde dominó *Cyrnellus* (Polycentropodidae)

que puede habitar ambientes lénticos (Wiggins y Currie, 2008). Por otra parte, la mayor riqueza de los Odonata en Centla, sugiere que ambientes lénticos están asociados a una mayor riqueza y abundancia en este grupo, en especial para Coenagrionidae y Libellulidae, encontrándose esta última familia generalmente en ambientes lénticos (Tennesen, 2008). La elevada abundancia de Chironomidae en las lagunas de Nueva Esperanza y Canitzán, podría estar reflejando las mayores concentraciones de clorofila y fósforo (M. Castillo, datos no publicados), que sugieren una tendencia a la eutrofización, condición que es tolerada por esta familia de Diptera (Hershey et al., 2010).

Dentro de cada ambiente, también se encontraron variaciones lo que sugiere que otros factores pueden estar influyendo sobre la diversidad y riqueza. La laguna de San Isidro en Centla fue uno de los sitios que reportó mayor diversidad de géneros, lo cual podría estar relacionado, en parte, con la mayor abundancia de plantas acuáticas flotantes y sumergidas en comparación con las lagunas San Pedrito y La Puerta Pajaral; igualmente, la laguna El Mangal donde abundaban las macrofitas flotantes registró 24 géneros en una sola fecha de recolecta, lo cual contrasta con las lagunas de San Pedrito, La Puerta Pajaral, Canitzán y Nueva Esperanza donde se encontraron un menor número de géneros en las 3 temporadas de muestreo. Se conoce que las raíces de las macrofitas pueden representar un hábitat importante para los insectos acuáticos en sistemas inundables (Lewis et al., 2001; Pettit et al., 2011; Poi de Neiff y Neiff, 2006) y que pueden influir sobre la complejidad del hábitat, lo cual guarda relación con el número de especies y abundancia de macroinvertebrados (St. Pierre y Kovalenko, 2014; Thomaz et al., 2008). *Eichhornia* sp. fue una de las macrofitas más abundantes en las lagunas de San Isidro y El Mangal. Esta planta puede alojar en sus raíces una mayor riqueza de especies que otras plantas acuáticas, probablemente por las condiciones que ofrece como sustrato y la retención de materia orgánica por las raíces, como se ha demostrado en lagunas de inundación de América del Sur, de donde esta planta es nativa (Poi de Neiff y Neiff, 2006). En zonas donde *Eichhornia* ha sido introducida, se han producido cambios en las comunidades acuáticas, aunque también puede alojar una diversidad alta de invertebrados (Higuti y Martens, 2016; Kouamé et al., 2010; Rocha-Ramírez et al., 2007). La menor diversidad y riqueza en lagunas de San Pedrito y La Puerta Pajaral podría estar relacionada con la ausencia de la vegetación acuática sumergida y flotante y con las entradas de agua de mayor salinidad (3.5 ppm en junio 2006, M. Castillo datos no publicados) por efecto de las mareas (Cañedo-Argüelles et al., 2013; Hart et al., 1991; Piscart et al., 2005). Aunque la presencia de aguas más salinas solo se registró en junio de 2015, esta influencia probablemente explica la dominancia de Chironomidae en San Pedrito, ya que son insectos más tolerantes al incremento en salinidad, mientras que los Ephemeroptera son los más sensibles (Hart et al., 1991; Hassell et al., 2006).

Tabla 2

Riqueza (S) de géneros, número de individuos (N) e índices de diversidad de Shannon (H') y dominancia de Simpson (D) para cada sitio de muestreo.

Zonas	S	N	H'	D
Centla	69	544	3.17	0.07
L. San Pedrito	18	73	1.73	0.31
L. Puerta Pajaral	11	46	2.06	0.19
L. San Isidro	45	266	2.88	0.08
C. Salsipuedes	28	159	2.64	0.10
Tenosique-Palizada	62	1,713	1.66	0.43
L. Canitzán	29	485	1.78	0.33
L. Nueva Esperanza	18	1,039	0.91	0.65
R. San Pedro	21	105	2.42	0.12
R. Chacamax	5	24	0.98	0.53
R. Palizada	8	60	1.13	0.51
Lacantún-Yaxchilán	70	1,178	3.58	0.04
R. Lacantún	31	291	2.86	0.08
R. Tzendales	45	305	3.16	0.07
A. Remolino	43	326	3.11	0.07
A. Guatemala	24	86	2.85	0.07
R. Usumacinta	3	4	1.04	0.38
A. Agua Azul	28	166	2.64	0.12

Los sitios con mayor riqueza y diversidad en este estudio fueron el río Tzendales, la laguna de San Isidro y el arroyo Remolino, que se ubican dentro de áreas protegidas que incluyen tanto reservas de biósfera (Montes Azules y Pantanos de Centla) como reservas ejidales (ejido Reforma Agraria, Marqués de Comillas, Chiapas). Esto indica que algunas áreas protegidas en la cuenca del río Usumacinta cubren zonas que presentaron la mayor biodiversidad de insectos acuáticos en este estudio, lo cual es relevante dado que muchas áreas protegidas se han designado para proteger los ambientes terrestres, sin considerar la biodiversidad acuática o las amenazas que afectan a los ecosistemas acuáticos (Herbert et al., 2010; Juffe-Bignoli et al., 2014).

