



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Nombre de la Tesis

Diversidad de coleópteros acuáticos en tres
localidades del estado de Tlaxcala

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO (A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Presenta

Alba Magali Luna Luna

Codirectores

Dr. Atilano Contreras Ramos

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez

Tlaxcala, Tlax.

Enero, 2016



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Nombre de la Tesis

Diversidad de coleópteros acuáticos en tres localidades
del estado de Tlaxcala

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO (A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Presenta

Nombre del Alumno

Alba Magali Luna Luna

Comité Tutorial

Dr. Atilano Contreras Ramos
Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez

Tutores

Dr. Arturo Estrada Torres

Dr. Andrés Ramírez Ponce



Universidad Autónoma de Tlaxcala
Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta



COORDINACIÓN MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del Proyecto de tesis que **Alba Magali Luna Luna** realiza para la obtención del grado de Maestra en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es: **“Diversidad de coleópteros acuáticos en tres localidades del Estado de Tlaxcala”**

Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., DICIEMBRE 14 DE 2016

DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS

DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ

DR. ARTURO ESTRADA TORRES

DR. ANDRÉS RAMÍREZ PONCE

DR. MARTÍN ALEJANDRO SERRANO MENESES



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado bajo la Norma:
ISO 9001:2008-NMX-CC-9001-IMNC-2008



Km. 1.5 Carretera Tlaxcala-Puebla CP 90070, Tlaxcala, Tlax. Tel/Fax: 01(246)462-15-57 e-mail: posgradoctbcuat@gmail.com

Agradecimientos

Agradezco al Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, por la oportunidad brindada, asimismo por la formación académica que sin duda es clave para el desarrollo profesional de cada estudiante.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme la beca con número de CVU/Becario 627880/332763, durante el período 01 de agosto de 2014 a 31 de julio de 2016.

Agradezco al director de tesis, el Dr. Atilano Contreras Ramos, por la confianza brindada, por la ayuda proporcionada con el trabajo en campo y en el laboratorio. Asimismo le agradezco las observaciones, consejos y paciencia que sin duda fueron importantes para la realización de este trabajo, por su apoyo para participar en los congresos realizados durante la maestría. Al Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez por su apoyo como co-director, por sus comentarios y sugerencias que fueron oportunas para el desarrollo del proyecto y por el espacio brindado para realizar el trabajo de laboratorio. Al Comité Tutor conformado por el Dr. Arturo Estrada Torres, Dr. Andrés Ramírez Ponce por sus recomendaciones y enseñanzas pertinentes que enriquecieron la elaboración de esta tesis.

Agradecimientos especiales a los sinodales, Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses, Dra. Adriana Montoya Esquivel y Citlalli Castillo Guevara, por aceptar la invitación de formar parte del comité sinodal, por sus preguntas y comentarios oportunos hacia el proyecto.

Agradecimientos a título personal

No cabe duda que el apoyo y compañía de colegas, amigos y familiares fueron fundamentales para el desarrollo de esta tesis. Agradezco a la Biól. Elizabeth Mejorada, por su tiempo brindado en la enseñanza con la curación, manejo y montaje de los coleópteros acuáticos. Al Dr. José Luis Martínez y Pérez por su apoyo en la identificación de las plantas presentes en los sitios de estudio. A la Dra. María José Pérez Crespo por su valiosa ayuda en el uso y entendimiento de los análisis estadísticos y sobre todo por su paciencia y amistad.

Agradezco infinitamente a los compañeros y sobre todo amigos del Laboratorio de Ecología de la Conducta, Centro de Investigación en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, a los M. en C. Hellen Martínez Roldan, Sandra Rodríguez, Lucía Salas, Juan Manuel González por el apoyo brindado en campo, por sus comentarios y consejos pero sobre todo por el tiempo compartido.

Agradecimientos especiales a los amigos y colegas del laboratorio de la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología de la Universidad Autónoma de México, por su ayuda incondicional en el trabajo en campo, por su paciencia y tiempo brindado pero sobre todo por su amistad, a los biólogos, Rodolfo Jonathan Cancino López, Yesenia Márquez López, Andrea Abela y M. en C. Roberto López García. Agradezco el apoyo brindado en campo a M. en C. Griselda G. García Rivera, asimismo por la proporción de literatura y al M. en C. Fernando Villagomez por brindarnos su tiempo y apoyo en campo.

Agradezco a la C. Remedios Pérez Cosetl, por todo el apoyo brindado, por su comprensión y paciencia.

Con todo mi cariño para mi querida familia, un agradecimiento muy especial para mi querida madre F. Eva Luna Luna (†) por el amor y apoyo brindado en su momento. A mi padre C. Hermilo Luna Almaraz por apoyarme incondicionalmente, a mis hermanos, cuñadas, sobrinos y abuela por su cariño.

Finalmente quiero agradecer a todas las personas que no se mencionan pero que de alguna manera fueron de gran ayuda para finalizar este trabajo. Muchas gracias.

RESUMEN

Se realizó el análisis de la diversidad de coleópteros acuáticos en tres localidades del estado de Tlaxcala: San Ambrosio Texantla, San Tadeo Huiloapan y Santa María Acuitlapilco. Los muestreos se realizaron bimensualmente durante un ciclo anual. Se inició en octubre de 2014 hasta septiembre de 2015. Las muestras se obtuvieron con una red acuática tipo D, de 32 cm de diámetro. Los ejemplares fueron colocados en alcohol al 80%, posteriormente los adultos fueron identificados a nivel taxonómico de especie. Se obtuvo un total de 2968 ejemplares, los cuales se agruparon en 23 especies, 15 géneros y seis familias (Elmidae, Dryopidae, Dytiscidae, Gyrinidae, Haliplidae, Hydrophilidae). En Texantla se obtuvo un total de 735 individuos. La familia con mayor abundancia y riqueza de especies fue Dytiscidae. Con base en el diagrama de Olmstead y Tukey, nueve especies se consideran dominantes y seis raras. En San Tadeo Huiloapan se registró un total de 1570 individuos. La familia con mayor abundancia fue Dryopidae; la familia que presentó el mayor número de especies fue Dytiscidae. Asimismo se observaron siete especies dominantes y siete raras. En Santa María Acuitlapilco se recolectaron un total de 663 ejemplares. La familia Hydrophilidae se presenta con la mayor abundancia y Dytiscidae con la mayor riqueza de especies. Un total de siete especies se mostraron como dominantes, al igual que siete como raras. Los datos de estacionalidad, mostraron para Texantla y Acuitlapilco dos picos de abundancia en los períodos de lluvia y secas respectivamente. En Huiloapan, las abundancias altas se presentaron en los meses de lluvia. Con base en las curvas de acumulación de especies, en las tres localidades no se ha logrado alcanzar el máximo de especies estimadas. En cuanto a la diversidad alfa, evaluada bajo el concepto de diversidad verdadera, Texantla presentó la mayor diversidad de orden cero observada, con 18 especies, mientras que Huiloapan es el sitio con mayor diversidad de orden 1 observada, con 7.7 especies efectivas. Respecto a los resultados de la diversidad beta analizados con el índice de Jaccard, San Ambrosio Texantla y San Tadeo Huiloapan presentaron una similitud del 75%, con una complementariedad del 25%. Finalmente, en cuanto a la estructura trófica de la comunidad de los coleópteros acuáticos adultos, el gremio con mayor abundancia para Texantla fueron los depredadores; en Huiloapan los herbívoros; finalmente en Acuitlapilco fueron los descomponedores.

ÍNDICE

| | Pág. |
|--|------|
| 1. INTRODUCCIÓN..... | 1 |
| 1.1 Generalidades de los coleópteros acuáticos | 1 |
| 1.1.1 Morfología | 1 |
| 1.1.2 Hábitat..... | 3 |
| 1.1.3 Ciclo de vida..... | 4 |
| 1.1.4 Hábitos alimenticios | 6 |
| 1.1.5 Adaptaciones al medio acuático | 6 |
| 1.1.6 Respiración | 7 |
| 1.1.7 Mecanismos de defensa | 7 |
| 1.1.8 Distribución | 8 |
| 1.1.9 Registro fósil..... | 8 |

| | |
|--------------------------------------|----|
| 2. ANTECEDENTES | 9 |
| 3. JUSTIFICACIÓN | 11 |
| 4. OBJETIVOS..... | 12 |
| 4.1 Objetivo general | 12 |
| 4.2 Objetivos particulares..... | 12 |
| 5. METODOLOGÍA..... | 12 |
| 5.1 Área de estudio..... | 12 |
| 5.1.1 San Ambrosio Texantla | 13 |
| 5.1.2 San Tadeo Huiloapan..... | 14 |
| 5.1.3 Santa María Acuitlapilco | 15 |
| 5.2 Trabajo de campo | 17 |
| 5.2.1 Muestreos..... | 17 |
| 5.3 Trabajo de laboratorio | 17 |
| 5.3.1 Disección y curación..... | 17 |

| | |
|---|----|
| 5.3.2 Macerado y aclarado..... | 18 |
| 5.3.3 Montaje..... | 18 |
| 5.3.4 Identificación..... | 18 |
| 5.3.5 Fotografías..... | 18 |
| 5.4 Análisis de datos..... | 19 |
| 5.4.1 Abundancia y estacionalidad..... | 19 |
| 5.4.2 Curvas de acumulación de especies..... | 19 |
| 5.4.3 Diversidad alfa..... | 20 |
| 5.4.4 Diversidad beta..... | 20 |
| 5.4.5 Jerarquización de especies..... | 22 |
| 5.4.6 Estructura trófica de la comunidad de coleópteros acuáticos.... | 22 |
| 6. RESULTADOS..... | 23 |
| 6.1 Registro de especies..... | 23 |

| | |
|--|----|
| 6.2 Abundancia y estacionalidad..... | 28 |
| 6.3 Curvas de acumulación de especies | 29 |
| 6.4 Diversidad alfa | 31 |
| 6.5 Diversidad beta..... | 32 |
| 6.6 Jerarquización de especies | 34 |
| 6.7 Estructura trófica de la comunidad de coleópteros acuáticos | 36 |
| 7. DISCUSIÓN..... | 39 |
| 7.1 Registro de especies | 39 |
| 7.2 Abundancia y estacionalidad..... | 40 |
| 7.3 Curvas de acumulación de especies | 42 |
| 7.4 Diversidad alfa | 42 |
| 7.5 Diversidad beta..... | 42 |
| 7.6 Jerarquización de especies y estructura trófica de la comunidad de coleópteros acuáticos | 42 |

| | |
|--------------------------------|----|
| 8. CONCLUSIONES..... | 44 |
| 9. PERSPECTIVAS | 45 |
| 10. REFERENCIAS | 46 |
| 11. GLOSARIO DE TÉRMINOS | 59 |
| 12. ANEXOS | 60 |

1. INTRODUCCIÓN

Los insectos son el grupo más extenso en el planeta, con más de 900,000 especies descritas (Göpfert y Hennig 2015). Muestran una gran diversidad en su morfología, alimentación y reproducción. Por ello se encuentran en todos los tipos de vegetación y bajo distintas condiciones climáticas (Martínez y cols. 2011).

El orden Coleoptera constituye el mayor grupo de insectos, con más de 350,000 especies descritas agrupadas en 164 familias en todo el mundo (Lawrence y Newton 1995, Navarrete-Heredia 2004). En Latinoamérica están presentes 72,479 especies en 129 familias (Costa 2000). Para México se reconocen 35,500 especies (Morón y Valenzuela-González 1993), agrupadas en 114 familias, lo que equivale al 88.37% de las conocidas para Latinoamérica con (Navarrete-Heredia y Fierros-López 2001).

Los coleópteros o escarabajos poseen una alta capacidad de colonizar diferentes hábitats, entre ellos los ambientes acuáticos. Son el taxón más diverso de insectos dentro de los ambientes acuáticos, con más de 12,600 especies descritas (Miserendino y Archangelsky 2006). Se clasifican en tres subórdenes: Adephaga, Myxophaga y Polyphaga (Jäch y Balke 2008).

Las especies acuáticas del suborden Adephaga se ubican en ocho familias: Gyrinidae, Haliplidae, Meruidae, Noteridae, Amphiozoidae, Aspitytidae, Hygrobiidae y Dytiscidae. En Myxophaga, las cuatro familias que conforman el suborden son acuáticas: Lepiceridae, Torridincolidae, Hydroscaphidae y Sphaeriusidae. El suborden Polyphaga es el más grande en cuanto a número de familias acuáticas, con 13 familias: Helophoridae, Epimetopidae, Hydrochidae, Spercheidae, Hydrophylidae, Hydraenidae, Scirtidae, Elmidae, Dryopidae, Lutrochidae, Psephenidae, Eulichadidae (Jäch y Balke 2008).

1.1 Generalidades de los coleópteros acuáticos

1.1.1 Morfología

Los coleópteros acuáticos se caracterizan por presentar un ciclo de vida holometábolo, es decir, muestran cuatro estados de desarrollo: huevo, larva, pupa y adulto (Lancaster y Downes 2013).

El huevo generalmente exhibe una forma ovoide sin corion. La mayoría de los huevos de las especies son desnudos, en hidrophílidos y algunos hidrénidos se observan en capullos con seda (Merritt y cols. 2008).

La larva muestra diferentes tipos de formas, campodeiforme, eruciforme o raramente son ápodas, con una longitud aproximada entre 2 a 60 mm (Arce-Pérez 1986). Exhibe una cápsula cefálica esclerotizada, puede ser prognata, subprognata o hipognata; las antenas poseen de tres a cuatro segmentos con formas variables; los ojos al igual que los ocelos son simples. Las partes bucales son del tipo mandibulado (Archangelsky y cols. 2009). Por lo general, el tórax muestra tres pares de patas desarrolladas, aunque están ausentes en algunas especies (McCarfferty 1981); las patas típicamente no muestran segmentos o se encuentran reducidos, aunque en algunos grupos como Adepnaga disponen de seis o en Polyphaga de cinco. El abdomen posee de ocho a 10 segmentos, en algunas especies se observan filamentos terminales, branquias o espuelas (Stals 2007, Archangelsky y cols. 2009).

La pupa, según la familia, puede ser de tres tipos: exarada (con los apéndices libres), adéctica (con las mandíbulas libres) y obtecta (con los apéndices unidos al cuerpo), este último se observa con menor frecuencia. La cabeza junto con el cuerpo exhibe sedas y protuberancias para permitirle a la pupa separarse de las paredes de las cámaras pupales. Las antenas presentan 11 segmentos o menos (McCarfferty 1981). El extremo apical del abdomen, en algunas pupas, exhibe apéndices similares a los cercos que se aprecian en las larvas (Archangelsky y cols. 2009, Stals 2007).

El cuerpo del adulto se divide en tres partes, cabeza, tórax y abdomen (Spangler 1982). Se caracteriza por ser esclerotizado, con forma oval o elongado (McCarfferty 1981). Los adultos llegan a medir de 1 a 50 mm de largo (Jäch y Balke 2008). La cabeza dispone de ojos desarrollados que varían en forma, en la familia Gyrinidae cada ojo está dividido en dos porciones como una adaptación a su vida en la superficie del agua (Gutiérrez-Fonseca 2010). Las antenas varían en la forma, de tipo clavada, pectinada, serrada, filiforme o geniculada, con 4 a 11 artejos (Archangelsky y cols. 2009). Los ocelos generalmente están ausentes (Spangler 1982). El aparato bucal masticador es conspicuo (White y Roughley 2008, Jäch y Balke 2008).

El tórax se encuentra unido al abdomen, las alas anteriores se caracterizan por ser esclerotizadas, modificadas en élitros, los cuales le sirven para proteger las alas posteriores

delicadas, así como también la superficie de los dos segmentos torácicos posteriores y el abdomen de la mayoría de los coleópteros acuáticos (Jäch y Balke 2008). El tamaño de los élitros varía en algunas familias: en la mayoría los segmentos abdominales quedan totalmente cubiertos y en otras familias (como Gyrinidae, Staphylinidae, Hydrosaphidae) quedan descubiertos; en la mayoría de las familias acuáticas, las patas medias y posteriores portan sedas hidrófugas, los tarsos muestran de tres a cinco segmentos (Stals 2007, Archangelsky y cols. 2009).

El abdomen posee de cinco a nueve segmentos, cada segmento se conforma de tres partes, el tergo, la pleura y el esterno (Spangler 1982). Los esternitos abdominales son visibles. En la familia Dytiscidae las coxas posteriores son amplias que dividen el esternito basal en dos escleritos separados (White y Roughley 2008). En los segmentos ocho y nueve se ubican las estructuras de los genitales retraídas (Stals 2007). Los genitales de los machos, se estructuran en dos partes, el pene o edeago y un par de parámetros, nombrados también como lóbulos laterales (Archangelsky y cols. 2009, Spangler 1982).

1.1.2 Hábitat

La mayoría de los coleópteros acuáticos se encuentran en sistemas de agua dulce (White y Roughley 2008). Asimismo, existen especies que se localizan en aguas salobres como estuarios y en la zona intermareal (McCafferty 1981, White y Roughley 2008). Los hábitats acuáticos se clasifican en sistemas lénticos y lóticos y les ofrecen una amplia gama de hábitats que explotan los coleópteros y otros órdenes de insectos acuáticos de acuerdo a sus limitaciones morfológicas y fisiológicas (Hershey y cols. 2001).

Los sistemas lénticos se caracterizan por presentar poco movimiento en la corriente del agua, como charcas temporales, lagos, pantanos, estanques. Se subdividen en zonas litoral, limnética y profunda (Merritt y cols. 2008). La zona litoral es la interfase entre la orilla y el agua abierta (columna del agua), por lo que hay mayor oxigenación y al mismo tiempo la profundidad es menor (Merritt y cols. 2008). En esta zona se encuentran la mayoría de las especies de coleópteros, debido a que se encuentra la mayor porción de vegetación acuática emergente y materia orgánica en descomposición, que son utilizados como hábitats y fuentes de alimentación (Hershey y cols. 2001, Kalff 2002).

