



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**ECOLOGÍA DE ABEJAS EN SITIOS DE SELVA BAJA  
CADUCIFOLIA SUJETOS A DISTURBIO DEL EJIDO SAN  
JOSÉ TILAPA, COXCATLÁN, PUE. (MÉXICO)**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**(B I Ó L O G O)**

**P R E S E N T A:**

**ISAI OLALDE ESTRADA**

**DIRECTOR DE TESIS:  
DR. ZENÓN CANO SANTANA**

**Ciudad Universitaria, D.F. 2015**





Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## **Datos del Jurado**

### **1. Datos del alumno**

Olalde  
Estrada  
Isai  
56 86 93 29  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
307211523

### **2. Datos del tutor**

Dr.  
Zenón  
Cano  
Santana

### **3. Datos del sinodal 1**

Dr.  
Rafael  
Lira  
Saade

### **4. Datos del sinodal 2**

Dra.  
Karina  
Boege  
Paré

### **5. Datos del sinodal 3**

M. en C.  
Iván Israel  
Castellanos  
Vargas

### **6. Datos del sinodal 4**

M. en C.  
Omar  
Avalos  
Hernández

### **7. Datos del trabajo escrito**

Ecología de abejas en sitios de selva baja caducifolia sujetos a disturbio del ejido  
San José Tilapa, Coxcatlán, Pue. (México).  
128 p.  
2015

*A mi familia.*

*A mis padres,*

*a quienes amo y admiro con todo mi ser.*

*A mi tía,*

*quien hasta el último momento fue un ejemplo de valentía y alegría.*

# ÍNDICE

<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	<b>1</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>4</b>
<b>I. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>6</b>
1.1. LAS ABEJAS .....	6
1.2. LAS ABEJAS COMO BIOINDICADORES .....	9
1.3. LAS ABEJAS Y LOS DISTURBIOS.....	11
1.4. LAS REDES DE INTERACCIONES MUTUALISTAS .....	15
1.5. ANTECEDENTES Y JUSTIFICACIÓN.....	16
<b>II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS</b> .....	<b>22</b>
<b>III. MÉTODOS</b> .....	<b>25</b>
3.1. ZONA DE ESTUDIO .....	25
3.2. SELECCIÓN DE LAS PARCELAS DE ESTUDIO.....	28
3.3. MUESTREO DE ABEJAS CON TRAMPAS JABONOSAS DE COLORES .....	31
3.4. REGISTRO DE LAS INTERACCIONES ABEJA-PLANTA Y COLECTA DE ABEJAS CON REDES ENTOMOLÓGICAS.....	33
<b>IV. RESULTADOS</b> .....	<b>37</b>
4.1. COMPOSICIÓN.....	37
4.2. COMUNIDADES DE ABEJAS DETECTADAS CON TRAMPAS JABONOSAS.....	37
4.2.1. <i>Densidad de individuos. Se encontró un efecto significativo del mes de muestreo</i> .....	37
4.2.2. <i>Densidad de especies</i> .....	48

4.3. COMUNIDADES DE ABEJAS DETECTADAS CON REDES ENTOMOLÓGICAS .....	48
4.3.1. <i>Tasa de captura de ejemplares</i> .....	48
4.3.2. <i>Tasa de captura de especies</i> .....	49
4.3.3. <i>Redes de interacción abeja-planta</i> .....	62
4.4. LA COMUNIDAD DE ABEJAS DETECTADA AGRUPANDO LOS DATOS DE REDES Y TRAMPAS	68
4.4.1. <i>Análisis multivariados</i> .....	68
4.4.2 <i>Correlación entre distancia geográfica y similitud de la comunidad</i> .....	69
4.4.3. <i>Diversidad de abejas.</i> .....	69
4.4.4. <i>Frecuencia relativa de especies dominantes</i> .....	69
4.4.5. <i>Relación entre color de las trampas y los grupos de abejas capturados</i> .....	70
4.4.6. <i>Relación entre el horario de colecta con redes y los grupos de abejas capturados</i> ..	80
4.4.7. <i>Fenología</i> .....	80
<b>V. DISCUSIÓN</b> .....	<b>91</b>
5.1. LAS ABEJAS DEL EJIDO “SAN JOSÉ TILAPA.....	91
5.2. EFECTO DEL DISTURBIO SOBRE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD APIDOLÓGICA.....	94
5.3. FENOLOGÍA.....	104
5.4. LOS MÉTODOS DE MUESTREO .....	106
5.4.1. <i>Comparación entre trampas y redes</i> .....	106
5.4.2. <i>El color de las trampas</i> .....	107
5.4.3. <i>Factores que afectan el muestreo y sugerencias para mejorarlo.</i> .....	108
5.5. CONSIDERACIONES FINALES Y RECOMENDACIONES.....	109
<b>5.6. CONCLUSIONES</b> .....	<b>113</b>
<b>LITERATURA CITADA</b> .....	<b>115</b>

## AGRADECIMIENTOS

A la UNAM, la máxima casa de estudios, a la que considero mi segunda casa y en la que he pasado gran parte de mi vida, desde que era un niño.

A la Facultad de Ciencias. Gracias por contagiar el fuego del conocimiento y del pensamiento crítico en las aulas, los laboratorios, los jardines y en el campo; no pude escoger mejor Facultad ni más hermosa carrera profesional.

A mi tutor, profesor y amigo el Dr. Zenón Cano Santana. Gracias por las enseñanzas. Los consejos y las experiencias que nos comportes son de gran valor. Los atesoraré siempre. Gracias por la confianza, la oportunidad y el empuje al permitirme realizar esta tesis; ha sido una de las mejores experiencias, no sólo de mi vida académica. Gracias por ser una gran persona que brinda y genera sonrisas en los demás.

A mis sinodales: el M. en C. Omar Ávalos Hernández, el M. en C. Iván Israel Castellanos Vargas, el Dr. Rafael Lira Saade y la Dra. Karina Boege Paré. Sus críticas y comentarios constructivos enriquecieron enormemente esta tesis, al igual que mi formación académica. Muchas gracias.

A Héctor Cervantes (“El Maestrazo”), Martín López Carrera, Adriana Hernández Trejo, Carmen Citlali Martínez Calderón e Iván I. Castellanos Vargas por todo su apoyo en campo. Los muestreos a su lado fueron grandes aventuras. Su disposición y entusiasmo en el trabajo de campo, a pesar de lo agotador que llegaba a ser, me permitió atesorar y disfrutar aún más esta travesía. Muchas gracias.

A mis profesores del taller “Ecología terrestre y manejo de recursos bióticos”. A María del Carmen Mandujano, por sus enseñanzas e impulso a terminar este trabajo. A Mónica Queijeiro, por su disposición, su esfuerzo y su apoyo; gracias Mónica eres una excelente persona y un ejemplo. A Concepción Martínez por su apoyo y consejos. A Irene Pisanty, Israel Carrillo, Víctor López Gómez, Juan Carlos Flores, Iván Castellanos y Jordan Gulubov, por todo el conocimiento que nos compartieron.

A la Dra. Mónica Elisa Queijeiro Bolaños, al Dr. Carlos Martorell Delgado, al M. en C. Iván. I. Castellanos Vargas y al M. en C. Omar Ávalos Hernández por su guía en la realización de los análisis estadísticos. No hubiera podido hacerlo sin ustedes. A la M. en C. Alicia Rojas Ascencio, por siempre estar dispuesta a ayudarme, brindarme valiosos consejos y prestarme material para el trabajo de campo.

Al proyecto MGU-Proyecto de Plantas Útiles de los Reales Jardines Botánicos de Kew, por el apoyo financiero, sin el cual este trabajo no se hubiera llevado a cabo.

A mis abuelos, Mali y Papá Gabi, por todo su cariño, apoyo y felicidad que me brindan. A mis tíos Lety, Tito y Güero y sus familias, a las que también pertenezco, por todo el apoyo y por las experiencias que vivimos. A todos ustedes los amo.

A mis amigos, que son biólogos de mente y corazón: Nallely (Nay), Luis Eduardo (Luigi), Cynthia, Angélica (Angy), Paola (Pao), Jimena, Ximena (Mena), Karen, Moisés (Mopi), Eduardo (Lalo), Tania, Gabriela (Gaby) y Marco, por todas las experiencias que vivimos durante la carrera.

A todos mis compañeros y amigos del laboratorio de Interacciones y Procesos Ecológicos, en especial a Citlali, Adriana, Tania, Edday, Karen, Ariana, Martha, Leilani, Carmen y Luis, por las gratas experiencias que vivimos y por el apoyo que nos brindamos unos a otros.

A lo máspreciado: mi familia. A los cuatro los amo y admiro, pues son la fuerza y ejemplo de cada día; son mi alegría. A mis padres, por todo su amor, su esfuerzo y sus consejos, por sacarnos adelante. Gracias por los valores y conocimientos que me han estado inculcando desde pequeño, y que sigo asimilando aún hoy en día y a cada paso que doy. A mis hermanos, Yadira y Paris, por el amor, el apoyo incondicional, las pláticas, las risas y los “zapes” mentales que me dan y que me hacen aprender algo de mí mismo todo el tiempo. Hemos crecido juntos y siempre los llevaré adentro, son mis mejores y máspreciados amigos.

A mi galleta, Nallely, por los años que hemos compartido la carrera. Sin ti no la hubiera disfrutado tanto. Gracias por el amor, el apoyo, los abrazos y besos, los consejos y los

regañs, las risas y las lágrimas, por todo lo que hemos vivido y viviremos. Muchas gracias, amor. Cada momento lo atesoro. Te amo, con locura y pasión.

Olalde-Estrada, I. 2015. Ecología de abejas en sitios de selva baja caducifolia sujetos a disturbio del ejido San José Tilapa, Coxcatlán, Pue. (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 128 pp.

## **RESUMEN**

Las abejas son el principal grupo de polinizadores en el mundo y un componente importante en los ecosistemas. Se buscó conocer la estructura de la comunidad de abejas y se describieron las redes de interacción planta-abeja en cuatro sitios de selva baja caducifolia del ejido de San José Tilapa, Pue. El sitio Presa Purrón Ex-Basurero (EB) presentó un fuerte disturbio por el depósito y posterior retiro de basura en un área de 2 ha, en tanto que los sitios Presa del Purrón Referencia (PR), Guadalupe Victoria (GV) y San Rafael (SR) presentan forrajeo por ganado caprino. En cada uno de ellos se delimitaron tres parcelas de 20 × 20 m y en cada parcela se realizaron dos tipos de muestreo: 1) con trampas jabonosas de colores, cuatro moradas y cuatro amarillas, y 2) se recolectaron abejas forrajeando en flores usando redes entomológicas en tres horarios: mañana, mediodía y tarde. Los muestreos se realizaron en cuatro meses: septiembre y diciembre de 2012, y marzo y junio de 2013. El total de esfuerzo de muestreo con redes fue de 352 horas-trampa por parcela y 24 horas-colector por parcela. Se recolectó un total de 606 individuos de 65 especies. La estructura de la comunidad de abejas y las interacciones planta-abeja se vieron afectadas en el sitio EB. La riqueza, abundancia y diversidad de abejas fue mayor en este sitio, lo que es favorable para la restauración del lugar, ya que una mayor diversidad de abejas mantiene una comunidad vegetal saludable; sin embargo, la estructura de la red de polinización de este sitio presenta una mayor fragilidad al verse reducida la riqueza de especies vegetales lo que la hace menos robusta ante los disturbios. El sitio PR presentó una

red de interacciones con una menor conectividad debido a una mayor frecuencia de especialistas, lo que hace más compleja y robusta la red. Se encontró una gran similitud en tasa de captura de ejemplares, tasa de captura de especies y diversidad entre los sitios PR, SR y GV, lo que puede deberse a la incidencia de forrajeo por ganado caprino. La apifauna en estos sitios puede verse afectada indirectamente por el disturbio sobre la comunidad vegetal. La riqueza y abundancia se vieron favorecidas por la temporada de lluvias y por la floración de una mayor cantidad de especies vegetales. Las trampas jabonosas de color morado capturaron una mayor densidad y riqueza de abejas, y se capturó una mayor riqueza de abejas al mediodía. El uso de redes entomológicas y de trampas jabonosas complementa de manera eficiente la captura de abejas. La variación espacial y temporal de las comunidades de abejas comprueba su alta sensibilidad y su utilidad como indicadoras de disturbio.

**Palabras clave:** análisis de anidamiento, *Apis mellifera*, fenología, ganado caprino, redes de interacción, Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, trampas jabonosas de color, variación diurna, diversidad, Apidae.

# I. INTRODUCCIÓN

## 1.1. Las abejas

Las abejas (Hymenoptera: Apoidea) representan el principal grupo de polinizadores en el mundo. Constituyen un grupo de insectos dependientes del polen y el néctar de las flores, que ha coevolución con las plantas angiospermas desde el Cretácico (Michener, 2007). El grupo, cuenta con una gran diversidad (20 000 especies) y una amplia distribución en el planeta, aunque son especialmente abundantes en los ambientes cálidos de América del Norte (Finnamore y Michener, 1993; Michener, 2007; Reyes-Novelo *et al.*, 2009).

Las abejas se han especializado en la alimentación de néctar, polen y otros productos florales (Michener, 2007). En la gran mayoría de las especies los adultos se alimentan únicamente de néctar (una solución de azúcares, como glucosa y fructuosa producida por las flores) como fuente de energía, mientras que la alimentación de las larvas comprende una mezcla de polen y néctar, que constituyen fuentes de energía y proteínas para ellas (Finnamore y Michener, 1993; Michener, 2007). Sin embargo, algunas especies de las familias Ctenoplectridae, Melittidae y Anthophoridae colectan aceites florales que mezclan con polen para alimentar a sus larvas (Finnamore y Michener, 1993). Los adultos, toman el néctar con un tubo succionador bucal, mientras que acarrear el polen en las sedas de las patas y del abdomen (Proctor *et al.*, 1996; Michener, 2007). Por otro lado, poseen una buena visión, pues son capaces de ver distintos tonos de azul, amarillo y ultravioleta; así como un buen olfato, ambos

sentidos les permiten detectar fácilmente su fuente de alimento: las flores (Proctor *et al.*, 1996).

Las abejas construyen nidos usando pedazos de hojas, pétalos, resina, lodo y piedras pequeñas y, aunque la mayoría los hacen en el suelo, otras los construyen en tallos huecos, madera, bajo piedras e incluso en grietas de construcciones (Finnamore y Michener, 1993; Proctor *et al.* 1996).

Las abejas presentan una gran variación en sus formas de vida, pues hay especies solitarias, sociales y cleptoparasitas, de las cuales las solitarias son la mayoría (Michener, 2007; Tabla 1.1). En condiciones idóneas, estas abejas llegan a tener de 15 a 20 descendientes por hembra adulta y gastan una gran cantidad de energía, acarreado alimento, para asegurar su supervivencia (Tepedino, 1979). Sin embargo, la fecundidad puede reducirse en el ambiente natural debido a depredadores, competidores y parásitos (Tepedino, 1979).

Las comunidades de abejas exhiben una gran variación espacio-temporal en la composición de especies (Williams *et al.*, 2001; Banaszak-Cibicka y Zmihorski, 2012). Estas pueden presentar similitudes menores a 40% entre sitios con 5 km de separación, y conforme aumenta la distancia la similitud disminuye (Williams *et al.*, 2001). Sin embargo, esto también depende de las características de los sitios y su estado de conservación (Banaszak-Cibicka y Zmihorski, 2012). Por otro lado, la similitud entre comunidades de abejas también varía a través del tiempo, ya sea entre temporadas o entre años, llegando a cambiar las especies dominantes (Williams *et al.*, 2001).

Tabla 1.1. Descripción de las diferentes formas de vida de las abejas  
(Finnamore y Michener, 1993; Proctor *et al.*, 1996; Michener, 2007).

Forma de vida	Descripción
Solitaria	No forma colonias. Una abeja hembra se reproduce y alimenta a las crías, abandonando el nido antes de la maduración de las crías.
Eusocial primitiva	En un inicio la reina realiza todas las funciones y más tarde ocurre una división de trabajo. Conforman colonias pequeñas y temporales.
Eusocial	Una o más hembras adultas producen la mayoría de los huevos y existe una división del trabajo en las obreras. Obreras y reinas son dependientes unas de las otras. Estas colonias son más grandes y complejas que las eusociales primitivas
Cleptoparásitas	Depositán sus huevos en nidos de otras especies. Y se alimentan de los recursos recolectados para las larvas de la especie parasitada

Las abejas son un grupo especializado en la polinización de las plantas angiospermas, por lo que son sensibles a la disponibilidad de recursos alimenticios además de la variación en los rasgos del suelo, donde la mayoría de las especies

construye sus nidos (Williams *et al.*, 2010). Por otra parte, y debido a que son el principal grupo de animales polinizadores en el mundo, las abejas son de vital importancia en los ecosistemas naturales. Promueven la fecundación cruzada de las plantas que polinizan, aun cuando éstas se encuentren separadas por grandes distancias, pues las abejas llegan a viajar hasta 20 km en busca de alimento (Proctor *et al.*, 1996). Por estas razones se considera que la estructura y funcionamiento de diversos ecosistemas dependen de ellas (Finnamore y Michener, 1993; Proctor *et al.*, 1996; Michener, 2007).

Asimismo, las abejas son muy importantes para la humanidad, ya que polinizan cultivos de importancia alimentaria y económica, tales como la col, los cítricos, el algodón, los girasoles, las cucurbitáceas y la alfalfa, entre muchas otras (Tepedino, 1979; Michener, 2007).

## **1.2. Las abejas como bioindicadores**

Los invertebrados tienen roles muy importantes en los procesos de los ecosistemas, tal como del reciclaje de nutrientes, la descomposición de desechos, la dispersión de semillas y la polinización, lo que los constituye como un grupo clave en la sucesión de ecosistemas terrestres (Majer, 1997; Majer *et al.*, 2002). Los insectos en especial pueden usarse como bioindicadores ya que proveen información importante sobre la variación en los procesos del ecosistema debido a la gran diversidad de hábitos que presentan, sus generaciones de tiempo corto y las altas densidades de sus poblaciones (Majer, 1997; Williams, 1997; Liow *et al.*, 2001). Los bioindicadores son herramientas que nos permiten predecir, estudiar y monitorear la pérdida de la biodiversidad o algunas características del ecosistema en

distintas escalas espacio-temporales, así como para priorizar áreas de conservación (Reyes-Novelo *et al.*, 2009; Heink y Kowarik, 2010). De este modo, se pueden entender como simplificaciones de la naturaleza que nos ayudan a conocer cómo responde ésta a las actividades humanas, tanto las que causan daño como las acciones de conservación y restauración que buscan su preservación y mejoramiento (Liow *et al.*, 2001; Reyes-Novelo *et al.*, 2009).

De manera particular, las abejas silvestres pueden ser usadas como grupos bioindicadores debido a las siguientes características que presentan (Reyes-Novelo *et al.*, 2009; Meléndez-Ramírez *et al.*, 2014):

1. En general son un grupo bien conocido taxonómicamente en el Neotrópico, aunque algunos géneros sólo pueden separarse como morfoespecies (como son *Lassioglossum*, *Megachile*, *Hylaeus* y *Ceratina*).
2. Sus formas de vida son bien conocidas (Tabla 1.1).
3. Son especies clave y vectores importantes de polen (con diferentes grados de especialización) y, por lo tanto, importantes en la estructura, funcionamiento y regeneración de los ecosistemas.
4. Son relativamente fáciles de atrapar. Existen diversos métodos para su captura, como la red entomológica aérea, las trampas de Malaise, las trampas jabonosas de colores (también conocidas como *pan traps*, *bee bowls* o trampas de Moerick), los nidos trampa y los atrayentes químicos; de los cuales ninguno parece poner en riesgo las poblaciones de abejas, pues éstas por lo general son de gran tamaño.

5. Tienen una distribución amplia, aunque son más diversas en las regiones secas del mundo, en especial en América del Norte, donde el suelo seco favorece el establecimiento de nidos.
6. Son sensibles a los cambios ambientales de sus hábitats, especialmente a la falta de sitios de anidación y a la disponibilidad de flores.

Por su alta calidad como bioindicadoras, las comunidades de abejas han sido estudiadas en hábitats afectados por disturbios, encontrándose que la sensibilidad a este factor la tienen especies con baja abundancia (Williams *et al.*, 2001; Kearns y Oliveras, 2009; Banaszak-Cibicka y Zmihorski, 2012). Se ha encontrado que la diversidad de este grupo se ve afectada por el número de especies de plantas en floración, la disponibilidad de lugares para anidar, la disponibilidad de agua y la presencia de actividades de pastoreo, aunque éste último posiblemente afecta de manera indirecta al ejercer una influencia sobre el número de especies que se encuentran floreciendo (Vázquez *et al.*, 2008; Kearns y Oliveras, 2009).

### **1.3. Las abejas y los disturbios**

Los disturbios son eventos que causan daño o desplazamiento de individuos, que permiten, directa o indirectamente, el establecimiento de nuevos organismos (Sousa, 1984). Éstos pueden ser de naturaleza física (como tormentas, incendios, vientos fuertes y sequías), biológica (como introducción de especies exóticas) o antropogénica (como la creación de carreteras, campos de cultivo o el constante paso de personas) (Sousa, 1984). Además, los disturbios tienen un régimen que depende de su extensión, intensidad, gravedad, frecuencia

y predictibilidad, estos rasgos son importantes de tomar en cuenta en los estudios que incluyen estos eventos (Sousa, 1984).

Aunque a primera vista los disturbios pueden parecer dañinos a las comunidades, poblaciones o individuos, se ha descubierto que de manera natural pueden ser una fuente de variación en una comunidad, representar agentes de selección en la evolución de las historias de vida e incluso permitir la existencia de ciertos organismos que dependen de ellos (Sousa, 1984; Randall *et al.*, 2007). Este hecho hace interesante su estudio, el cual es necesario para comprender mejor la respuesta de los ecosistemas a los disturbios antropogénicos; sin embargo, su investigación es complicada ya que su interacción con la diversidad se ve afectada por la frecuencia del disturbio, los patrones de reclutamiento en el ecosistema y los niveles tróficos que se estudien (Randall *et al.*, 2007).

Los disturbios antropogénicos a los que están sujetas las abejas son la intensificación de la agricultura, el pastoreo, los incendios, el aislamiento, el uso de pesticidas y herbicidas, el desarrollo urbano, la pérdida y la fragmentación del hábitat y la introducción de especies exóticas (Kearns *et al.*, 1998; Winfree *et al.*, 2007, 2009; Kearns y Oliveras, 2009; Williams *et al.*, 2010). La sensibilidad de las abejas a los disturbios mencionados depende de cómo estos afectan el acceso a los recursos de anidación y forrajeo, así como los consecuentes cambios ambientales que pongan a prueba las tolerancias fisiológicas de las abejas (Williams *et al.*, 2010).

En general, los disturbios tienden a reducir la abundancia de las abejas y pueden provocar deriva génica y depresión por endogamia, así como incrementar el

aislamiento, todo lo cual deriva en una reducción de los procesos de polinización (Kearns *et al.*, 1998; Williams *et al.*, 2010). Sin embargo, algunos estudios han identificado un aumento en la abundancia de abejas a un nivel bajo de disturbio, lo que puede deberse a que las abejas se asocien a zonas con disturbio natural y ahora sean capaces de usar áreas con disturbio antropogénico, lo que motiva a realizar más investigaciones para obtener una mayor claridad de la respuesta de las abejas a este factor ambiental (Winfree *et al.*, 2007, 2009; Williams *et al.*, 2010).

Se ha observado que la presencia de ganado afecta el número de especies de plantas floreciendo, destruye nidos de abejas, compacta el suelo, cambia la dominancia vegetal e incluso llega a pisotear abejas, todo lo cual afecta la abundancia de especies nativas aunque no la riqueza (Kearns *et al.*, 1998; Vázquez *et al.*, 2008; Kearns y Oliveras, 2009). El desarrollo urbano, por su parte, provoca una disminución en la riqueza y abundancia de abejas; sin embargo, en los campos de cultivo llega a haber una mayor abundancia y en zonas de baja densidad de viviendas una mayor riqueza (Winfree *et al.*, 2007).