Las variaciones temporales observadas en este estudio pueden deberse principalmente a cambios en el hábitat relacionados con la estacionalidad hidrológica. Tanto en las zonas de Centla como en Lacantún-Yaxchilán, se observó

http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.0.2177

una disminución en la abundancia de organismos entre las temporadas de secas y lluvias. En los ambientes lóticos tropicales, es común observar una mayor abundancia en secas y una disminución marcada en la temporada de lluvias, como se observó en este estudio, lo cual puede estar relacionado con mayor mortalidad y alteraciones del hábitat debido a las crecidas que ocurren durante el periodo de lluvias (Jacobsen et al., 2008); sin embargo, también se pueden encontrar que algunos taxones aumentan su abundancia durante la época de lluvias, como se registró en algunos sitios de la zona Lacantún-Yaxchilán. Mayor variación temporal fue observada en los sitios en Centla que en Tenosique-Palizada, lo cual podría estar relacionado con la mayor conectividad existente entre las lagunas de Centla y el cauce principal del río Usumacinta, dada la influencia que tiene la conectividad hidrológica sobre la composición y diversidad de los ensambles de macroinvertebrados acuáticos (Leigh y Sheldon, 2009). En el caso de San Isidro que presenta abundante vegetación flotante y sumergida, se esperaba un incremento en la abundancia en la temporada de lluvias o inundación como se ha reportado en otros sistemas inundables tropicales (Blanco et al. 1998; Poi de Neiff y Carignan, 1997); sin embargo, más bien se observó una disminución en la abundancia acompañado de un aumento en la riqueza de géneros, lo cual podría sugerir diferencias entre la dinámica que experimentan las lagunas de Centla y las observadas en otros sistemas de inundación.

Este estudio fue una primera aproximación a la diversidad de insectos de la cuenca del río Usumacinta en México, considerando un enfoque de cuenca e incluyendo diversos tipos de ambientes acuáticos. Al comparar las zonas, se encontró la mayor riqueza y diversidad tanto en ambientes lóticos de la zona Lacantún-Yaxchilán como en ambientes lénticos del plano de inundación en Centla, lo cual puede contribuir a identificar zonas de elevada biodiversidad acuática para su conservación. En las 3 zonas se observó una disminución en la abundancia entre la temporada de secas y lluvias, así como diferencias en la composición de los ensambles lo cual requiere mayor investigación para conocer qué factores operan en los diferentes ambientes que generan estos cambios. Una de las contribuciones de este trabajo es la recopilación de registros para la cuenca, así como el aumento en el número de registros por las recolectas tanto para estadios inmaduros como adultos. Sin embargo, la extensión de la cuenca del río Usumacinta requiere mayor esfuerzo de muestreo, en especial en zonas lénticas con vegetación acuática flotante y en arroyos, que demostraron ser áreas de mayor diversidad, así como en las partes altas de la cuenca, las cuales no fueron incluidas en este estudio.

Agradecimientos

A la Comisión Federal de Electricidad y al Fondo de Investigación Científica y Desarrollo Tecnológico de El Colegio de la Frontera Sur (FID784) por el financiamiento otorgado para este estudio. Estamos muy agradecidos con los directores y personal técnico de las Reservas de Biosfera de Pantanos de Centla, Lacantún, Yaxchilán y Montes Azules por su apoyo en la logística del proyecto, así como a las comunidades y ejidatarios por ayudarnos con el trabajo de campo. A Darío Navarrete por la elaboración de los mapas.

Apéndice 1. Lista de géneros y familias reportados previamente para la cuenca del río Usumacinta en la literatura y en colecciones (Arce-Pérez y Morón, 2010; Brailovsky y Márquez-Mayaudon, 1974; Casas-Martínez et al., 2012; Casas-Martínez y Orozco-Bonilla, 2004; Contreras-Ramos, 2000, 2008; Díaz-Batres, 2004, Estrada-Loreto, 2011; Fairchild, 1953; Gómez y Gómez, 2004 ; González-Soriano y Paulson, 2011; Holzenthal, 1995; Huerta-Jiménez, 2015; Lugo-Ortiz y McCafferty, 1994; McCafferty, 1968, 2011; Ponce-García, 2012; Ramos-Elorduy y Pino-Moreno, 2004; Stark y Kondratieff, 2004; van Vondel y Spangler, 2008; Zimmerman y Smith, 1975). Colecciones: Colección Nacional de Insectos (CNIN), Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Smithsonian National Museum of Natural History, Essig Museum of Entomology Collections en la University de California, Berkeley University of Alberta Museums Entomology Collection, Illinois Natural History Survey Insect Collection, The University of Kansas Natural History Museum, American Museum of Natural History, New Mexico State Collection of Arthropods, University of Alberta Museums Entomology Collection).