Los sistemas lóticos se identifican por el constante movimiento en la corriente del agua, como ríos rápidos de montaña, arroyos, riachuelos. Se subdividen en una zona erosional y una zona deposicional (Huryn y cols. 2008, Merritt y Cols. 2008). En aguas someras con velocidad de la corriente moderada, pueden encontrarse troncos, materia orgánica en descomposición, vegetación emergente y sumergida, por lo que se consideran hábitats importantes para los coleópteros ya que les proporcionan refugio y condiciones de alimentación (Roldán 1988, Huryn y cols. 2008). En la zona deposicional, los sustratos como la arena son inestables y la disponibilidad de materia orgánica es baja, lo que conlleva a una baja riqueza (Hawkins, 1984). Sin embargo, algunos coleópteros acuáticos como Elmidae y Dryopidae, son organismos especialistas de estos hábitats (Archangelsky y cols. 2009).

1.1.3 Ciclo de vida

Los coleópteros acuáticos se caracterizan por presentar el desarrollo en estado larval, adulto, o ambos dentro del agua. Sin embargo, existen familias de coleópteros que se relacionan o dependen del medio acuático sin ser considerados coleópteros acuáticos verdaderos. Existen particularidades que definen a los coleópteros de acuerdo a su biología y ecología por lo que es difícil definir los niveles de dependencia al ambiente acuático (Gutiérrez-Fonseca 2010). Existe una clasificación establecida por Jäch y Balke (2008), para determinar el grupo ecológico de los coleópteros de acuerdo con factores como el tiempo de contacto con el agua, grado en el que se sumergen los coleópteros, grado de dependencia al agua y el motivo para estar en contacto con el agua en los diferentes estados de su ciclo de vida (Tabla 1).

Tabla 1. Agrupación de las familias de coleópteros asociadas con el medio acuático

| Grupo ecológico | Características | Familias |
|----------------------------------|--|--|
| Coleópteros acuáticos verdaderos | Escarabajos sumergidos en parte o la mayor parte del tiempo en su etapa adulta | Dytiscidae Dryopidae Elmidae Gyrinidae Hydrophilidae Noteridae |

| | | |
|------------------------------------|--|---|
| Coleópteros acuáticos falsos | La etapa de larva sumergida la mayor parte del tiempo, los adultos totalmente terrestres | Lampyridae Psephenidae Ptilodactylidae |
| Coleópteros acuáticos fitófagos | Coleópteros que viven y se alimentan de plantas, sumergidos al menos una parte de su ciclo de vida en cualquier estadio de desarrollo | Brentidae Chrysomelidae Curculionidae |
| Coleópteros acuáticos parásitos | Coleópteros asociados con los mamíferos y están en contacto con el agua cuando su hospedero se sumerge | Leiodidae |
| Coleópteros acuáticos facultativos | Familias en las que casi todas sus especies son terrestres y sólo ocasionalmente se sumergen en el agua en busca de alimento, refugio u otra actividad | Carabidae Staphylinidae Scarabaeidae |
| Coleópteros acuáticos riparios | Coleópteros que habitan cerca del margen del agua o en hábitats muy húmedos durante todas sus etapas de desarrollo | Microsporidae Heteroceridae Melyridae |

La mayoría de las especies son univoltinas, aunque algunas pueden presentar más de una generación por año (White y Roughley 2008). En la época de reproducción, los machos consiguen copular con varias hembras. En algunas especies acuáticas existe señalización acústica (estridulación) como comportamiento de cortejo.

Una vez terminada la cópula, las especies usualmente depositan los huevos de forma individual o en masa dentro del agua, adheridos a las plantas sumergidas, piedras u otros sustratos (Peckarsky y cols. 1990). Algunas hembras de la familia Hydrophilidae llevan los huevos debajo del abdomen (White y Roughley 2008). Los huevos eclosionan en una a tres semanas, raras veces permanecen por meses sin eclosionar (White y Roughley 2008).

Las larvas pasan por tres a ocho estadios y requieren de seis a ocho meses para completar su desarrollo (White y Roughley 2008). Algunas larvas se localizan sobre sustratos vegetales, en sustratos inertes sumergidos y algunas otras en zonas riparias (Arce-Pérez y Morón 2011). Una vez que las larvas se encuentran en su último estadio, salen del agua para convertirse en pupas.

Las pupas, en general, son terrestres y se encuentran en celdas de lodo excavadas por la larva, bajo piedras, troncos u otros objetos y en vegetación acuática (Gullan y Cranston 2010). Esta fase se lleva a cabo en temporada de secas, cuando los niveles del agua se encuentran bajos. En este estado pueden permanecer de dos a tres semanas (White y Roughley 2008). Los adultos llegan a sobrevivir una estación o sólo la mitad de la estación, sin embargo, algunos ditíscidos, hidrofílidos y élmidos han vivido por años en acuarios (White y Roughley 2008).

1.1.4 Hábitos alimenticios

Los coleópteros acuáticos se clasifican en cuatro gremios tróficos principales: depredadores, herbívoros, descomponedores y acumuladores. La mayoría de las familias del suborden Adepnaga, por ejemplo Dytiscidae, Noteridae y Gyrinidae, son depredadores en estado de larva y adulto (White y Roughley 2008); los adultos de la familia Elmidae son recolectores y raspadores, su alimentación se basa principalmente en algas y detritos (Malcolm 2008). La familia Hydrophilidae posee larvas depredadoras, en estado adulto son fitófagos y detritívoros (Spangler, 1982).

Las especies del orden Polyphaga, en estado de larva, se clasifican como depredadores. Sin embargo, en estado adulto sus hábitos alimenticios cambian y se clasifican como colectores y fitófagos (White y Roughley 2008). En el suborden Myxophaga, el conocimiento sobre su alimentación es escaso, aunque se han realizado observaciones en el género *Hydroscapha*; estos coleópteros poseen un tipo de alimentación fitófago, se alimentan de cianobacterias (Arce-Pérez 1997, White y Roughley 2008).

1.1.5 Adaptaciones al medio acuático

Los coleópteros acuáticos han desarrollado diferentes estrategias para desplazarse en el medio acuático. Existen especies de coleópteros como los Dytiscidae y Gyrinidae con sus patas posteriores en forma de remos y con largas sedas natatorias que les permiten desplazarse con facilidad. Los Adepnaga presentan un cuerpo de forma hidrodinámica con formas compactas o aplanadas que les permiten avanzar dentro del agua. Los Dryopidae y Elmidae poseen uñas largas, que les sirven para fijarse a un substrato, principalmente en cuerpos de agua que

presentan corrientes rápidas (Gutiérrez-Fonseca 2010). En machos de algunas especies, existen cojinetes en los tarsos del primero y segundo par de patas, que les sirven para adherirse a la hembra en época reproductiva (Stals 2007).

1.1.6 Respiración

La respiración de los coleópteros acuáticos se ajusta a cuatro formas principales de acuerdo con el estado de desarrollo. En primer lugar, las larvas presentan el sistema de respiración cerrado, se denomina así por carecer de espiráculos, y consiste de branquias o intercambio de gases a través del tegumento (piel). En segundo lugar, los adultos que se encuentran cerca de la superficie del agua, toman el oxígeno directamente del aire atmosférico y el intercambio de gases se realiza a través de los espiráculos y el sistema traqueal. Los coleópteros que se sumergen también obtienen el oxígeno del aire atmosférico, por lo que suben a la superficie y rompen la tensión del agua y con diversas estructuras que presentan en el cuerpo, captando el oxígeno con las sedas hidrofóbicas que les permite la formación de una burbuja de aire (Resh y cols. 2008). En último lugar, el plastrón, formado por sedas hidrófugas microscópicas, muy delgadas que repelen el agua, funciona como reservorio de aire temporal o permanente y lo presentan algunas familias de escarabajos acuáticos como Elmidae y Dryopidae (White y Roughley 2008).

1.1.7 Mecanismos de defensa

Los coleópteros acuáticos han desarrollado mecanismos de defensa, los cuales implican conductas, estructuras o patrones de coloración que ayudan al individuo a defenderse, alejarse u ocultarse. Por ejemplo, algunas familias del suborden Adephaga, como Dytiscidae y Noteridae, presentan una glándula pigidial o protorácica, la cual produce esteroides que les da un olor característico y los hace no apetecibles a depredadores. La familia Gyrinidae, en cambio, produce un compuesto aromático denominado terpeno que les da el olor característico a manzana y les ayuda a alejar depredadores. En el suborden Polyphaga no hay registros de glándulas (White y Roughley 2008).

1.1.8 Distribución

Los coleópteros se localizan en todas las regiones biogeográficas, incluso en las remotas islas del pacífico, sobre todo presentan una gran diversidad en ambientes húmedos en comparación con las regiones del desierto (Jäch y Balke 2008). Muestran su mayor diversidad en los trópicos, sin embargo la mayoría de las especies de coleópteros no son cosmopolitas. El grado de endemismo es alto en casi todas las familias, especialmente entre los que viven en aguas con corrientes en climas cálidos (Jäch y Balke 2008).

1.1.9 Registro fósil

Los primeros registros de coleópteros acuáticos aparecieron en el Paleozoico, durante el periodo Carbonífero (hace 360 y 290 millones de años), con fósiles conocidos desde el Pérmico temprano, hace 250 millones de años (Hunt y cols. 2007). Las adaptaciones morfológicas como la forma alargada y ovalada del cuerpo, antenas reducidas y la aparición de sedas natatorias en las patas, así como las fisiológicas, como órganos especializados para respirar bajo el agua, mecanismos de regulación para mantener un equilibrio osmótico y de comportamiento, así como ciclos reproductivos asociados a la presencia de agua, propiciaron la invasión de prácticamente todos los medios acuáticos continentales (Millán 2014). Esta invasión se produjo de forma independiente al menos 10 veces, pero probablemente ocurrió muchas veces más (Hunt y cols. 2007), de manera que no se pueden considerar a los coleópteros acuáticos como un grupo monofilético (Jäch y Balke 2008).

2. ANTECEDENTES

En el mundo se tienen alrededor de 30 familias de coleópteros acuáticos, en 25 de éstas al menos el 50% de sus especies son exclusivas de sistemas acuáticos (Jäch y Balke 2008). La familia más grande es Dytiscidae con alrededor de 4000 especies, enseguida Hydrophilidae con 2652, después Hydraenidae con 1420 y Elmidae con 1330 especies descritas (Jäch y Balke 2008). Los trabajos realizados en México con este grupo se han enfocado principalmente al conocimiento de su riqueza o a su ecología (Arce-Pérez y Novelo-Gutiérrez, 1991; Navarrete-Heredia 1992; Arce-Pérez 1995; Arce-Pérez y Roughley 1999; Santiago-Fragoso y Sandoval-Manrique 2001; Arce-Pérez y cols. 2002; Navarrete-Heredia y cols. 2002; Arce-Pérez 2004; Pérez-Munguía 2004, Navarrete-Heredia y Zaragoza-Caballero 2006, Campbell y cols. 2008, Arce-Pérez y Morón 2011, García-Rivera 2011).

En México, se calcula un total de 583 especies de coleópteros acuáticos y semiacuáticos; el mayor número de registros de especies acuáticas se concentra en las familias Dytiscidae e Hydrophilidae (Arce-Pérez 1995). Entre los trabajos relevantes que se han realizado en los estados que colindan con Tlaxcala y que han permitido conocer la diversidad e importancia de los coleópteros acuáticos destacan el trabajo realizado por Campbell y Arce-Pérez (2008) en el estado de Hidalgo, que tuvo como finalidad comparar la diferenciación taxonómica de los coleópteros acuáticos entre una corriente de agua perenne y una intermitente. Los autores reportaron un total de 57 especies en 37 géneros y 12 familias. Al mismo tiempo, la mayoría de las especies fueron categorizadas como nadadoras, con el 45.6% del total de las especies obtenidas. Las familias con mayor número de especies fueron Dytiscidae e Hydrophilidae. A pesar de que obtuvieron diferencias en las propiedades fisicoquímicas (pH, conductividad, oxígeno disuelto y temperatura), no hubo diferencias en la composición del ensamble de especies de los coleópteros acuáticos.

Otro estudio faunístico de coleópteros acuáticos en Hidalgo (Arce-Pérez y cols. 2010) se llevó a cabo en el área de influencia de la Central Hidroeléctrica de Zimapán. Se reportaron un total de 8,787 adultos pertenecientes a 42 especies de 27 géneros y 10 familias. Registraron por primera vez para el estado de Hidalgo seis familias (Dryopidae, Limnichidae, Lutrochidae, Psephenidae, Heteroceridae y Microsporidae), 19 géneros y 31 especies.

Asimismo, Arias-Del Toro y cols. (2016) realizaron un estudio taxonómico de los insectos acuáticos del orden Coleoptera, Trichoptera y Megaloptera en las localidades de “Cascada La Escondida”, Río “El Higuero” y “Cerro Tepecuiltepec”, del municipio de Xicotepec Puebla, en los meses de septiembre y octubre, con el fin de conocer la abundancia y distribución en dichas localidades. Obtuvieron 191 organismos, comprendidos en tres órdenes, 12 familias y 27 géneros; los más representativos para los órdenes Megaloptera, Trichoptera y Coleoptera fueron *Corydalus*, *Potamya* y *Helichus*, respectivamente; el mes con mayor abundancia fue octubre y el Río “El Higuero” fue la localidad con mayor abundancia.

En el estado de Tlaxcala se han realizado cuatro estudios sobre coleópteros acuáticos. Se llevó a cabo un estudio limnológico en la presa de Apizaquito para obtener información básica sobre la fauna y vegetación que ahí se desarrolla, el cual registra los géneros *Gyrinus* (Gyrinidae), *Halipilus* (Halipilidae), *Dytiscus* sp. y *Cybister* sp. de la familia Dytiscidae (Pérez-Rodríguez 1994). Pérez-Rodríguez y Badillo-Solís (1998) observaron coleópteros acuáticos en forma larvaria y adulta, registrándose por primera vez para la presa Buenavista formas larvarias de Dytiscidae

En otro estudio de Pérez-Rodríguez y cols. (2003) obtuvieron información sobre el papel trófico de especies de las familias Dytiscidae (*Dytiscus habilis*, *Thermonectus nigrofasciatus*, *Hygrotus* sp. y *Laccophilus* sp.) e Hydrophilidae (*Tropisternus tinctus*, *T. ellipticus* y *T. fuscitarsis*) recolectadas en las presas de Atlangatepec, Apizaquito y Buenavista. Los autores encuentran que los ditíscidos se vuelven caníbales cuando el alimento se vuelve escaso y muestran resistencia a condiciones ambientales adversas. También reportan que las familias Hydrophilidae y Dytiscidae presentan mayor abundancia en primavera, verano y otoño, cuando las condiciones del hábitat mantienen temperaturas de 17 a 22°C. Enfatizan que la aparición de los coleópteros acuáticos en estas presas, está condicionada a la existencia de la vegetación sumergida o emergente, que les permite las condiciones para su desarrollo.

En cuarto lugar, el trabajo realizado por Fonseca (2012), en la laguna de Santa María Acuitlapilco, se centró en describir la conducta de forrajeo y dinámica en el uso del hábitat de las aves vadeadoras. Con el fin de evaluar la disponibilidad de alimento para las aves vadeadoras en la laguna, realizó muestreos mensuales de invertebrados. Con respecto a los coleópteros

acuáticos, la autora registra la presencia de las familias Hydrophilidae, Staphylinidae, Haliplidae, Dytiscidae, Carabidae y Heteroceridae. Presentó resultados sobre las abundancias observadas de cada familia para los meses de secas, que corresponde con febrero, marzo, abril, mayo, junio y julio. También muestra resultados para los meses de lluvias, de agosto a enero. En el período de lluvias obtuvo un total de 31 individuos, en cuanto al período de secas registró la mayor abundancia con 125 individuos. Cabe mencionar que la familia Hydrophilidae registró la mayor abundancia en los dos períodos con 245 individuos. Finalmente, se tienen registros de *Paracymus leechi* Wooldridge, *P. mexicanus* y *P. regularis* Wooldridge, pertenecientes a la familia Hydrophilidae (Mejorada-Gómez 1989).

3. JUSTIFICACIÓN

Diversos especialistas indican que los bienes y servicios esenciales para el equilibrio ecológico del planeta dependen de la diversidad biológica en sus distintos niveles, sin embargo, el conocimiento de los recursos bióticos del país es limitado, lo que hace del conocimiento inventariado de la biodiversidad un tema de prioridad mundial (Dirzo y Raven 1994, Mittermeier y cols. 1997). De esta forma, los inventarios biológicos son la manera más directa de conocer la diversidad de un lugar, con potencial de aplicación en ecología, sistemática, biogeografía, conservación, etc. (Noss 1990, Villareal y cols. 2006).

Los estudios sobre la coleopterofauna acuática de México son aún escasos; la mayoría de los estados del país no cuentan con un listado de las especies y mucho menos con trabajos sistemáticos a nivel regional. En el estado de Tlaxcala no se han realizado estudios cuyo objetivo sea conocer exhaustivamente la fauna de Coleoptera acuáticos de una localidad, por lo que el presente proyecto contribuye al conocimiento faunístico de los coleópteros acuáticos de una parte del estado de Tlaxcala, además de que aporta información sobre su diversidad y estacionalidad, a través del inventario sistemático de cuerpos de agua en la zona centro-oeste del estado.

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

- Estimar la diversidad de coleópteros acuáticos en tres cuerpos de agua (dos lóticos y uno léntico) del estado de Tlaxcala.

4.2 Objetivos particulares

- Registrar las especies de coleópteros acuáticos.
- Describir la estacionalidad de la abundancia en los sitios de estudio.
- Evaluar la diversidad alfa y beta de las localidades de estudio.
- Describir la estructura trófica de la comunidad de coleópteros acuáticos.

5. METODOLOGÍA

5.1 Área de estudio

El estado de Tlaxcala cuenta con una superficie de 4,060.9 km², que representa el 0.2% del territorio nacional. Se localiza en la región centro-oriental de la República Mexicana, entre las coordenadas 19°25'44" latitud norte y 98°09'39" longitud oeste. Colinda al noroeste con Hidalgo, al norte, sur y este con Puebla y al oeste con el estado de México (INEGI 2005). Los muestreos se llevaron a cabo en tres sitios: en las comunidades de San Tadeo Huiloapan, San Ambrosio Texantla y en Santa María Acuitlapilco (Fig. 1). El clima del estado tiene una estacionalidad marcada en lluvias, con los meses de junio a octubre considerados como "lluvias" y los de noviembre a mayo como de "secas" (INEGI 2005).