En contraste, no se conoce a fondo cómo el uso de pesticidas y herbicidas afecta a especies de abejas nativas (Kevan, 1999), ya que en la mayoría de las ocasiones se ha investigado cómo estos disturbios afectan a *Apis mellifera*, la cual, al ser ampliamente usada por los humanos, se ve poco afectada por sus actividades, y gracias a esto llega a causar sesgos en los análisis de comunidades que las engloban (Tepedino, 1979; Kearns *et al.*, 1998; Kevan, 1999; Winfree *et al.*, 2009). No obstante, por su carácter exótico en algunas localidades *A. mellifera*, *Bombus terrestris* L. (Apidae) y diferentes especies del género *Xilocopa* pueden afectar los sistemas de polinización presentes en el ambiente (Kearns *et al.*, 1998).

Por otra parte, Tepedino (1979) reporta que también hay grupos de abejas que se pueden ver beneficiadas por los disturbios. Tal es el caso de algunas especies “fugitivas”, las cuales son especies generalistas que evitan la competencia al dispersarse a lugares con recursos abundantes y que se ven poco afectadas por la pérdida del hábitat, ya que pueden aprovechar parches que no se encuentran en su ambiente original.

Así, podemos ver que la respuesta de las especies al disturbio varía con respecto a sus características de historia de vida (Williams *et al.*, 2010; Tabla 1.2). En este sentido, es importante tomar en cuenta estas características (por ejemplo, tamaño del cuerpo o grado de especialización) de modo que se pueda encontrar patrones en la respuesta a los disturbios (Williams *et al.*, 2010).

Debido a todo lo anterior, cuando se investiga el efecto de los disturbios sobre las abejas es importante tomar en cuenta las características de las historias de vida de las especies, conocer el régimen del disturbio presente, estudiar el efecto de los disturbios sobre abejas nativas y conocer las redes de interacción (con el objetivo de conocer la relación de las abejas con las especies de plantas angiospermas presentes); de modo que se pueda determinar y, en un futuro, predecir la respuesta de las abejas a diferentes tipos de disturbio (Kearns *et al.*, 1998; Williams *et al.*, 2010). Asimismo, en este tipo de estudios es necesario contar con sitios de referencia (sitios sin disturbio como control), de modo que la variación natural se pueda separar de aquélla que se debe al disturbio de interés, el cual debe estar presente en varias réplicas de sitios (Williams *et al.*, 2001).

#### 1.4. Las redes de interacciones mutualistas

Las interacciones biológicas son relaciones que se establecen entre al menos dos organismos de una o más especies, las cuales pueden tener consecuencias benéficas, perjudiciales o neutras en ellos (del Val y Boege, 2012). Algunas de estas relaciones, bajo un proceso evolutivo, han resultado en un intercambio de bienes y servicios donde ambas partes de la interacción resultan beneficiadas, generándose por ello una interacción mutualista (del Val y Boege, 2012). La polinización es un ejemplo de interacción mutualista si el polinizador (abejas, mariposas, colibríes y murciélagos, entre otros animales) transporta los granos de polen al estigma de las flores y obtiene recursos como recompensa, ya sea en forma de alimento (néctar y polen) o de materiales de construcción (resina) (Proctor *et al.*, 1996; Michener, 2007).

Sin embargo, en la naturaleza la polinización se presenta en complejos sistemas que son complicados de estudiar. Ésta se ve afectada por la abundancia de los organismos, el fenotipo de las especies, su fenología, su distribución y su filogenia (Vázquez *et al.*, 2009; Olesen *et al.*, 2011). Una de las formas de estudiar los sistemas polinizador-planta es mediante el enfoque de redes complejas, lo que permite comprender el funcionamiento de sistemas megadiversos y afrontar su complejidad en la naturaleza (Jordano *et al.*, 2009). Al usar este método, se observan las interacciones presentes en la naturaleza y, posteriormente, se representan en una matriz, conocida como matriz de interacción, donde las plantas son las filas y los animales las columnas (Jordano *et al.*, 2009). Las matrices más simples se construyen con datos de presencia-ausencia de interacciones representadas con unos y ceros, respectivamente; aunque también se pueden conformar de datos cuantitativos de frecuencia de cada interacción (Jordano *et al.*, 2009). Los datos cuantitativos permiten

conocer no sólo aspectos estructurales de las comunidades, sino también de funcionamiento, lo cual es conveniente para: (1) entender cómo las comunidades responden a los disturbios, (2) sentar las bases de los proyectos de manejo de los ecosistemas, y (3) responder preguntas teóricas de ecología y evolución (Hegland *et al.*, 2010; Burkle y Alarcón, 2011; Olesen *et al.*, 2011; Quesada *et al.*, 2012). Por otro lado, también nos pueden dar indicios de la robustez de la red, es decir, el grado de resistencia a la pérdida de especies y a la fragmentación de la red en redes más pequeñas (Montoya *et al.*, 2001).

A partir de estas matrices se pueden obtener diferentes parámetros (Tabla 1.3), de los cuales el *grado*, la *conectividad* y el *anidamiento*, son los más comúnmente usados (Hegland *et al.*, 2010). Estos parámetros, además, han mostrado una independencia de la identidad de las especies, es decir, que en un ecosistema dado, aunque exista un recambio de especies en el tiempo, los parámetros de la red pueden no modificarse significativamente (Burkle y Alarcón, 2011). Se debe tomar en cuenta varios parámetros medibles de las redes de interacción, pues existen correlaciones entre éstos; por ejemplo, en el estudio de Okuyama y Holland (2008) el anidamiento tuvo una relación positiva con la estabilidad de la red, pero el efecto dependió de valores de grado pequeños. Okuyama y Holland (2008) señalan que el contexto biótico es importante, pues otras interacciones, como competencia o depredación, también pueden afectar la dinámica de la red.

### **1.5. Antecedentes y justificación**

En el ejido de San José Tilapa, Pue. la vegetación dominante, además de matorral xerófilo, es selva baja caducifolia (SBC; Canales *et al.*, 2006). En la SBC las abejas son el grupo de

polinizadores más importante, pues llevan a cabo esta función con las especies de plantas dominantes, como *Acacia*, *Prosopis* y las cactáceas globosas (Bullock, 1995; Dávila *et al.*, 2002).

Tabla 1.2. Respuesta de diferentes grupos funcionales de abejas a diferentes disturbios (Tepedino, 1979; Williams *et al.*, 2010).

<b>Disturbio</b>	<b>Grupo de abejas que se ve afectado</b>	<b>Causa de afectación</b>
Incendio, aislamiento (1 km) y agricultura.	Abejas que anidan sobre el suelo (en tallos, arbustos y madera).	Falta de sitios para anidar.
Después de 5 años de incendio y arado.	Abejas que anidan bajo el suelo.	Raíces de nuevos arbustos reducen el área para anidar.
Aislamiento y uso de pesticidas.	Abejas sociales.	Acumulación de químicos en los nidos y una mayor necesidad de recursos.
Agricultura y arado.	Abejas oligolécticas (especialistas) y solitarias.	Reducción de recursos florales y destrucción de nidos.

Tabla 1.3. Parámetros que se pueden medir de una red de interacciones y cómo se comportan en redes mutualistas (modificado de Quesada *et al.*, 2012).

<b>Patrón</b>	<b>Descripción</b>	<b>Rasgos de las redes mutualistas</b>
Grado	Número de enlaces que presenta una especie, refleja el nivel de especialización de cada especie.	
Conectividad	Proporción de interacciones que ocurren respecto al total de combinaciones posibles.	Baja conectividad que disminuye exponencialmente con el número de especies. Entre mayor sea la conectividad hay una mayor robustez (Okuyama y Holland, 2008).
Distribución de grado	Distribución del número de enlaces por nodo. Es la distribución de frecuencias del número de enlaces que presentan las especies.	Pocas especies con muchos enlaces y muchas especies con pocos enlaces. Su distribución se ajusta a la ley de potencia truncada (Jordano <i>et al.</i> , 2009).
Estructura anidada o encajada	Patrón donde las especies generalistas interactúan con especies generalistas, mientras que las especialistas interactúan con generalistas. Implica la construcción de un núcleo de generalistas que interactúan entre sí.	Tienden a estar anidadas, lo que les da robustez ante extinciones de especies poco conectadas (Montoya <i>et al.</i> , 2006; Bascompte <i>et al.</i> , 2003). Además, el anidamiento puede causar un aumento en el número de especies (Bastolla <i>et al.</i> , 2009).

Tabla 1.3.(Continúa).

<b>Patrón</b>	<b>Descripción</b>	<b>Rasgos de las redes mutualistas</b>
Asimetría de red	Es la desviación de la razón 1:1 del número de especies de plantas con respecto al número de especies de polinizadores.	En redes de polinización hay en promedio de 3.6 veces más especies de animales que de plantas (Blüthgen <i>et al.</i> , 2007).
Modularidad	Los módulos son subgrupos de especies altamente conectadas entre sí, pero débilmente conectados con otros subgrupos.	Las redes de polinización tienden a organizarse en compartimientos o módulos (Vázquez <i>et al.</i> , 2009; Olesen <i>et al.</i> , 2011).
Asimetría de dependencias	Asimetría en la frecuencia de la interacción o dependencia entre pares de especies (Bascompte, 2007).	

En la SBC presente en San José Tilapa los principales disturbios antropogénicos que alteran la dinámica, estructura y funcionalidad del ecosistema son las actividades agrícolas, la cría extensiva de ganado caprino, la recolección de frutos, semillas y madera así como el depósito de basura (Canales *et al.*, 2006; Maass *et al.*, 2010; Meave *et al.*, 2012; obs. pers.). Relacionado a la incidencia de dichas actividades humanas, y a pesar de que México

destaca en el conocimiento de su apifauna entre los países de Mesoamérica y que se están realizando investigaciones taxonómicas de abejas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Dávila *et al.*, 2002; Vergara y Ayala, 2002; Freitas *et al.*, 2009), en la zona hacen falta estudios sobre dinámica de poblaciones y el impacto de las actividades humanas sobre las diferentes especies de abejas (Freitas *et al.*, 2009). Este conocimiento es importante, pues se ha identificado que muchas abejas del Neotrópico están en algún grado de riesgo debido a la deforestación, el uso intensivo de herbicidas y pesticidas y la introducción de especies exóticas (Dávila *et al.*, 2002; Freitas *et al.*, 2009; Maass *et al.*, 2010).

Aunado a lo anterior, actualmente se identifica una crisis mundial de polinizadores que provoca que diferentes cultivos alrededor del mundo se vean afectados por la falta de polinización (Ashworth *et al.*, 2009). Por esta razón han surgido iniciativas para la protección de polinizadores, tal como la Iniciativa Internacional de Polinizadores, la Iniciativa de Polinizadores de Brasil y la Campaña para la Protección de Polinizadores de América del Norte (de la cual México forma parte), que son herramientas muy importantes que servirán para aumentar el conocimiento y mitigar el impacto de las actividades humanas que amenazan este servicio ecosistémico indispensable (Freitas *et al.*, 2009; FAO, 2012; IABIN, 2009; NAPPC, 2012).

Por último, este proyecto se realizó en colaboración con el Proyecto MGU-Proyecto de Plantas Útiles (PPU) de los Jardines Botánicos Reales de Kew, que realiza esfuerzos desde 2007 para mejorar la conservación *ex situ* de plantas que son útiles en el bienestar humano, al capacitar a las comunidades locales para conservar y usar sosteniblemente dichas especies (Ulían *et al.*, 2014). Además, entre sus objetivos particulares se encuentran

la investigación para conservar y usar sosteniblemente las plantas útiles y apoyar la conservación *in situ* de dichas plantas (Ulian *et al.*, 2014).

Así, debido a la importancia que tienen las abejas y bajo el PPU, el propósito de incrementar el conocimiento y apoyar la conservación de los polinizadores de México, contribuir en la búsqueda de un manejo alternativo que no implique una modificación completa del ecosistema y ayudar a los pobladores de tres diferentes localidades del ejido de San José Tilapa (Guadalupe Victoria, San Rafael y San José Tilapa), se pretende proponer las variables útiles para monitorear la funcionalidad del ecosistema a través del monitoreo de la comunidad de abejas. Con fines de evaluar los niveles de disturbio, así como el grado de recuperación de un sistema al implementar un programa de restauración ecológica. En este sentido, la implementación de un programa de restauración ecológica en ciertas parcelas permitirá reconstruir y conservar parches de vegetación natural, sirviendo de refugio a diferentes especies nativas, además de funcionar como atractivo para proyectos de ecoturismo en las tres comunidades de este ejido.

## II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general del presente trabajo es conocer aspectos de la ecología de las comunidades de abejas para el monitoreo del estado de conservación en cuatro sitios sujetos a disturbio por ganadería caprina, extracción de recursos naturales y depósito de basura (San Rafael, Guadalupe Victoria, Presa del Purrón Referencia y Presa del Purrón Ex-Basurero) pertenecientes a zonas de selva baja caducifolia en el ejido San José Tilapa, municipio de Coxcatlán, Pue.

Los objetivos particulares, derivados del anterior, son:

1. Determinar la riqueza, diversidad y abundancia de la comunidad de abejas en los cuatro sitios.
2. Conocer la conectividad y anidamiento de la red de interacciones abeja-planta en los mismos.
3. Comparar la riqueza, diversidad y abundancia de la comunidad de abejas, la conectividad y el anidamiento de la red de interacciones abeja-planta entre un sitio donde se asienta un basurero removido (Presa del Purrón Ex-Basurero) y un sitio de referencia adyacente (Presa del Purrón Referencia).
4. Determinar la variación temporal de la abundancia, riqueza y diversidad de las comunidades de abejas de los cuatro sitios.
5. Conocer el grado de complementariedad que tiene la colecta con trampas jabonosas de colores y el muestreo con redes aéreas.

6. Comparar la riqueza y abundancia de abejas capturadas entre trampas jabonosas amarillas y moradas.

7. Conocer la variación diurna en la actividad de forrajeo de las abejas.

Las hipótesis y predicciones que se formulan para este trabajo, son las siguientes:

1. Dado que el disturbio (depósito de basura y forrajeo por ganado) destruye la cobertura y diversidad vegetal provocando en teoría la destrucción de los procesos e interacciones (Randall *et al.*, 2007), se espera:

(a) Encontrar valores similares de riqueza, diversidad y abundancia de abejas y de conectividad y anidamiento de las redes de interacción planta-abeja entre sitios que no están sujetos al disturbio por un basurero removido.

(b) Que la riqueza, diversidad y abundancia de abejas, así como la conectividad y anidamiento de las redes de interacción planta-abeja tengan valores menores en el sitio donde se asentó un basurero removido que en los demás sitios.

2. Dado que las abejas dependen estrechamente de recursos de alimentación (néctar, polen y aceites florales) y de anidamiento (suelo, tallos y rocas) (Kearns y Oliveras, 2009; Reyes-Novelo *et al.*, 2009), se espera que la abundancia, riqueza y diversidad de abejas decrezcan en temporada seca, cuando los recursos limitantes disminuyan.

3. Dado que los métodos de captura de abejas son diferenciales en cuanto a especies capturadas (Roulston *et al.*, 2007; Wilson *et al.*, 2008), se espera:

(a) Que la captura con trampas jabonosas y red entomológica aérea se complementen en la representación de la comunidad de abejas.

(b) Que las trampas jabonosas de colores morado y amarillo se complementen en la captura de la comunidad de abejas.

### III. MÉTODOS

#### 3.1. Zona de estudio

El ejido de San José Tilapa ( $18^{\circ} 10' 18''$ — $18^{\circ} 12' 57''$  N,  $97^{\circ} 07' 05''$ — $97^{\circ} 09' 08''$  O, 912—1013 m s.n.m.) se ubica al sureste del Valle de Tehuacán-Cuicatlán dentro del municipio de Coxcatlán en el estado de Puebla (Medina, 2000; Canales *et al.*, 2006; Figura 3.1).

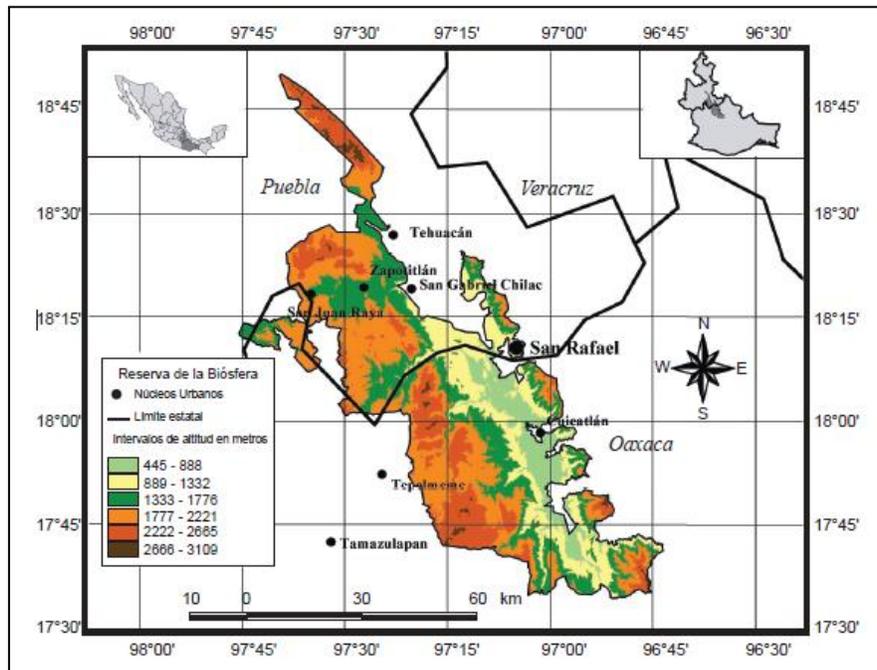


Figura 3.1. Ubicación del Poblado de San Rafael que forma parte del ejido San José Tilapa, tomando como referencia la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Tomado de Canales *et al.* (2006).

El clima es seco o árido cálido con lluvias en verano [BS<sub>0</sub> (h') w (w), según la clasificación de Köppen modificada por García (2004)], con una temperatura media anual de 22.8°C y una precipitación promedio anual de 400.6 mm, la temporada húmeda es de junio a septiembre, mientras que la seca es de octubre a mayo (Estación Meteorológica 21018 Calipan, Coxcatlán, Puebla; Figura 3.2).

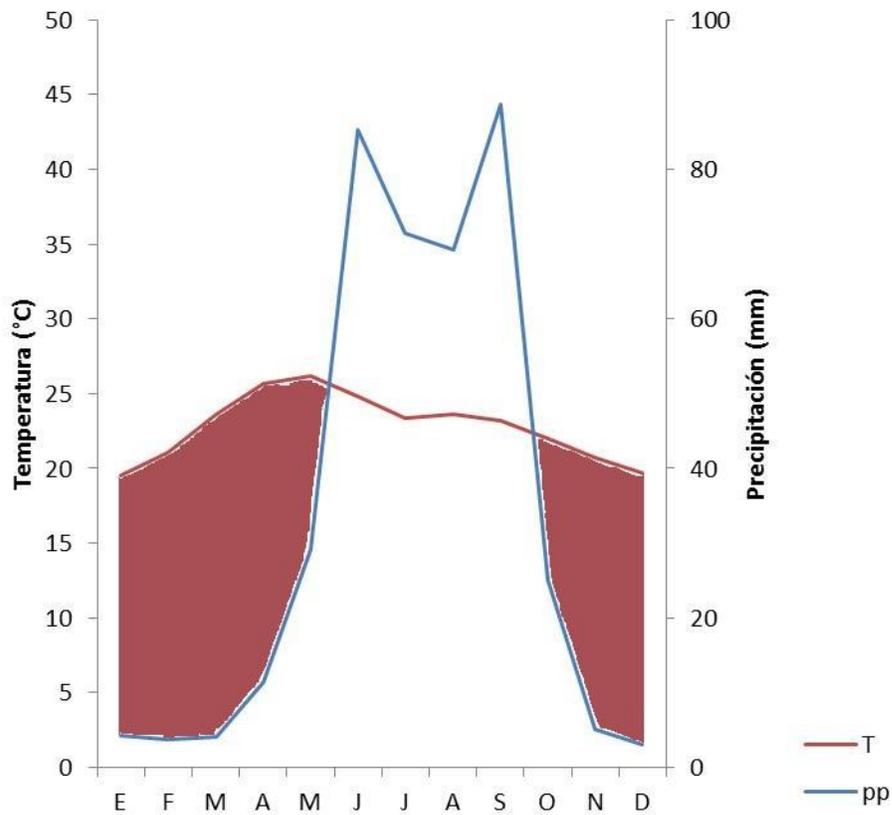


Figura 3.2. Diagrama ombrotérmico con datos de la estación meteorológica 21018 Calipan, Coxcatlán, Puebla que se encuentra a 13 km del sitio de estudio. Datos de 1951 a 2010. La zona sombreada con rojo corresponde a la temporada en la cual la sequía es marcada.

Los tipos de vegetación dominantes en la zona de estudio son el matorral xerófilo, bosques de cactáceas columnares y selva baja caducifolia (SBC), destacando sobre todo ésta última (Medina, 2000; Guevara, 2011). En la SBC, también llamado bosque tropical caducifolio, las especies de plantas dominantes son: *Bursera morelensis* Ramírez y *B. aptera* Ramírez (Burseraceae), *Pachycereus weberi* (J.M. Coult) Backeb., *Neobuxbaumia tetetzo* (F.A.C. Weber ex K. Schum.) Backeb. (Cactaceae), *Ceiba aesculifolia* (Kunth) Britten & Baker f. (Bombacaceae), *Agave macroacantha* Zucc. (Agavaceae), *Mimosa polyantha* Benth., *M. luisana* Brandegees (Fabaceae) y *Acacia cochliacantha* Willdy (Fabaceae) (Medina, 2000; Rzedowski, 2006). En el estrato arbóreo y arbustivo dominan las leguminosas, aunque también destacan algunas cactáceas columnares y candelabrifórmes, mientras que en el estrato herbáceo suele haber cobertura vegetal (obs. pers.), pero en sitios conservados ésta suele estar poco desarrollada (Trejo, 1999; Rzedowski, 2006). En las SBC de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán hay una mayor abundancia de arbustos debido a la poca precipitación, y debido a esto representa el límite climático hacia comunidades más áridas (Trejo, 1999).

Aún se conoce poco sobre los insectos que habitan en este tipo de ecosistema y en la zona de estudio hay muy pocos datos, exceptuando uno sobre Coleoptera realizado por Zaragoza *et al.* (2010).

La SBC se distingue por presentar dos estaciones bien marcadas que contrastan fuertemente: la temporada seca, cuando muchas especies leñosas pierden sus hojas (que dura de octubre a mayo), y la temporada húmeda (de junio a septiembre), cuando se desarrolla el follaje (Trejo, 1999; Rzedowski, 2006; Figuras 3.2 y 3.3). Muchas especies leñosas florecen a mediados o fines de la época seca, cuando la temperatura alcanza sus

valores máximos, aunque hay especies en floración durante casi todo el año (Rzedowski, 2006).



Figura 3.3. Estacionalidad del bosque tropical caducifolio presente en el ejido San José Tilapa, Puebla. Fotografías: Z. Cano-Santana y C.C. Martínez-Calderón.

### **3.2. Selección de las parcelas de estudio**

Con el fin de conocer la estructura de la comunidad de abejas, la red de interacciones planta-abeja y determinar el efecto del depósito y posterior retiro de desechos inorgánicos sobre un sitio específico, previo a la ejecución de un programa de restauración ecológica, se seleccionaron cuatro sitios en tres poblados del ejido San José Tilapa: (1) Guadalupe Victoria (GV; también conocido como Pueblo Nuevo), (2) San Rafael (SR), y San José Tilapa, con dos sitios de estudio: (3) Presa del Purrón Referencia (PR) y (4) Presa del Purrón Ex-Basurero (EB).

Cada uno de los sitios presenta distinto tipo de disturbio (Tabla 3.1.). El sitio EB tiene un área aproximada de 2 ha (Figura 3.4) y el sitio PR se estableció a menos de 30 m de éste y tiene un tipo de vegetación libre de impacto directo del basurero que se removió, pero experimenta la incidencia de ganado caprino.