Orden	Familia	Género	Orden	Familia	Género
Ephemeroptera	Ephemeridae	*Hexagenia*	Trichoptera	Glossosomatidae	*Protoptila*
	Baetidae	*Cameloebaetidius*		Helicopsychidae	*Cochliopsyche*
	Leptophlebiidae	*Thraulodes*		Hydrobiosidae	*Atopsyche*
Odonata	Aeshnidae	*Aeshna*		Hydropsychidae	*Leptonema*
		Coryphaeschna			*Plectromacronema*

http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.0.2177

Apéndice 1
Continuación.

Orden	Familia	Género	Orden	Familia	Género
		Gynacantha			*Smicridea*
		Rhionaeschna		Leptoceridae	*Nectopsyche*
		Triacanthagyna			*Oecetis*
	Calopterygidae	*Hetaerina*		Philopotamidae	*Chimarra*
	Coenagrionidae	*Acanthagrion*		Polycentropodidae	*Cernotina*
		Argia			*Polycentropus*
		Enallagma			*Polyplectropus*
		Leptobasis	Coleoptera	Dytiscidae	*Cybister*
	Gomphidae	*Epigomphus*			*Laccophilus*
		Erpetogomphus			*Neobidessus*
		Phyllogomphoides			*Rhantus*
	Lestidae	*Archilestes*		Gyrinidae	*Gyrinus*
		Lestes		Haliplidae	*Haliplus*
	Libellulidae	*Brechmorhoga*		Hydraenidae	*Hydraena*
		Dythemis		Hydrophilidae	*Berosus*
		Erythemis			*Derallus*
		Erythrodiplax			*Enochrus*
		Miathyria			*Hydrophilus*
		Orthemis			*Tropisternus*
		Paltothemis		Noteridae	*Hydrocanthus*
		Perithemis		Psephenidae	*Psephenus*
		Pseudoleon		Staphylinidae	*Oxytelus*
		Sympetrum			*Stenus*
		Tramea	Diptera	Ceratopogonidae	*Culicoides*
	Megapodagrionidae	*Heteragrion*		Chironomidae	*Chironomus*
		Paraphlebia			*Metriocnemus*
	Platystictidae	*Palaemnema*		Culicidae	*Aedeomyia*
	Protoneuridae	*Neoneura*			*Aedes*
		Protoneura			*Chagasia*
	Pseudostigmatidae	*Mecistogaster*			*Deinocerites*
		Megaloprepus			*Haemagogus*
		Pseudostigma			*Ochlerotatus*
Orthoptera	Tridactylidae	*Tridactylus*			*Psorophora*
Plecoptera	Perlidae	*Anacroneuria*			*Sabethes*
Hemiptera	Belostomatidae	*Belostoma*			*Trichoprosopon*
		Lethocerus			*Uranotaenia*
	Naucoridae	*Ambrysus*			*Anopheles*
		Pelocoris			*Culex*
	Notonectidae	*Buenoa*			*Mansonia*

http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.0.2177

Apéndice 1
Continuación.

Orden	Familia	Género	Orden	Familia	Género
		Notonecta			*Wyeomyia*
	Nepidae	*Curicta*		Psychodidae	*Brunettia*
	Veliidae	*Microvelia*			*Philosepedon*
Hymenoptera	Chalcididae	*Notaspidium*			*Psychoda*
	Eulophidae	*Horismenus*			*Trichomyia*
Megaloptera	Corydalidae	*Chloronia*		Simuliidae	*Simulium*
		Corydalus		Tabanidae	*Chrysops*
		Platyneuromus			*Diachlorus*
	Sialidae	*Protosialis*			*Lepiselaga*
					Leucutabanus
					Stenotabanus
					Tabanus

Apéndice 2. Lista de géneros y familias recolectados en este estudio y no reportados previamente para la cuenca del río Usumacinta. Las familias nuevas para la cuenca están señaladas con un asterisco. También se indica la zona donde fueron recolectadas: Centla (1), Tenosique-Palizada (2) y Lacantún Yaxchilán (3).

Orden	Familia	Género	Estadio	Zona
Ephemeroptera	Baetidae	*Baetis*	ninfa	1,2,3
		Baetodes	ninfa	3
	Caenidae*	*Caenis*	ninfa	1,2,3
		Cercobrachys	ninfa	1,3
	Heptageniidae*	*Maccaffertium*	ninfa	3
	Isonychiidae	*Isonychia*	ninfa	3
	Leptohyphidae*	*Asioplax*	ninfa	3
		Leptohyphes	ninfa	3
		Tricorythodes	ninfa	3
		Vacupernius	ninfa	3
	Leptophlebiidae	*Farrodes*	ninfa	2,3
		Terpides	ninfa	3
		Traverella	ninfa	3
	Oligoneuriidae*	*Lachlania*	ninfa	3
	Polymitarcyidae*	*Campsurus*	ninfa	1
		Tortopus	ninfa	3
Odonata	Aeshnidae	*Anax*	náyade	1,2
	Coenagrionidae	*Hesperagrion*	náyade	1,2
		Nehalennia	náyade	1,2
	Gomphidae	*Aphylla*	náyade	2,3
		Phyllocycla	náyade	2

http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.0.2177

Apéndice 2
Continuación.