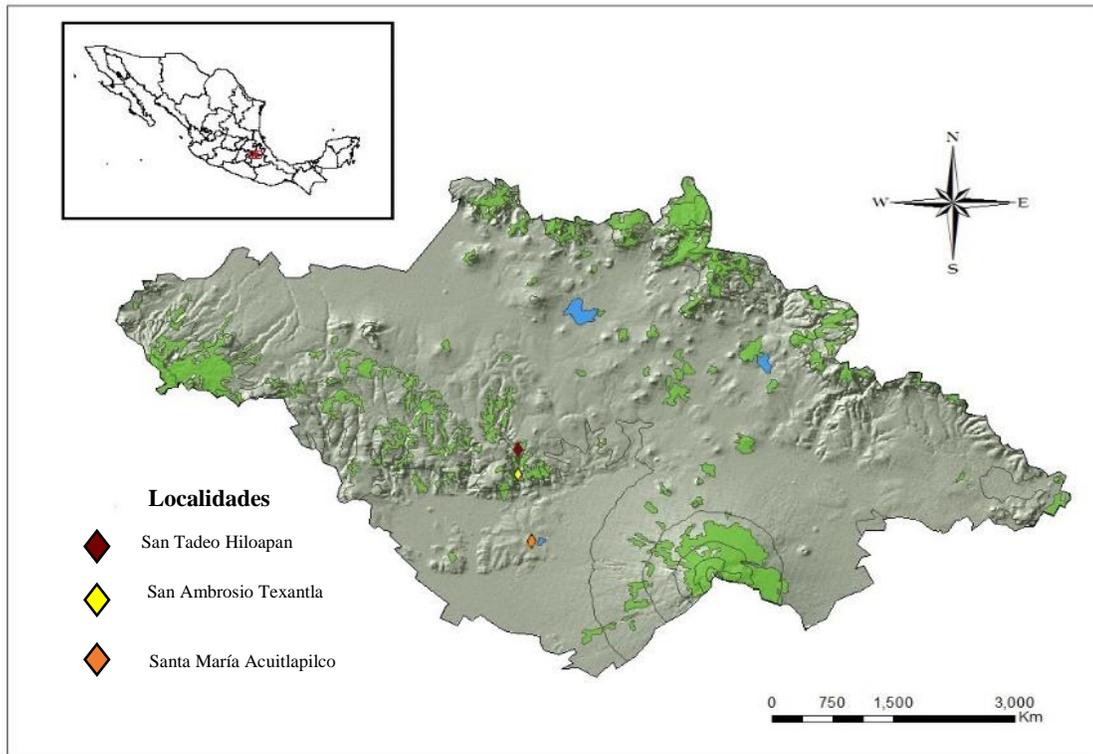


Figura 1. Localización de las localidades de estudio en el estado de Tlaxcala.

5.1.1 San Ambrosio Texantla

La localidad de San Ambrosio Texantla se localiza en el municipio de Panotla. El clima predominante es templado subhúmedo, presenta una temperatura media anual de 24.3°C, con máximas de 27.3°C y mínimas de 2.8°C. Se encuentra a una altitud media de 2,347 metros sobre el nivel del mar (msnm) (INEGI 2005). El río Texantla, se ubica en las coordenadas 19° 21' 27.7" N y 98° 15' 9.1" W a 2280 msnm. El flujo o corriente es de tipo laminar, es decir presenta aguas que corren a una velocidad lenta. La profundidad varía de acuerdo con la estacionalidad. De acuerdo con nuestras observaciones realizadas durante los muestreos, la vegetación aledaña al cuerpo de agua está conformada por arbustos, herbáceas, sauces y una especie arbórea (*Alnus acuminata*) (Fig. 2; tabla 2).



Figura 2. Paisaje de la localidad de San Ambrosio Texantla.

5.1.2 San Tadeo Huiloapan

La localidad de San Tadeo Huiloapan está situada en el municipio de Panotla. El clima predominante es templado subhúmedo, presenta una temperatura media anual de 24.3°C, con máximas de 27.3°C y mínimas de 2.8°C. A una altitud media de 2,545 msnm (INEGI 2005). El arroyo San Tadeo se ubica a 2385 msnm, entre las coordenadas 19° 23' 16.4" N y 98° 15' 12.2" W. La superficie del cuerpo de agua es variable a lo largo del año y el aporte de agua es principalmente por lluvia. La vegetación está formada principalmente por bosque de encino. En cuanto a la vegetación aledaña al cuerpo de agua, las especies que se observaron fueron durante los meses de muestreo fueron principalmente herbáceas, plantas acuáticas, arbustos, sauces y una especie arbórea (*Alnus acuminata*) (Fig. 3; cuadro 2).



Figura 3. Paisaje de la localidad de San Tadeo Huiloapan.

5.1.3 Santa María Acuitlapilco

La laguna de Acuitlapilco se localiza en la parte sur del estado de Tlaxcala ($19^{\circ} 21' 37''$ N y $98^{\circ} 13' 51.1''$ W) a 2280 msnm, entre los municipios de Tlaxcala y Tepeyanco. El clima predominante es templado subhúmedo. La superficie del cuerpo de agua es variable a lo largo del año y el aporte de agua es principalmente por lluvia. La laguna tiene una cuenca de captación de 10.3 km^2 , con una precipitación anual de 839.3 mm. En la temporada de lluvias, la profundidad alcanza un máximo de 1.8 m, y en época de secas un máximo de 0.8 m (INEGI 2005). La vegetación que conforma a la laguna, observada en los meses de muestreo son plantas acuáticas, herbáceas, arbustos y sauces (Fig. 4; tabla 2).



Figura 4. Paisaje de la localidad de Santa María Acuitlapilco

Tabla 2. Vegetación aledaña a los cuerpos de agua de cada sitio de estudio (P = Presencia, A = Ausencia).

| | Familia | Especie | San Tadeo | Texantla | Acuitlapilco |
|-----------------------|-------------------------|--------------------------------|------------------|-----------------|---------------------|
| Herbácea | Poaceae | <i>Pennisetum clandestinum</i> | P | P | P |
| | | <i>Echinochloa holciformis</i> | P | A | P |
| | | <i>Piptochaetium virescens</i> | A | A | P |
| | Polygonaceae | <i>Polygonum punctatum</i> | A | A | P |
| | | <i>Rumex obtusifolius</i> | P | A | A |
| | Scrophulariaceae | <i>Mecardonia procumbens</i> | P | A | A |
| | Plantaginaceae | <i>Plantago major</i> | P | P | A |
| | Asteraceae | <i>Aster subulatus</i> | P | P | A |
| | | <i>Bidens odorata</i> | P | A | P |
| | | <i>Cosmos bipinnatus</i> | A | A | P |
| | | <i>Dugesia mexicana</i> | P | A | A |
| | | <i>Stevia salicifolia</i> | P | A | A |
| | | <i>Taraxacum officinale</i> | P | A | A |
| | Compositae | <i>Lagascea rubra</i> | P | A | A |
| | Brassicaceae | <i>Halimolobos berlandieri</i> | A | P | A |
| | Cyperaceae | <i>Cyperus hermaphroditus</i> | A | A | P |
| | | <i>Cyperus niger</i> | A | A | P |
| | Fabaceae | <i>Trifolium repens</i> | P | A | A |
| | Poales | <i>Juncus ebracteatus</i> | A | A | P |
| <i>Juncus effusus</i> | | A | P | P | |
| Verbenaceae | <i>Verbena carolina</i> | P | A | P | |
| Planta acuática | Pontederiaceae | <i>Eichornia crassipes</i> | A | A | P |
| | Araliaceae | <i>Hydrocotyle umbellata</i> | P | A | P |
| | Araceae | <i>Lemna trisulca</i> | A | A | P |
| | | <i>Lemna minuscula</i> | A | A | P |
| | Onagraceae | <i>Ludwigia peploides</i> | A | A | P |
| Arbusto | Asteraceae | <i>Baccharis conferta</i> | P | A | A |
| | | <i>Baccharis salicifolia</i> | P | P | P |
| | Cupressaceae | <i>Juniperus deppeana</i> | A | A | P |
| | Equisetaceae | <i>Equisetum hyemale</i> | P | A | A |
| | Fabaceae | <i>Mimosa aculeaticarpa</i> | P | A | A |
| Árborea | Betulaceae | <i>Alnus acuminata</i> | A | P | A |
| Sauce | Salicaceae | <i>Salix bonplandiana</i> | P | P | P |

5.2 Trabajo de campo

5.2.1 Muestreos

Los muestreos se realizaron bimensualmente durante un ciclo anual. Se inició en octubre de 2014 hasta septiembre de 2015. En cada sitio de estudio se realizaron seis muestreos, en cada uno se tomaron cuatro muestras. Las tres primeras muestras se tomaron, cada una, mediante un arrastre de un metro de longitud. La cuarta se obtuvo a partir de redar 45 minutos en diferentes puntos del sitio. La cuarta muestra se realizó con la finalidad de incrementar la representatividad de los coleópteros acuáticos.

Las muestras se obtuvieron con una red acuática tipo D, de 32 cm de diámetro. Una vez obtenidas las muestras con la red, inmediatamente fueron vaciadas en una charola con agua para separar a los coleópteros de los otros grupos de insectos. Estos ejemplares fueron puestos en frascos con alcohol al 80% con su respectiva etiqueta.

Los puntos de muestreo fueron establecidos con base en las porciones de agua provistas de vegetación acuática, principalmente con plantas enraizadas emergentes o sumergidas, o áreas con presencia de materia orgánica y con sustratos de tipo rocoso constituido por piedras sumergidas. Tal como se menciona en la literatura, éstos se consideran hábitats importantes para los coleópteros ya que les proporciona refugio y condiciones de alimentación (Roldán, 1988). Los sitios de muestreo fueron geo-referenciados con un geoposicionador satelital (GPS). Las muestras no fueron totalmente separadas en campo, por lo que fueron colocadas en bolsas ziploc® con sustrato en alcohol al 80%, de igual forma con su respectiva etiqueta. Estas muestras fueron trasladadas al laboratorio para su separación.

5.3 Trabajo de laboratorio

5.3.1 Disección y curación

Para observar los genitales en coleópteros es necesario hacer una extracción completa del interior del abdomen para lograr la visualización de las estructuras de interés taxonómico (Schauff, 1986; Millar *et al.*, 2000). En mayor parte, es necesario extraer las estructuras de los genitales del macho para la identificación a nivel de especie. Los genitales se retiraron por el orificio del último ventrito abdominal, con ayuda de alfileres entomológicos doblados por la punta, con diferente tamaño de grosor (desde el número 0 hasta el 3).

En algunas ocasiones, debido a la manipulación, el abdomen fue completamente retirado desde el primer ventrito para extraer el edeago, esta estructura fue colocada junto al ejemplar en un cartoncillo triangular. Las estructuras extraídas se mantuvieron en alcohol al 80 % en un portaobjetos excavado previo a la limpieza para evitar la evaporación del alcohol en la muestra.

5.3.2 Macerado y aclarado

Para retirar el tejido que envuelve las estructuras de la genitalia, se utilizó ácido láctico (KOH) al 5 % por dos horas en algunos organismos, en otros, hasta por 12 horas de acuerdo con la talla del espécimen. Una vez aclarada la genitalia, se colocaron en microviales con glicerina.

5.3.3 Montaje

Una vez que se extrajeron los genitales, los ejemplares fueron montados en alfiler entomológico con su respectiva genitalia y etiqueta. Los ejemplares cuya talla fue menor a 12 mm, por recomendaciones de la literatura (Millar et al., 2000), fueron colocados en cartoncillos de papel.

5.3.4 Identificación.

Una vez preparados los ejemplares de coleópteros acuáticos, se procedió a la identificación de los adultos, que fue a nivel de especie. La ubicación a género fue por medio de las claves proporcionadas por Leech (1948), Brown (1976), Epler (1996), Larson y cols. (2000), Merritt y cols. (2008) y White y Roughley (2008). Fueron obtenidas claves especializadas, listados, descripciones, monografías y revisiones a nivel de género que facilitaran la identificación del material a nivel de especie.

5.3.5 Fotografías

Al finalizar la identificación y montaje, se tomó una serie de fotografías de ejemplares machos. Se realizó mediante el microscopio estereoscópico Zeiss modelo Axiozoom del Laboratorio de Biodiversidad y Tejidos Vegetales, del Instituto de Biología, IB-UNAM, con sede en la Ciudad de Tlaxcala.

5.4 Análisis de datos

La diversidad consta de tres niveles: la diversidad alfa (diversidad local), beta (grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes sitios) y gamma (diversidad regional) (Magurran 1988, 2004, Moreno 2001, Koleff y cols. 2003, Halffter y Moreno 2005). Existen diferentes métodos que evalúan estos tres niveles. En este estudio se evaluó la diversidad alfa y beta en los sitios de muestreo. En primera instancia los ejemplares se registraron a nivel de especie en una base de datos en Microsoft Excel®, con datos como género, especie, fecha de recolección, técnica de captura, localidad, coordenadas y altura sobre el nivel del mar.

5.4.1 Abundancia

La abundancia se entiende como el número total de individuos de un taxón en un área, volumen, población o comunidad (Lincoln y Clark 1998), o con referencia a un esfuerzo de muestreo. Los valores de abundancia se obtuvieron como número de individuos de ambos sexos, recolectados por especie, por cada sitio, fecha y esfuerzo de muestreo. El número de individuos de cada muestra, se tomó sumando los dos esfuerzos de muestreo (por un metro de arrastre y por 45 minutos de redar). Se calculó la abundancia por mes de muestreo y total para el año de muestreo. También se calculó la abundancia relativa como porcentaje de individuos de cada familia, así como por cada especie, para el año completo de muestreo.

5.4.2 Curvas de acumulación de especies

Una curva de acumulación de especies representa el número acumulado de especies observadas dentro de un área, como una función del esfuerzo de muestreo (Magurran 1988, Colwell y Coddington 1994, Colwell y cols. 2004). Las curvas de acumulación de especies se evaluaron con tres estimadores no paramétricos: ACE, un estimador que se basa en la abundancia de las especies raras con uno o hasta diez individuos, Jackknife 1, que considera las especies únicas, es decir, aquellas que se encuentran en una sola muestra y Chao 1, estimador basado en el número de especies raras *singletons* y *doubletons*, es decir, toma en cuenta a las especies que presentan uno o dos individuos en todo el muestreo. El análisis se realizó con el paquete EstimateS (Colwell 2009).

5.4.3 Diversidad alfa

La diversidad alfa se define como la riqueza de especies de una comunidad particular considerada homogénea y puede medirse de acuerdo con el número de especies en un sitio (riqueza de especies) o la estructura de la comunidad (abundancia y equidad), donde se considera la representatividad de cada especie; aunque la forma más simple es la riqueza específica (Moreno 2001).

Concepto de diversidad verdadera. Se realizó el análisis de diversidad para cada localidad bajo el concepto de diversidad verdadera (Jost 2006). Se consideró la riqueza de especies, el exponencial del índice de Shannon, como valores que representan la diversidad verdadera de orden 0 y 1, respectivamente, en términos de número efectivo de especies. Las especies efectivas se interpretan como el número de especies con abundancias iguales, necesarias para alcanzar un determinado valor de un índice de diversidad (Jost 2006).

Su uso permite comparar la diferencia de la diversidad de dos o más comunidades, desde el punto de vista biológico (Jost 2007). La diversidad observada de orden cero (Dobs0) corresponde con la riqueza de especies observadas por sitio de muestreo, mientras que la diversidad de orden cero estimada (Dest0) es resultado del análisis de la diversidad mediante el estimador no paramétrico ACE (Chao y Lee 1992). La diversidad de orden 1 observada (Dobs1) equivale al índice de Shannon, mientras que la diversidad de orden 1 estimada (Dest1) es equivalente al exponencial del índice de Shannon (Chao y Shen, 2003). El software utilizado para las estimaciones fue SPADE (Chao y Shen 2010).

5.4.4 Diversidad Beta

Es una medida que permite conocer la variación espacial de la composición de especies entre dos o más ensamblajes locales o regionales (Koleff 2005). Puede evaluarse mediante índices o coeficientes de similitud, de disimilitud o de distancia entre las muestras (Moreno 2001).

Coefficiente de similitud de Jaccard. Es un índice que expresa el grado de semejanza entre dos o más localidades por medio de la presencia o ausencia de las especies (Moreno 2001).

Los valores del índice de Jaccard pueden ser obtenidos mediante la siguiente ecuación:

$$IJ = c / (a + b) - c$$

Donde:

a = número de especies presentes en la comunidad A

b = número de especies presentes en la comunidad B

c = número de especies presentes en ambos sitios

El intervalo de valores para este índice va de 0 a 1, cuando no hay especies compartidas o cuando los sitios tienen la misma composición de especies, respectivamente. Para calcular este índice se utilizó el software Past (Hammer y cols. 2001).

Complementariedad. El concepto de complementariedad se refiere al grado de disimilitud en la composición de especies entre pares de biotas (Colwell y Coddington 1994). Se obtuvo la complementariedad mediante las siguientes fórmulas:

I. La riqueza total para ambos sitios combinados

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

Donde:

a = número de especies del sitio A

b = número de especies del sitio B

c = número de especies en común entre los sitios A y B

II. El número de especies únicas a cualquiera de los dos sitios:

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

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

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

La complementariedad varía desde cero, cuando ambos sitios son idénticos en composición de especies, hasta uno, cuando las especies de ambos sitios son completamente distintas (Colwell y Coddington 1994).

5.4.5 Jerarquización de especies

Para determinar cuáles fueron las especies dominantes dentro de la comunidad se usó la prueba de asociación de Olmstead y Tukey (Sokal y Rohlf 1995). Este procedimiento analiza gráficamente la frecuencia de aparición de cada especie durante todo el ciclo de muestreo expresada en porcentaje (eje X), contra la abundancia total acumulada de dicha especie (eje Y). Las especies dominantes fueron aquellas cuyos valores de abundancia y frecuencia rebasan la mediana de ambos estimadores. En la gráfica se trazaron las medianas de cada eje cruzando las líneas. De esta manera se obtuvieron cuatro cuadrantes: (A) Especies dominantes: aquellas especies con una abundancia y frecuencia mayor al valor central del grupo de datos ordenados (frecuentes y abundantes). (B) Especies constantes: aquellas especies cuya abundancia es mayor a la mediana, pero con un valor de aparición inferior al valor central de la frecuencia relativa (abundante y poco frecuente). (C) Especies ocasionales: aquellas especies que tanto su abundancia y frecuencia son bajas, siendo ambos valores menores a sus respectivas medianas (poco frecuentes y poco abundantes). (D) Especies raras: aquellas especies con una abundancia que no sobrepasa la mediana, pero si la frecuencia relativa de aparición (frecuentes y poco abundantes).