En cada sitio se seleccionaron y delimitaron tres parcelas de  $20 \times 20$  m, alejadas entre sí entre 30 y 500 m, dando un total de 12 parcelas. Dichas parcelas se separaron entre 30 y 50 m una de otra, tanto como lo permitía el tamaño del sitio (Tabla 3.1).



Figura 3.4. Sitio Presa del Purrón Ex Basurero (EB) donde se puede observar el daño que sufrió la vegetación, el área que ocupa es de 2 ha aproximadamente (imagen y medida obtenida con el programa Google Earth Pro).

Tabla 3.1. Distancia entre parcelas y tipo de disturbio en cada sitio seleccionado del ejido San José Tilapa, Puebla.

<b>Sitio</b>	<b>Distancia entre parcelas (m)</b>	<b>Tipo de disturbio</b>
Guadalupe Victoria	500	Ganado caprino
San Rafael	500	Ganado caprino y ovino, aunque el segundo se presenta en baja densidad
Presa del Purrón Ex-Basurero <sup>1</sup>	50	Ganado caprino y basurero removido
Presa del Purrón Referencia	30	Ganado caprino

<sup>1</sup>En EB ya se inició un proceso de restauración, pues se ha retirado la gran mayoría de los desechos exponiendo tanto sustrato no consolidado como roca madre.

Las parcelas en GV y SR se ubicaron al costado de los caminos principales que conectan a los poblados con la llamada “Cueva del Maíz”, que es una oquedad en el cerro “Agujorado”, cuya importancia antropológica y turística radica en que ahí se encontraron restos que comprueban el origen del maíz (Aspinet, Aspihost y RFG Desarrollo Web, 2012). Por otro lado, las parcelas en EB y PR se encuentran cercanas a los restos arqueológicos de la “Presa Purrón”, un complejo de obras hechas en la boca del arroyo Lencho Diego, que se empezó a construir en el Formativo medio (ca. 750-600 a.n.e.) y se

usó durante 900 años para irrigar cultivos durante la temporada seca; comprendió un área de  $100 \times 400$  m y alcanzó una altura de 18 m, se encuentra entre los sistemas de riego permanente más célebres, impresionantes y antiguos de Mesoamérica (Scarborough, 1991; CONAGUA, 2011). De este modo, si se realizan acciones de restauración ecológica, estas parcelas serían visitadas por ecoturistas que visiten dichas zonas arqueológicas.

### **3.3. Muestreo de abejas con trampas jabonosas de colores**

En cada una de las 12 parcelas se colocaron, de manera sistemática, ocho trampas jabonosas de colores (también conocidas como *pan traps*) de 16 cm de diámetro y 6.5 cm de profundidad, cuatro de color morado y cuatro de color amarillo (Figura 3.5). Se separaron 5 m una de otra, ya que a una menor distancia se reduce la cantidad de abejas capturadas (Carboni y LeBuhn, 2002). Se seleccionaron dos colores distintos sobre la posibilidad de que distintas abejas sean atraídas por cada color (Wilson *et al.*, 2008). Las trampas jabonosas consisten en un recipiente de plástico de color, colocado en el suelo con agua y jabón. El jabón rompe la tensión superficial y los insectos atraídos se hunden fácilmente y mueren (Schauff, 2001). En este estudio cada trampa jabonosa se llenó con 125 ml de agua con champú Mennen® “néctar de miel con manzanilla” al 5%. Se usó este método ya que requiere pocas horas de trabajo, no depende de colectores entrenados y elimina el sesgo del colector; sin embargo, los insectos atrapados varían con el color del recipiente (Wilson *et al.*, 2008). Tomando en cuenta esta variación se usaron los colores morado y amarillo, dada la posibilidad de que cada uno de ellos atrapara distintas especies de abejas, y debido a que son los colores que mayor abundancia y diversidad de organismos capturan (Domínguez, 2009; Gollan *et al.*, 2011).

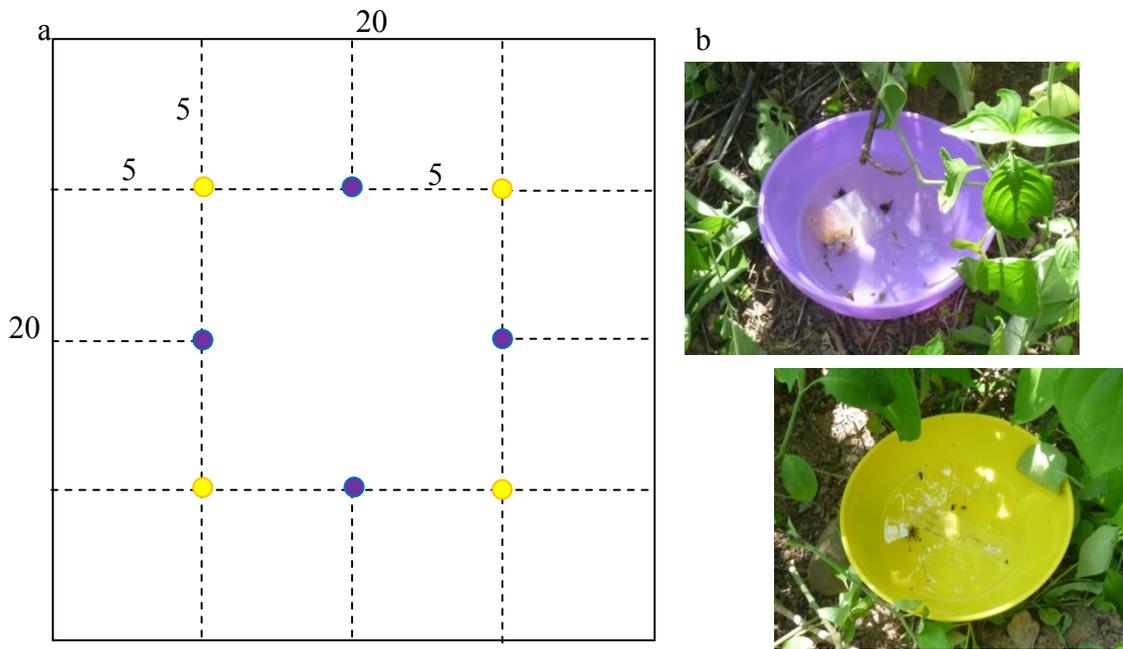


Figura 3.5. a) Forma en que se colocaron las trampas jabonosas de colores en cada una de las 12 parcelas, b) Imagen de trampas jabonosas de ambos colores.

Las trampas se colocaron un solo día por cada una de los cuatro meses de muestreo: septiembre, diciembre, marzo y junio. Los meses de muestreo se eligieron con el objetivo de abarcar la temporada de lluvias y la temporada de secas.

Las trampas se colocaron a partir de las 6:30 h y se retiraron a partir de las 17:30 h (sin considerar el horario de verano) siguiendo el mismo orden que se usó al colocarlas. Durante el retiro de las trampas el contenido de cada una se vació en frascos de plástico, y posteriormente los organismos colectados se separaron y depositaron en alcohol al 70%, con ayuda de pinzas de relojero, lupas y pinceles. Cada frasco se etiquetó con la parcela, fecha y color de la trampa. Los muestreos se realizaron a partir de septiembre de 2012 cada tres meses durante un año. El total de esfuerzo de muestreo fue de 352 horas-trampa por parcela.

Se construyó un dendrograma de Bray-Curtis con el programa PRIMER 5, para observar la similitud entre parcelas en cuanto a las especies presentes y sus abundancias; el criterio que se usó para unir grupos fue enlace promedio (*average linkage*) ya que muestra baja sensibilidad a los *outliers* y no forma cadenas, sino que forma grupos separados (Rencher, 2002; Johnson y Wichern, 2007). Además, se aplicaron dos análisis de varianza (ANDEVA) factoriales en el programa STATISTICA 7. Las variables dependientes fueron el número de individuos por trampa (densidad de individuos) y el número de especies por trampa (densidad de especies). Las variables independientes en ambos modelos fueron el sitio, el mes y el color. Los datos fueron transformados con la fórmula  $x' = \sqrt{x + 0.5}$ , por tratarse de variables discretas (Zar, 2010).

### **3.4. Registro de las interacciones abeja-planta y colecta de abejas con redes entomológicas**

Con el objetivo de conocer las relaciones abeja-planta y determinar la estructura de la comunidad de abejas, en las parcelas ya establecidas, se realizó un muestreo usando redes entomológicas de 10 cm de diámetro. Durante el muestreo, cada colector recorría la parcela y capturaba abejas posadas en flores, registrando la especie de planta en la que se encontraba. En caso de no conocer la identidad taxonómica de la planta se colectaba un ejemplar y se herborizaba para su posterior identificación. Las abejas colectadas se sacrificaron en cámara letal con acetato de etilo (C<sub>4</sub>H<sub>8</sub>O<sub>2</sub>) y posteriormente se colocaron en bolsas de papel glassine. El muestreo se realizó en tres horarios: mañana (8:00-11:29), mediodía (11:30-14:29) y tarde (14:30-17:30; sin considerar el horario de verano). La unidad de muestreo fue 1 h colector. En cada parcela se acumularon 2 h de colecta en cada

horario, obteniendo un total de 6 h por parcela. Además, se consideró que las 2 h colector por horario no fueran consecutivas. El total de esfuerzo de muestreo fue de 24 h-colector por parcela. El muestreo, al igual que el anterior, se realizó cuatro veces cada 3 meses desde septiembre de 2012 hasta junio de 2013. Las abejas capturadas se identificaron al nivel más fino posible con el apoyo del M. en C. Carlos Balboa Aguilar y en los casos necesarios se catalogaron como morfoespecie.

Se construyó un dendrograma con medidas de similitud de Bray-Curtis para observar la similitud entre parcelas basado en la composición y abundancia de las especies. Se usó el criterio de enlace promedio, ya explicado. Además, se hicieron dos ANDEVAs factoriales, uno por variable dependiente: tasa de captura de ejemplares (TCE; no. de ejemplares por h colector) y tasa de captura de especies (TCS; no. de especies por h colector). Las variables independientes para ambos modelos fueron el sitio, el mes y el horario. Los datos se transformaron con la fórmula  $x' = \sqrt{x + 0.5}$ , debido a que se trata de datos discretos (Zar, 2010).

Se construyó un esquema de la red de interacciones abeja-planta para cada una de los sitios con ayuda del programa Pajek 2.05. Se obtuvo el valor de conectividad de cada red. Además, se obtuvo el valor de anidamiento a partir de la medida NODF (medida de anidamiento basada en la superposición y decremento de las presencias) propuesta por Almeida-Neto *et al.* (2008), usando el programa ANINHADO 3.0.3 (Guimarães y Guimarães, 2006) y se comparó con el modelo nulo CE (Bascompte *et al.*, 2003) cuya fórmula para calcular la presencia en una celda  $a_{ij}$  es

$$a_{ij} = \left( \frac{P_i}{C} + \frac{P_j}{R} \right) / 2$$

donde  $P_i$  es el número de presencias en la fila  $i$ ,  $P_j$  es el número de presencias en la columna  $j$ ,  $C$  es el número de columnas y  $R$  es el número de filas (Almeida-Neto *et al.*, 2008). Se eligió este modelo ya que compara la matriz completa y su evaluación es independiente de la forma y tamaño de la matriz (Ulrich *et al.*, 2009; Hegland *et al.*, 2010).

Los datos del muestreo con redes entomológicas se usaron junto con los registros de trampas jabonosas de colores (apartado 3.3) para conocer la riqueza de abejas en cada parcela, ya que ambos métodos se complementan en la captura de la comunidad de abejas (Williams *et al.*, 2001; Roulston *et al.*, 2007; Wilson *et al.*, 2008). Se realizó un análisis de correspondencia (AC) con el programa CANOCO 4.5 para observar el parecido en composición y abundancia de las especies entre parcelas de diferentes localidades y entre métodos de muestreo. También se midió la diversidad usando el índice de diversidad de Shannon, éste se comparó entre parcelas y entre meses de muestreo usando el método propuesto por Hutcheson (1970 citado por Zar, 2010) mediante múltiples pruebas de  $t$ , usando la corrección de Bonferroni. Y se estimó el número de especies con el estimador Chao1-bc (Chao, 2005) que cuenta con una corrección de sesgo del estimador Chao1, usando el programa SPADE.

Se usaron los datos de ambos métodos de muestreo de cada parcela para realizar una prueba de Mantel. Esta prueba estima la correlación entre dos matrices, en este caso se construyó una matriz de disimilitud de distancia euclidiana y una matriz de distancia

geográfica con datos obtenidos a partir del programa Google Earth. Los datos de disimilitud se transformaron con la fórmula  $x' = \arcsen \sqrt{x}$ , por tratarse de porcentajes (Zar, 2010).

Para analizar los cambios de frecuencias relativas de las especies dominantes se realizaron análisis de  $\chi^2$  por sitio, por mes, por horario y por color de trampa. En este análisis se usaron las especies con una frecuencia relativa mayor a 5 % y se agrupó a las demás especies en la categoría “Otras”.

Por último, se realizaron dos ANDEVA de medidas repetidas para conocer la diferencia en la densidad de individuos (no./trampa) y la tasa de captura de especies entre los cuatro meses de muestreo.

## IV. RESULTADOS

### 4.1. Composición

Se capturaron 606 abejas: 293 con trampas jabonosas de colores y 313 con redes entomológicas, todas ellas agrupadas en cuatro familias y 65 especies (Tabla 4.1). Con el estimador Chao1-bc se estimó una riqueza de  $94 \pm 15$  especies, por lo que se capturó el 69% de las que se encuentran en el sitio, esto significa una proporción alta de especies raras.

### 4.2. Comunidades de abejas detectadas con trampas jabonosas.

4.2.1. *Densidad de individuos.* Se encontró un efecto significativo del mes de muestreo ( $F_{(3, 337)}=42.951$ ,  $P<0.001$ ), el color ( $F_{(1, 337)}=49.997$ ,  $P<0.001$ ) y la interacción mes  $\times$  color ( $F_{(3,337)}=5.509$ ,  $P=0.001$ ), así como un efecto marginalmente significativo de la interacción sitio  $\times$  mes ( $F_{(9,337)}=1.725$ ,  $P=0.082$ ), pero no del sitio ( $F_{(3, 337)}=0.314$ ,  $P=0.816$ ; Figura 4.1), la interacción sitio  $\times$  color ( $F_{(3, 337)}=1.364$ ,  $P=0.254$ ) ni la interacción sitio  $\times$  color  $\times$  mes ( $F_{(9, 337)}=0.733$ ,  $P=0.679$ ) sobre la densidad de individuos (No. de individuos/trampa).

En junio se registró una densidad significativamente más alta que en el resto de las fechas (Figura 4.2). Por otra parte, las trampas de color morado ( $1.23 \pm \text{e.e. } 0.14$  ind./trampa) registraron 3.5 veces más abejas que las de color amarillo ( $0.35 \pm 0.06$  ind./trampa). En septiembre, marzo y junio se capturaron más abejas en las trampas de color morado que en las amarillas, pero en diciembre no hubo diferencias significativas entre colores de trampas (Figura 4.3).

Tabla 4.1. Número de ejemplares colectados de cada especie en cuatro localidades del ejido San José Tilapa, Pue. (EB = Presa del Purrón Ex-Basurero, PR = Presa del Purrón Referencia, SR= San Rafael, GV = Guadalupe Victoria) durante cuatro fechas de colecta de 2012-2013. El número total de especies fue 65.

	SEPTIEMBRE				DICIEMBRE				MARZO				JUNIO				TOTAL
	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	
<b>Andrenidae</b>																	
<i>Perdita</i> sp. 1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	45	6	0	0	52
<i>Perdita</i> sp. 2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<b>Apidae</b>																	
<i>Ancyloscelis</i> <i>apiformis</i> Fabricius, 1793	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	4
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	14	0	0	1	5	3	1	2	56	3	3	1	13	3	2	9	116

Tabla 4.1. (Continúa).

	SEPTIEMBRE				DICIEMBRE				MARZO				JUNIO				TOTAL
	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	
<i>Centris analis</i> Fabricius, 1804	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Centris inermis</i> Friese, 1899	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Centris nitida</i> Smith, 1874	3	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	6
<i>Ceratina</i> sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2
<i>Ceratina</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	0	5
<i>Ceratina</i> sp. 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ceratina</i> sp. 4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Diadasia</i> sp. 1	1	7	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	11



Tabla 4.1. (Continúa).

	SEPTIEMBRE				DICIEMBRE				MARZO				JUNIO				TOTAL
	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	
<i>Euglossa viridissima</i> Friese, 1899	2	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	5
<i>Exomalopsis aff. binotata</i>	4	7	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13
<i>Exomalopsis</i> sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Exomalopsis</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Exomalopsis</i> sp. 3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Exomalopsis</i> sp. 4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	4
<i>Melissodes tepaneca</i> Cresson, 1878	2	0	2	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	7



Tabla 4.1. (Continúa).

	SEPTIEMBRE				DICIEMBRE				MARZO				JUNIO				TOTAL
	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	
<i>Xylocopa</i> <i>varipuncta</i> Patton, 1879	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<b>Halictidae</b>																	
<i>Agapostemon</i> ( <i>Agapostemon</i> ) <i>angelicus</i> Cockerell, 1927	3	0	1	1	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	11
<i>Agapostemon</i> ( <i>Agapostemon</i> ) <i>cockerelli</i> Crawford, 1901	1	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Augochlora</i> sp. 1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	4

Tabla 4.1. (Continúa).

	SEPTIEMBRE				DICIEMBRE				MARZO				JUNIO				TOTAL
	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	
<i>Augochlora</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	3
<i>Augochlora</i> sp. 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Augochlora</i> sp. 4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Augochlora</i> sp. 5	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Augochlora</i> sp. 6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Augochlora</i> sp. 7	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Augochlorella</i> <i>pomoniella</i> Cockerell, 1915	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	2	0	0	9
<i>Augochlorella</i> sp. 1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2
<i>Augochlorella</i> sp. 2	1	0	0	1	0	0	0	1	1	2	3	0	1	0	0	0	10

Tabla 4.1. (Continúa).

	SEPTIEMBRE				DICIEMBRE				MARZO				JUNIO				TOTAL
	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	
<i>Augochlorella</i> sp. 3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Augochlorella</i> sp. 4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Augochlorini</i> sp.	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Augochloropsis</i> sp.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Lasioglossum</i>	2	1	2	1	0	3	0	1	30	13	7	23	2	0	1	2	88
<i>(Dialictus)</i> sp. 1																	
<i>Lasioglossum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>(Dialictus)</i> sp. 2																	
<i>Pseudoaugochlora</i> sp. 1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pseudoaugochlora</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2

Tabla 4.1. (Continúa).

	SEPTIEMBRE				DICIEMBRE				MARZO				JUNIO				TOTAL
	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	EB	PR	SR	GV	
<i>Pseudoaugochlora</i> sp. 3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pseudoaugochlora</i> sp. 4	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Megachilidae</i>																	
<i>Anthidiellum</i> ( <i>Anthidiellum</i> ) sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2
<i>Anthidiellum</i> aff. <i>apicale</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Ashmeadiella</i> <i>bequaerti</i> Cockerell, 1931	1	0	3	0	0	0	0	0	0	11	47	36	6	18	7	9	138



4.2.2. *Densidad de especies.* De manera consistente con los datos de la densidad de individuos, se encontró un efecto significativo del mes de muestreo ( $F_{(3, 337)}=27.604$ ,  $P<0.001$ ), el color ( $F_{(1, 337)}=50.084$ ,  $P<0.001$ ) y la interacción mes  $\times$  color ( $F_{(3,337)}=3.036$ ,  $P=0.029$ ), pero no del sitio ( $F_{(3,337)}=0.217$ ,  $P=0.884$ ; Figura 4.4), de la interacción mes  $\times$  sitio ( $F_{(9, 337)}=1.479$ ,  $P=0.154$ ), la interacción sitio  $\times$  color ( $F_{(3,337)}=0.529$ ,  $P=0.662$ ) ni la interacción sitio  $\times$  color  $\times$  mes ( $F_{(3,337)}=0.750$ ,  $P=0.663$ ) sobre la densidad de especies. En junio se encontró una densidad de especies cinco veces mayor a la encontrada en diciembre, y dos veces mayor que en marzo y septiembre (Figura 4.5). Por otro lado, la densidad de especies capturada en las trampas de color morado ( $0.834\pm 0.085$  spp./trampa) fue más de cuatro veces mayor a la registrada en las de color amarillo ( $0.247\pm 0.039$  spp./trampa). Este patrón se mantuvo todo el año, excepto en diciembre, mes en el que no hubo diferencias significativas entre colores de trampa (Figura 4.6).

### 4.3. Comunidades de abejas detectadas con redes entomológicas

4.3.1. *Tasa de captura de ejemplares.* Se encontró un efecto significativo del sitio ( $F_{(3, 240)}=12.606$ ,  $P<0.001$ ), del mes de muestreo ( $F_{(3, 240)}=12.209$ ,  $P<0.001$ ) y de la interacción mes  $\times$  horario ( $F_{(6, 240)}=2.973$ ,  $P<0.01$ ), así como un efecto marginalmente significativo del horario de muestreo ( $F_{(2, 240)}=2.403$ ,  $P=0.093$ ), pero no de la interacción mes  $\times$  sitio ( $F_{(9, 240)}=1.407$ ,  $P=0.185$ ), la interacción sitio  $\times$  horario ( $F_{(6, 240)}=1.323$ ,  $P=0.248$ ) ni de la interacción sitio  $\times$  mes  $\times$  horario ( $F_{(6, 240)}=0.892$ ,  $P=0.589$ ) sobre la tasa de captura de ejemplares (TCE).

En el sitio EB se capturaron de 3.3 a 4.5 veces más abejas que en cualquiera de los demás sitios, entre los cuales no hubo diferencias significativas en este parámetro (Figura 4.7). En

marzo se encontró la mayor TCE, seguido de junio y septiembre (entre los cuales no hubo diferencias significativas), mientras que diciembre registró la menor cantidad de abejas (Figura 4.8); de hecho, en marzo se capturó 9.2 veces más ejemplares que en diciembre.

Las diferencias en horario en la TCE se registraron en marzo, pero no en septiembre, diciembre y junio; pues sólo en marzo al mediodía se capturaron significativamente más abejas que en la tarde, aunque la TCE en la mañana no fue significativamente diferente a la registrada al mediodía (Figura 4.9).

*4.3.2. Tasa de captura de especies.* Se encontró un efecto significativo del sitio ( $F_{(3, 240)}=5.454, P=0.001$ ) y del mes de muestreo ( $F_{(3, 240)}=11.666, P<0.001$ ), así como un efecto marginalmente significativo de la interacción mes  $\times$  horario ( $F_{(2, 240)}=2.048, P=0.060$ ), pero no del horario ( $F_{(2, 240)}=2.302, P=0.102$ ), de las interacciones mes  $\times$  sitio ( $F_{(9, 240)}=0.568, P=0.823$ ), sitio  $\times$  horario ( $F_{(2, 240)}=1.105, P=0.360$ ) ni de la interacción sitio  $\times$  mes  $\times$  horario ( $F_{(18, 240)}=0.601, P=0.898$ ) sobre la tasa de captura de especies (TCS) de abejas con red entomológica (medido como el número de especies diferentes que se captura por hora de esfuerzo de cada colector). En el sitio EB se capturó cerca del doble de especies por unidad de esfuerzo de la encontrada en los otros sitios, mientras que no hubo diferencias significativas entre los tres sitios restantes (Figura 4.10).

El pico estacional en la TCS se encontró en marzo, aunque este parámetro no se diferencia significativamente del valor registrado en septiembre (Figura 4.11). La menor TCS se registró en diciembre, aunque este parámetro no difirió del que se registró en junio. A diferencia de lo encontrado con los datos de TCE, no varió el patrón de colecta estacional entre horarios (Figura 4.12).