Orden	Familia	Género	Estadio	Zona
		Progomphus	náyade	3
	Libellulidae	*Libellula*	náyade	1,2,3
		Tauriphila	náyade	1,2
Hemiptera	Belostomatidae	*Abedus*	adulto	1,3
	Corixidae*	*Tenagobia*	adulto	1,2
		Trichocorixa	adulto	2
	Gerridae*	*Aquarius*	adulto	3
		Gerris	adulto	3
		Metrobates	adulto	1,2,3
		Neogerris	adulto	3
		Rheumatobates	adulto	2
		Trepobates	adulto	1,2,3
	Hebridae*	*Hebrus*	adulto	3
	Hydrometridae*	*Hydrometra*	adulto	1
	Macroveliidae*	*Macrovelia*	adulto	1,3
	Mesoveliidae*	*Mesovelia*	adulto	1,3
	Naucoridae	*Cryphocricos*	adulto	3
		Limnocoris	adulto	3
	Nepidae	*Ranatra*	adulto	1, 2
	Notonectidae	*Martarega*	adulto	1, 2
	Pleidae*	*Paraplea*	adulto	2
	Veliidae	*Platyvelia*	adulto	2, 3
		Rhagovelia	adulto	1, 2, 3
Lepidoptera	Crambidae*	*Petrophila*	larva	1, 2, 3
		Synclita	larva	1
	Noctuidae*		larva	1, 2
Trichoptera	Hydroptilidae*	*Neotrichia*	larva	1
		Ochrotrichia	larva	1
		Oxyethira	larva	1
	Odontoceridae	*Marilia*	larva	3
	Polycentropodidae	*Cyrnellus*	larva	1, 2, 3
Coleoptera	Dryopidae*	*Dryops*	adulto	3
		Bidessini	adulto	1, 2
		Copelatus	adulto	1
		Desmopachria	adulto	2
		Hydrovatus	adulto	1
	Elmidae*	*Microcylloepus*	larva adulto	3
		Neoelmis	adulto	2, 3
		Phanocerus	larva adulto	2, 3
	Gyrinidae	*Dineutus*	adulto	1

http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.0.2177

Apéndice 2
Continuación.

Orden	Familia	Género	Estadio	Zona
		Gyretes	adulto	2, 3
	Heteroceridae*		adulto	2, 3
	Hydrophilidae	*Anacaena*	adulto	1, 2
		Crenitis	adulto	2
		Helochares	adulto	2
		Paracymus	adulto	2
	Limnichidae*		adulto	3
	Lutrochidae*	*Lutrochus*	adulto	3
	Noteridae	*Suphisellus*	adulto	2
	Scirtidae*	*Cyphon*	adulto	2
		Scirtes	larva	1, 2, 3
Diptera	Ceratopogonidae	*Bezzia*	larva	1, 2
		Dasyhelea	larva	1, 2
		Forcipomya	larva	2
		Leptoconops	larva	1, 2
		Serromya	larva	2, 3
	Chaoboridae*		larva	1
	Stratiomyidae	*Odontomyia*	larva	1, 2
	Stratiomyidae*	*Oxycera*	larva	2
		Stratyomis	larva	1
	Syrphidae*	*Eristalis*	larva	1
	Tabanidae	*Apatolestes*	larva	2
		Chlorotabanus	larva	1, 2
		Silvius	larva	1
	Tipulidae*	*Hexatoma*	larva	1
		Limnophila	larva	3

Referencias

Abell, R. A., Allan, J. D. y Lehner, B. (2007). Unlocking the potential of protected areas for freshwaters. *Biological Conservation*, *134*, 48–63.

Allan, J. D. y Castillo, M. M. (2007). *Stream ecology: structure and function of running waters*. Dordrecht: Springer.

Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, *26*, 32–46.

Arce-Pérez, R. (1995). Lista preliminar de coleópteros acuáticos del Estado de Morelos, México. *Acta Zoológica Mexicana*, *65*, 43–43.

Arce-Pérez, R. y Morón, M. Á. (2010). Lista anotada y clave para los géneros de la familia Limnichidae (Coleoptera : Byrrhoidea) de México. *Dugesiana*, *17*, 1–8.

Balian, E. V., Segers, H., Lévèque, C. y Martens, K. (2008). The Freshwater Animal Diversity Assessment: An overview of the results. *Hydrobiologia*, *595*, 627–637.

Barber-James, H. M., Gattolliat, J. L., Sartori, M. y Hubbard, M. D. (2008). Global diversity of mayflies (Ephemeroptera, Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia*, *595*, 339–350.

Berner, L. y Pescador, M. L. (1988). The mayflies of Florida. Gainesville: University Presses of Florida.

Bestelmeyer, B. T. y Leeanne, A. E. (Eds.). (2000). *A biological assessment of Laguna del Tigre National Park, Petén, Guatemala*. RAP Bulletin of Biological Assessment 16. Washington D.C.: Conservation International.