5.4.6 Estructura trófica de la comunidad de coleópteros acuáticos

Los gremios tróficos fueron determinados de acuerdo con el sistema de clasificación de las relaciones tróficas de Merritt y cols. (2008) para insectos acuáticos en general. Asimismo se consultaron las tablas de los mismos autores para cada género de coleópteros acuáticos para así determinar el gremio al que pertenecen (tabla 3).

Tabla 3. Sistema de clasificación general para las relaciones tróficas de los insectos acuáticos.

| Grupo funcional | Comida dominante | Gremio |
|------------------------|--|---|
| Trituradores | Tejido vegetal de las plantas hidrofitas | Herbívoros-masticadores y mineros de macrofitas vivas |

| | | |
|----------------------------|---|--|
| | Descomponedores del tejido de las plantas vasculares-partículas gruesas de la materia orgánica (CPOM) | Descomponedores de CPOM |
| | Madera | Excavadores |
| Colectores | Descomponedores de las partículas finas de la materia orgánica | Detritívoros- filtradores |
| | | Detritívoros-masticadores |
| Raspadores | Asociadas a las algas del perifiton | Herbívoros |
| Perforadores de macrofitas | Fluidos vasculares y algas filamentosas | Herbívoros |
| Depredadores | Tejido animal | Engullidores-carnívoros, atacan a la presa y se alimentan de toda la presa o por partes. |
| | | Perforadores-carnívoros atacan a la presa y se alimenta de su tejido, célula o succionan los fluídos |
| Parásitos | Viven en el tejido animal | Parásitos de huevos, larva y pupa |

6. RESULTADOS

6.1 Registro de especies

Se recolectaron en los tres sitios de muestreo (San Ambrosio Texantla, San Tadeo Huiloapan y Santa María Acuitlapilco) un total de 2,968 individuos de coleópteros acuáticos, correspondientes a 23 especies, 15 géneros y seis familias (Elmidae, Dryopidae, Dytiscidae, Gyrinidae, Haliplidae e Hydrophilidae). Con respecto a la abundancia, Huiloapan fue la localidad con el mayor número de individuos, con 1,570; en segundo lugar, Texantla con 735 y en tercer lugar, Acuitlapilco con 663. La localidad con mayor riqueza de especies fue Texantla con 18, luego Huiloapan con 17 y finalmente Acuitlapilco con 15 (Tabla 4).

Tabla 4. Lista de especies de las tres localidades, San Tadeo Huiloapan (STH), San Ambrosio Texantla (SAT) y Santa María Acuitlapilco (SMA), con abundancias totales.

| Familia y especie | SAT | STH | SMA | Total |
|------------------------------------|------------|-------------|------------|--------------|
| Dryopidae | 119 | 805 | 0 | 924 |
| <i>Helichus suturalis</i> | 43 | 193 | 0 | 236 |
| <i>Helichus productus</i> | 76 | 612 | 0 | 688 |
| Dytiscidae | 320 | 193 | 84 | 597 |
| <i>Agabus mexicanus</i> * | 16 | 17 | 5 | 38 |
| <i>Copelatus distinctus</i> * | 2 | 12 | 0 | 14 |
| <i>Hygrotus</i> sp. | 1 | 0 | 9 | 10 |
| <i>Laccophilus mexicanus</i> | 6 | 11 | 20 | 37 |
| <i>Laccophilus</i> sp. | 0 | 1 | 0 | 1 |
| <i>Liodessus affinis</i> | 9 | 18 | 23 | 50 |
| <i>Rhantus gutticollis</i> | 55 | 34 | 6 | 95 |
| <i>Rhantus</i> sp. 1 | 2 | 0 | 16 | 18 |
| <i>Rhantus</i> sp. 2 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Rhantus</i> sp. 3 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| <i>Stictotarsus decemsignatus</i> | 221 | 76 | 0 | 297 |
| <i>Thermonectus nigrofasciatus</i> | 7 | 24 | 2 | 23 |
| <i>Thermonectus</i> sp. | 0 | 0 | 2 | 2 |
| Elmidae | 187 | 151 | 0 | 338 |
| <i>Microcylloepus</i> sp. | 187 | 151 | 0 | 338 |
| Gyrinidae | 52 | 111 | 0 | 163 |
| <i>Gyrinus</i> sp. | 52 | 111 | 0 | 163 |
| Haliplidae | 9 | 88 | 4 | 101 |
| <i>Peltodytes ovalis</i> | 9 | 88 | 4 | 101 |
| Hydrophilidae | 48 | 222 | 575 | 845 |
| <i>Berosus pugnax</i> | 0 | 0 | 149 | 149 |
| <i>Paracymus mexicanus</i> | 4 | 102 | 1 | 107 |
| <i>Tropisternus ellipticus</i> | 42 | 118 | 67 | 227 |
| <i>Tropisternus fuscitarsis</i> | 0 | 1 | 50 | 51 |
| <i>Tropisternus lateralis</i> | 2 | 1 | 308 | 311 |
| Total | 735 | 1570 | 663 | 2968 |

En cuanto a la abundancia y riqueza de especies por familia, Texantla registró a Dytiscidae con la mayor abundancia (320) lo que representa el 43.54% del total observado; seguido por Elmidae (187) con el 25.44%, Dryopidae (119) con el 16.19%, Gyrinidae (52) con el 7.02%, Hydrophilidae (48) con el 6.53% y Haliplidae (48) con el 1.22% (Fig. 5A). Asimismo, la familia con mayor número de especies registradas fue Dytiscidae (10) lo que representa el 55.56% de total de la riqueza observada en esta localidad (Fig. 5B). Las especies más abundantes dentro de esta familia fueron *Stictotarsus decemsignatus* y *Rhantus guticollis* las cuales registran el 30 y 7% del total de individuos para esta localidad (Fig. 5C).

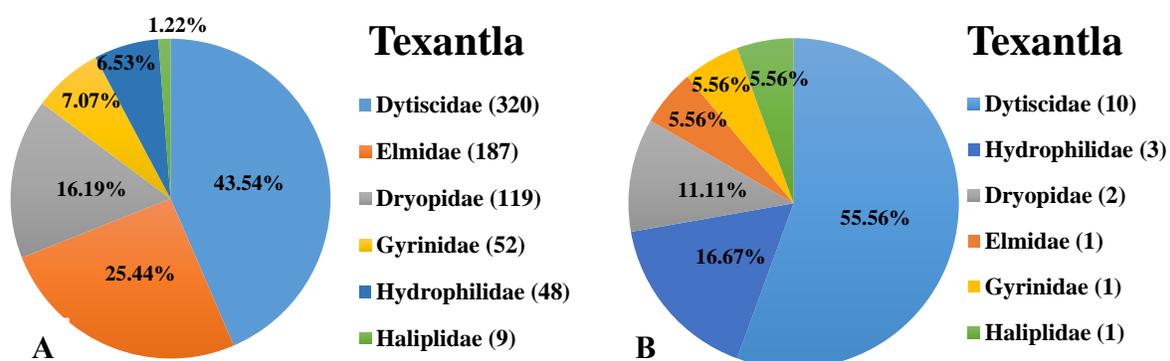


Figura 5. San Ambrosio Texantla. (A) Abundancia relativa por familia; (B) Riqueza de especies por familia.

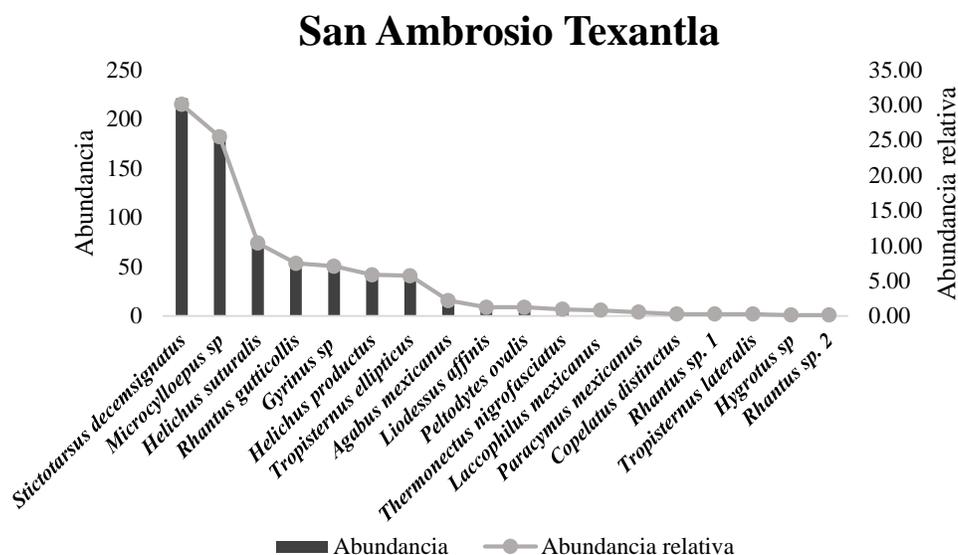


Figura 5C. Abundancia total y abundancia relativa (%) de las especies de coleópteros acuáticos registradas para San Ambrosio Texantla.

En San Tadeo Huiloapan, la familia con mayor abundancia fue Dryopidae (805), que corresponde con el 51% con respecto al total de individuos observados; en segundo lugar, Hydrophilidae (222) con el 14%; en tercer lugar, Dytiscidae (193) con el 12%; le sigue, Elmidae (151) con el 10%; la siguiente fue Gyrinidae (111) con el 7% y finalmente Haliplidae (88) con el 6% (Fig. 6A). La mayor riqueza se registró en la familia Dytiscidae (6), es decir, se agrupan el 50% de las especies revisadas en esta localidad (Fig. 6B). En Dryopidae, las especies *Helichus suturalis* y *Helichus productus* representan el 38 % y el 12% del total de abundancia dentro de la familia, respectivamente (Fig. 6C).

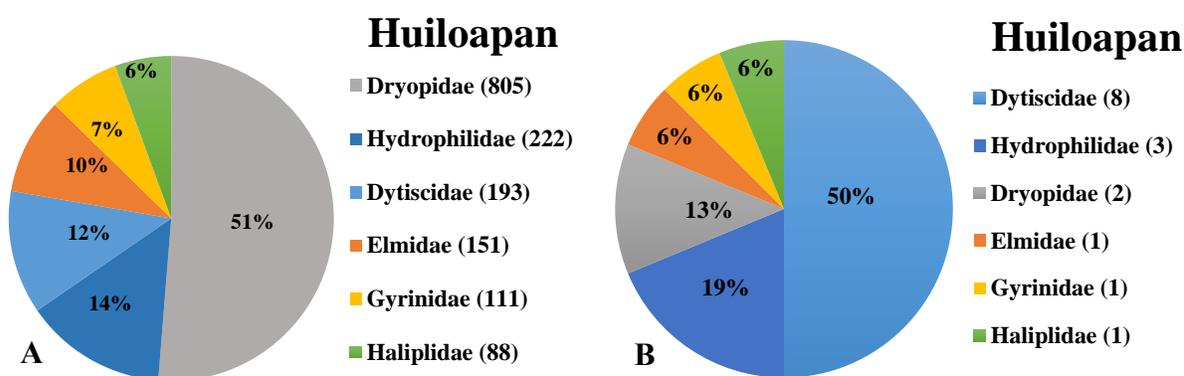


Figura 6. San Tadeo Huiloapan. (A) Abundancia relativa por familia; (B) Riqueza de especies por familia.

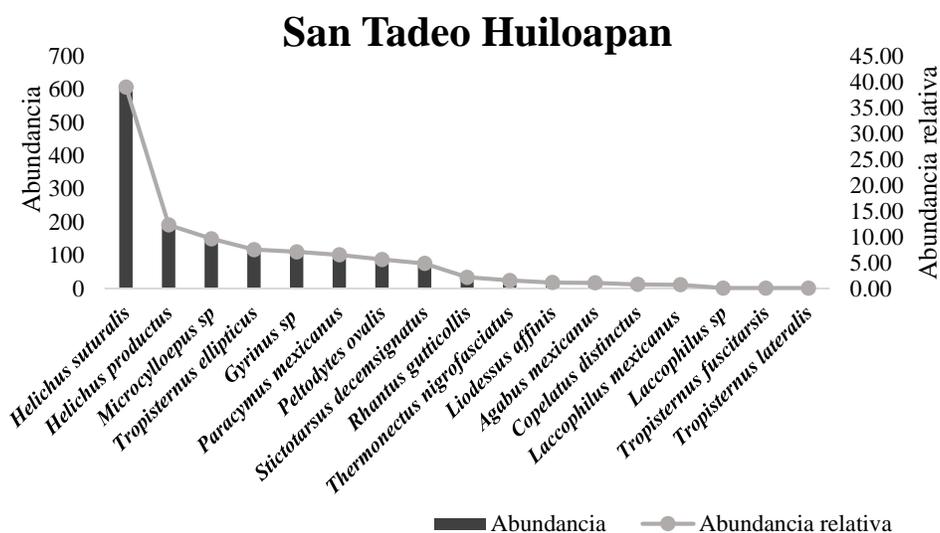


Figura 6C. Abundancia total y abundancia relativa (%) de las especies de coleópteros acuáticos registradas para San Tadeo Huiloapan.

Para la localidad de Santa María Acuitlapilco, se registraron tres familias. Hydrophilidae fue la de mayor abundancia (575), agrupó al 86.73% del total de individuos. Dytiscidae (84) con el 12.67% y Haliplidae (4) registró solo el 0.60% (Fig. 7A). Ahora bien, concerniente a la riqueza, Dytiscidae presentó el mayor número de especies (9) es decir, el 60% se encuentran en esta familia, seguido de Hydrophilidae (3) con el 33% (Fig. 7B). La especie con mayor abundancia fue *Tropisternus lateralis* que representa el 46% de la abundancia total (Fig. 7C).

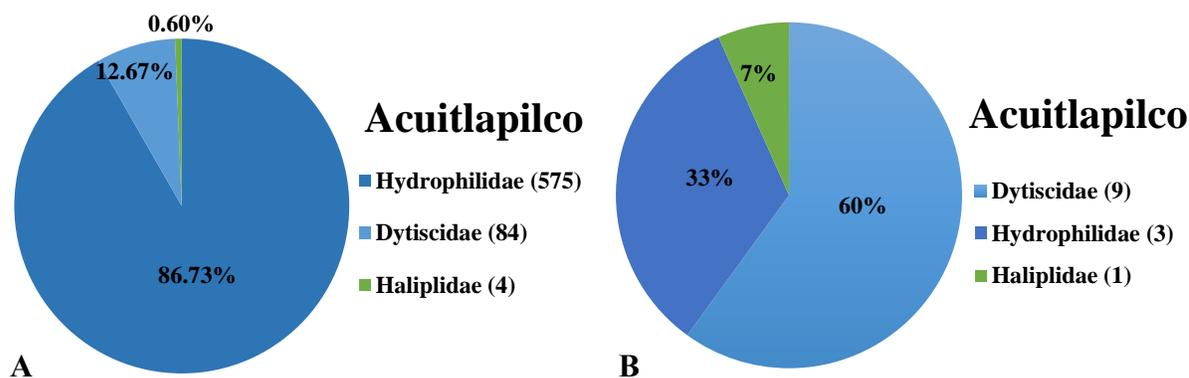


Figura 7. Santa María Acuitlapilco. (A) Abundancia relativa por familia; (B) Riqueza de especies por familia.

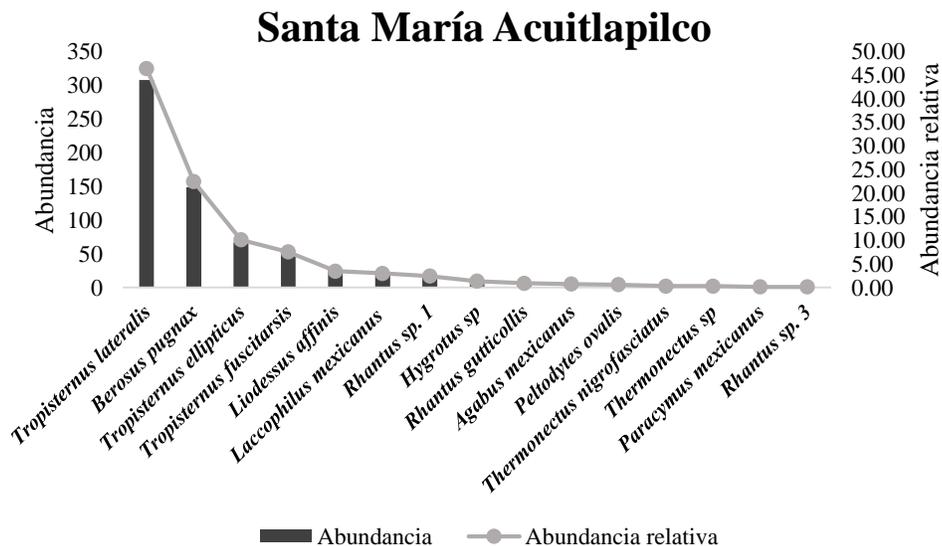


Figura 7C. Abundancia total y abundancia relativa (%) de las especies de coleópteros acuáticos registradas para Santa María Acuitlapilco.

6.2 Abundancia y estacionalidad

Para la localidad de Texantla, del total de individuos registrados, el mayor número se concentró en los meses de abril con 231 y octubre con 138, lo que corresponde con secas y final de lluvias, respectivamente. Los meses con menor número de individuos corresponden con febrero con 89 (período de secas) y junio con 74 (período de lluvias).