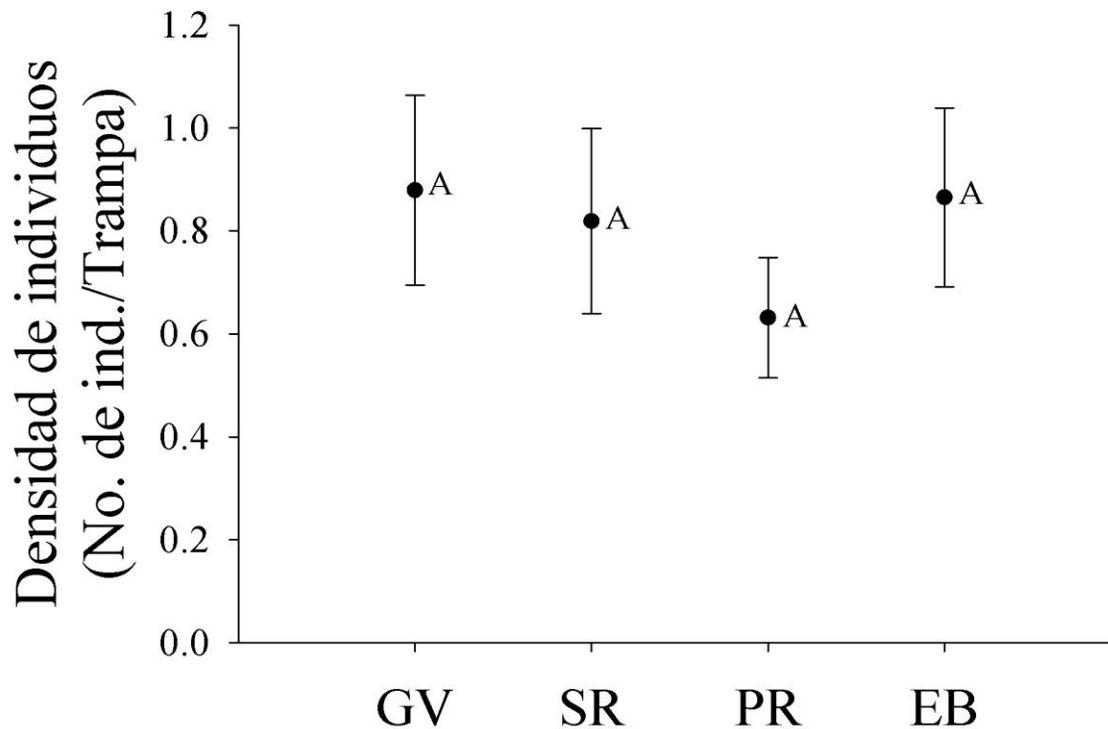


Figura 4.1. Densidad de individuos capturados (No. De individuos/trampa  $\pm$  e.e.) con trampas jabonosas en cuatro sitios del ejido San José Tilapa, Pue.: GV, Guadalupe Victoria; SR, San Rafael; PR, Presa del Purrón Referencia; EB, Ex-Basurero. No se encontraron diferencias significativas entre los sitios ( $F_{(3, 337)}=0.314$ ,  $P=0.816$ ). Datos de septiembre de 2012 a junio de 2013.  $N=81-95$  trampas por sitio.

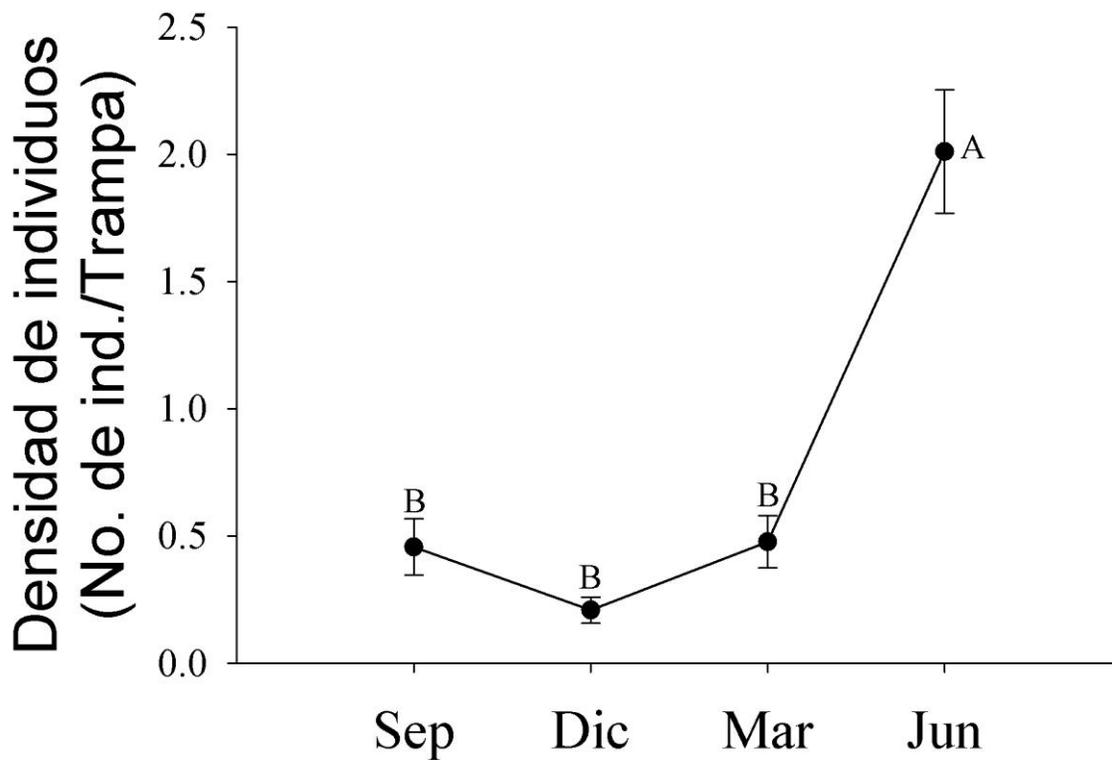


Figura 4.2. Densidad de individuos capturados (No. de individuos/trampa  $\pm$  e.e.) con trampas jabonosas en cuatro meses de muestreo. ( $F_{(3, 337)} = 42.951$ ,  $P < 0.001$ ). Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  (Prueba de Tukey). Datos de septiembre de 2012 a junio de 2013.  $N = 86-96$  trampas por mes.

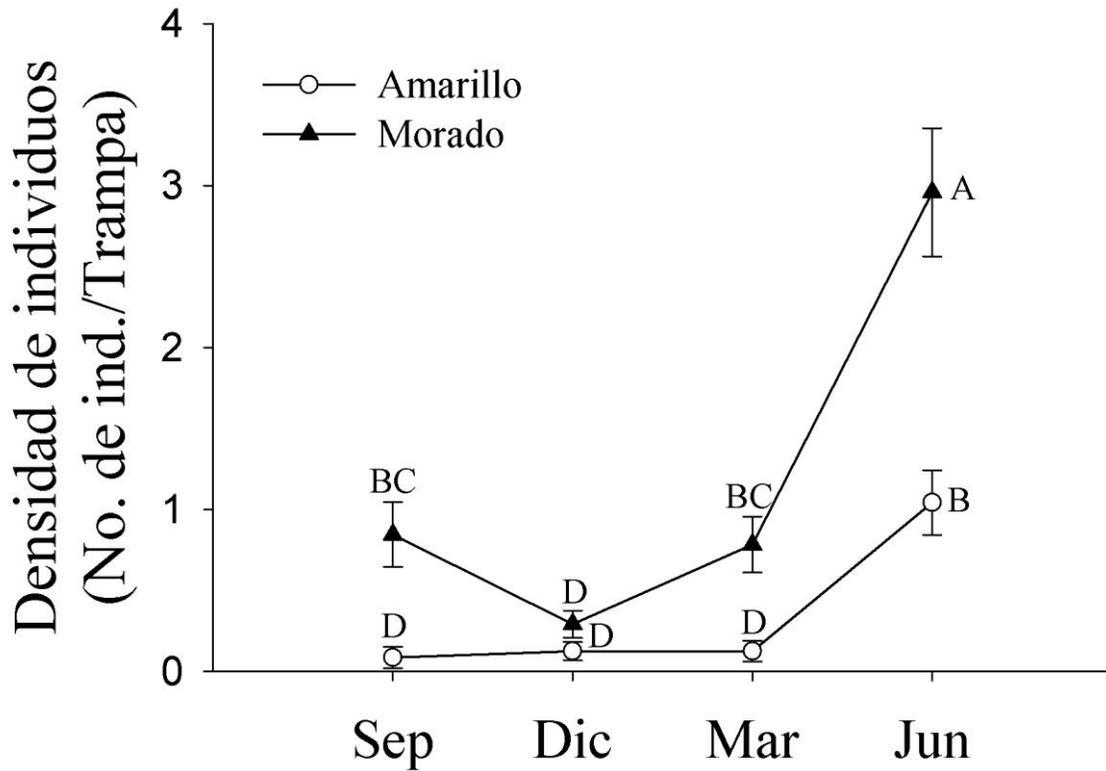


Figura 4.3. Densidad de abejas capturadas (No./trampa  $\pm$  e.e.) con trampas jabonosas de color amarillo y morado a través de los cuatro meses de muestreo ( $F_{(3,337)}=5.509$ ,  $P=0.001$ ).

Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  (prueba de Tukey).  $N= 40$ -  
48 trampas por color por mes.

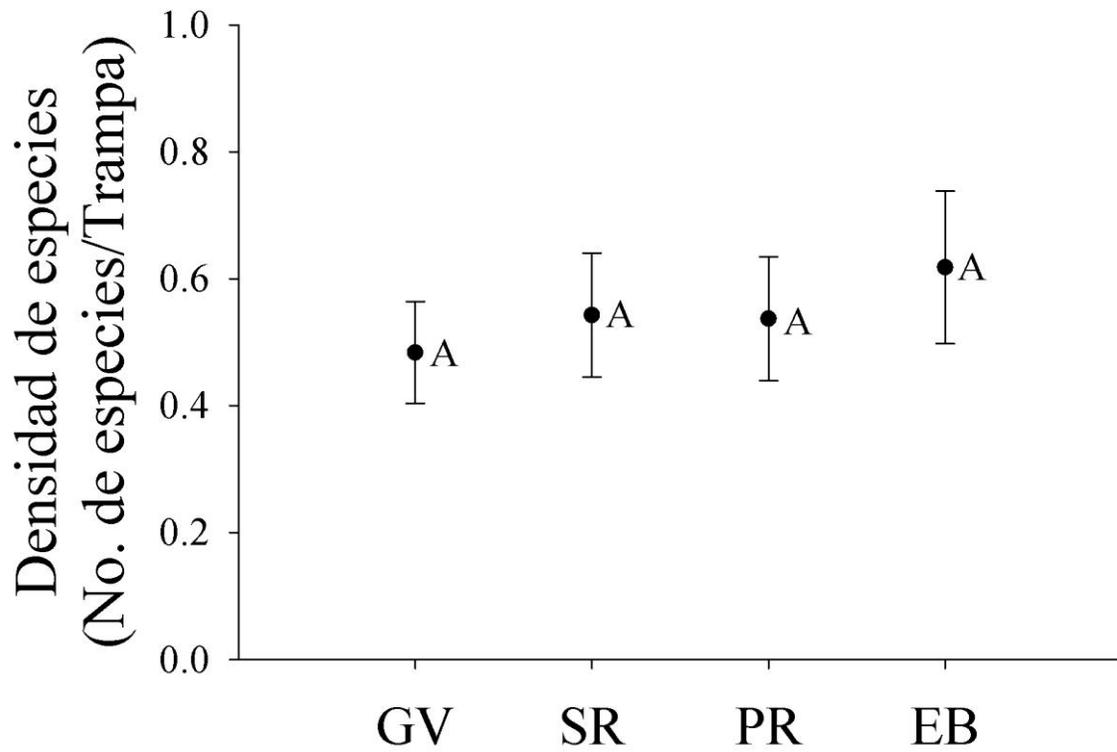


Figura 4.4. Densidad de especies de abejas (No./trampa  $\pm$  e.e.) capturadas con trampas jabonosas de colores en cuatro sitios. Símbolos como en la Figura 4.1. No se encontraron diferencias significativas entre sitios ( $F_{(3,337)}=0.217$ ,  $P=0.884$ ).  $N=81-95$  trampas por sitio

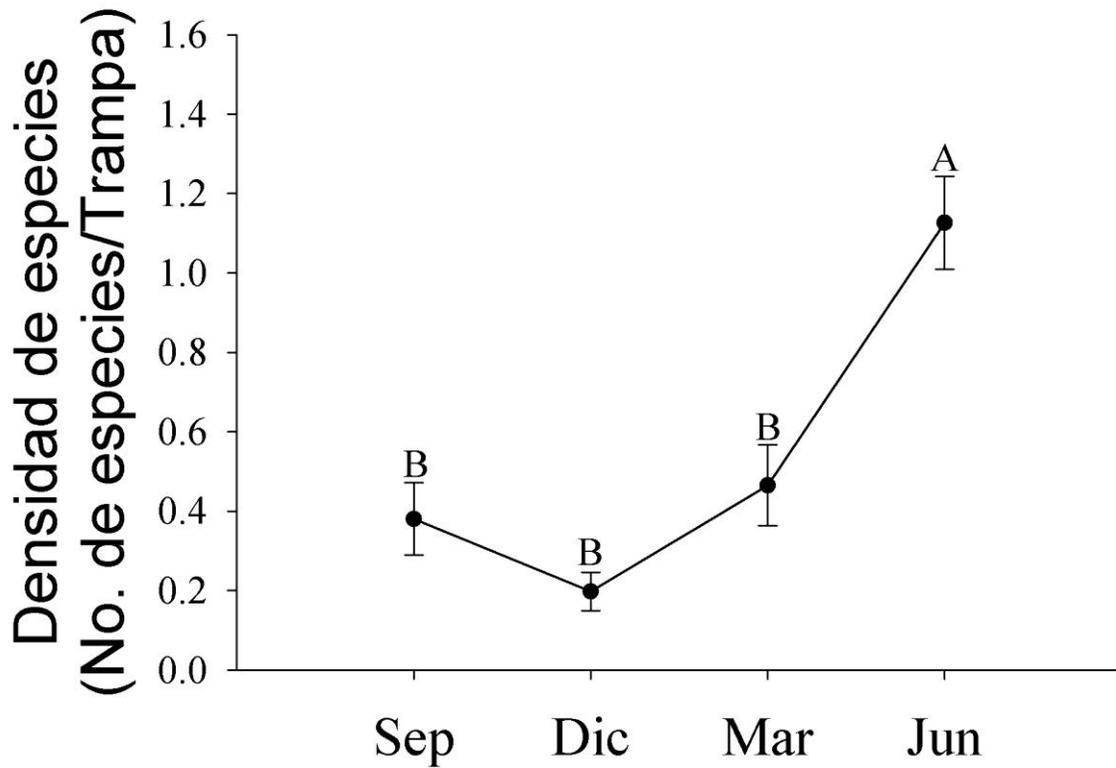


Figura 4.5. Densidad de especies de abejas (No./trampa  $\pm$  e.e.) capturadas con trampas jabonosas de colores en cuatro meses ( $F_{(3, 337)}=27.604$ ,  $P<0.001$ ). Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P< 0.05$  (prueba de Tukey).  $N = 86-96$  trampas por mes de muestreo.

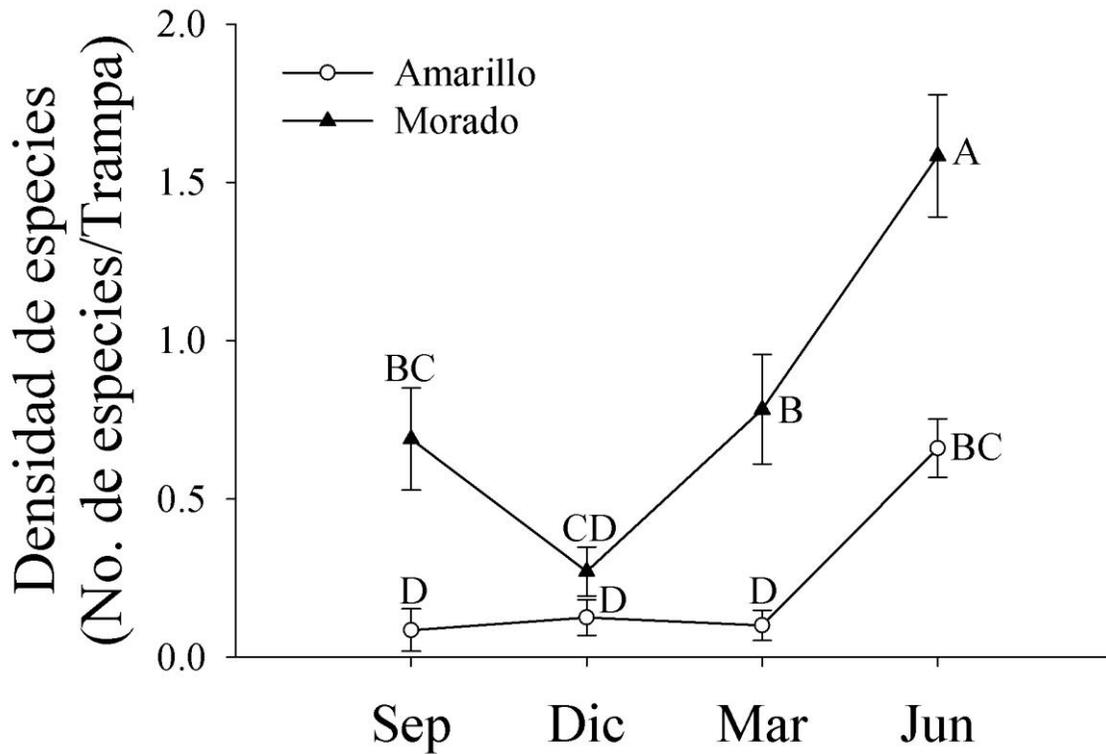


Figura 4.6. Densidad de especies de abejas (No./trampa  $\pm$  e.e.) capturadas con trampas jabonosas de color morado y amarillo en cuatro diferentes meses de muestreo.

( $F_{(3,337)}=3.036$ ,  $P=0.029$ ). Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$

(prueba de Tukey).  $N = 40-48$  trampas por color por mes.

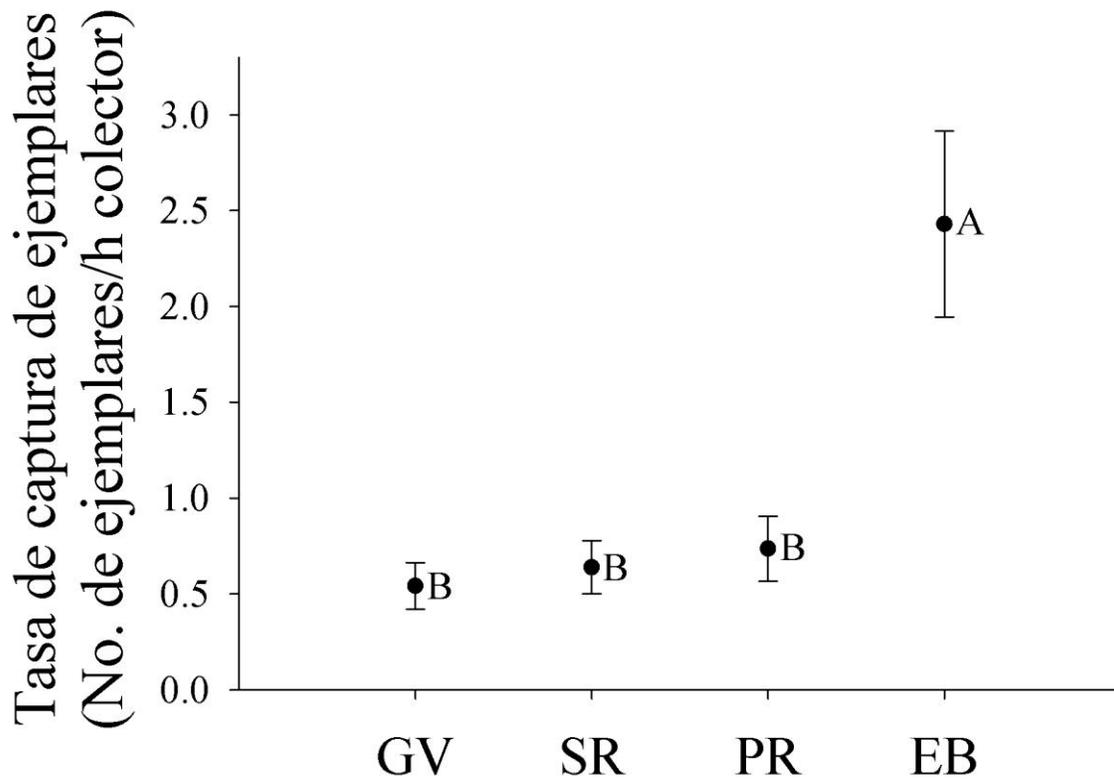


Figura 4.7. Tasa de captura de ejemplares (No./hora-colector  $\pm$  e.e.) capturada con redes entomológicas en cuatro sitios ( $F_{(3, 240)}=12.606$ ,  $P<0.001$ ). Símbolos como en la Figura 4.1. Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P< 0.05$  (prueba de Tukey).

$N=72$  h colector por sitio.

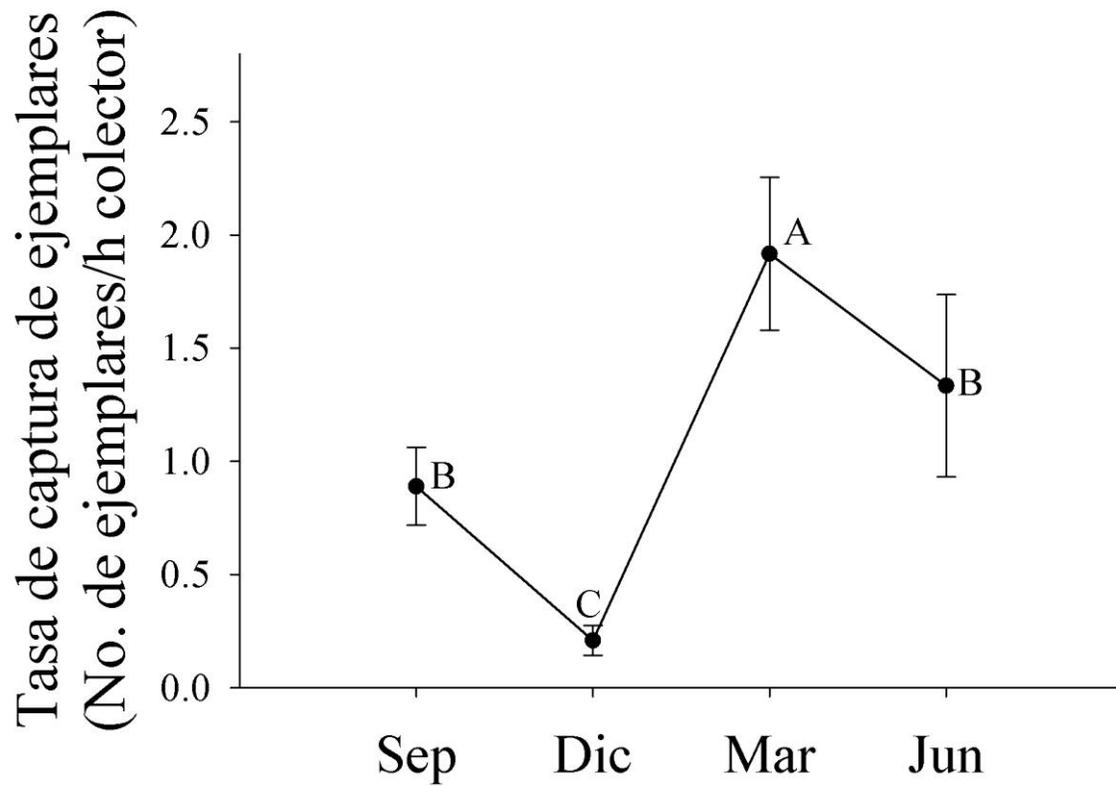


Figura 4.8. Tasa de captura de ejemplares (No./Hora/Colector  $\pm$  e.e.) en cuatro meses de muestreo ( $F_{(3, 240)}=12.209$ ,  $P<0.001$ ). Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P< 0.05$  (prueba de Tukey).  $N = 72$  h colector por mes de muestreo.