Blackwelder, R. E. (1944). *Checklist of the coleopterus insects*

of México, Central America, the West Indies, and South America. Parts 1 and 2. Washington, D.C.: Smithsonian Institution, United States National Museum.

Blackwelder, R. E. (1945). Checklist of the coleopterus insects of México, Central America, the West Indies, and South America. Part 3. *Bulletin of the United States National Museum*, *i-iv*, 343–550.

Blanco, L., Neiff, J. J. y Poi de Neiff, A. (1998). Invertebrate fauna associated with floating macrophytes in the floodplain lakes of the Orinoco (Venezuela) and Paraná (Argentina). *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, *26*, 2030–2034.

Bond, J. G., Casas-Martínez, M., Quiroz-Martínez, H., Novelo-Gutiérrez, R., Marina, C. F. Ulloa, A. et al. (2014). Diversity of mosquitoes and the aquatic insects associated with their oviposition sites along the Pacific coast of Mexico. *Parasites & Vectors*, *2014*, *7*, 41.

Brailovsky, H. y Márquez-Mayaudon, C. (1974). Contribución al estudio de los Hemiptera-Heteroptera de México II. Género *Lethocerus* Mayr, 1853. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie zoología*, *1*, 95–98.

Bueno-Soria, J. (1984). Estudios en insectos acuáticos II: revisión para México y Centroamérica del género Hydroptila Dalman,1819 (Trichoptera: Hydroptilidae). *Folia Entomologica Mexicana*, *59*, 79–138.

Bueno-Soria, J. (2010). *Guía de identificación ilustrada de los géneros de larvas de insectos del orden Trichoptera de México*. México D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Bueno-Soria, J. y Barba-Álvarez, R. (2011). Trichoptera de Chiapas. En F. Álvarez (Ed.), *Chiapas: estudios sobre su diversidad biológica* (pp. 345–362). México D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Bueno-Soria, J. y Flint Jr., O. S. (1978). *Catálogo sistemático de los tricópteros de México (Insecta: Trichoptera), con algunos registros de Norte, Centro y Sudamérica*. México D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. *Series Zoológicas*, *49*, 189–218.

Bueno-Soria, J., Santiago-Fragoso, S. y Barba-Álvarez, R. (2005). Insectos acuáticos. En J. Bueno-Soria, F. Álvarez y S. Santiago (Eds.), *Biodiversidad del estado de Tabasco* (pp. 195–224). México, D.F.: Conabio/ Instituto de Biología, UNAM.

Cañedo-Argüelles, M., Kefford, B. J., Piscart, C., Prat, N., Schäfer, R. B. y Schulz, C. J. (2013). Salinisation of rivers: an urgent ecological issue. *Environmental Pollution*, *173*, 157–167.

Casas-Martínez, M. y Orozco-Bonilla, A. (2004). *Especies de* Anopheles *en el sur de México y su distribución geográfica actual con enfoque en su taxonomía clásica y molecular*. México D.F.: Bases de datos SNIB-Conabio, Secretaría de Salud.

Casas-Martínez, M., Orozco-Bonilla A. y Bond-Campeán J. G. (2012). *Diversidad y distribución geográfica de las especies de culícidos de importancia médica en la región centro-occidental de México*. México D.F.: Bases de datos SNIB-Conabio, Centro Regional de Investigación en Salud Pública.

Chacón, M. M. y Segnini, S. (1996). Reconocimiento taxonómico de las náyades del Orden Ephemeroptera en la deriva de dos ríos de alta montaña en el Estado Mérida, Venezuela. *Boletín de Entomología Venezolana*, *11*,103–122.

Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, *18*, 117–143.

Clarke, K. R. y Warwick, R. (2001). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. London: PRIMER-E Ltd., Plymouth.

Collen, B., Whitton, F., Dyer, E. E., Baillie, J. E. M., Cumberlidge, N., Darwall, W. R. T. et al. (2014). Global patterns of freshwater species diversity, threat and endemism, *Global Ecology and Biogeography*, *23*, 40–51.

Contreras-Ramos, A. (2000). *Megaloptera (Insecta: Neuropterida) de México*. México D.F.: Bases de datos SNIB2010-Conabio/ Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Contreras-Ramos, A. (2008). Notes on some Neotropical alderflies (Sialidae: Megaloptera). *Annals of the Entomological Society of America*, *101*, 808–814.

Cranston, P. S. y Daly, H. D. (2008). General classification and key to the orders of aquatic and semiaquatic insects. En R. W. Merrit, K. W. Cummins y M. B. Berg (Eds.), *An introduction to the aquatic insects of North America, 4a. Ed.* (pp. 157–164). Dubuque, Iowa: Kendall/Hunt Publishing.

Cummins, K. W., Merrit, R. W. y Berg, M. B. (2008). Ecology and distribution of aquatic insects. En R. W. Merrit, K. W. Cummins y M. B. Berg (Eds.), *An introduction to the aquatic insects of North America, 4a. Ed.* (pp. 105–122). Dubuque, Iowa: Kendall/ Hunt Publishing.