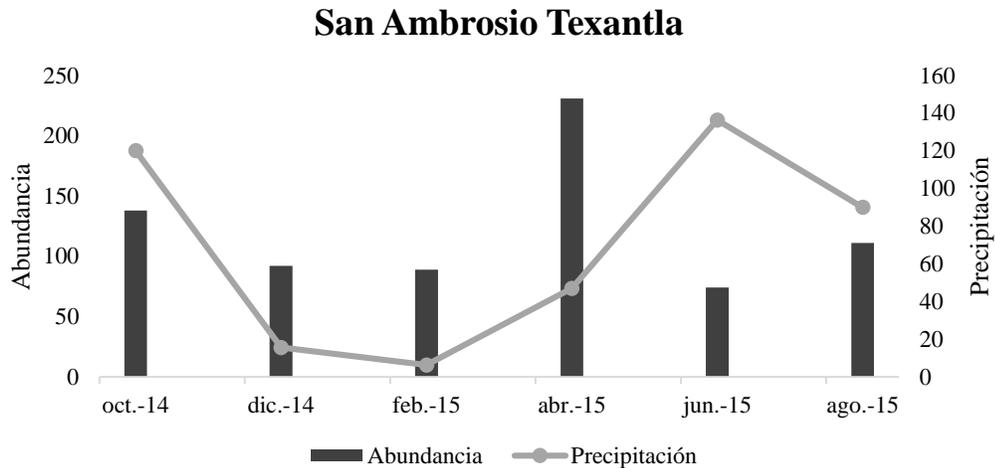


Figura 8. Estacionalidad de la abundancia de coleópteros acuáticos registrados para San Ambrosio Texantla.

En la localidad de Huiloapan, el pico más alto de abundancia se observó en agosto con 455 individuos, el segundo mes fue junio con 336, que corresponden con meses de lluvia. El mes de febrero fue el de menor abundancia con 157, que corresponde con secas.

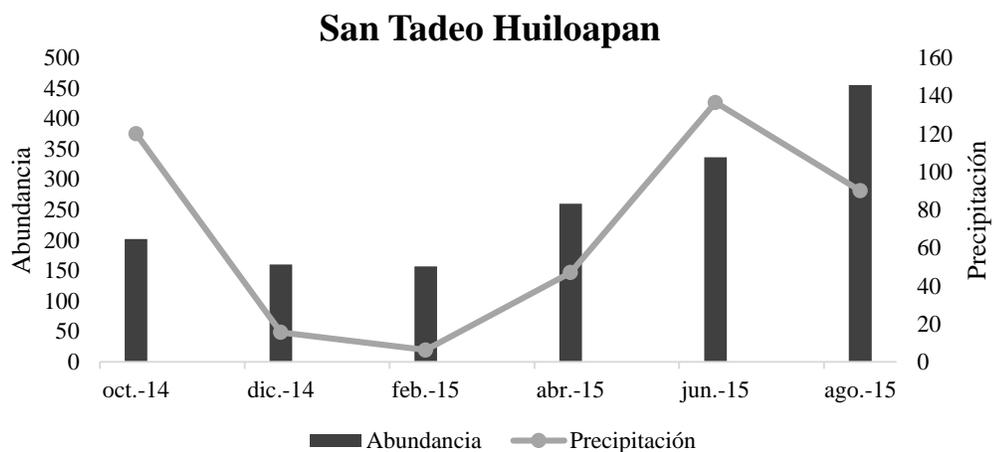


Figura 9. Estacionalidad de la abundancia de coleópteros acuáticos registrados para San Tadeo Huiloapan.

Para la localidad de Acuitlapilco, la mayor abundancia se presentó en junio con 293 individuos, al inicio de lluvias. En los meses de octubre y agosto se observaron 120 y 86 ejemplares, respectivamente, dentro de época de lluvias. Los menores valores de abundancia, diciembre a abril, fueron en secas.

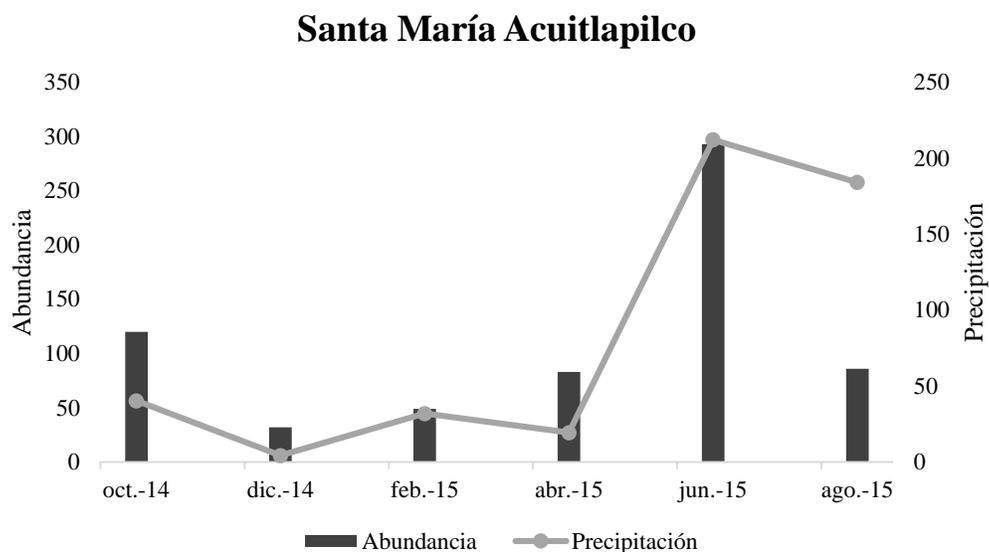


Figura 10. Estacionalidad de la abundancia de coleópteros acuáticos registrados para Santa María Acuitlapilco.

6.3 Curvas de acumulación de especies

De acuerdo con la curva de acumulación de especies estimada para el cuerpo de agua de San Ambrosio Texantla, se predice con el estimador ACE 19.4 especies, esto representa el 92.8% con relación a las especies observadas y estimadas. Con el estimador Jackknife 1, se calculan 21.33 especies, el 84.44% de la riqueza observada. Con Chao 1, se estiman 18.5 especies, lo que representa el 98.6% (Fig. 11).

San Ambrosio Texantla

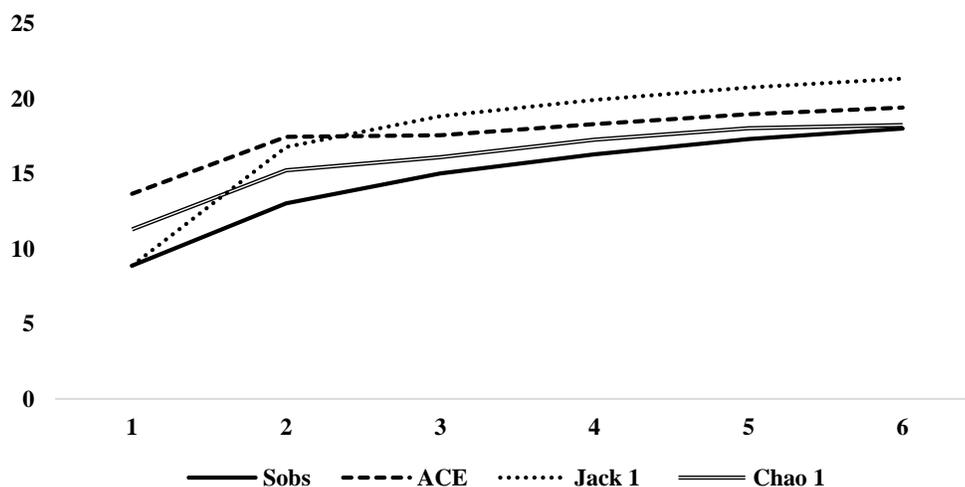


Figura 11. Curva de acumulación de especies de coleópteros acuáticos en San Ambrosio Texantla.

En San Tadeo Huiloapan, De acuerdo con la curva de acumulación de especies estimada para el cuerpo de agua de San Ambrosio Texantla, se predice con el estimador ACE 19.5 especies, esto representa el 85% con relación a las especies observadas y estimadas. Con el estimador Jacknife 1, se calculan 19.5 especies, el 87.18% de la riqueza observada. Con Chao 1, se estiman 20 especies, lo que representa el 85% (Fig. 12).

San Tadeo Huiloapan

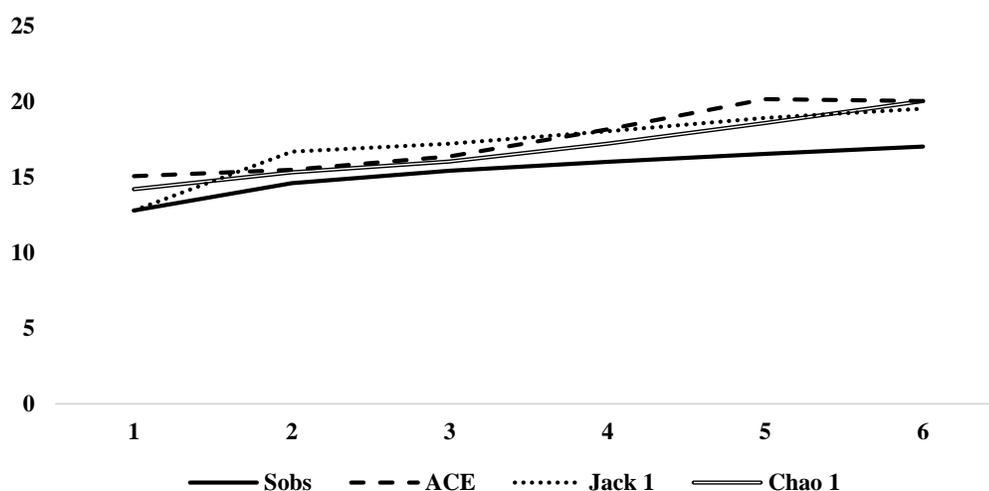


Figura 12. Curva de acumulación de especies de coleópteros acuáticos en San Tadeo Huiloapan.

Finalmente, en la laguna de Santa María Acuitlapilco, el número de especies esperadas con base en el estimador ACE, se estiman 92.5 especies, se observaron 15 especies durante los meses de muestreo, lo que representa el 92.5% del total de las especies estimadas. Con el estimador Jacknife 1, se estiman 19.17, esto representa el 78.2%. Con el estimador Chao 1, se calculan 15.33, lo que representa el 97.84 con respecto a la riqueza observada (Fig. 13).

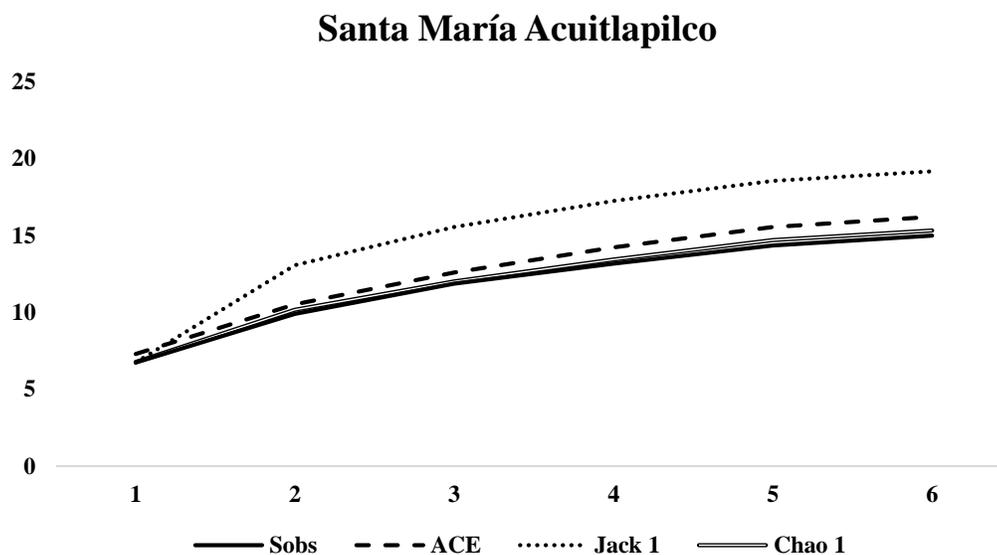


Figura 13. Curva de acumulación de especies de coleópteros acuáticos en Santa María Acuitlapilco.

6.4 Diversidad alfa

El análisis de diversidad alfa se realizó bajo el concepto de diversidad verdadera de orden 0 y 1 para cada localidad. En primer lugar, Texantla fue la localidad con mayor diversidad en cuanto a número de especies efectivas estimadas con 19; en segundo lugar San Tadeo Huiloapan con 18.2; la localidad de Acuitlapilco fue la localidad con menor diversidad, con 16.2 en número de especies efectivas.

Con la medida de la diversidad de orden 1 (1D) estimada, se encontró que la localidad de Texantla (la de mayor riqueza observada) tiene una diversidad igual a la que tendría una comunidad teórica de 8.05 especies efectivas, donde todas las especies tuvieran la misma

abundancia. De manera similar, la localidad de Huiloapan registra una comunidad de 8.16 especies efectivas. En tanto que Acuitlapilco cuenta con 4.53 especies efectivas (Tabla 5).

Tabla 5. Análisis de diversidad verdadera en las tres localidades del estado de Tlaxcala.

| Localidad | Diversidad observada | | Diversidad estimada | |
|--------------------------|----------------------|-----|---------------------|------|
| | 0D | 1D | 0D | 1D |
| San Ambrosio Texantla | 18 | 7.5 | 19 | 8.05 |
| San Tadeo Huiloapan | 17 | 7.7 | 18.2 | 8.16 |
| Santa María Acuitlapilco | 15 | 5.2 | 16.3 | 4.53 |

6.5 Diversidad beta.

A partir del índice de similitud de Jaccard, se obtuvo que las localidades con mayor similitud fueron los dos sitios lóticos, Texantla y Huiloapan, con 15 especies compartidas, es decir, presentan una similitud del 75%. En tanto que las localidades con menor similitud de especies fueron Huiloapan (lótico) y Acuitlapilco (léntico) al compartir solo 10 especies, que representan una similitud del 45% (cuadro 6). El dendograma obtenido indica que Acuitlapilco se separa, mientras que Texantla y Huiloapan se agrupan (Fig. 14).

Tabla 6. Análisis de diversidad beta por el índice de similitud de Jaccard para los sitios de estudio (SAT = San Ambrosio Texantla; STH = San Tadeo Huiloapan; SMA = Santa María Acuitlapilco).

| | SAT | STH | SMA |
|-----|------|------|-----|
| SAT | 0 | | |
| STH | 0.75 | 0 | |
| SMA | 0.50 | 0.45 | 0 |

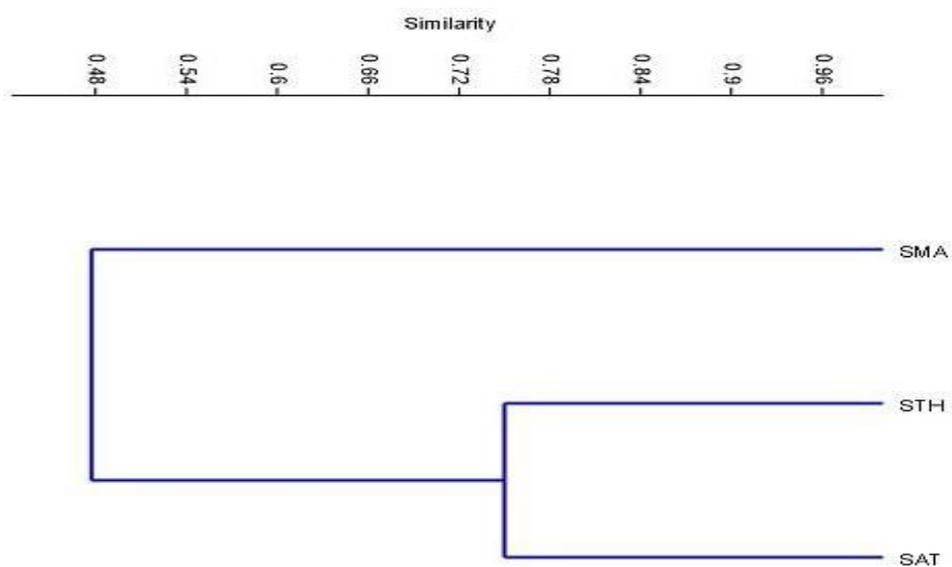


Figura 14. Dendrograma obtenido para los sitios de estudio con el índice de Jaccard (SMA = Santa María Acuitlapilco; STH = San Tadeo Huiloapan; SAT = San Ambrosio Texantla).

El valor de complementariedad entre Texantla y Huiloapan fue de 0.25, es decir el 25% de las especies de coleópteros acuáticos son disímiles. Con respecto a Texantla y Acuitlapilco, el valor de disimilitud fue de 0.5, las especies de ambos cuerpos de agua se complementan en un 50%. Finalmente, entre Huiloapan y Acuitlapilco, el grado de disimilitud de composición de especies fue de 0.70, así el porcentaje de complementariedad fue de 70% (Tabla 7).

Tabla 7. Valores de complementariedad entre las localidades de estudio (SAT = San Ambrosio Texantla; STH = San Tadeo Huiloapan; SMA = Santa María Acuitlapilco)

| Localidad | Complementariedad |
|-----------|-------------------|
| SAT-STH | 0.25 |
| SAT-SMA | 0.5 |
| STH-SMA | 0.7 |

Jerarquización de especies

Las especies de coleópteros acuáticos de cada localidad (San Ambrosio Texantla, San Tadeo Huiloapan y Santa María Acuitlapilco) se jerarquizaron por medio del diagrama de Olmstead y Tukey. En la localidad de San Ambrosio Texantla, las especies dominantes presentes en los seis meses de muestreo fueron *Stictotarsus decemsignatus* (*Stidec*) con 221, *Helichus suturalis* (*Helsut*) con 76 individuos y *Helichus productus* (*Helpro*) con 43; las especies presentes en cinco meses de muestreo fueron *Agabus mexicanus* (*Agamex*) con 16 individuos y *Microcylloepus* sp. (*Mycrsp*) con 187. Las especies constantes, con presencia en cuatro meses de muestreo, fueron *Peltodytes ovalis* (*Pelova*) con 9 individuos y *Paracymus mexicanus* (*Parmex*) con 4. Las especies ocasionales, las cuales sólo se presentaron en dos meses del total de los seis meses de muestreo, fueron *Gyrinus* sp con 52 y *Tropisternus ellipticus* con 42. Las especies raras fueron *Liodessus affinis* (*Lioaff*), *Thermonectus nigrofasciatus* (*Thenig*), *Laccophilus mexicanus* (*Lacmex*), *Copelatus distinctus* (*Copdis*), *Rhantus* sp1 (*Rhasp1*), *Rhantus* sp2 (*Rhasp2*), *Hygrotus* sp (*Hygrsp2*) y *Tropisternus lateralis* (*Tropisternus lateralis*) (Fig. 15).