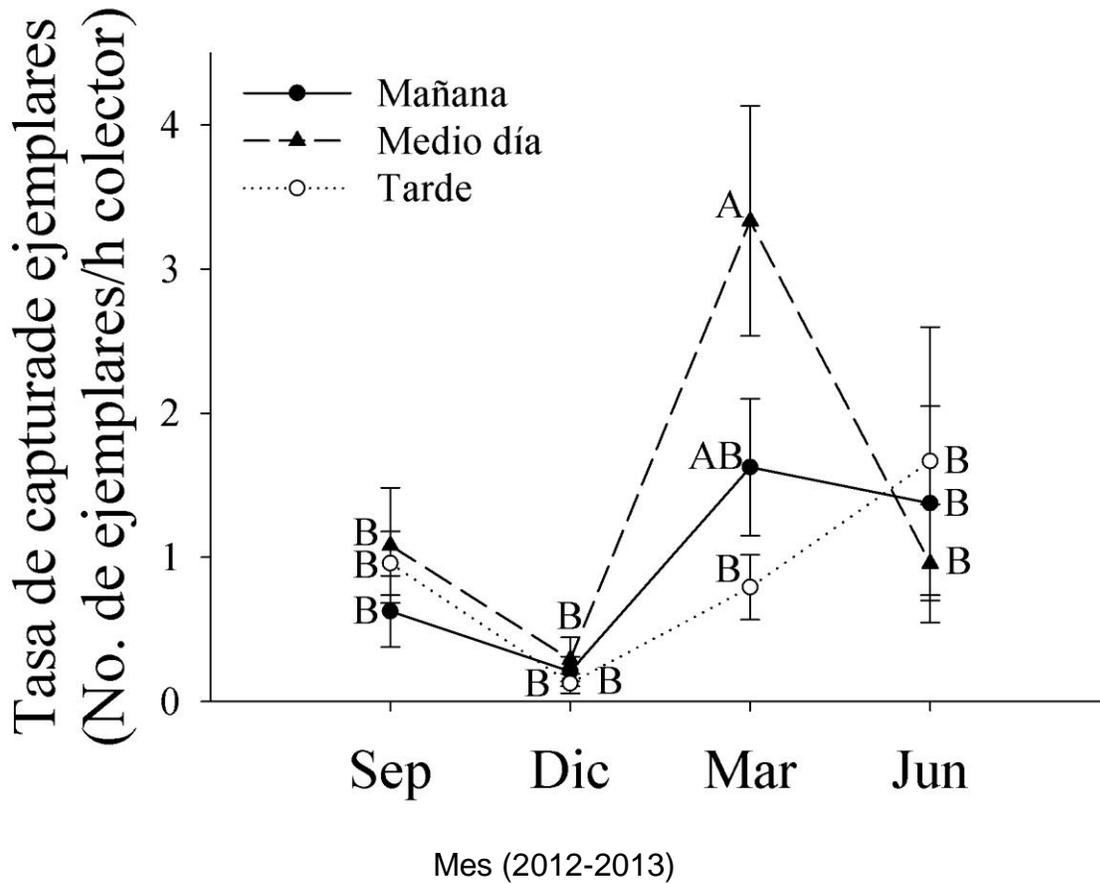


Figura 4.9. Tasa de captura de ejemplares (No./Hora/Colector) en tres horarios a lo largo de cuatro meses de muestreo ( $F_{(6, 240)}=2.973, P=0.008$ ). Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P<0.05$  (prueba de Tukey).  $N=24$  h colector por horario por mes.

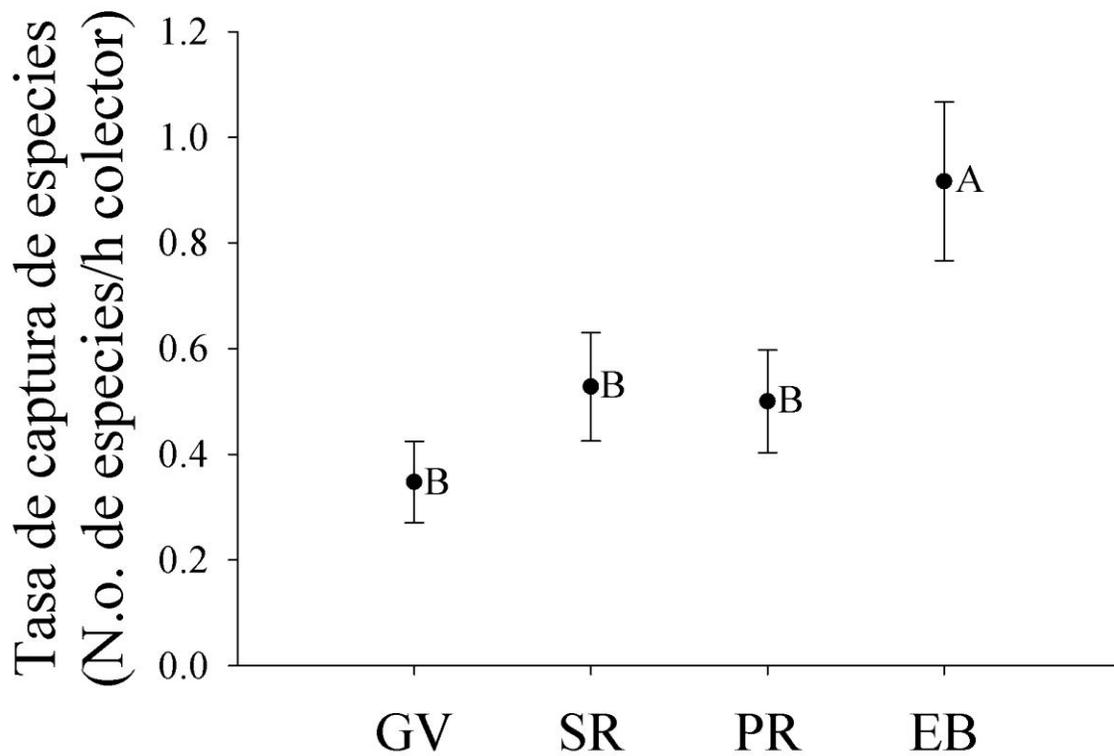


Figura 4.10. Tasa de captura de especies en cuatro sitios ( $F_{(3, 240)}=5.454$ ,  $P=0.001$ ).

Símbolos como en la Figura 4.1. Letras diferentes denotan diferencias significativas con

$P<0.05$  (prueba de Tukey).  $N = 72$  h colector por sitio.

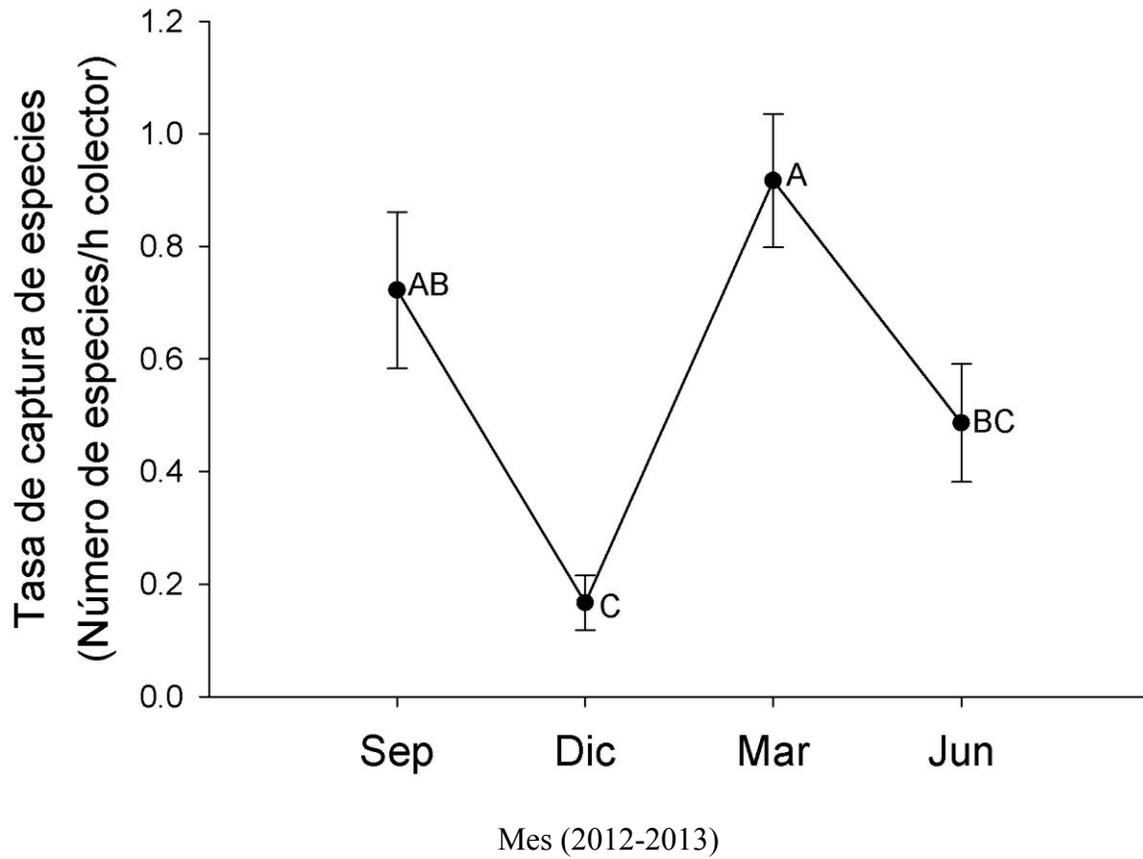


Figura 4.11. Tasa de captura de especies en cuatro meses de muestreo ( $F_{(3, 240)}=11.666$ ,  $P<0.001$ ). Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P<0.05$  (prueba de Tukey).  $N=72$  h colector por mes.

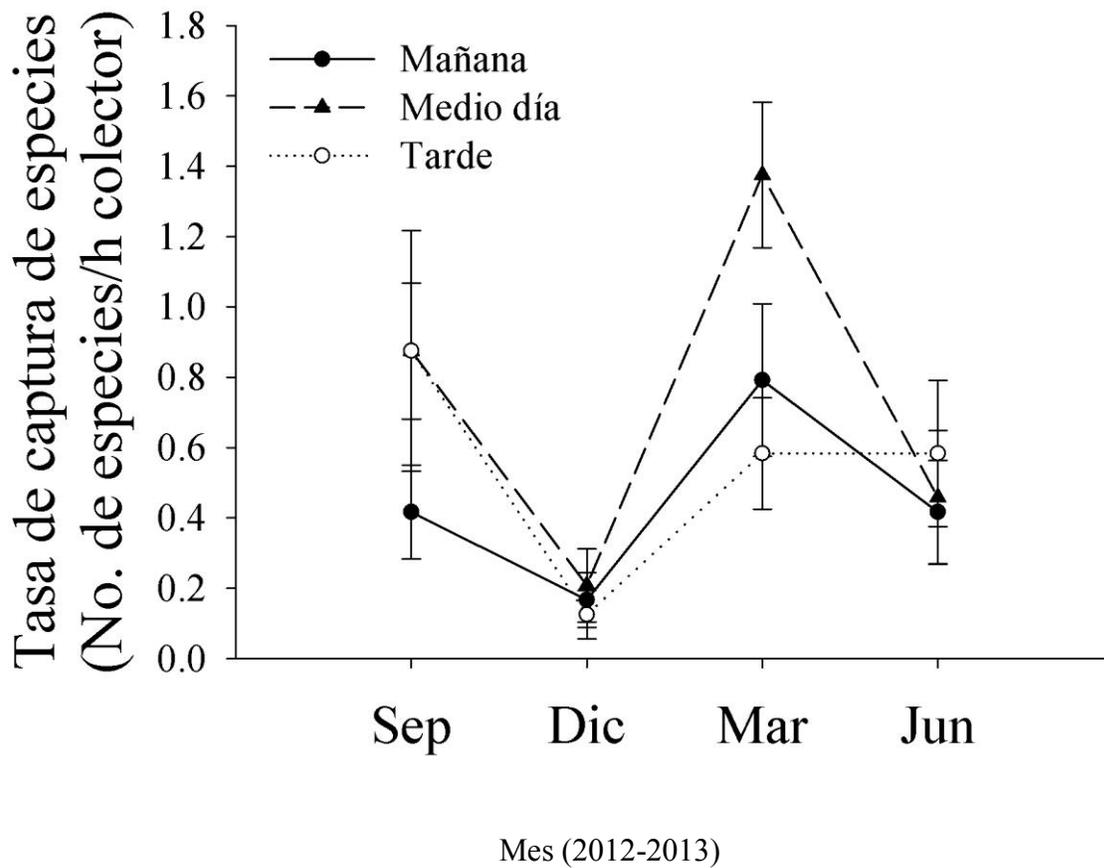


Figura 4.12. Tasa de captura de especies en tres diferentes horarios a través de cuatro meses de muestreo ( $F_{(2, 240)}=2.048$ ,  $P=0.060$ ).  $N=24$  h colector por horario por mes.

4.3.3. *Redes de interacción abeja-planta*. La conectividad de las redes entre sitios varió entre 0.111, encontrado en EB, y 0.182, registrado en el sitio de referencia PR (Tabla 4.2). Ninguna de las redes resultó estar anidada significativamente comparadas con el modelo CE del programa ANINHADO ( $P > 0.05$ ; Tabla 4.2). El sitio EB cuenta con una baja riqueza de plantas (Figura 4.16; ocho especies), en comparación con las demás localidades (que registraron de 12 a 18 especies vegetales); sin embargo, en este sitio se encontró una mayor riqueza de abejas (22 especies).

Las especies vegetales que se encontraron en por lo menos tres de los sitios de estudio fueron *Opuntia depressa* Rose, *Opuntia pilifera* F.A.C. Weber (Cactaceae), *Montanoa tomentosa* Cerv. (Asteraceae), *Prosopis laevigata* (Humb. & Bompl. Ex Willd.) M.C. Johnst (Fabaceae), *Ceiba aesculifolia*, *Herissantia crispa* (L.) Brizichy (Malvaceae), *Acacia cochliacantha* y *Melochia tomentosa* L. (Malvaceae). Entre estas especies se observó que algunas interacciones que presentan y su grado de especialización se ven afectadas por la localidad en la que se encuentran. *Me. tomentosa* y *P. leviagata* mostraron ser generalistas en EB (Figura 4.16), pero en los demás sitios se mostraron más especialistas. *Sanvitalia procumbens* Lam. y *Mo. tomentosa*, por su parte, fueron generalista en GV (Figura 4.13), pero no lo fueron en SR (Figura 4.14), mientras que la segunda tampoco lo fue en PR (Figura 4.15) y ambas estuvieron ausentes en EB (Figura 4.16). Por otro lado, algunas especies sólo se encontraron en algunas de las localidades: en GV, SR y PR se registraron especies del género *Opuntia* (todas ellas generalistas), pero no en EB.

Las especies de abejas que fueron generalistas en más de una localidad fueron *Apis mellifera*, *Ashmeadiella bequaerti* y *Nannotrigona perilampoides*. La cantidad de

interacciones de las morfoespecies de abejas también se vio afectada por la localidad: *Nannotrigona perilampoides* fue generalista en PR, EB y SR (Figuras 4.14 a 4.16), pero fue especialista en GV (Figura 4.13). Otro ejemplo es *Diadasia* sp.1, la cual fue generalista en PR, pero especialista en EB y GV. Asimismo, se encontraron cambios en las interacciones. *Ashmeadiella bequaerti* interactuó con diferentes especies del género *Opuntia* en GV, PR y SR, sin embargo en EB esta especie interactuó con *Me. tomentosa* y *P. laevigata*, al no encontrarse allí *Opuntia* spp. Además, se observó en EB una mayor cantidad de interacciones con una mayor frecuencia (Figura 4.16), en comparación con los demás sitios (Figura 4.13 a 4.15). En este caso, llama la atención la frecuencia de la interacción entre *Perdita* sp. 1 y *P. laevigata*, así como de *A. mellifera* con *P. laevigata*, *Me. tomentosa* y *M. luisana*.

Tabla 4.2. Valores de conectancia y anidamiento de las redes de interacción en los cuatro sitios de estudio. GV, Guadalupe Victoria; SR, San Rafael; PR, Presa del Purrón Referencia; EB, Ex-Basurero. n.s. denota un valor no significativo (comparado con el modelo CE).

	GV	SR	PR	EB
Conectancia	0.143	0.133	0.111	0.182
Anidamiento	11.62 <sup>n.s.</sup>	15.30 <sup>n.s.</sup>	10.53 <sup>n.s.</sup>	24.65 <sup>n.s.</sup>

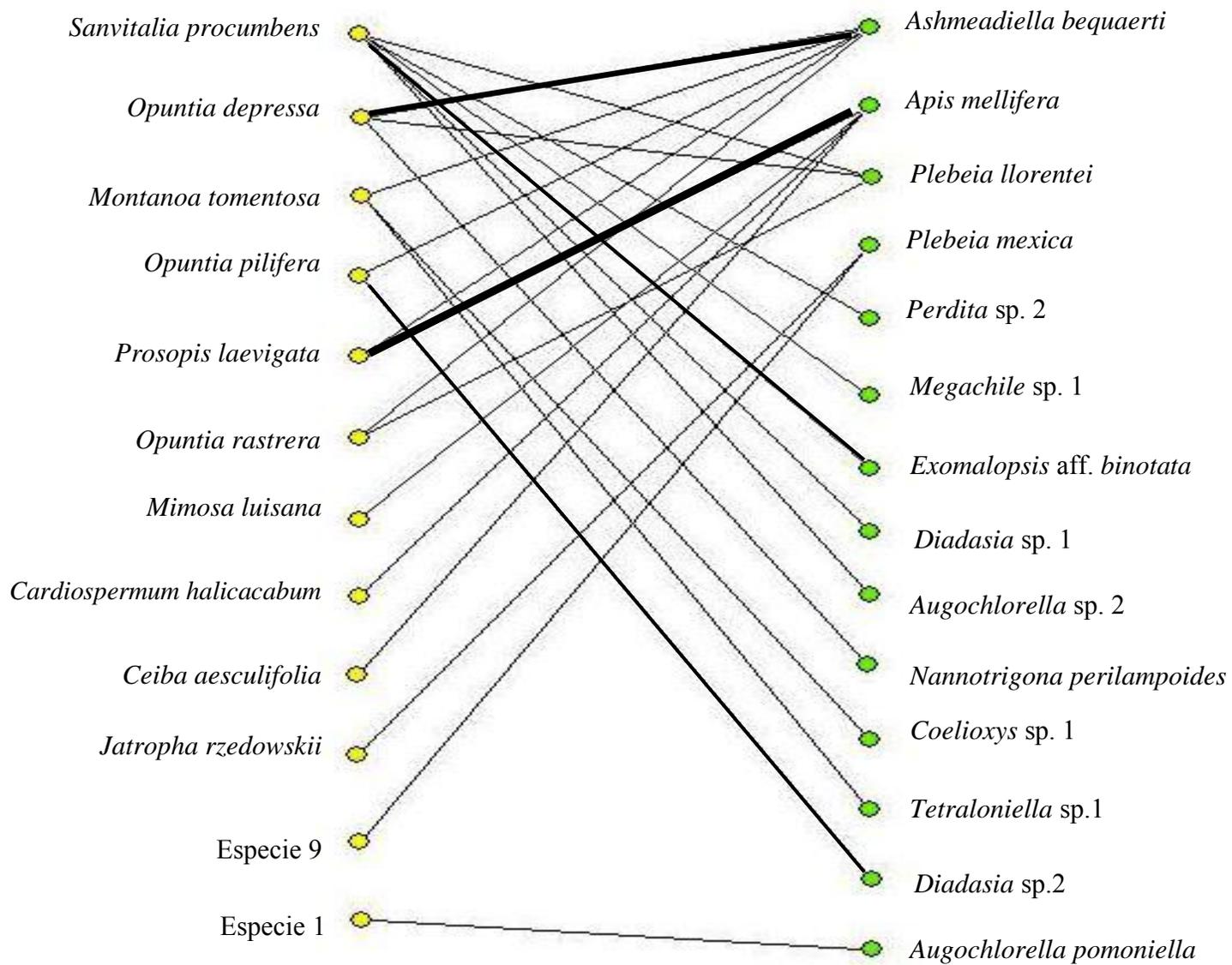


Figura 4.13. Red de interacciones entre abejas y plantas a lo largo de un año en el sitio Guadalupe Victoria, Pue. El grosor de las líneas representa la frecuencia de la interacción.

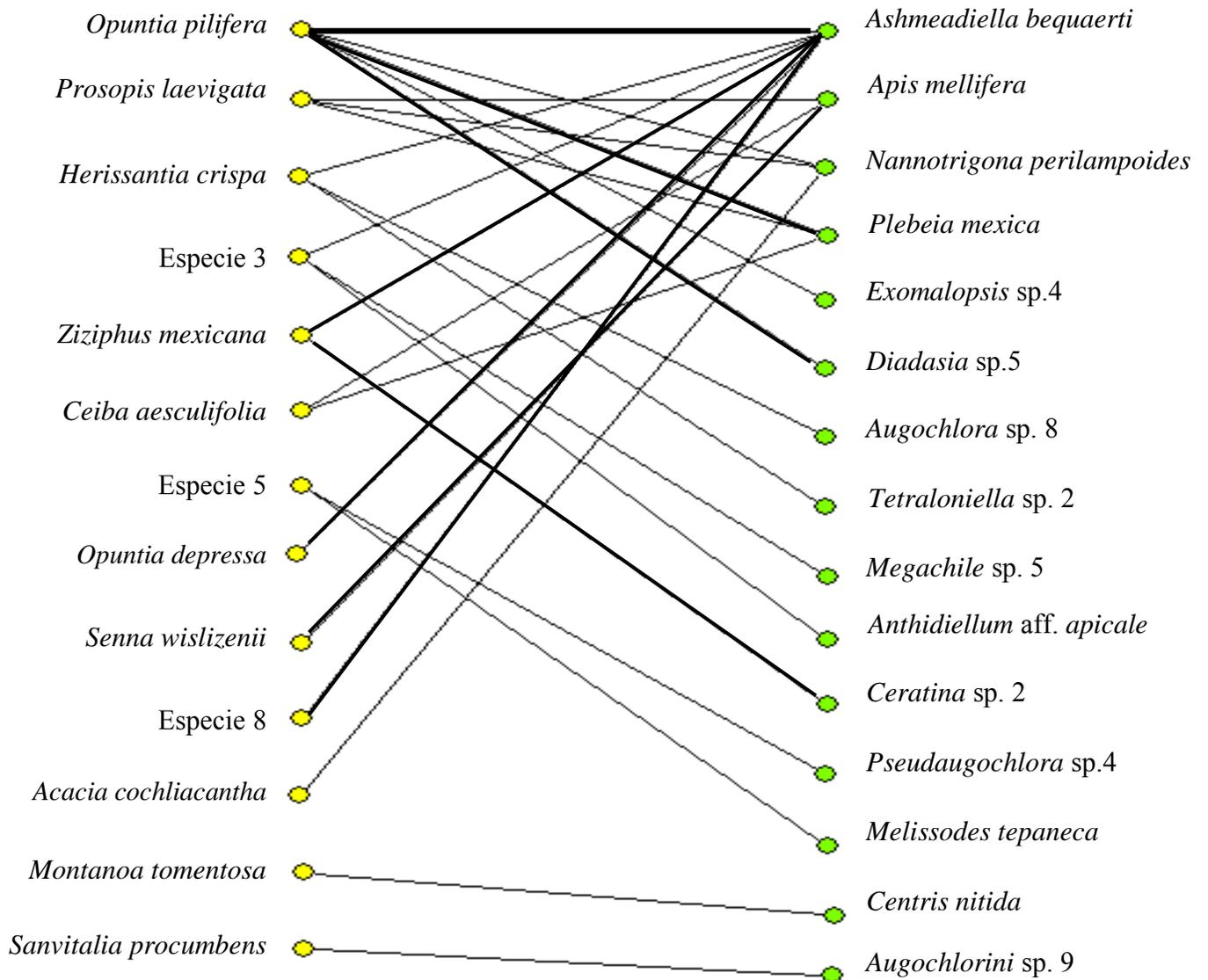


Figura 4.14. Red de interacciones entre abejas y plantas a lo largo de un año en el sitio San Rafael, Pue. El grosor de las líneas representa la frecuencia de la interacción.