De Moor, F. C. e Ivanov, V. D. (2008). Global diversity of caddisflies (Trichoptera: Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia*, *595*, 393–407.

Díaz-Batres, M. E. (2004). *Computarización de la Colección Nacional de Insectos Dr. Alfredo Barrera Marín del Museo Natural de la Ciudad de México. Base Coleoptera*. México D.F.: Bases de datos SNIB-Conabio, Consejo Internacional para la Preservación de las Aves-Sección Mexicana.

Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D. J., Lévêque, C. et al. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, *81*, 163–82.

Edmunds, G. F., Jensen, S. L. y Berner, L. (1976). *The mayflies of North and Central America*. Minneapolis: University of Minnesota Press.

Estrada-Loreto, F. (2011). *Indicadores ecológicos de la zona riparia del río San Pedro, Tabasco, México (Tesis de maestría)*. El Colegio de la Frontera Sur, México.

Fairchild, G. B. (1953). Tabanidae from the state of Chiapas, Mexico, with descriptions of two new species (Diptera). *Psyche*, *60*, 41–52.

Flint, Jr., O. S. (1970). Studies of Neotropical Caddisflies X:

Leucotrichia and related genera from North and Central America (Trichoptera: Hydroptilidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, *60*, 1–64.

Flint, Jr., O. S. (1972). Studies of Neotropical Caddisflies XIII: the genus *Ochrotrichia* from Mexico and Central America (Trichoptera: Hydroptilidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, *118*, 1–28.

Flint, Jr., O. S. (1974). Studies of Neotropical Caddisflies XVII: the genus *Smicridea* from North and Central America (Trichoptera: Hydropsychidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, *167*, 1 –65.

Flint, Jr., O. S., Holzenthal, R. W. y Harris, S. C. (1999). *Catalog of the Neotropical Caddisflies (Insecta: Trichoptera)*. Columbus, Ohio: Special Publication of the Ohio Biological Survey.

Flowers, R. W. (1992). Review of the genera of Mayflies of Panama, with a checklist of Panamanian and Costa Rican species (Ephemeroptera). En D. Quintero y A. Aiello (Eds.), *Insects of Panama and Mesoamerica. Selected studies* (pp. 38–51). Oxford: Oxford University Press.

Gómez y Gómez, B. (2004). *Escarabajos y moscas de los bosques de niebla del sureste mexicano (Coleoptera: Scarabaeoidea; Diptera: Syrphidae y Calliphoridae)*. Bases de datos SNIB-Conabio proyecto Núm. Y037. México D.F.: El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Tapachula.

González-Soriano, E. y Paulson, D. R. (2011). Odonata de Chiapas. En F. Álvarez-Noguera (Eds.), *Chiapas: estudios sobre su diversidad biológica* (pp. 299–314). México, D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Guerra-Martínez, V. y Ochoa-Gaona, S. (2008). Evaluation of the management program of the Pantanos de Centla Biosphere Reserve in Tabasco, Mexico, *Universidad y Ciencia, Trópico Húmedo*, *24*, 135–146.

Hart, B. T., Bailey, P., Edwards, R., Hortle, K., James, K., McMahon, A. (1991). A review of the salt sensitivity of the Australian freshwater biota. *Hydrobiologia*, *210*, 105–144.

Hassell, K. L., Kefford, B. J. y Nugegoda, D. (2006). Sub-lethal and chronic salinity tolerances of three freshwater insects: *Cloeon* sp. and *Centroptilum* sp. (Ephemeroptera: Baetidae) and *Chironomus* sp. (Diptera: Chironomidae). *The Journal of Experimental Biology*, *209*, 4024–4032.

Herbert, M. E., McIntyre, P. B., Doran, P. J., Allan, J. D. y Abell, R. (2010). Terrestrial reserve networks do not adequately represent aquatic ecosystems. *Conservation Biology*, *24*, 1002–1011.

Hershey, A. E., Lamberti, G. A., Chaloner, D. T. y Northington, R. M. (2010). Aquatic insect ecology. En J. H. Thorp y A. P. Covich (Eds.), *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates, 3a. Ed.* (pp. 659–694). Londres: Academic Press.

Higuti, J. y Martens, K. (2016). Invasive South American floating plants are a successful substrate for native Central African pleuston. *Biological Invasions*, *18*, 1191–1201.

Holzenthal, R. W. (1995). The caddisfly genus *Nectopsyche* : new gemma group species from Costa Rica and the Neotropics (Trichoptera : Leptoceridae). *Journal of the North American Benthological Society*, *14*, 61–83.

Howard, J. K., Klausmeyer, K. R., Fesenmyer, K. A., Furnish, J., Gardali, T., Grantham, T. et al. (2015). Patterns of freshwater species richness, endemism, and vulnerability in California, *Plos One*, *10*, e0130710.

Huerta-Jiménez, H. (2015). *Actualización de la Colección de Artrópodos con importancia médica (CAIM), laboratorio de entomología.* Bases de datos SNIB-Conabio. México D.F.: Instituto Nacional de Diagnóstico y Referencia Epidemiológicos (InDRE).