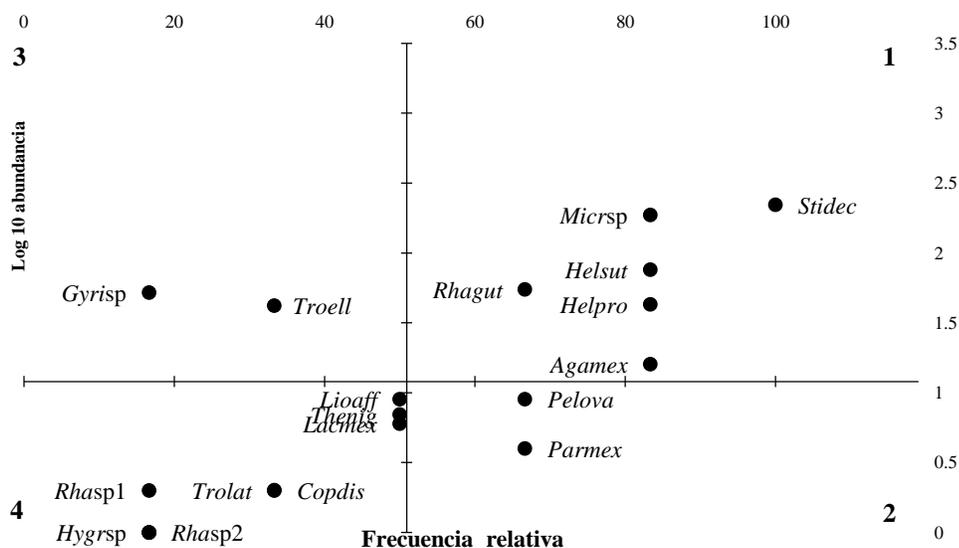


Figura 15. Diagrama de Olmstead y Tukey por especie en San Ambrosio Texantla. Cruce de ejes en media de frecuencia y media abundancia (50.92, 1.08). Cuadrante 1 (dominantes), cuadrante 2 (constantes), cuadrante 3 (ocasionales) y 4 (raras).

En San Tadeo Huiloapan, de las 17 especies observadas, nueve especies se distribuyen en el cuadrante 1 (especies dominantes): *Helichus suturalis* (*Helsut*), *Helichus productus* (*Helpro*), *Microcylloepus* sp. (*Micrsp*), *Tropisternus ellipticus* (*Troell*), *Paracymus mexicanus* (*Parmex*), *Peltodytes ovalis* (*Pelova*), *Stictotarsus decemsignatus* (*Stidec*), *Liodessus affinis* (*Lioaff*) y *Rhantus gutticollis* (*Rhagut*), por sus abundancias elevadas y frecuencias de observación. En el cuadrante 2 (especies constantes), se ubicó una sola especie, *Agabus mexicanus* (*Agamex*). En el cuadrante 3 (especies ocasionales), se observaron seis especies, *Thermonectus nigrofasciatus* (*Thenig*), *Laccophilus mexicanus* (*Lacmex*), *Copelatus distinctus* (*Copdis*), *Laccophilus* sp. (*Laccsp*), *Tropisternus lateralis* (*Trolat*) y *Tropisternus fucitarsis* (*Trofus*). En el cuadrante 4 (especies raras) se encontró una especie, *Gyrinus* sp. (*Gyrisp*) (Fig. 16).

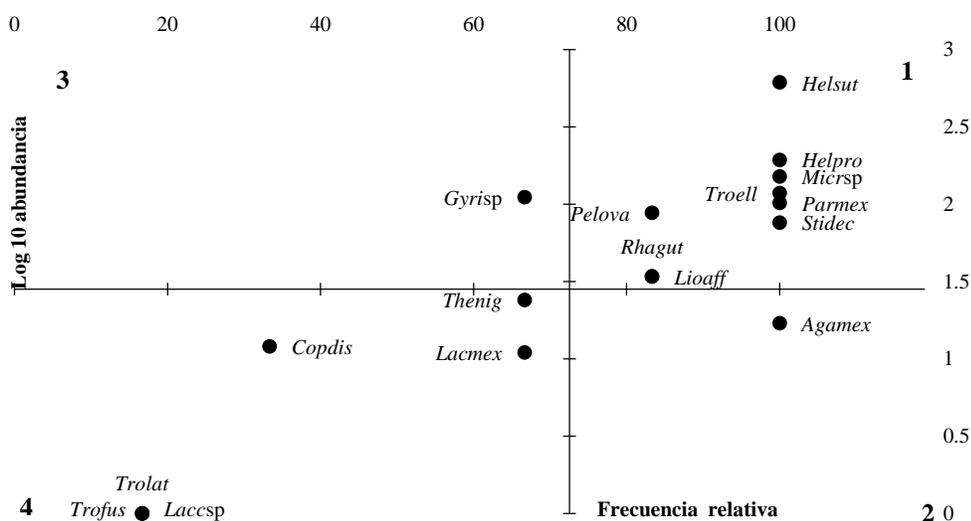


Figura 16. Diagrama de Olmstead y Tukey por especie en San Tadeo Huiloapan. Cruce de ejes en media de frecuencia y media abundancia (72.54, 1.45). Cuadrante 1 (dominantes), cuadrante 2 (constantes), cuadrante 3 (ocasionales) y 4 (raras).

De las 15 especies observadas en Santa María Acuitlapilco, siete son dominantes, *Tropisternus lateralis* (*Trolat*), *Tropisternus ellipticus* (*Troell*), *Tropisternus fuscitarsis* (*Trofus*), *Peltodytes ovalis* (*Pelova*), *Liodessus affinis* (*Lioaff*), *Laccophilus mexicanus* (*Lacmex*) y *Rhantus* sp. (*Rhantus* sp1). Una especie es ocasional, *Berosus pugnax* (*Berpug*). Siete se mostraron como raras, *Hygrotus* sp. (*Hygrsp*), *Rhantus gutticollis* (*Rhagut*), *Agabus mexicanus* (*Agamex*), *Thermonectus* sp. (*Thersp*), *Thermonectus nigroasciatus* (*Thenig*), *Thermonectus* sp3 (*Thersp3*) y *Paracymus mexicanus* (*Parmex*) (Fig. 17).

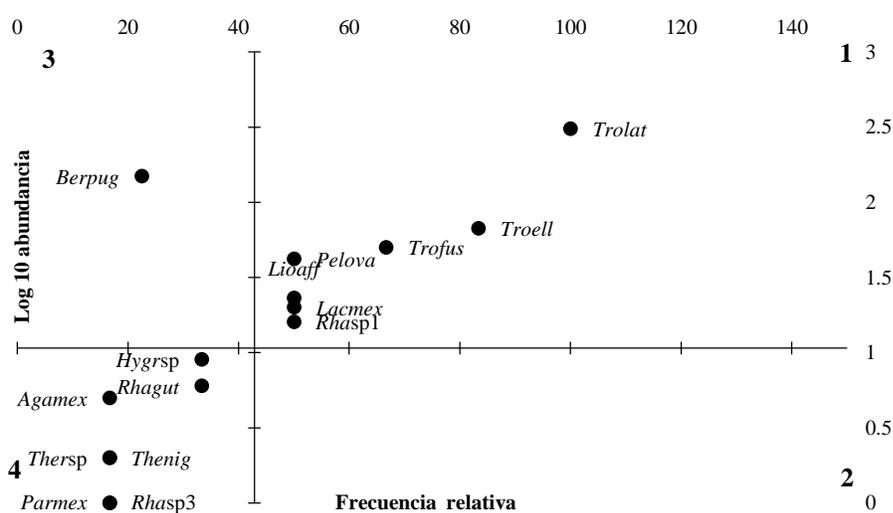


Figura 17. Diagrama de Olmstead y Tukey por especie en Santa María Acuitlapilco. Cruce de ejes en media de frecuencia y media abundancia (72.54, 1.45). Cuadrante 1 (dominantes), cuadrante 2 (constantes), cuadrante 3 (ocasionales) y 4 (raras).

6.6 Estructura trófica de la comunidad de coleópteros acuáticos

De manera general, se identificaron cuatro gremios tróficos en los tres sitios de estudio. Para la localidad de Texantla, el gremio de los depredadores, presentó la mayor abundancia con 372 individuos. En Huiloapan fueron los herbívoros con 995 individuos. En Acuitlapilco el gremio de los descomponedores fue el de mayor abundancia con 425 ejemplares (Tabla 8).

Tabla 8. Grupos tróficos y funcionales registrados en las tres localidades (San Ambrosio Texantla, San Tadeo Huiloapan y Santa María Acuitlapilco).

| Gremio/Grupo funcional | Texantla | Huiloapan | Acuitlapilco |
|------------------------|----------|-----------|--------------|
| Herbívoro/barrenador | 4 | 102 | 150 |
| Herbívoro/triturador | 128 | 893 | 4 |
| Descomponedor/Colector | 231 | 271 | 425 |
| Depredador | 372 | 304 | 84 |

De acuerdo con la fauna de coleópteros acuáticos que se obtuvo para Texantla, se presentaron tres gremios tróficos, el grupo depredador, el descomponedor y el herbívoro, este último en dos grupos funcionales (barrenador y triturador). Con respecto al período de lluvias, el grupo descomponedor presentó la mayor abundancia con 150 individuos, lo que representa el 46.44% del total (Fig. 18A). En el período de secas, el grupo depredador dominó con el 72.09% (Fig. 18B).

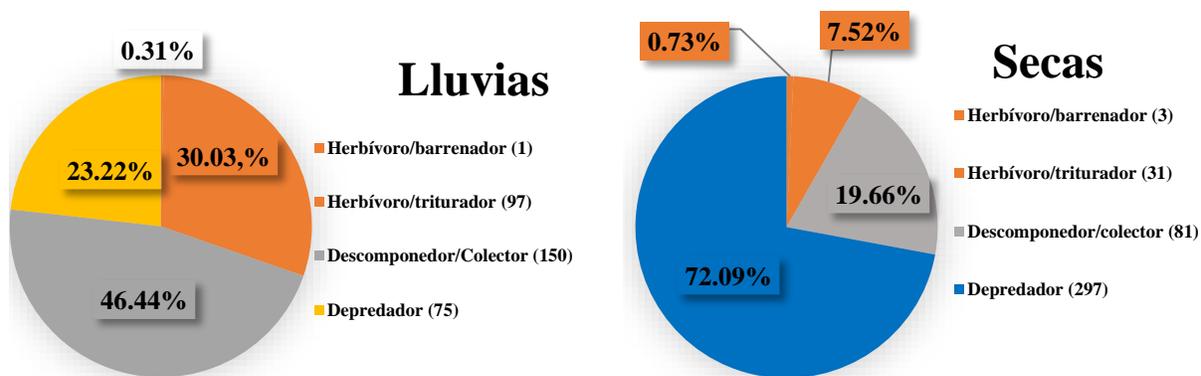


Figura 18. Gremios tróficos registrados en meses de lluvia (A) y secas (B) en la localidad de San Ambrosio Texantla.

En Huiloapan, tres gremios fueron identificados, herbívoro (en dos grupos funcionales, triturador y barrenador), descomponedor (colector) y depredador. En el período de lluvias, el grupo de los herbívoros registró la mayor abundancia (774 individuos) con el 75.95% (Fig. 19A). En los meses de secas, el grupo depredador con el 38.82%, se observa como el grupo de mayor porcentaje, sin embargo fue muy cercano al grupo de los herbívoros (38.30%) (Fig. 19B).

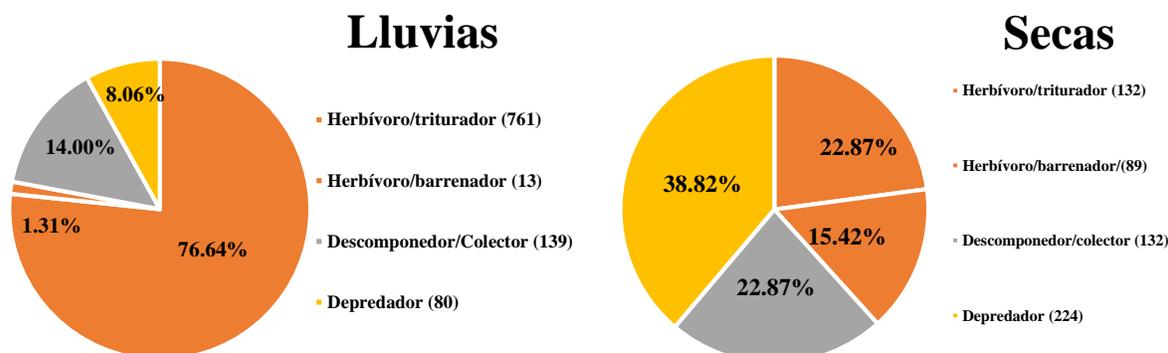


Figura 19. Gremios tróficos registrados en meses lluvias (A) y secas (B) en la localidad de San Tadeo Huiloapan.

En Acuitlapilco, los individuos se ubicaron en tres grupos, herbívoro, descomponedor y depredador. Para los meses de lluvias y secas, los descomponedores-colectores se registran como los más abundantes con el 57.11% y 85.37%, respectivamente, en comparación con los otros grupos (Fig. 20 A y B).

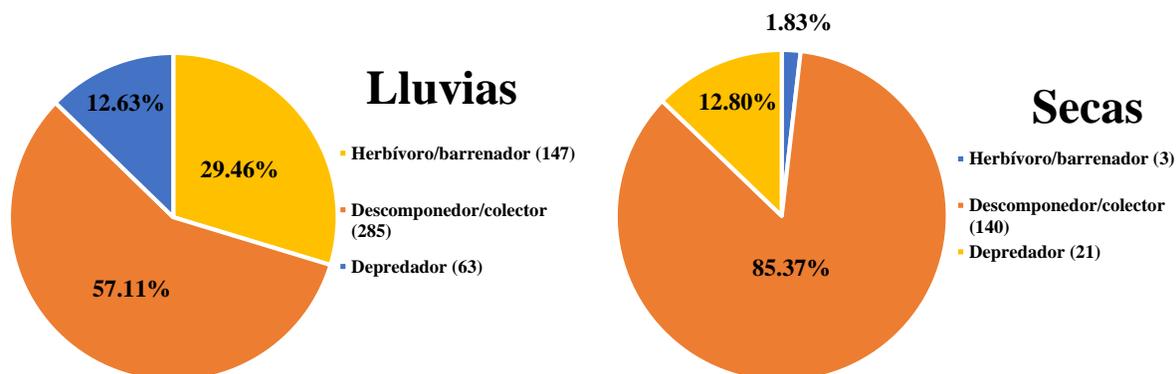


Figura 20. Gremios tróficos registrados en meses lluvias (A) y secas (B) en la localidad de Santa María Acuitlapilco.

7. DISCUSIÓN

7.1 Registro de especies

El estado de Tlaxcala ha sido poco explorado en cuanto a su coleopterofauna acuática. Se tiene el registro previo de 12 especies (Mejorada-Gómez 1989, Pérez-Rodríguez 1994), de las cuales cuatro no se observaron en este estudio (*Dytiscus habilis*, *Paracymus leechi*, *Paracymus regularis* y *Tropisternus tinctus*). En este trabajo se registró un total de 23 especies, 15 fueron identificadas con base en las claves disponibles, mientras que las ocho restantes fueron asignadas como morfoespecie. Se consideran 12 nuevos registros para el estado, por tanto, se incrementa el conocimiento sobre la riqueza y distribución de los coleópteros acuáticos para el estado de Tlaxcala.

Con respecto a la abundancia en cada localidad, se observó que Huiloapan (STH) presentó el doble en comparación con Texantla (SAT). Debe notarse que en STH la familia Dryopidae representó poco más de la mitad del total de individuos obtenidos en ese sitio; aunque en SAT también se registró esta familia, su abundancia fue menor. Quizá esto se deba a las características propias de lugar, ya que en la localidad de Huiloapan se observó la presencia de algas, en contraste con Texantla donde no fueron observadas. Huiloapan era un sitio más abierto y por tanto soleado, mientras que Texantla era más arbolado y sombreado.

La alimentación de la familia Dryopidae está compuesta principalmente de algas y de hojarasca acumulada proveniente de la vegetación del bosque (Hammond y Hine 1990), esta característica quizá propició la alta abundancia en Huiloapan. Por otro lado, en los márgenes del cuerpo de agua se observó vegetación compuesta principalmente de *Pennisetum clandestinum* (un pasto), cuyas raíces ofrecían un substrato adecuado para los Dryopidae, que generalmente se encuentran en los márgenes del cuerpo de agua (Jäch y Balke 2008). Lo anterior concuerda con Pekulnicka y cols. (2015), quien afirma que existen características ecológicas que influyen en la abundancia, riqueza y estructura de la comunidad, tales como el tipo de substrato, tamaño del cuerpo de agua y la diversidad de la vegetación presente, los cuales crean hábitats que son ocupados por los coleópteros acuáticos.

En cuanto a la abundancia por familia, para cada localidad una familia diferente presentó la mayor abundancia, en SAT fue Dytiscidae, en STH fue Dryopidae, en tanto que en SMA fue Hydrophilidae. Con respecto a Dytiscidae e Hydrophilidae como las familias más abundantes, los adultos y larvas poseen la capacidad de vivir en una gran variedad de hábitats acuáticos, desde aguas estancadas o con corrientes, asimismo presentan una distribución mundial (Jäch y Balke 2008). Con respecto a la familia Dryopidae, como ya se mencionó, es probable que las condiciones ecológicas del lugar propiciaron el hábitat que favoreció en mayor cantidad la presencia de los individuos.