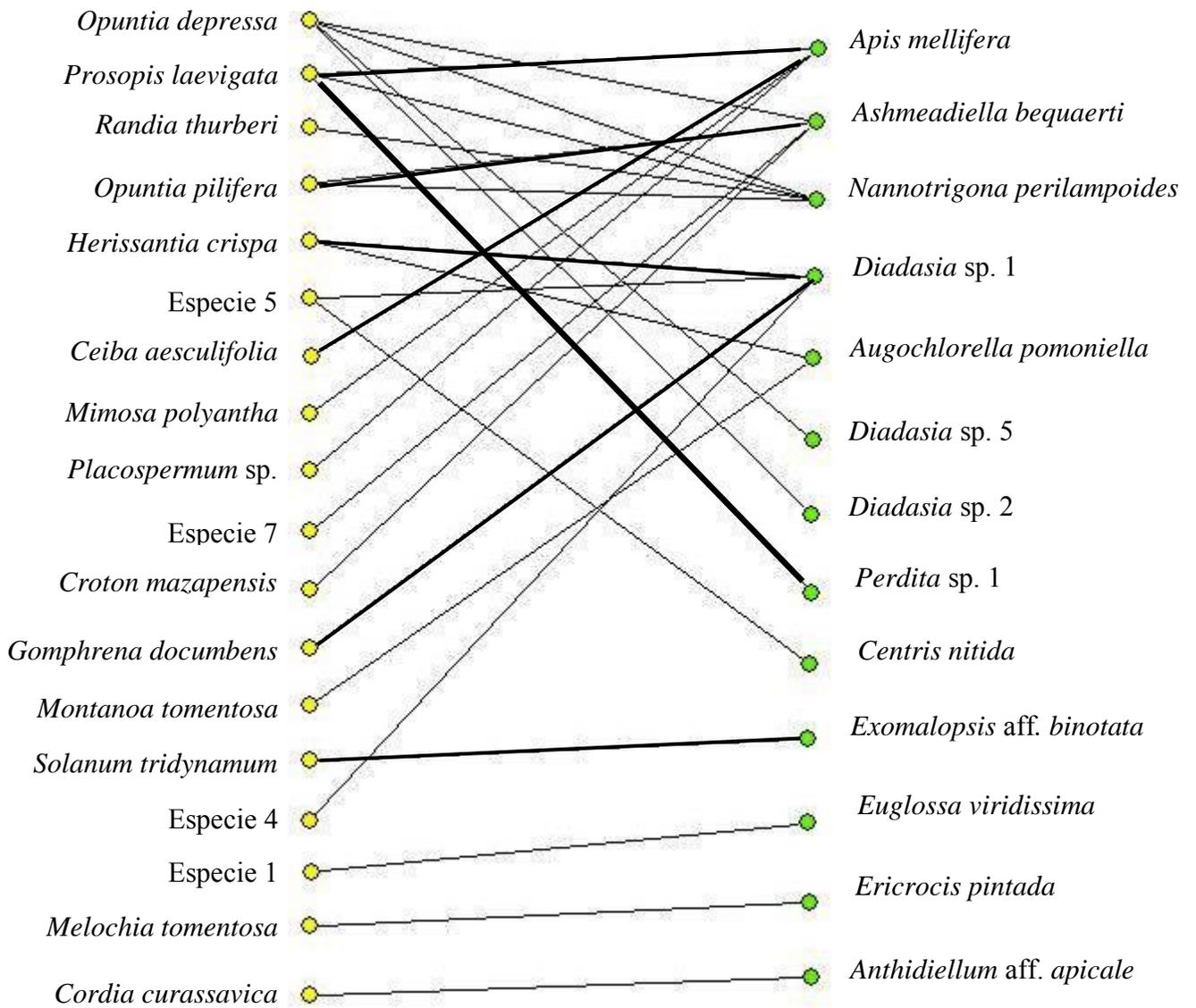


Figura 4.15. Red de interacciones entre abejas y plantas a lo largo de un año en el sitio Presa del Purrón Referencia, Pue. El grosor de las líneas representa la frecuencia de la interacción.

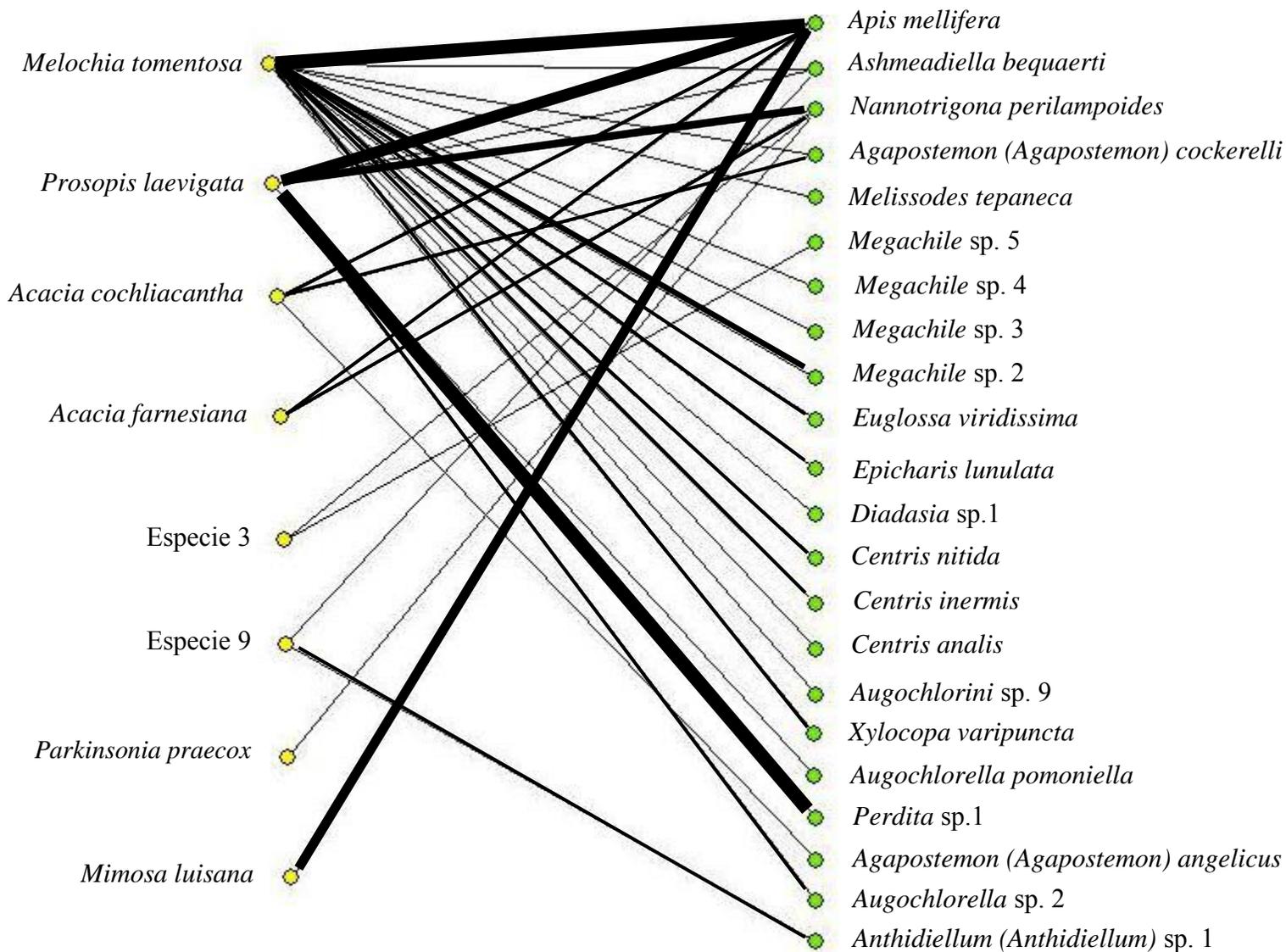


Figura 4.16. Red de interacciones entre abejas y plantas a lo largo de un año en el sitio Ex-Basurero, el grosor de las líneas representa la frecuencia de la interacción.

#### **4.4. La comunidad de abejas detectada agrupando los datos de redes y trampas**

*4.4.1. Análisis multivariados.* En el análisis de correspondencia el eje 1 explicó el 15.1% de la varianza y el eje 2 explicó el 11.0%. Se encontró que cada tipo de muestreo captura diferente conjunto de especies, por lo que separan las comunidades de abejas incluso más de lo que lo hace la localidad (Figura 4.17). El ensamblaje de abejas muestreadas con trampas está a la derecha del eje 1 en tanto que a la izquierda se encuentran los ensamblajes de abejas muestreadas con redes. Aunque no se pudo observar diferencias claras entre sitios, los ensamblajes de abejas del Ex Basurero muestreadas con redes (EB-R) tienden a agruparse juntas, mientras que en el caso de las abejas atrapadas con trampas jabonosas las tres parcelas de EB y la parcela GV3 se agrupan entre sí. La diferencia del sitio EB se refuerza con la separación del promedio de este sitio del promedio de las demás localidades (triángulos verdes en Figura 4.17). Los ensamblajes de abejas bajo el mismo tipo de colecta (trampas y redes) del resto de los sitios se agrupan juntos.

En el dendrograma de Bray-Curtis realizado con los datos de redes entomológicas se encontró que las parcelas del sitio EB se agrupan por separado y se aíslan de los demás sitios (Figura 4.18). Por otro lado, ninguno de los sitios restantes se aisló, encontrándose similitudes más grandes entre parcelas de distintos sitios que entre parcelas de un mismo sitio.

En el dendrograma construido con los datos del muestreo con trampas jabonosas no se aislaron las parcelas de ningún sitio (Figura 4.19). Al clasificar las parcelas hacia el 42% de similitud se forman cuatro grupos: uno conformado por las parcelas Guadalupe Victoria (GV) 1 y 2 con la parcela San Rafael (SR) 1 y Purrón-Referencia (PR) 1; otro conformado

por las parcelas SR2 y 3, otro más con la parcela PR2 sola y un último grupo conformado con las tres parcelas Ex-Basurero con la parcela GV3. El mayor valor de similitud de Bray-Curtis fue de 69.6 y se presentó entre las parcelas EB2 y EB3 (Figura 4.19).

*4.4.2 Correlación entre distancia geográfica y similitud de la comunidad.* En la prueba de Mantel se observó que la distancia entre las parcelas no se correlacionó significativamente con la disimilitud entre estas ( $r_M=-0.1434$ ,  $Z_M=5743.0214$ ,  $P=0.1575$ ). En la Figura 4.20 no se observa un aumento o disminución en la disimilitud al incrementar el distanciamiento entre parcelas.

*4.4.3. Diversidad de abejas.* El índice de diversidad de Shannon-Wiener varió significativamente entre meses, septiembre registró una diversidad significativamente más alta que en los demás meses, entre los que no se encontraron diferencias significativas (Tabla 4.3). La diversidad también varió significativamente entre sitios (Tabla 4.4), el sitio EB registró un valor significativamente más alto que GV y PR, en tanto que la diversidad del sitio SR no varió significativamente con la registrada en los tres sitios restante.

*4.4.4. Frecuencia relativa de especies dominantes.* La estructura de la comunidad en términos de la frecuencia dependió significativamente del sitio ( $\chi^2=220.9$ , g.l.=15,  $P<0.001$ ; Figura 4.21). Las especies que registraron una frecuencia observada significativamente más alta que la esperada fueron *Apis mellifera* y *Perdita* sp. 1 en el sitio EB, *Lasioglossum* sp. 1 y *As bequaerti* en GV y *Exomalopsis* aff. *binotata* en PR. Por otra parte, las que registraron una frecuencia más baja que la esperada fueron *Ap. mellifera* en GV, SR y PR, *Perdita* sp. 1 en GV y SR, *Lasioglossum* sp. 1 y *E. aff. binotata* en SR, y *As. bequaerti* en EB.

La frecuencia relativa de las especies también dependió de mes de muestreo ( $\chi^2=284.78$ , g.l.= 12,  $P<0.001$ ; Figura 4.22). Las especies que mostraron una frecuencia mayor a la esperada de forma significativa fueron *Perdita* sp. 1 en septiembre, *Ap. mellifera* y *Lasioglossum (Dialictus)* sp. 1 en diciembre y *As. bequaerti* en junio. Mientras que las especies que registraron una menor frecuencia a la esperada fueron *As. bequaerti* y *Lasioglossum (Dialictus)* sp. 1 en septiembre, *As. bequaerti* en diciembre, *Ap. mellifera* y *Lasioglossum (Dialictus)* sp. 1 en marzo y *Perdita* sp. 1 en junio.

La frecuencia relativa de las especies también dependió del tipo de muestreo utilizado ( $\chi^2=268.72$ , g.l.=11,  $P<0.001$ ; Figura 4.23). Se observó un efecto totalmente contrario entre ambos tipos de muestreo. Las especies que mostraron una frecuencia mayor a la esperada fueron *Lasioglossum (Dialictus)* sp. 1, *Diadasia* sp. 2, *Exomalopsis* aff. *binotata* y *As. bequaerti* capturadas en trampas jabonosas de colores y *Diadasia* sp. 1, *Plebeia mexicana*, *Nannotrigona perilampoides*, *Perdita* sp. 1 y *Ap. mellifera* capturadas con red entomológica aérea. Mientras que las que mostraron una frecuencia menor a la esperada fueron *Diadasia* sp. 1, *Pl. mexicana*, *N. perilampoides*, *Perdita* sp. 1 y *Ap. mellifera* en trampas jabonosas y *Lasioglossum (Dialictus)* sp. 1, *Augochlorella* sp. 2, *Diadasia* sp. 2, *Exomalopsis* aff. *binotata*, y *As. bequaerti* capturadas con redes entomológicas.

4.4.5. *Relación entre color de las trampas y los grupos de abejas capturados.* La frecuencia registrada de *As. bequaerti* dependió significativamente del color de la trampa ( $\chi^2=20$ , g.l.=3,  $P<0.001$ ; Figura 4.24), fue mayor a la esperada en las trampas de color amarillo y menor a la esperada en las de color morado.

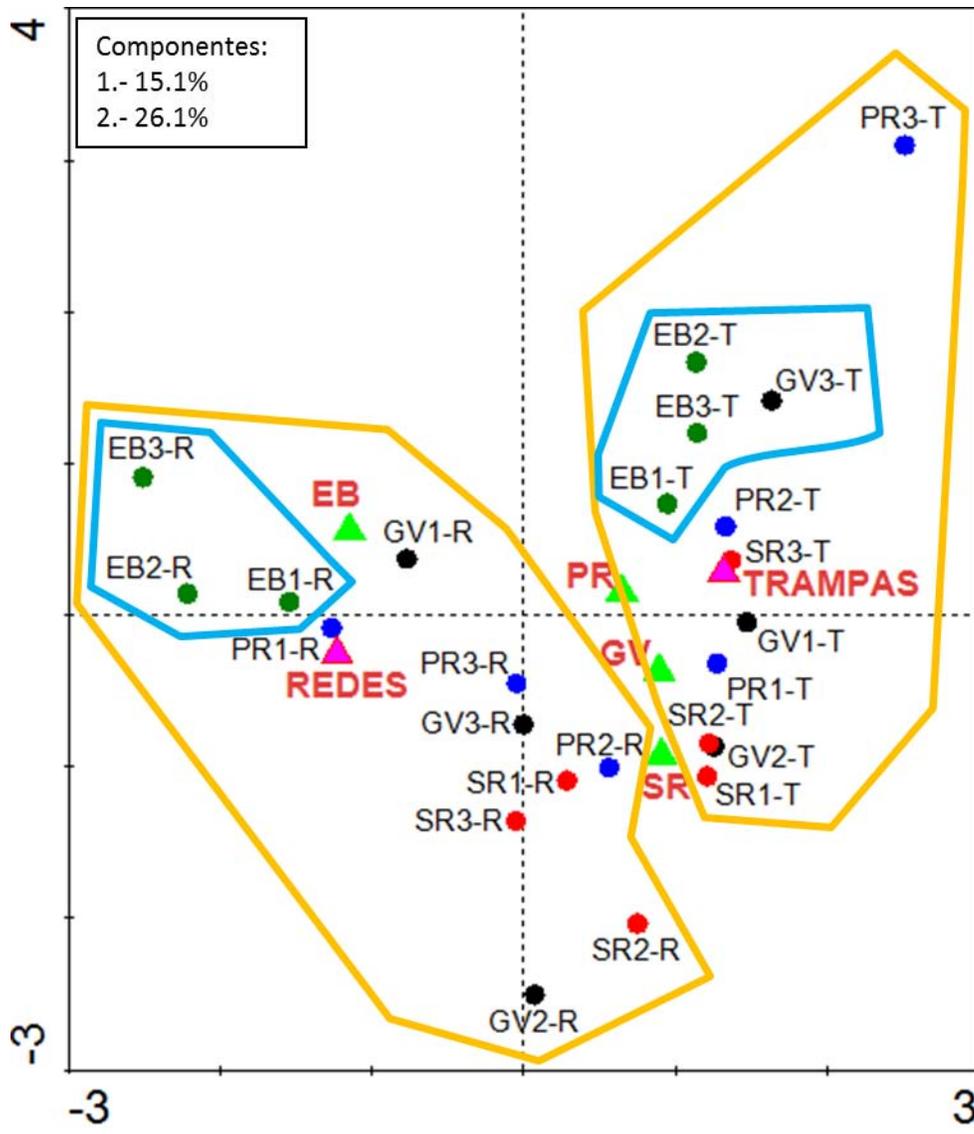
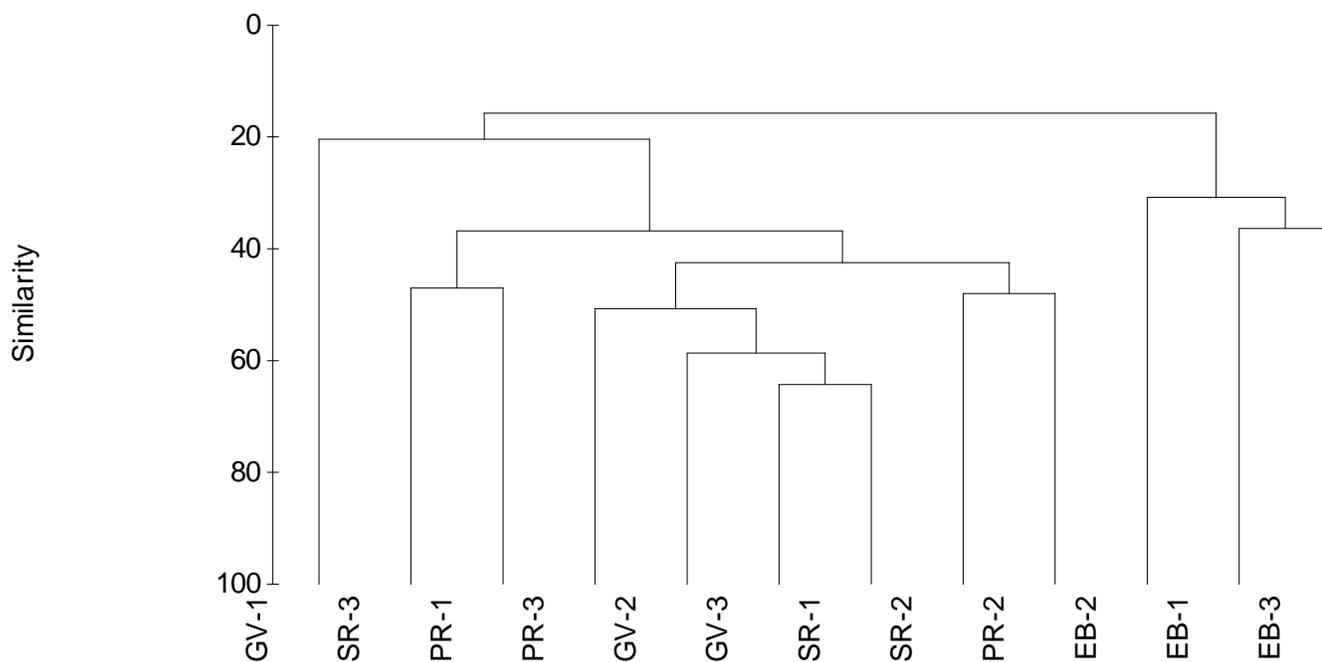


Figura 4.17. Análisis de correspondencia (AC) de las parcelas de las cuatro localidades, separadas por tipo de muestreo. Además, se encuentran los promedios por sitio y por tipo de muestreo (triángulos en verde y rosa, respectivamente). GV, Guadalupe Victoria; SR, San Rafael; PR, Presa del Purrón Referencia; EB, Ex-Basurero. Los números indican la parcela y las letras R y T indican el tipo de muestreo: redes entomológicas y trampas jabonosas, respectivamente. Los polígonos amarillos encierran los grupos que se identifican por tipo de muestreo. Los polígonos en azul encierran las tres parcelas del sitio EB muestreadas con redes entomológicas y, por otro lado, las tres parcelas del sitio EB más la parcela GV3 muestreadas con trampas jabonosas

rede



entomológicas en cuatro localidades del ejido San José Tilapa, Pue.: GV, Guadalupe Victoria; SR, San Rafael; PR, Presa del Purrón Referencia; EB, Ex-Basurero. Los números se refieren a la identidad de las parcelas. El análisis separó dos grupos: las tres parcelas de la localidad EB por un lado y las parcelas de las localidades restantes por el otro.

### Trampas

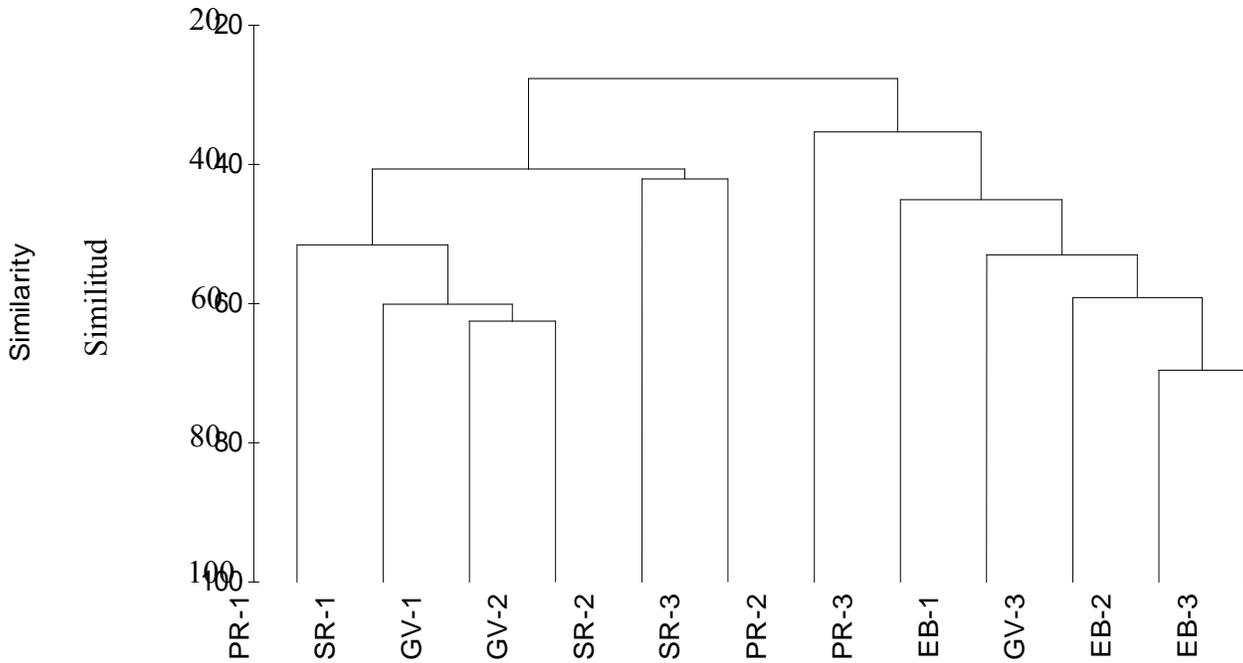


Figura 4.19. Dendrograma realizado con medidas de similitud de Bray-Curtis en 12 parcelas muestreadas con trampas jabonosas de colores en cuatro localidades del ejido San José Tilapa, Pue.: GV, Guadalupe Victoria; SR, San Rafael; PR, Presa del Purrón Referencia; EB, Ex-Basurero. Los números se refieren a la identidad de las parcelas. El análisis no agrupó ningún sitio.