Jacobsen, D., Cressa, C., Mathooko, J. M. y Dudgeon, D. (2008). Macroinvertebrates. Composition, life histories and production. En D. Dudgeon (Ed.), *Tropical stream ecology* (pp. 66–105). Londres: Academic Press.

Juffe-Bignoli, D., Burgess, N. D., Bingham, H., Belle, E. M. S., de Lima, M. G., Deguignet, M. et al. (2014). *Protected planet report 2014*. Cambridge: UNEP-WCMC.

Junk, W. J., Bayley, P. B. y Sparks R. E. (1989). The flood pulse concep in river-floodplain systems. En D. P. Dodge (Ed.), *Proceedings of the International Large River Symposium. Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences*, *106*, 110–127.

Kouamé, M. K., Diétoa, M. Y., da Costa, S. K., Edia, E. O., Ouattara, A. y Gourène, G. (2010). Aquatic macroinvertebrate assemblages associated with root masses of water hyacinths, *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laubach, 1883 (Commelinales: Pontederiaceae) in Taabo Lake, Ivory Coast. *Journal of Natural History*, *44*, 257–278.

Leigh, C., y Sheldon, F. (2009). Hydrological connectivity drives patterns of macroinvertebrate biodiversity in floodplain rivers of the Australian wet/dry tropics. *Freshwater Biology*, *54*, 549–571.

Lewis, W. M., Hamilton, S. K., Rodríguez, M. A., James, F., Lasi, M. A. y Rodriguez, M. A. (2001). Foodweb analysis of the Orinoco floodplain based on production estimates and stable isotope data. *Journal of the North American Benthological Society*, *20*, 241–254.

Lugo-Ortiz, C. R. y McCafferty, W. P. (1994). New records of Ephemeroptera from México. *Entomology News*, *105*, 17–26.

Lugo-Ortiz, C. R. y McCafferty, W. P. (1998). A new North American genus of Baetidae (Ephemeroptera) and key to *Baetis* complex genera. *Entomological News*, *109*, 345–353.

Macadam, C. R. y Stockan, J. A. (2015). More than just fish food: Ecosystem services provided by freshwater insects. *Ecological Entomology*, *40*,113–123.

March-Mifsut, I. y Castro, M. (2010). La cuenca del río Usumacinta: perfil y perspectivas para su conservación y desarrollo sustentable. En H. Cotler-Avalos (Ed.), *Las cuencas hidrográficas de México: diagnóstico y priorización* (pp. 193–197). México D.F.: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología.

McCafferty, W. P. (1968). Genus *Hexagenia* in Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, *70*, 358–359.

McCafferty, W. P. (1983). *Aquatic entomology. The fisherman's and ecologist's illustrated guide to insects and their relatives*. Boston: Jones & Bartlett Learning.

McCafferty, W. R. (1985). New Ephemeroptera records from Middle America. *International Quarterly of Entomology*, *1*, 9–11.

McCafferty, W. P. (2011). New North and Central American Ephemeroptera records, with first species checklists for Mexican states. *Transactions of the American Entomological Society*, *137*, 317–327.

McCafferty, W. P., Lugo-Ortiz, C. R., Provonsha, A. V. y Wang, T. Q. (1997). Los Efemerópteros de México: 1. Clasificación superior, diagnosis de familias y composición. *Dugesiana*, *4*, 1–19.

Merrit, R. W., Cummins, K. W., Resh, V. H. y Batzer, D. P. (2008). Sampling aquatic insects: collection devices, statistical considerations, and rearing procedures. En R.W. Merrit, K.W. Cummins y M. B. Berg (Eds.), *An Introduction to the aquatic insects of North America, 4a. Edición* (pp. 15 –37). Dubuque, Iowa: Kendall/ Hunt Publishing.

Morse, J. C. (2018). *Trichoptera world checklist*. Clemson University. Recuperado el 27 septiembre, 2018 de: http:// entweb.sites.clemson.edu/database/trichopt/

Mueller, M., Pander, J. y Geist, J. (2013). Taxonomic sufficiency in freshwater ecosystems: effects of taxonomic resolution, functional traits, and data transformation. *Freshwater Science*, *32*, 762–778.

Needham, J. G., Westfall, M. J. Jr. y May, M. L. (2000). *Dragonflies of North America*. Gainesville: Scientific Publishers.

Novelo, G. R. (1996). *Estudio biosistemático de las náyades del orden Odonata (Insecta) en México (Tesis doctoral)*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Novelo, G. R. (1997a). Clave para la separación de familias y géneros de las náyades de Odonata de México, parte I. Zygoptera. *Dugesiana*, *4*, 1–10.

Novelo, G. R. (1997b). Clave para la determinación de náyades de Odonata de México. Parte II. Anisoptera. *Dugesiana*, *4*, 31–40.

Pescador, M. L. y Richard, B. A. (2004). Guide to the mayfly (Ephemeroptera) nymphs of Florida. Tallahassee: Department of Environmental Protection. Division of Water Resource Management.