Con respecto a la riqueza de especies por familia, en los tres cuerpos de agua, Dytiscidae e Hydrophilidae son las familias que mayor riqueza presentan. Estos resultados concuerdan con los trabajos realizados por Campbell y Arce-Pérez (2008), Arce-Pérez y cols. (2010), Torres-García (2012), en los cuales registran a estas familias con la mayor riqueza. A nivel mundial, estas familias acuáticas son las que mayor número de especies presentan, Dytiscidae con alrededor de 4,000 e Hydrophilidae con 2,652 (Jäch y Balke 2008). Así pues, estos resultados se apegan a la generalidad documentada, debido a la amplia distribución que presentan estas familias.

7.2 Abundancia y estacionalidad

De acuerdo con los resultados de la estacionalidad, en Texantla se observaron dos picos de abundancia. El primero se presentó en abril, mes que corresponde con el período de secas. Al presentarse un incremento en la temperatura y baja precipitación, los niveles de agua descienden y al mismo tiempo se presentan las condiciones adecuadas para que los adultos de los coleópteros acuáticos emerjan (White y Roughley 2008). Es probable que estos factores favorecieron a la especie *Stictotarsus decemsignatus* (Dytiscidae) debido a que se observó en mayor abundancia en este mes. En general, las especies del género *Stictotarsus* se encuentran en las partes someras o remansos de las corrientes, donde se encuentran las plantas sumergidas (Nilsson y Holmen 1995), lo cual coincidió con el hábitat entre raíces en un brazo somero de la corriente de la localidad.

Por otro lado, el segundo pico de abundancia, se observó en octubre, lo que corresponde con el período de finales de lluvias. En este mes, la especie *Microcylloepus sp.* (Elmidae) es la que presenta el mayor número de individuos en comparación con el resto de las especies. De acuerdo con Elliot (2008), los adultos de especies de la familia Elmidae en la región Neártica emergen principalmente en agosto. No obstante, en este estudio se observó una emergencia dos meses después, pero se desconoce la duración total del ciclo de vida, que es de tres años en dichas especies neárticas y que en Tlaxcala podría llevar menos tiempo. La temperatura es un elemento importante en el ciclo de vida de esta familia, principalmente en el estado de larva. Cuando las larvas se encuentran en corrientes de entre 22 y 25 °C, y con fuentes de alimentación disponibles, su desarrollo se completa en poco tiempo (150 días), pero cuando estas condiciones no se dan, el desarrollo en este estado es más lento, por lo que los siguientes estados completan su desarrollo más tarde. Otro factor que beneficia la presencia de los adultos de la familia Elmidae es la elevada velocidad de corriente y disponibilidad de oxígeno (Manzo 2013), ya que debido a su tipo de respiración que presenta (plastrón), requiere del constante movimiento del agua para el intercambio de gases. Es probable que al haber un incremento de lluvias exista un incremento en los niveles de agua y por lo tanto mayor velocidad de la corriente.

En Huiloapan, se observó el pico de mayor abundancia a finales del período de lluvias. Cuando se analiza de cerca la abundancia de este período, *Helichus suturalis* y *H. productus* (las cuales pertenecen a la familia Dryopidae), presentan mayor número de individuos, junto con *Microcylloepus sp.* Las especies de los géneros *Helichus* y *Microcylloepus* presentan plastrón como mecanismo de respiración, requieren que exista constante movimiento de la corriente para la obtención del oxígeno (Brown 1987) y es probable que exista mayor oxigenación del agua cuando se presentan las lluvias, además de la presencia de algas en este sitio y el papel trófico como herbívoros que tienen los driópidos. Este resultado coincide con el trabajo realizado por Arias-Del Toro y cols. (2016). Los autores encuentran al género *Helichus* como el más abundante en el mes octubre.

En Acuitlapilco, se observa el mayor pico de abundancia en los inicios del período de lluvias. Esta abundancia está dada en mayor cantidad por *Berosus pugnax* y *Tropisternus lateralis* (de la familia Hydrophilidae). Quizá las características que propiciaron la emergencia

de los adultos de estas especies, fue la presencia en mayor proporción de vegetación emergente y sumergida, al igual que materia orgánica. Como lo menciona White y Rouhgley (2008), la especies de Hydrophilidae en estado de larva, son principalmente depredadores y en estado adulto se alimentan de algas o materia vegetal en descomposición. Los resultados obtenidos con abundancias mayores en Hydrophilidae, también fueron observados en Acuitlapilco por Fonseca-Parra (2012), en los meses de lluvias.

7.3 Curvas de acumulación de especies

Se observó que en los tres sitios de estudio, con base a los estimadores no paramétricos, no se alcanza la asíntota. En los dos cuerpos de agua lóticos, el esfuerzo de muestreo es más completo en comparación con lo obtenido en el cuerpo léntico. A pesar de que los coleópteros acuáticos son muy diversos y muchas especies y géneros son raros y difíciles de encontrar, se considera un buen muestreo. Es importante destacar que en los tres sitios de estudio los estimadores de riqueza de especies son cercanos entre sí, con un menor número de especies en el sitio léntico, pero en todos con un esfuerzo de muestreo que se acerca a la asíntota, en menor grado en el sitio léntico.

7.4 Diversidad alfa

Al comparar la diversidad observada y la diversidad estimada se observa que la localidad de San Ambrosio Texantla (SAT) alcanza el 94 % de las especies estimadas, en tanto que San Tadeo Huiloapan (STH) registra el 93% y Santa María Acuitlapilco (SMA) el 92%. El resultado del análisis de la D^1 observada y D^1 estimada, indica valores muy cercanos al de una comunidad teórica de ocho especies en donde todas las especies presentan la misma abundancia para SAT. Se observa que en STA no se comportó de la misma manera. Esto se puede explicar cuando hay muchas especies raras o muy pocas especies dominantes con valores elevados de abundancia, lo que determina que la diversidad en la comunidad disminuya (Moreno et al., 2011). De modo que aunque la riqueza de especies sea mayor en una localidad u otra, la abundancia de cada una de las especies es la que determina la diversidad en cada localidad.

7.5 Diversidad Beta

De acuerdo con el análisis de similitud, San Ambrosio Texantla y San Tadeo Huiloapan, presentan comunidades de escarabajos acuáticos muy similares entre sí. Este resultado de cierta manera se esperaba, ya que se trata de corrientes de tipo lótico. A pesar de las particularidades propias de cada sitio de estudio, el análisis de complementariedad indica que presentan faunas similares. Estos dos cuerpos de agua, geográficamente son cercanos entre sí, lo que quizá también sea un factor que determine que presenten una similitud alta.

7.6 Estructura trófica de la comunidad de coleópteros acuáticos

Con respecto a la estructura trófica de la comunidad de coleópteros acuáticos en Texantla, es probable que las fluctuaciones temporales también influyan en el aumento de la riqueza y abundancia de los depredadores durante el período de secas. Es posible que se presenta un incremento en la disponibilidad de las presas para el grupo. Contrario a lo que sucede en el período de lluvias, en donde los descomponedores encuentran las condiciones adecuadas y podrían presentarse en mayor número.

Con relación a lo analizado en San Tadeo Huiloapan, el grupo herbívoro-triturador resultó presentar la mayor abundancia en período de lluvias. Las especies *Helichus suturalis* y *H. productus* (Dryopidae) se encuentran dentro de este grupo. Es probable que las condiciones ecológicas del cuerpo de agua influyan para que estas especies tengan las condiciones necesarias para establecerse. En primer lugar, la vegetación hidrofita que se observó en el cuerpo de agua, en el cual se destaca la presencia de algas filamentosas que representan una fuente de alimento para este grupo de organismos, ya que una de las fuentes de alimentación de Dryopidae son las algas. En segundo lugar, la velocidad del flujo del agua, en comparación con el cuerpo de agua de San Ambrosio Texantla, es constante, lo que permite que exista mayor oxigenación.

Los adultos de la familia Dryopidae se caracterizan por ser “aferradores” (*clingers* en inglés), es decir, están sujetos al sustrato y utilizan el plastrón para respirar (Archangelsky y cols. 2009). En general, los insectos acuáticos que presentan este tipo de estructura para respirar, dependen en gran medida del flujo constante del agua, ya que esto permite la aeración y por lo

tanto el intercambio gaseoso para la obtención de oxígeno (Merrit y cols. 2008). En cuanto al período de secas, los depredadores son los que se encuentran en mayor número, al igual que en Texantla, la presencia de presas posiblemente se encuentre en mayor proporción.

En cuanto a la laguna de Santa María Acuitlapilco, el grupo abundante correspondió con los descomponedores. Las especies que se encuentran en este grupo forman parte de la familia Hydrophilidae. Esta dominancia en cuanto a número de individuos puede deberse a la disponibilidad de alimento que se encontraba en la laguna, con evidente materia orgánica en los sedimentos, que se relaciona con las características ecológicas que distinguen al grupo. Particularmente, el género *Tropisternus* se alimenta de la materia orgánica y es capaz de resistir altos grados de contaminación orgánica. Para la obtención de oxígeno, nadan a la superficie del agua para renovar el oxígeno y obtener el suministro de la burbuja de aire que se encuentra debajo de los élitros, por lo que este género no depende de los movimientos del agua para captar este gas (Peckarsky y cols. 1990).

8. CONCLUSIONES

- Del total de 23 especies observadas, 12 constituyen nuevos registros para el estado de Tlaxcala.
- Es posible que en este estudio, existan dos especies nuevas para la ciencia (*Microcylloepus* sp. 1 y *Rhantus* sp. 3).
- De los tres sitios de estudio, San Tadeo Huiloapan fue el sitio con mayor abundancia (1570).
- En la localidad de Texantla la especie *Stictorsus decemsignatus* registró el mayor número de individuos, en Huiloapan fue *Helichus suturalis*, finalmente en Acuitlapilco fue *Tropisternus lateralis*.
- De acuerdo con la diversidad alfa estimada bajo el concepto de diversidad verdadera, con la diversidad de orden cero observada, Texantla fue la localidad con mayor diversidad en cuanto a número de especies efectivas. Con la diversidad de orden 1 estimada, Huiloapan presentó la mayor diversidad.
- En cuanto a la diversidad beta, las localidades que presentaron mayor similitud fueron San Ambrosio Texantla y San Tadeo Huiloapan.
- Con referencia a la estructura trófica, se presentaron tres gremios tróficos, herbívoros, descomponedores y depredadores. En período de secas, los descomponedores presentaron la mayor abundancia en Texantla y Acuitlapilco, mientras que en Huiloapan fue el grupo de los herbívoros. En período de lluvias, los depredadores presentaron mayor abundancia en Texantla y Huiloapan, en tanto que en Acuitlapilco fueron los descomponedores.

9. PERSPECTIVAS

En este estudio se evaluó la diversidad de coleópteros acuáticos en tres localidades del estado de Tlaxcala. Se consideraron medidas ecológicas (diversidad alfa y beta), así como la taxonomía, para obtener una aproximación de la riqueza de especies de la coleopterofauna acuática. Sin embargo, existen otros aspectos ecológicos que aportan información sobre la composición de las comunidades de coleópteros que no se pudieron incorporar en este proyecto, pero que a continuación se sugieren para considerarse en otros proyectos a futuro.

Se sugiere que para estudios posteriores, se evalúen los parámetros fisicoquímicos del agua. Tales como el oxígeno disuelto, la temperatura y el pH, asimismo, analizar la influencia de estos parámetros sobre la comunidad de los coleópteros acuáticos.

Se recomienda evaluar la diversidad de las larvas de los coleópteros acuáticos; además, analizar su abundancia en las temporadas de lluvias y secas. Así, los resultados proporcionarían información más completa sobre cambios en su abundancia y ciclo de vida a través del tiempo.

Finalmente, se propone que se realicen muestreos en cuerpos de agua que no se tomaron en cuenta en estudios anteriores. En definitiva, esto permitiría avanzar en la obtención de un inventario completo de las especies de coleópteros acuáticos en el estado de Tlaxcala.

10. REFERENCIAS

Arce-Pérez R. 1986. Contribución al conocimiento de los coleópteros acuáticos del Río Amacuzac en la región de Vicente Aranda, Estado de Morelos, México. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

Arce-Pérez R y Novelo-Gutiérrez R. 1991. Coleópteros acuáticos de la reserva de la biosfera de la Michilia, Durango, México. *Folia Entomología Mexicana* 81: 341-344.

Arce-Pérez R. 1995. Lista preliminar de coleópteros acuáticos del Estado de Morelos, México. *Acta Zoológica Mexicana* 65: 43-53.

Arce-Pérez R. 1997. Sinopsis del Suborden Myxophaga (Coleoptera de México). *Dugesiana* 4:41-50.

Arce-Pérez R y Roughley RE. 1999. Lista anotada y claves para los Hydradephaga (Coleoptera: Adepfaga: Dytiscidae, Noteridae, Haliplidae, Gyrinidae) de México. *Dugesiana* 6: 69-104.

Arce-Pérez R, Novelo-Gutiérrez R y Gómez-Anaya JA. 2002. Coleópteros acuáticos de la zona de influencia de la Central Hidroeléctrica “Ing. Fernando Hiriart Balderrama” (C. H. Zimapán), Hidalgo, México I. (Coleoptera: Adepfaga: Dytiscidae, Haliplidae, Gyrinidae). *Folia Entomología Mexicana* 41: 229-248.

Arce-Pérez R. 2004. Primer registro del género *Suphis* Aubé, 1836 (Coleoptera: Noteridae) para México. *Folia Entomología Mexicana* 43: 321-322.

Arce-Pérez R, Novelo-Gutiérrez R y Gómez-Anaya JA. 2010. Coleópteros acuáticos de la zona de influencia de la central hidroeléctrica “Ing. Fernando Hiriart Balderrama” (C. H. Zimapán), Hidalgo, México. *Coleoptera: Polyphaga y Myxophaga. Acta Zoológica Mexicana* 26: 639-667.

Arce Pérez R y Moron MA. 2011. Sinopsis de los Hydrophiloidea de México (Coleoptera: Hydrophilidae, Helophoridae, Epimetopidae, Georissidae e Hydrochidae), con una clave para la identificación de los géneros. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 491-514.

Archangelsky M, Manzo V, Michat MC y Torres PLM. 2009. Coleoptera. En: *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: sistemática y biología*. Domínguez E y Fernández HR. (eds.) Editorial. Fundación Miguel Lillo. Tucumán. pp 411-468.

Arias-Del Toro KM, González-Mandujano JF, Hernández Miranda OA, Melgarejo-Salas SR, Álvarez-Coto A y Cruz-Miranda SG. 2016. Insectos acuáticos (Coleoptera, Megaloptera y Trichoptera) en tres localidades del municipio de Xicotepec, Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Entomología (nueva serie) Número especial 2*: 81-86.

Brown HP. 1976. Aquatic Dryopoid beetles (Coleoptera) of the United States. *Water Pollution Control Research Series*, The University of Oklahoma. Oklahoma.

Campbell W.R, Arce-Pérez R y Gómez-Anaya JA. 2008. Taxonomic distinctness and aquatic Coleoptera: comparing a perennial and intermittent stream with differing geomorphologies in Hidalgo, México. *Aquatic Ecology* 42: 103-113.

Chao A y Lee SM. 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association* 87: 210-217.

Chao A y Shen TJ. 2003. Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample. *Environmental and Ecological Statistics* 10: 429-433.

Chao A y Shen TJ. 2010. Programa SPADE (Species Prediction And Diversity Estimation). Programa y guía de uso en: <http://chao.stat.nthu.edu.tw>

Colwell RK y Coddington JA. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 345: 101-118.

Colwell RK, Mao CX y Chang J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-2727.

Colwell RK. 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 8.2. Programa y guía de uso en: <http://purl.oclc.org/estimates> y <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>

Costa C. 2000. Estado de conocimiento de los Coleoptera Neotropicales. En: Hacia un proyecto Cytod para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica. Martín-Piera F, Morrone JJ y Melic A (eds.) PriBes-2000. m3m: Monografías Tercer Milenio 1: 99-114.

Cruz-Miranda SG. 2002. Coleópteros acuáticos de tres arroyos de la reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, Estado de Morelos, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.

García-Rivera GG. 2011. Diversidad de coleópteros acuáticos atraídos a trampas de luz en la presa “Lorenzo Vázquez”, Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, Morelos. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

Fonseca-Parra J. 2012. Conducta de forrajeo y dinámica en el uso del hábitat de las aves acuáticas vadeadoras en la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, México. Tesis de maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma de Tlaxcala.

Göpfert MC y Hennig RM. 2015. Hearing in Insects. *Annual Review of Entomology* 61: 257-276

Gullan PJ y Cranston PS. 2010. *The insects: An Outline of Entomology*. Editorial. John Wiley and Sons. Nueva Jersey.

Gutiérrez-Fonseca PE. 2010. Guía ilustrada para el estudio ecológico y taxonómico de los insectos acuáticos del Orden Coleoptera en El Salvador. En: Formación de una guía

metodológica estandarizada para determinar la calidad ambiental de las aguas de los ríos de El Salvador, utilizando insectos acuáticos. Springer M Sermeño Chicas JM (eds.) Proyecto Universidad De El Salvador (UES)-Organización de los Estados Americanos (OEA). Editorial Universitaria UES, San Salvador, El Salvador. pp. 64

Halfpeter G y Moreno CE. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. En: Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. Halfpeter G Soberón J Koleff P Melic A (eds.) M3M: Monografías tercer milenio de la Sociedad Entomológica Aragonesa, vol. 4. Zaragoza, España. pp. 5-18.

Hammer O, Harper DAT y Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologia Electronica* 4: 1-9. Programa y guía de uso en: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

Hammond PM, Hine SJ. 1999. Coleoptera: the beetles. En: Identifying British Insects and Arachnids. Barnard PC. (ed.) Editorial. Cambridge University Press. Londres. pp. 80.

Hawkins CP. 1984. Substrate associations and longitudinal distributions in species of Ephemerellidae (Ephemeroptera: Insecta) from western Oregon. *Freshwater Invertebrate Biology* 3: 181-188.

Hershey AE, Lamberti GA, Chaloner DT y Northington RM. 2001. Aquatic Insect Ecology. En: Ecology and classification of North American Freshwater Invertebrates. Thorp JH y Covich AP (eds). 2da Ed. Editorial. Academic Press. San Diego. pp. 659-694.