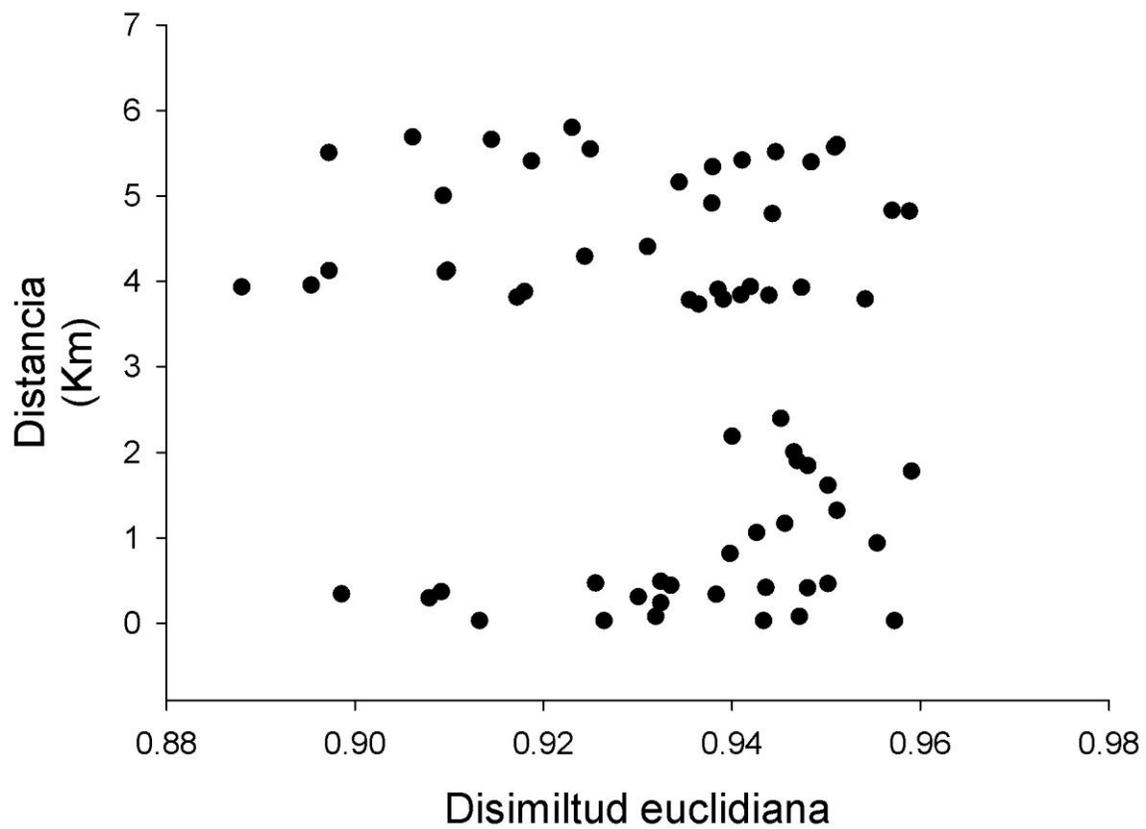


Figura 4.20. Gráfica de la distancia entre parcelas contra la disimilitud euclidiana entre éstas. No se observó una correlación significativa entre estas dos variables

$$(r_M = -0.1434, Z_M = 5743.0214, P = 0.1575)$$

Tabla 4.3. Índices de diversidad de Shannon-Wiener de abejas colectadas en cuatro meses del año. Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  (prueba de  $t$  con corrección de Bonferroni).

Septiembre 2012	Diciembre 2012	Marzo 2013	Junio 2013
1.389 <sup>a</sup>	1.015 <sup>b</sup>	0.975 <sup>b</sup>	0.866 <sup>b</sup>

Tabla 4.4. Índices de diversidad de Shannon-Wiener de abejas colectadas en los cuatro sitios del ejido San José Tilapa, Pue.: GV, Guadalupe Victoria; SR, San Rafael; PR, Presa del Purrón Referencia; EB, Ex-Basurero. Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  (prueba de  $t$  con corrección de Bonferroni).

GV	SR	PR	EB
0.924 <sup>b</sup>	0.999 <sup>ab</sup>	1.021 <sup>b</sup>	1.176 <sup>a</sup>

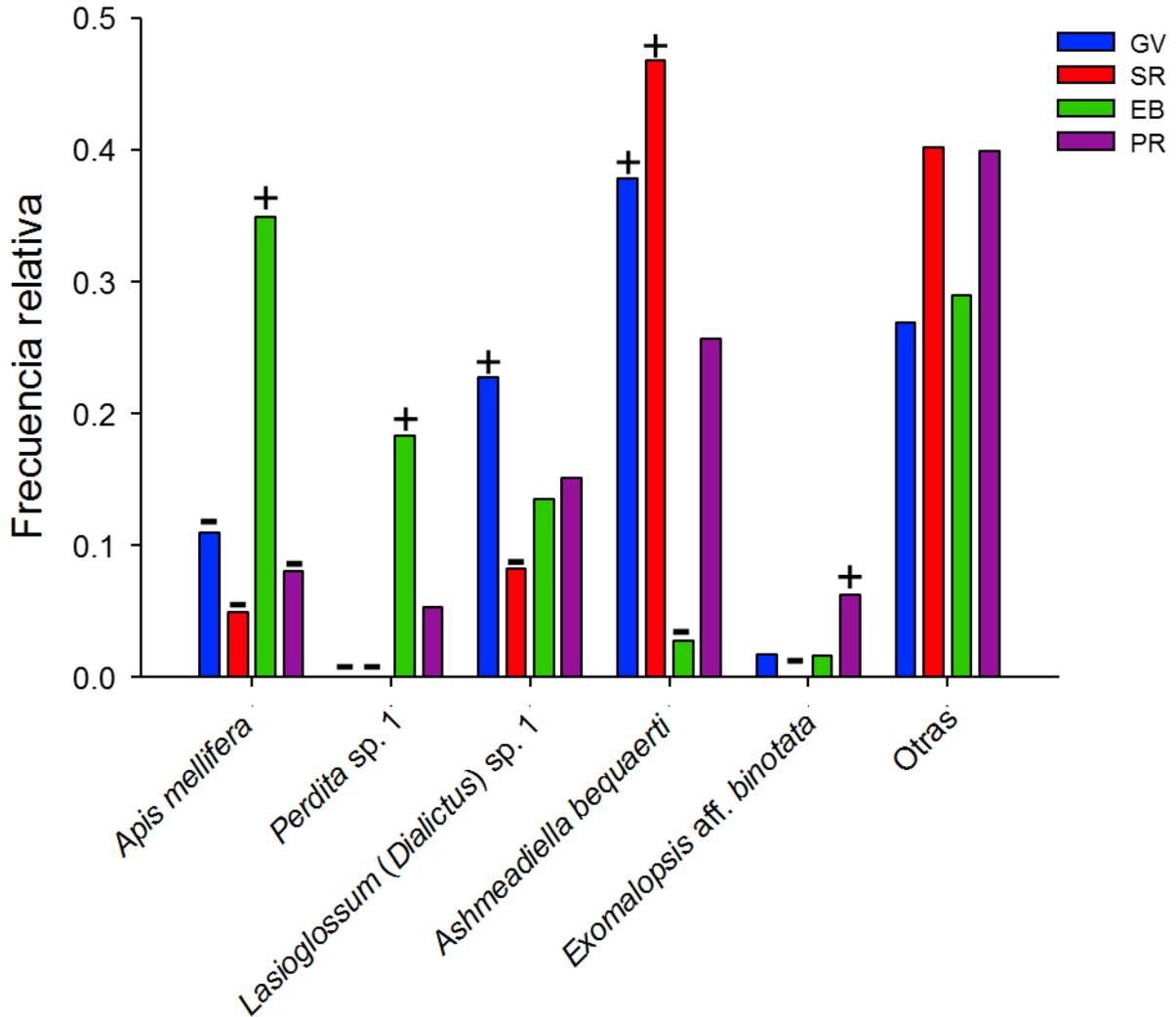


Figura 4.21. Frecuencia relativa de las especies de abejas dominantes en cuatro sitios del ejido San José Tilapa, Pue. Símbolos como en la figura 4.4. Los signos representan una frecuencia observada mayor o menor a la esperada según la tabla de contingencia (prueba de residuos estandarizados). Datos de septiembre de 2012 a junio de 2013 de abejas colectadas con trampas jabonosas y red aérea. En la categoría Otras se agrupó a las especies con una frecuencia menor al 5%.

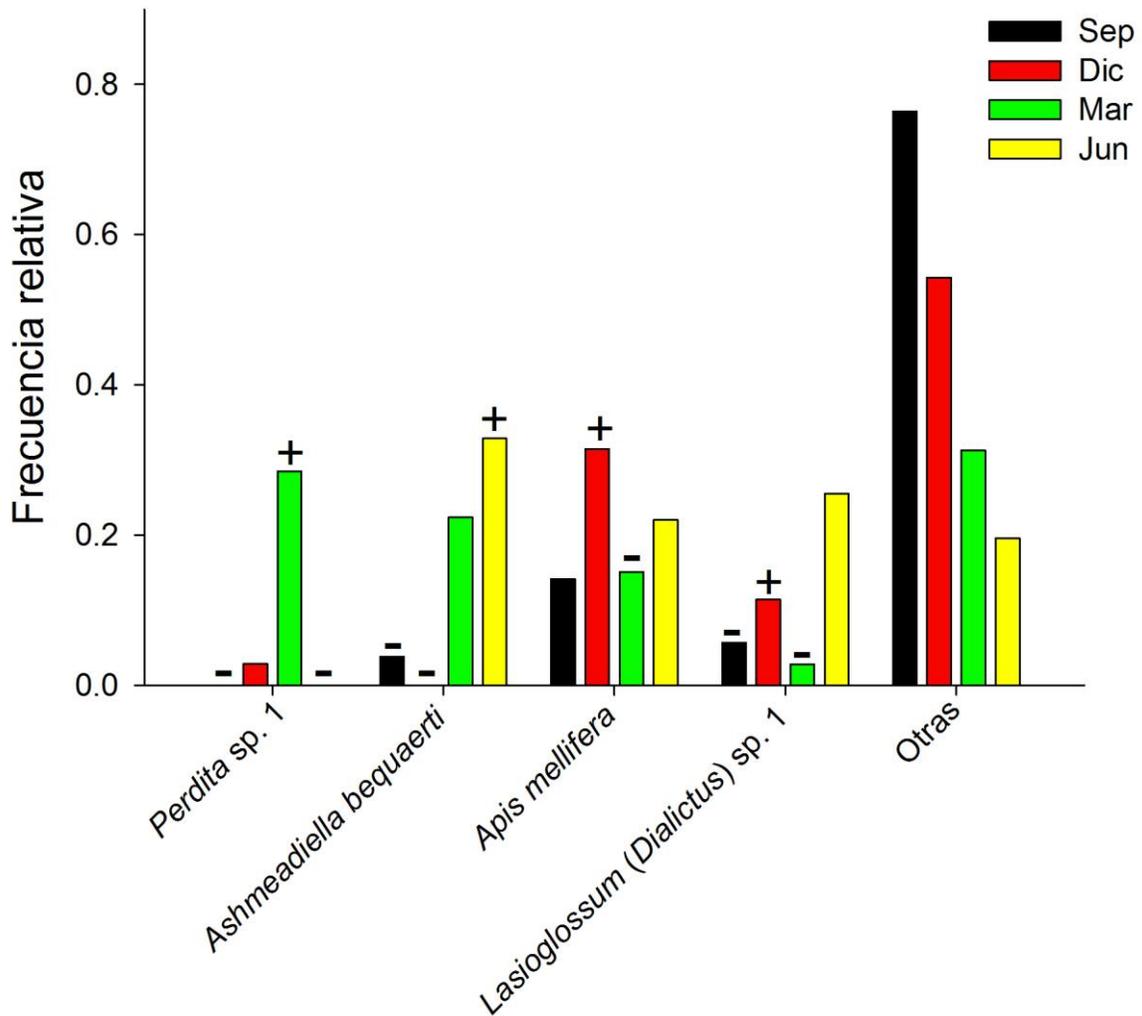


Figura 4.22. Frecuencia relativa de las especies de abejas dominantes en cuatro meses de muestreo. Los signos representan una frecuencia observada mayor o menor a la esperada según la tabla de contingencia (prueba de residuos estandarizados). Datos de septiembre de 2012 a junio de 2013 de abejas colectadas en cuatro sitios del ejido San José Tilapa con trampas jabonosas y red aérea. En la categoría Otras se agrupó a las especies con una frecuencia menor al 5%.

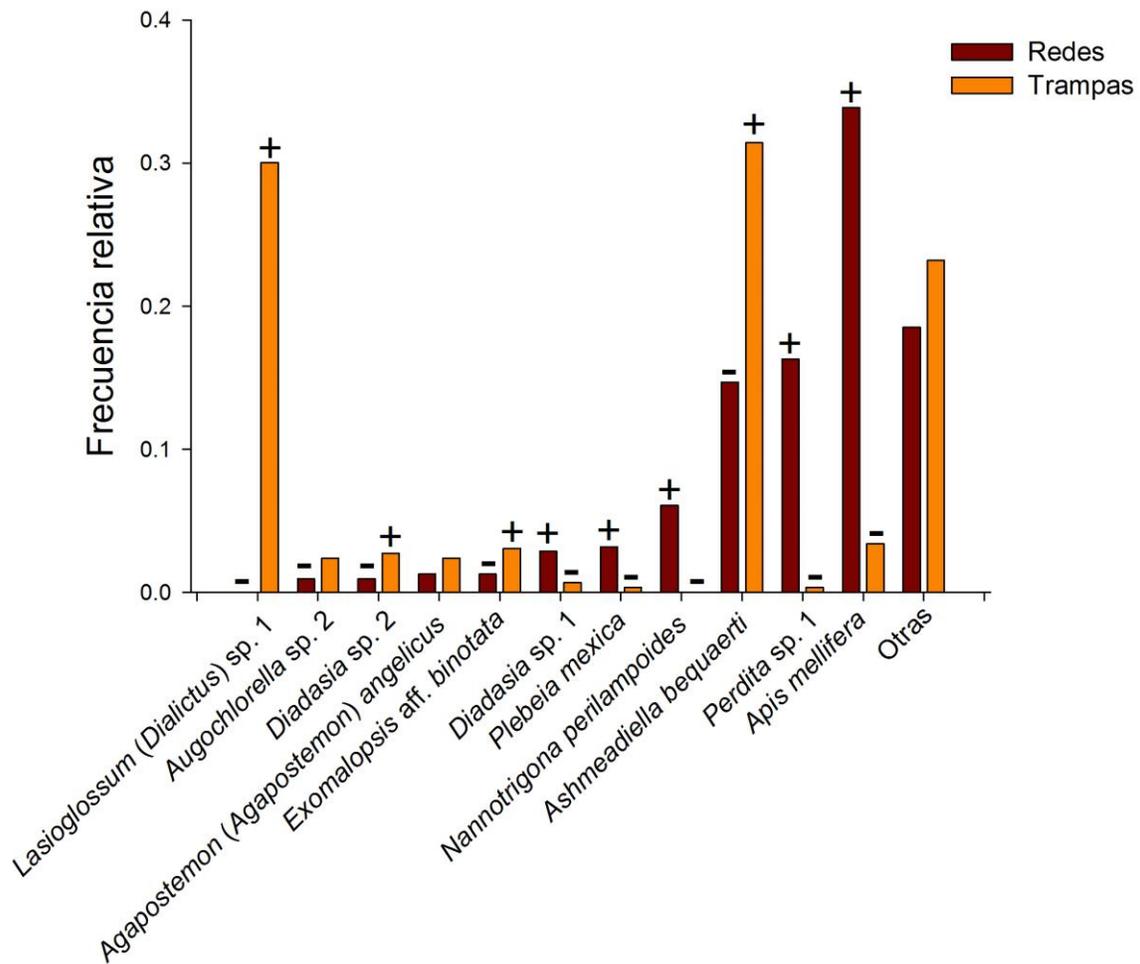


Figura 4.23. Frecuencia relativa de las especies de abejas dominantes capturadas con dos técnicas de muestreos. Los signos representan una frecuencia observada mayor o menor a la esperada según la tabla de contingencia (prueba de residuos estandarizados). Datos de septiembre de 2012 a junio de 2013 de abejas colectadas en cuatro sitios del ejido San José Tilapa. En la categoría Otras se agrupó a las especies con una frecuencia menor al 5%.

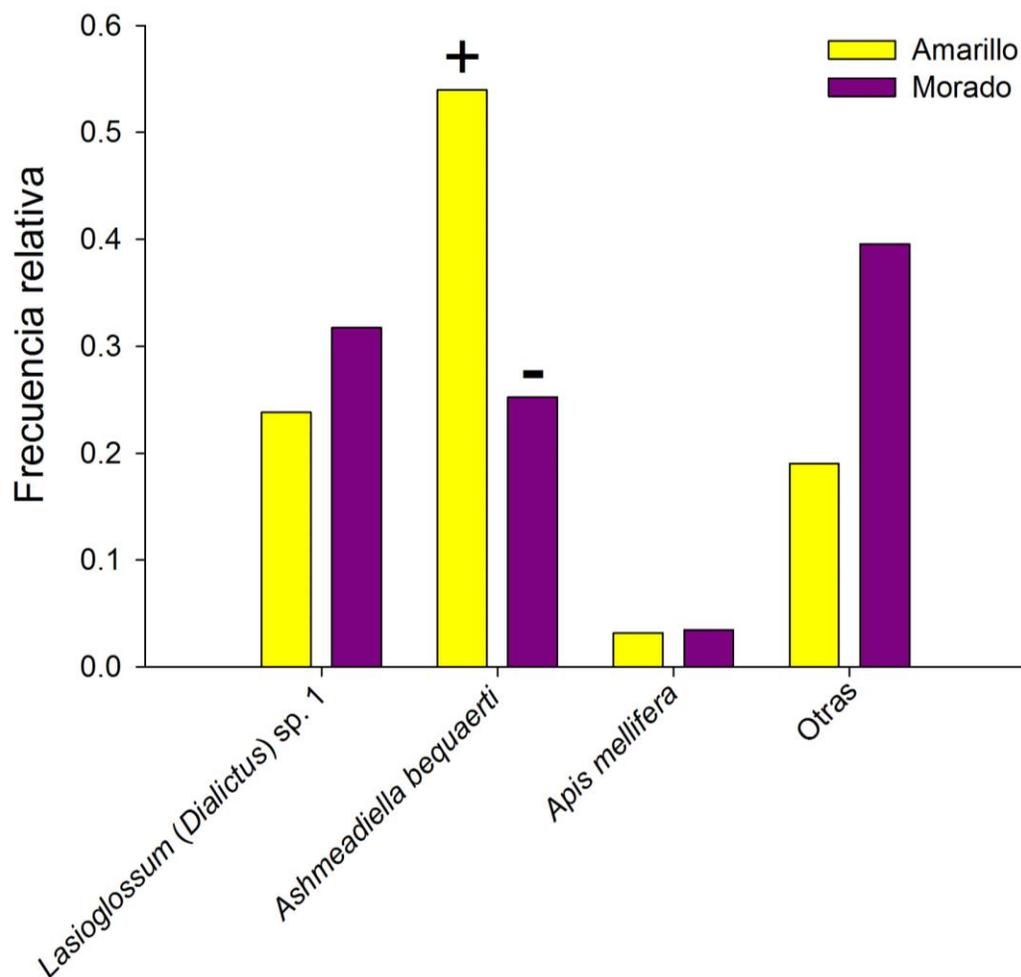


Figura 4.24. Frecuencia relativa de las especies de abejas dominantes capturadas con trampas jabonosas de color amarillo y morado. Los signos representan una frecuencia observada mayor o menor a la esperada según la tabla de contingencia (prueba de residuos estandarizados). Datos de septiembre de 2012 a junio de 2013 de abejas colectadas en cuatro sitios del ejido San José Tilapa. En la categoría Otras se agrupó a las especies con una frecuencia menor al 5%.

4.4.6. *Relación entre el horario de colecta con redes y los grupos de abejas capturados.* La frecuencia a la que se registró cada especie de abejas dependió significativamente del horario de muestreo con redes ( $\chi^2= 66.296$ , g.l.=10,  $P<0.001$ ; Figura 4.25). Las especies que mostraron significativamente una frecuencia mayor a la esperada fueron *Ap. mellifera* y *Pl. mexica* en la mañana, *Perdita* sp. 1, *N. perilampoides* y *As. bequaerti* durante el mediodía y ninguna especie mostró preferencia por forrajear en la tarde. Por otro lado, las especies que mostraron una frecuencia menor a la esperada fueron *As. bequaerti* en la mañana, *Ap. mellifera* a medio día y *Perdita* sp. 1 en la tarde.

4.4.7. *Fenología.* Durante el año de estudio la temporada de lluvias ocurrió de junio a septiembre y la seca de octubre a mayo, registrándose el pico de lluvias en agosto (con 112 mm), mientras que el pico de temperatura se encontró en abril (con 27.3°C) (Figura 4.26).

A través de los meses de muestreo se observó una variación en el número total de especies y de individuos, el mes de mayor tasa de captura de especies fue septiembre (37 especies) y el de menor número de especies fue diciembre (17 especies; Figura 4.27), el mes de mayor densidad de individuos fue junio (286 abejas) y el mes de menor densidad fue diciembre (35 abejas; Figura 4.28). Sin embargo, la máxima captura de especies varió con respecto al método utilizado, con el uso de red entomológica aérea el mes de mayor número de especies fue septiembre (24 especies), mientras que con trampas jabonosas de color fue junio (24 especies), el mes de menor captura de especies fue diciembre para ambos métodos (Figura 4.29)

Aunado a lo anterior, se observó un recambio de especies a lo largo del tiempo. Se encontraron adultos forrajeando durante los cuatro meses de muestreo (p. ej. *Apis mellifera*,

*Augochlorella pomoniella*, *Augochlorella* sp. 2; cinco especies), durante la temporada de lluvias exclusivamente (p. ej. *Agapostemon (Agapostemon) angelicus*, *Diadasia* sp. 1 y *Exomalopsis* aff. *Binotata*; 35 especies), durante la temporada seca exclusivamente (*Perdita* sp. 1, *Diadasia* sp. 5 y *Anthidiellum (Anthidiellum)* sp. 1; nueve especies) y en ambas temporadas (*Ashmeadiella bequaerti*, *Nannotrigona perilampoides* y *Plebeia mexicana*; 16 especies). De este modo, la mayoría de las especies estuvieron presentes en sólo uno de los muestreos (Tabla 4.5).

*Apis mellifera* y *Lasioglossum (Dialictus)* sp. 1 se registraron en todo el año, pero fueron más frecuentes en junio, en tanto que *Augochlorella pomoniella*, *Au.* sp. 2 y *Diadasia* sp. 2 se presentaron con una frecuencia baja pero uniforme durante todo el año (Tabla 4.5). *Ashmeadiella bequaerti*, por su parte, estuvo presente en tres de los cuatro meses de muestreo, aumentó su frecuencia en marzo y alcanzó el pico en junio. Las especies que sólo se registraron en uno o dos de los meses de muestreo representaron el 64.15% en septiembre, el 20.0% en diciembre, el 42.46% en marzo y el 14.34% en junio.

La densidad de individuos varió a través del tiempo (Figura 4.27). Junio fue el mes de mayor densidad, aunque no fue diferente de marzo significativamente, y diciembre fue el mes de menor densidad.