Pettit, N. E., Bayliss, P., Davies, P. M., Hamilton, S. K., Warfe, D. M., Bunn, S. E. et al. (2011). Seasonal contrasts in carbon resources and ecological processes on a tropical floodplain. *Freshwater Biology*, *56*, 1047–1064.

Piscart, C., Lecerf, A., Usseglio-Polatera, P., Moreteau, J. C. y Beisel, J. N. (2005). Biodiversity patterns along a salinity gradient: The case of net-spinning caddisflies. *Biodiversity and Conservation*, *14*, 2235–2249.

Poi de Neiff, A. y Carignan, R. (1997). Macroinvertebrates on *Eichhornia crassipes* roots in two lakes of the Paraná River floodplain. *Hydrobiologia*, *345*, 185–196.

Poi de Neiff, A. y Neiff, J. J. (2006). Species richness and similarity of the invertebrates which live in floating plants on the floodplain of the River Parana Argentina. *Interciencia*, *31*, 220–225.

Ponce-García, G. (2012). *Computarización de la Colección de Insectos y Ácaros de Importancia Médica, Facultad de Ciencias Biológicas*. Informe final SNIB-Conabio. México D.F.: Universidad Autónoma de Nuevo León.

Ramos-Elorduy, J. y Pino-Moreno, J. M. (2001). El consumo de insectos entre los lacandones de la comunidad Bethel y su valor nutritivo. *Etnobiología*, *1*, 24–43.

Ramos-Elorduy, J. y Pino-Moreno, J. M. (2004). Los Coleoptera comestibles de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, *75*, 149 –183.

Reyes-Morales, F. (2014). Macroinvertebrados acuáticos de los cuerpos lénticos de la Región Maya, Guatemala. *Revista Científica*, *23*, 7–16.

Rocha-Ramírez, A., Ramírez-Rojas, A., Chávez-López, R. y Alcocer, J. (2007). Invertebrate assemblages associated with root masses of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laubach 1883 in the Alvarado Lagoonal System, Veracruz, Mexico, *Aquatic Ecology*, *41*, 319–333.

Spangler, P. J., Staines, C. L., Spangler, P. y Staines, S. L. (2001). A checklist of the Limnichidae and the Lutrochidae (Coleoptera) of the world. *Insecta Mundi*, *15*, 151–165.

St. Pierre, J. I. y Kovalenko, K. E. (2014). Effect of habitat complexity attributes on species richness. *Ecosphere*, *5*, 22.

Stark, B. P. y Kondratieff, B. C. (2004). *Anacroneuria* from Mexico and upper Mesoamerica (Plecoptera: Perlidae). *Monographs of the Western North American Naturalist*, *2*, 1–64.

Stewart, K. W. y Stark, B. P. (1993). *Nymphs of North American stonefly genera (Plecoptera)*. Denton, Texas*:* University of North Texas Press.

Strayer, D. L. y Dudgeon, D. (2010). Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, *29*, 344–358.

Tennesen, A. J. (2008). Odonata. En R.W. Merrit, K. W. Cummins y M. B. Berg (Eds.), *An introduction to the aquatic insects of North America, 4a. Edición* (pp. 237–293). Dubuque, Iowa: Kendall/ Hunt Publishing.

Thomaz, S. M., Dibble, E. D., Evangelista, L. R., Higuti, J. y Bini, L. M. (2008). Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology*, *53*, 358–367.

Usinger, R. L. (1956). *Aquatic insects of California*. Berkeley: University of California Press.

Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R. y Cushing, C. E. (1980). The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *37*, 130–137.

van-Vondel, B. J. y Spangler, P. J. (2008). Revision of the Haliplidae of the Neotropical region including Mexico (Coleoptera : Haliplidae). *Koleopterologische Rundschau*, *78*, 69 –194.

Vinson, M. R. y Hawkins, C. P. (1998). Biodiversity of stream insects: variation at local, basin, and regional scales. *Annual*

http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.0.2177

Review of Entomology, *43*, 271–93.

Waltz, R. D. y Burian, S. R. (2008). Ephemeroptera. En R. W. Merrit, K. W. Cummins y M. B. Berg (Eds.), *An introduction to the aquatic insects of North America, 4a. Edición* (pp. 181–235). Dubuque, Iowa: Kendall/ Hunt Publishing.

Westfall, M. J. y May, M. L. (1996). *Damselflies of North America*. Gainesville: Scientific Publishers.

Wiggins, G. B. (1996). *Larvae of the North American caddisfly genera (Trichoptera), 2a. edición*. Toronto: University of Toronto Press.

Wiggins, G. y Currie, D. C. (2008). Trichoptera families. En R. W. Merrit, K.W. Cummins y M. B. Berg (Eds.), *An introduction to the aquatic insects of North America. 4a. edición* (pp. 439–479). Dubuque, Iowa: Kendall/Hunt Publishing.

Zimmerman, J. R. y Smith, R. L. (1975). The genus *Rhantus* (Coleoptera: Dytiscidae) in North America . Part I. *General Account of species*, *Transactions American Entomological Society*, *101*, 33–123.