Hunt T, Bergsten J, Levkanicova Z, Papadopoulou A, John OS, Wild R, Hammond PM, Ahrens D, Balke M, Caterino MS, Gomez-Zurita J, Ribera I, Barraclough TG, Bocakova M, Bocak L y Vogler AP. 2007. A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. *Science* 318: 1913-1916.

Huryn, DA, Anderson NH y Wallace JB. 2008. Habitat, life history, secondary production, and behavioral adaptations of aquatic insects. En: Merritt RW Cummins KW Berg MB (eds). *An introduction to the aquatic insects of North America*, 4a. Ed. Editorial. Kendall Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa. pp. 1158.

INEGI. 2005. *Síntesis geográfica de Tlaxcala*. Secretaría de Programación y Presupuesto. México, DF.

Jäch M. A y Balke M. 2008. Global diversity of water beetles (Coleoptera) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 419-442.

Jerez V y Moroni J. 2006. Diversidad de coleópteros acuáticos en Chile. *Gayana* 70: 72-81.

Martínez, MI, Cruz RM, Montes de Oca, TE y Suárez LT. 2011. La función de los escarabajos del estiércol en los pastizales ganaderos. *Acta Zoológica Mexicana* 28: 227-229.

Jost L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363-375.

Jost L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427-2439.

Kalff J. 2002. Limnology; inland water ecosystems. Editorial. Prentice Hall. California.

Lancaster J y Downes BJ. 2013. Aquatic Entomology. Editorial. Oxford University Press. Oxford.

Larson DJ, Alarie Y y Roughley RE. 2000. Predaceous diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae) of the Nearctic Region, with emphasis on the fauna of Canada and Alaska. Editorial. NRC Research Press. Ottawa.

Lawrence JF. y Newton AF. 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). En: Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. Pakaluk J Slipinski SA (eds.) Editorial. Muzeum i Instytut Zoologii PAN. Warszawa. pp. 779-1006.

Leech HB. 1948. Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Gyrinidae, Hydrophilidae y Limnebiidae. Proceedings of the California Academy Sciences 24: 375-484.

Lincoln R, Boxshall G y Clark P. 1998. A Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics. 2a. Ed. Editorial. Cambridge University Press. United Kingdom.

Magurran AE. 1988. Ecological diversity and its measurement. Editorial. Princeton University Press, New Jersey.

Magurran AE. 2004. Measuring biological diversity. Editorial. Blackwell Publishing Science. United Kingdom.

Malcolm Elliot J. 2008. The ecology of riffle beetles (Coleoptera: Elmidae). *Freshwater Reviews*. pp. 189-203.

Manzo V. 2013. Los élmidos de la región Neotropical (Coleoptera: Byrrhoidea: Elmidae): diversidad y distribución. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 72: 3-4.

Martínez I, Cruz M, Montes de Oca E y Suárez T. 2011. La función de los escarabajos del estiércol en los pastizales ganaderos. Editorial. Instituto de Ecología. Xalapa.

McCafferty WP. 1981. *Aquatic Entomology*. Editorial. Jones and Bartlett Publishers. Boston.

Mejorada-Gómez E. 1989. Contribución al estudio taxonómico de los coleópteros acuáticos y semiacuáticos (Insecta: Coleoptera) de los estados de Veracruz y Chiapas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

Merritt RW, Cummins KW y Berg MB. 2008a. *An introduction of Aquatic Insects of North America*. 4a. Ed. Editorial. Kendall Hunt Publishing Company. Iowa.

Moreno CE. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad. Manuales y Tesis SEA*. Editorial. Sociedad Entomológica Aragonesa. Madrid.

Millán, A, Sánchez-Fernández D, Abellán P, Picazo F, Carbonell JA, Lobo JM y Ribera I. 2014. *Atlas de los coleópteros acuáticos de España peninsular*. Editorial. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid.

Navarrete-Heredia J. L. 1992. Primer registro de *Cymbiodyta brevivalpis pygmea* (Coleoptera: Hydrophilidae) para Morelos. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México Serie Zoología* 63: 279-280.

Navarrete-Heredia JL y Fierros-López HE. 2001. Coleoptera de México: situación actual y perspectivas de estudio. En: *Tópicos sobre Coleoptera de México*. Navarrete-Heredia JL Fierros-López HE Burgos-Solorio A (eds.) Editorial. Universidad de Guadalajara. Guadalajara. pp. 108

Navarrete-Heredia JL, Newton AF, Thayer MK, Ashe JS y Chandler DS. 2002. Guía ilustrada para los géneros de Staphylinidae (Coleoptera) de México. Editorial. Universidad de Guadalajara y CONABIO, Guadalajara. pp. 401

Navarrete-Heredia JL. 2004. Catálogo de autoridad de Histeridae, Hydraenidae y Erotylidae (Coleoptera) de México. Editorial. Universidad de Guadalajara. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. BE004. México D. F.

Navarrete-Heredia JL y Zaragoza-Caballero S. 2006. Diversidad de los Staphylinoidea de México: Análisis de grupos selectos (Hydraenidae, Agyrtidae, Silphidae y Staphylinidae). *Dugesiana* 13: 53-65.

Nichols SW y Schuh RT. 1989. *The Torre-Bueno glossary of entomology*. Editorial. The New York Entomological Society. New York.

Nilsson AN y Holmen. 1995. The Aquatic Adephaga (Coleoptera) of the Fennoscandia and Denmark. II. Dytiscidae. Editorial. EJ Brill. Leiden, Nueva York, Köln.

Nilsson, AN. 2001. World catalogue of insects, Dytiscidae (Coleoptera). Editorial. Apollo Books. Stenstrup, Dinamarca.

Nilsson, A.N y Van-Vondel BJ. 2005. World Catalogue of Insects. Amphizoidea, Aspidytidae, Haliplidae, Noteridae and Paelobiidae (Coleoptera, Adephaga). Editorial. Apollo Books, Stenstrup, Dinamarca.

Peckarsky BL, Fraissinet P, Penton MA, Conklin DJ, Jr. 1990. Freshwater macroinvertebrates of northeastern North America. Editorial. Comstock Publishing Associates. Michigan.

Pekulnicka J, Górski A y Bielecki A. 2015. Environmental factors associated with biodiversity and the occurrence of rare, threatened, thermophilous species of aquatic beetles in the anthropogenic ponds of the Masurian Lake District. *Biodiversity and Conservation* 24: 429-445.

Pérez-Munguía RM. 2004. Patrones y Procesos determinantes para el establecimiento de las asociaciones de Coleópteros acuáticos en manantiales cársticos de la Huasteca Mexicana. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Autónoma de Querétaro.

Pérez-Rodríguez R. 1994. Estudio limnológico de la Presa de Apizaquito, Estado de Tlaxcala. Serie Cuadernos de Ciencias Biológicas y de la Salud. Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco. México. 34:125 p.

Pérez-Rodríguez R. y Badillo-Solís A. 1998. Datos biológicos y ecológicos sobre *Radix curicularia* (Linnaeus) (Gastropoda: Pulmonata) de la Presa de Buenavista, Tlaxacala. XIV Congreso Nacional de Zoología. Guanajuato, Gto. pp. 48.

Pérez-Rodríguez R, Saldaña-Arias A, Badillo-Solis A y Vicente-Velázquez V. 2003. Datos ecológicos sobre Dytiscidae e Hydrophilidae (Insecta: Coleoptera) de tres embalses de Tlaxcala, México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 1: 57-67.

Resh HV, Buchwalter DB, Lamberti GA y Eriksen CH. 2008. Aquatic insect respiration. En: An introduction to the aquatic insects of North America. Merritt RW Cummins KW Berg MB (eds.) Editorial. Kendall Hunt Publishing Company. Iowa. pp. 1558.

Ribera I, Hogan JE y Vogler AP. 2002. Phylogeny of Hydradeephagan water beetles inferred from 185 rRNA sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution 23: 43-62.

Roldan PG. 1988. Guía para el Estudio de los Macroinvertebrados del Departamento de Antioquia, Colombia, Fondo FEN. Editorial. Presencia LTDA. Bogotá.

Santiago-Fragoso S. y Sandoval-Manrique JC. 2001. Coleópteros acuáticos y su relación con la dinámica fisicoquímica del río Cuautla (tramo Teltencingo-Anenecuilco), Morelos México. Hidrobiológica 11: 19-30.

Soberón J y Llorente J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7: 480-488.

Sokal RR y Rohlf FJ. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3rd edition. Editorial. W. H. Freeman. New York.

Stals R. 2007. Coleoptera. En: *Guides to the Freshwater Invertebrates of Southern Africa*. Stals R De Moor IJ (eds.) Sudáfrica. pp. 206

Spangler PJ. 1982. Coleoptera. En: *Aquatic Biota of Mexico, Central America and the West Indies*. Hurlbert SH Villalobos-Figueroa A (Eds.) Editorial. San Diego State University. California. pp. 529

Trémouilles ER, Oliva A y Bachmenn AO. 1995. Insecta Coleoptera. En: *Ecosistemas de aguas continentales: Metodologías para su estudio*. Lopretto EC Tell G (eds). Editorial. Ediciones Sur. Buenos Aires.

Torre-Bueno JR. 1989. *The Torre-Bueno Glossary of Entomology*. Editorial. The New York Entomological Society-American Museum of Natural History. Nueva York.

Torres-García U. 2012. *Diversidad de coleópteros acuáticos en cauces permanentes e intermitentes de la cuenca Xichú, Guanajuato, México*. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Autónoma de Querétaro.

Vázquez-Navarrete Ma. M. 1986. Estudio taxonómico de los insectos acuáticos del orden Coleoptera del Río Amacuzac (en las zonas de Huajintlán y el Estudiante) Morelos, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Cuernavaca, Morelos.

White DS y Roughley RE. 2008. Aquatic Coleoptera. En: An introduction to the aquatic insects of North America. Merritt RW, Cummins KW y Berg MB (eds). 4a. Ed. Editorial. Kendall Hunt Publishing Company. Iowa. pp. 1158

11. GLOSARIO DE TÉRMINOS

(Tomado de Torre-Bueno 1989, Nichols y Schuh 1989, Lincoln y cols. 1998, Merritt y cols. 2008)

Ápoda: carente de patas.

Corion: envoltura externa que recubre el huevo.

Espiráculo: orificio externo utilizado en la respiración con sistema traqueal abierto.

Foculante: es una sustancia química que aglutina sólidos en suspensión, lo que provoca su precipitación.

Glándula pigidial: en adultos de Coleoptera, pares de glándulas exocrinas que se abren en el último terguito abdominal visible, secreta sustancias para la defensa.

Glándula protorácica: par de glándulas endocrinas de atrás de la cabeza o en el tórax, que produce la hormona de la muda, ecdisona.

Necton: conjunto de organismos que nadan en la zona pelágica y que se mueven de manera independiente al movimiento del agua.

Pupa exarada: tipo de pupa en el cual las patas y las alas están libres del cuerpo.

Plancton: organismos que se mantienen suspendidos en el agua y que se mueven independientes al movimiento del agua.

Plastrón: estructura formada por espinas hidrófugas, alrededor de los espiráculos, funciona como una branquia.

Pleuston: organismos que permanecen entre la superficie del agua y del aire sin hundirse.

Sedas: proyecciones esclerotizadas similares a pelos, las cuales surgen de una sola célula tricógena.

12. ANEXO

Anexo I. Imágenes de las especies

Familia: Dryopidae



Figura 21. *Helichus productus*



Figura 22. *Helichus suturalis*

Familia: Dytiscidae



Figura 23. *Agabus mexicanus*

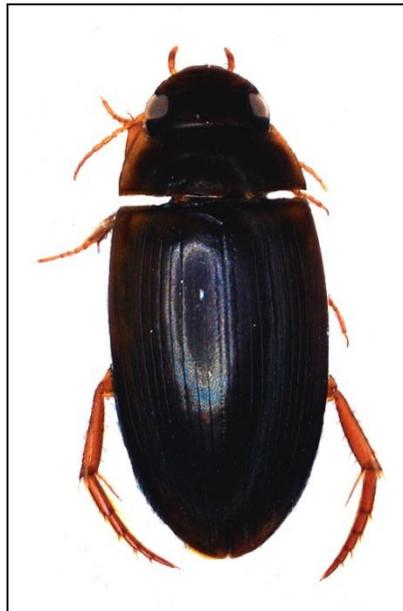


Figura 24. *Copelatus distinctus*

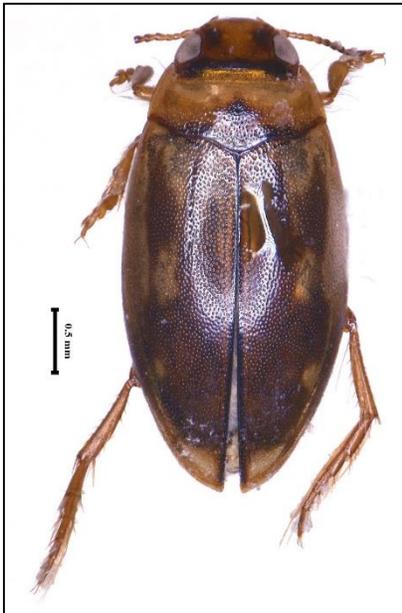


Figura 25. *Hygrotus* sp

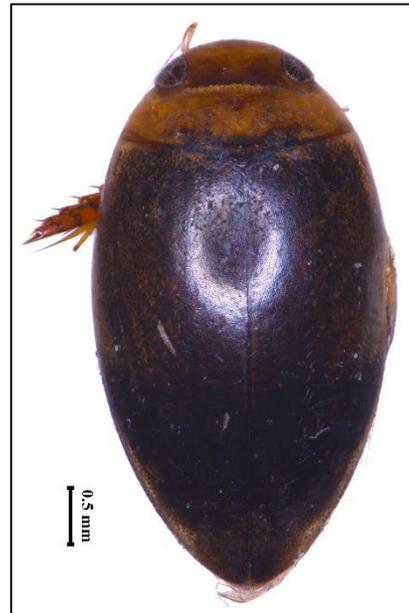


Figura 26. *Laccophilus mexicanus*



Figura 27. *Laccophilus* sp.



Figura 28. *Liodessus affinis*



Figura 28. *Rhantus guticollis*



Figura 29. *Rhantus* sp.



Figura 30. *Rhantus* sp 2.



Figura 31. *Stictotarsus decemsignatus*

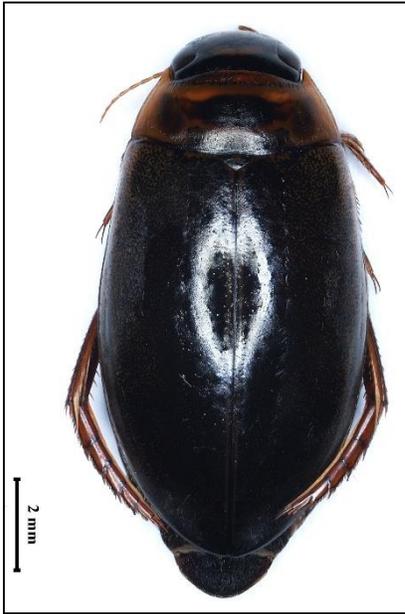


Figura 32. *Rhantus* sp. 3



Figura 33. *Thermonectus nigrofasciatus*

Familia: Elmidae



Figura 34. *Thermonectus* sp

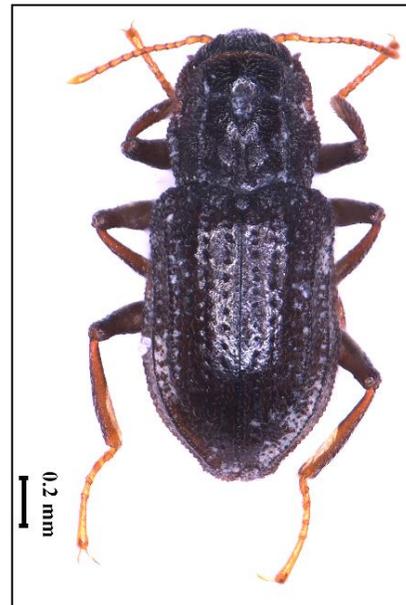


Figura 35. *Microcylloepus* sp

Familia: Gyrinidae



Figura 36. *Gyrinus* sp.

Familia: Haliplidae



Figura 37. *Peltodytes ovalis*

Familia: Hydrophilidae



Figura 38. *Berosus pugnax*



Figura 39. *Paracymus mexicanus*

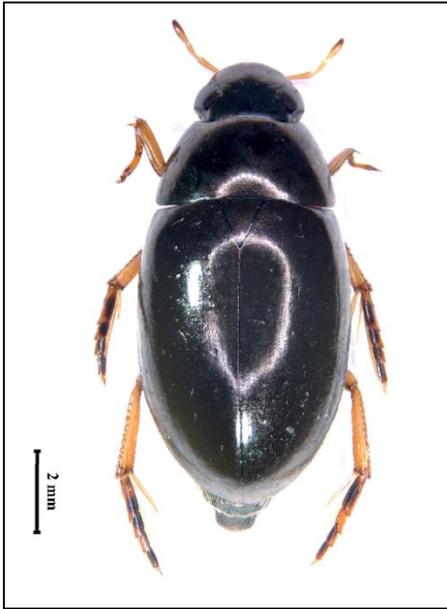


Figura 40. *Tropisternus ellipticus*

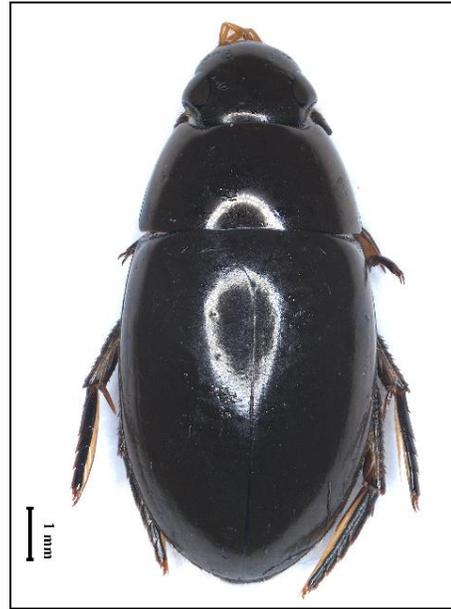


Figura 41. *Tropisternus fuscitarsis*



Figura 42. *Tropisternus lateralis*