La TCS también varió a través del año de muestreo (Figura 4.28). No se encontraron diferencias significativas entre septiembre, marzo y junio, pero la menor TCS se encontró en diciembre.

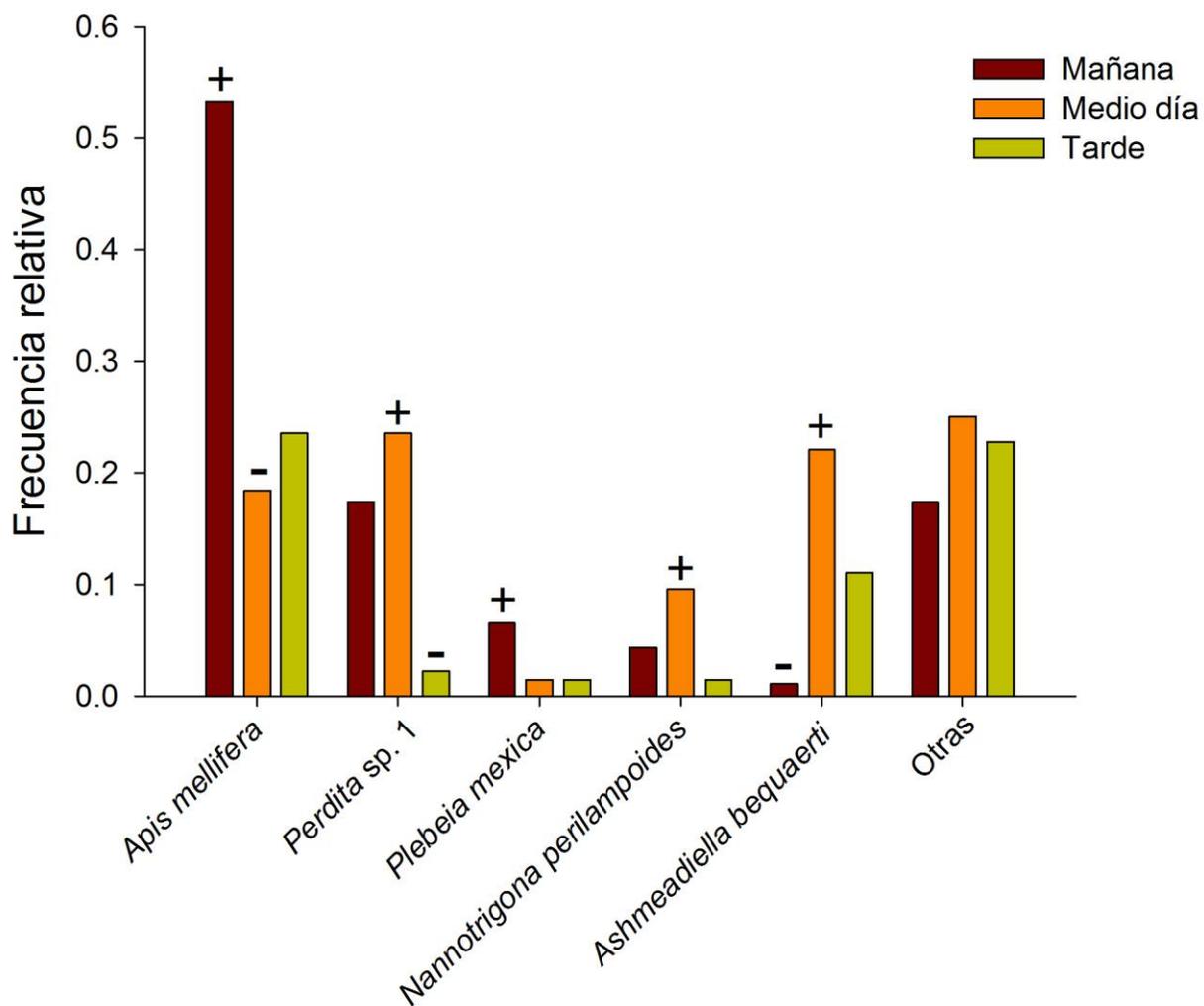


Figura 4.25. Frecuencia relativa de las especies de abejas dominantes capturadas con redes entomológicas en tres horarios de muestreo. Los signos representan una frecuencia observada mayor o menor a la esperada según la tabla de contingencia (prueba de residuos estandarizados). Datos de septiembre de 2012 a junio de 2013 de abejas colectadas en cuatro sitios del ejido San José Tilapa.

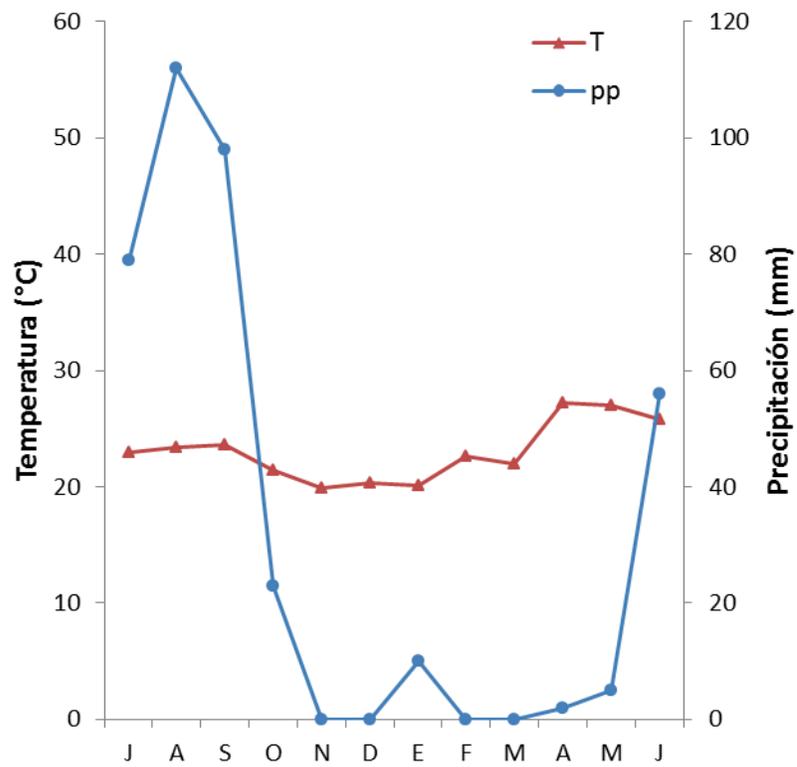


Figura 4.26. Precipitación y temperatura en el sitio de estudio de julio de 2012 a junio de 2013.

Datos de la estación meteorológica 21018 de Calipan, Coxcatlán, Pue.

Tabla 4.5. Abundancia de abejas de cada especie capturadas en cuatro localidades del ejido San José Tilapa, Pue. En cada uno de los cuatro meses de muestreo (2012-2013). Se ordenó a las especies de acuerdo al número de muestreos en que aparecieron, así como por el orden cronológico en que fueron estando registradas.

Especie	Sep	Dic	Mar	Jun
<i>Apis mellifera</i>	15	11	27	63
<i>Augochlorella pomoniella</i>	3	1	3	2
<i>Augochlorella</i> sp. 2	2	1	1	6
<i>Diadasia</i> sp. 2	3	1	5	2
<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> sp. 1	6	4	5	73
<i>Augochlora</i> sp. 5	1	1	1	0
<i>Nannotrigona perilampoides</i>	1	6	12	0
<i>Ashmeadiella bequaerti</i>	4	0	40	94
<i>Anthidiellum</i> aff. <i>Apicale</i>	1	1	0	0
<i>Megachile</i> sp. 5	1	1	0	0
<i>Euglossa viridissima</i>	3	1	0	1
<i>Pseudaugochlora</i> sp. 4	2	0	1	0

Tabla 4.5. (Continúa)

ESPECIE	SEP	DIC	MAR	JUN
<i>Agapostemon (Agapostemon) angelicus</i>	5	0	0	6
<i>Agapostemon (Agapostemon) cockerelli</i>	2	0	0	3
<i>Augochlorini sp. 1</i>	1	0	0	1
<i>Centris nitida</i>	5	0	0	1
<i>Diadasia sp. 1</i>	9	0	0	2
<i>Megachile sp. 2</i>	4	0	0	1
<i>Melissodes tepaneca</i>	4	0	0	3
<i>Augochlora sp. 7</i>	1	0	0	0
<i>Augochloropsis sp. 1</i>	1	0	0	0
<i>Diadasia sp. 3</i>	2	0	0	0
<i>Diadasia sp. 4</i>	1	0	0	0
<i>Diadasia sp. 6</i>	1	0	0	0
<i>Epicharis lunulata</i>	3	0	0	0
<i>Ericrocis pintada</i>	1	0	0	0
<i>Exomalopsis aff. Binotata</i>	13	0	0	0

Tabla 4.5. (Continúa)

ESPECIE	SEP	DIC	MAR	JUN
<i>Exomalopsis</i> sp. 3	1	0	0	0
<i>Megachile</i> sp. 1	1	0	0	0
<i>Megachile</i> sp. 3	1	0	0	0
<i>Megachile</i> sp. 4	1	0	0	0
<i>Perdita</i> sp. 2	1	0	0	0
<i>Pseudaugochlora</i> sp. 1	1	0	0	0
<i>Pseudaugochlora</i> sp. 3	1	0	0	0
<i>Tetraloniella</i> sp. 2	1	0	0	0
<i>Tetraloniella</i> sp. 3	1	0	0	0
<i>Xylocopa varipuncta</i>	2	0	0	0
<i>Augochlora</i> sp. 1	0	1	2	1
<i>Plebeia mexica</i>	0	1	7	3
<i>Perdita</i> sp. 1	0	1	51	0
<i>Augochlorella</i> sp. 1	0	1	0	1
<i>Augochlorella</i> sp. 3	0	1	0	0

Tabla 4.5. (Continúa)

ESPECIE	SEP	DIC	MAR	JUN
<i>Augochlorella</i> sp. 4	0	1	0	0
<i>Tetraloniella</i> sp. 4	0	1	0	0
<i>Ancyloscelis apiformis</i>	0	0	2	2
<i>Augochlora</i> sp. 2	0	0	2	1
<i>Ceratina</i> sp. 1	0	0	1	1
<i>Ceratina</i> sp. 2	0	0	2	3
<i>Exomalopsis</i> sp. 4	0	0	1	3
<i>Pseudaugochlora</i> sp. 2	0	0	1	1
<i>Anthidiellum (Anthidiellum)</i> sp. 1	0	0	2	0
<i>Ceratina</i> sp. 4	0	0	1	0
<i>Diadasia</i> sp. 5	0	0	8	0
<i>Exomalopsis</i> sp. 1	0	0	1	0
<i>Plebeia llorentei</i>	0	0	3	0
<i>Augochlora</i> sp. 3	0	0	0	1
<i>Augochlora</i> sp. 4	0	0	0	1

Tabla 4.5. (Continúa)

<b>ESPECIE</b>	<b>SEP</b>	<b>DIC</b>	<b>MAR</b>	<b>JUN</b>
<i>Augochlora</i> sp. 6	0	0	0	1
<i>Centris analis</i>	0	0	0	1
<i>Centris inermis</i>	0	0	0	2
<i>Ceratina</i> sp. 3	0	0	0	1
<i>Coelioxys</i> sp. 1	0	0	0	1
<i>Exomalopsis</i> sp. 2	0	0	0	1
<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> sp. 2	0	0	0	2
<i>Tetraloniella</i> sp. 1	0	0	0	1
<b>No. total de especies</b>	<b>37</b>	<b>17</b>	<b>23</b>	<b>33</b>
<b>No. total de individuos</b>	<b>106</b>	<b>35</b>	<b>179</b>	<b>286</b>

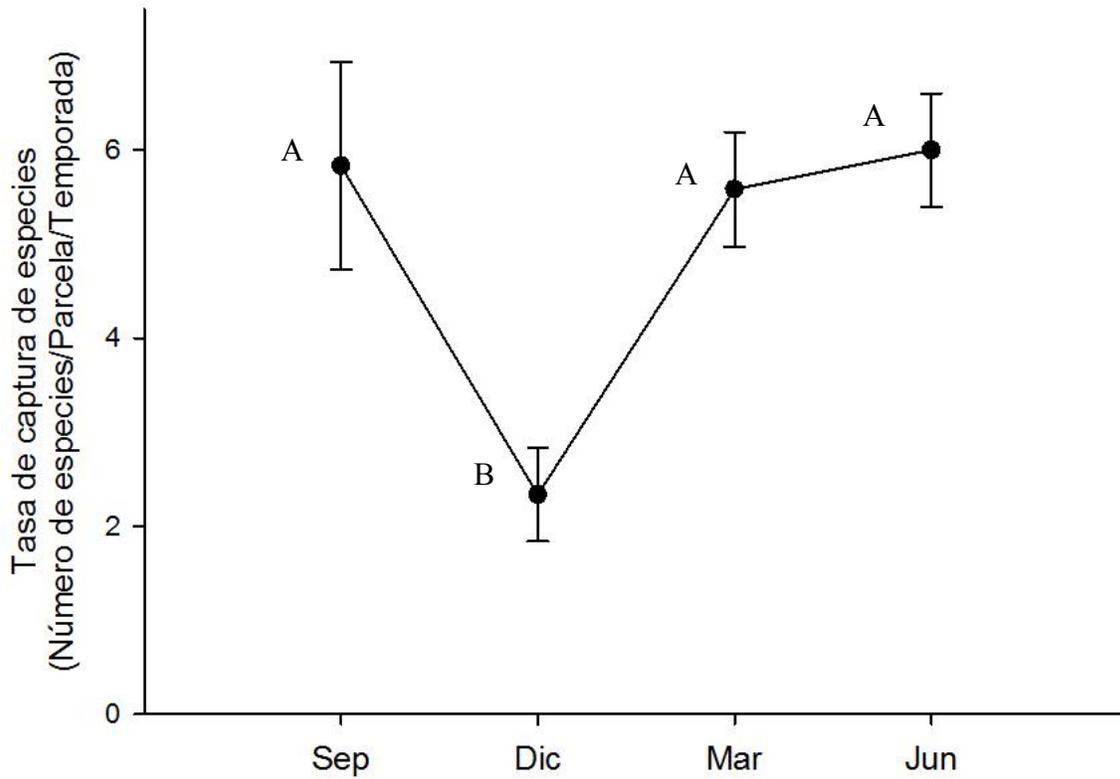


Figura 4.27. Tasa de captura de especies por parcela en cuatro meses de muestreo ( $F_{(3,33)}=9.766$ ;  $P<0.001$ ). Datos de septiembre de 2012 a junio de 2013 de colecta con trampas jabonosas y red entomológica aérea. Letras diferentes denotan diferencias significativas.

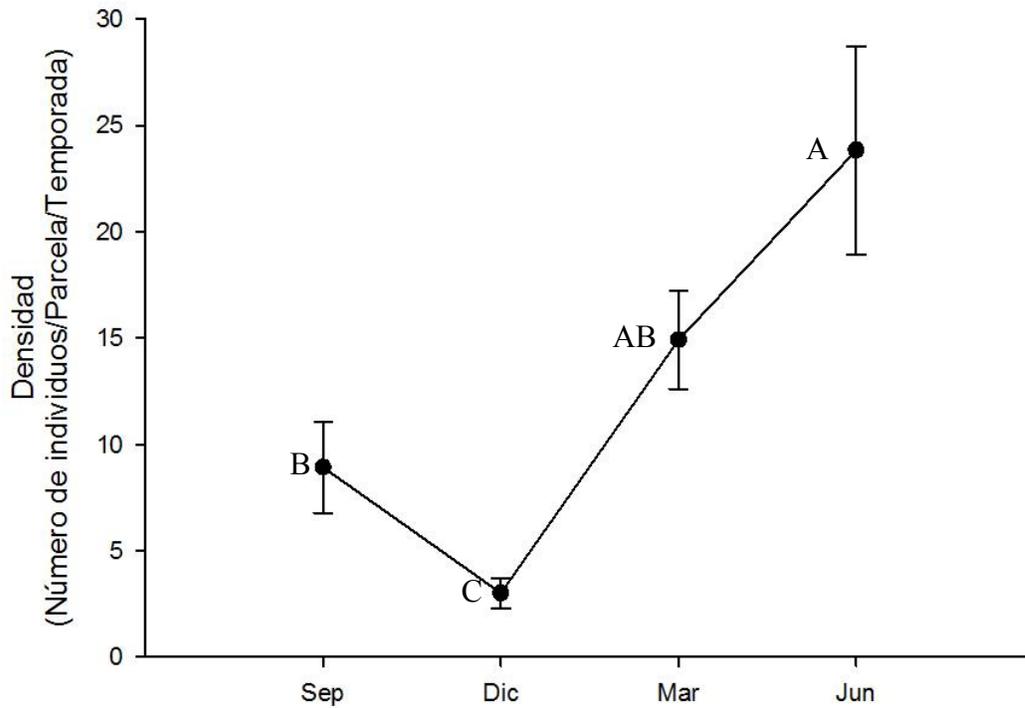


Figura 4.28. Densidad de individuos por parcela en cuatro meses de muestreo ( $F_{(3,33)}=21.969$ ;  $P<0.001$ ). Datos de septiembre de 2012 a junio de 2013 de colecta con trampas jabonosas y red entomológica aérea. Letras diferentes denotan diferencias significativas.

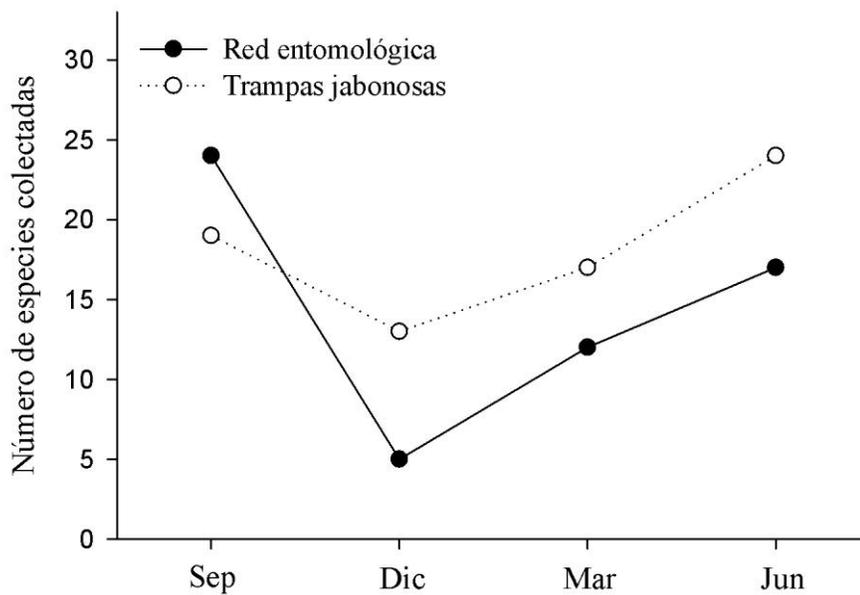


Figura 4.29. Número de especies colectadas por mes y por cada uno de los métodos de muestreo: red entomológica aérea y trampas jabonosas de color

## V. DISCUSIÓN

### 5.1. Las abejas del ejido “San José Tilapa

El presente estudio complementa el conocimiento sobre las abejas de la RBTC, al reconocer diez nuevos registros para esta reserva: *Ancyloscelis apiformis*, *Centris analis*, *Centris inermis*, *Centris nitida*, *Epicharis lunulata*, *Nannotrigona perilampoides*, *Plebeia llorentei*, *Agapostemon (Agapostemon) angelicus*, *Augochlorella pomoniella* y *Ashmeadiella bequaerti*; cinco nuevos registros pertenecientes a la tribu Augochlorini (una morfoespecie) y al género *Pseudoaugochlora* (cuatro morfoespecies). De la lista anterior tres géneros son nuevos registros para la reserva: *Epicharis*, *Nannotrigona* y *Pseudoaugochlora*. De esta forma, los datos del presente estudio (15 nuevos registros) junto con los de Vergara y Ayala (2002) (259 registros) suman 274 especies y morfoespecies para la RBTC. Con esta suma, la RBTC mantiene la mayor riqueza total de especies en comparación con otras zonas de México que cuentan con una vegetación similar a la SBC. Sin embargo, tomando en cuenta el número de especies por área esta reserva es la segunda área con menor riqueza (Tabla 5.1). No obstante, aún falta la identificación de varias especies del presente y del de Vergara y Ayala (2002) para tener una mayor claridad sobre la riqueza de especies con que se cuenta en la RBTC.

En la RBTC se encuentra una gran riqueza de abejas debido a la gran extensión de la reserva y a que las abejas son un grupo altamente diverso en ambientes áridos (Michener, 2007). Así, representa un intermedio en cuanto a riqueza de especies entre las regiones de ambiente xérico de Estados Unidos (donde la riqueza de especies es aún mayor) y la zona

del Altiplano Mexicano (Vergara y Ayala, 2002). Por otro lado, algunas zonas de la península de Yucatán (Tabla 5.1) no cuentan con un subsuelo adecuado donde puedan anidar diferentes especies de abejas, además son relativamente recientes en términos geológicos, lo que no ha dado tiempo para la diversificación de las abejas (Reyes-Novelo *et al.*, 2010).

Tabla 5.1. Riqueza de especies de abejas en diferentes zonas de México con vegetación a fin al bosque tropical caducifolio. BTC, Bosque tropical caducifolio; BTSC, Bosque tropical subcaducifolio; BM, Bosque mixto; MX, Matorral xerófilo; ME, Matorral espinoso; M, Matorral; SS, Selva seca.

<b>Sitio</b>	<b>Tipo de vegetación</b>	<b>Riqueza total (densidad de spp., no./ha)</b>	<b>Referencia</b>	<b>Área (ha)</b>
Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán	MX y BTC	<b>274</b> (0.0006)	Vergara y Ayala (2002), este estudio	490,000
Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla	SS	<b>230</b> (0.0039)	Valenzuela <i>et al.</i> (2010)	59,030
Región de Chamela	BTC	<b>228</b> (0.0174)	Ayala (2004)	13,142

Tabla 5.1. (Continúa).

<b>Sitio</b>	<b>Tipo de vegetación</b>	<b>Riqueza total (densidad de spp., no./ha)</b>	<b>Referencia</b>	<b>Área (ha)</b>
San Gregorio, Guanajuato	ME y BTC	<b>177</b>	Godínez (1991)	Desconocida
Yalahau, Yucatán	BTC	<b>79</b> (0.0139)	Reyes-Novelo <i>et al.</i> (2010)	5,683
Reserva de la Biosfera Ría Lagartos y Municipio de Tekom Yucatán.	BTC y BTSC	<b>122</b> (0.0020)	Novelo-Rincón <i>et al.</i> (2003)	60,347
Nuevo León	M	<b>116</b> (0.00003)	Ramírez-Freire (2012)	3,550,525
Volcán de Tequila, Jalisco	BTC y BM	<b>72</b>	Fierros (1996)	Desconocida
Tabi, Yucatán	BTC	<b>69</b> (0.0509)	Reyes-Novelo <i>et al.</i> (2010)	1,356
Kabah, Yucatán	BTSC	<b>58</b> (0.0611)	Reyes-Novelo <i>et al.</i> (2010)	949
Dzibilchaltún, Yucatán	BTC	<b>55</b> (0.1020)	Reyes-Novelo <i>et al.</i> (2010)	539
Reserva del Pedregal de San Ángel, D.F.	MX	<b>29</b> (0.1224)	Domínguez (2009)	237

## 5.2. Efecto del disturbio sobre la estructura de la comunidad apidológica

Se planteó como hipótesis que en el sitio con basura extraída (EB) la comunidad de abejas estuviera fuertemente afectada en su estructura, presentando una menor abundancia y diversidad; así como un valor de conectividad menor al de los demás sitios. Los resultados mostraron lo contrario, se observó una mayor tasa de captura de ejemplares (TCE) y tasa de captura de especies (TCS) al usar redes entomológicas como método de captura (Figuras 4.7 y 4.10); así como un alto valor de diversidad (Tabla 4.4) en comparación con los demás sitios.

La diferencia del ensamblaje de especies en el sitio EB se puede observar en las figuras 4.17, 4.18 y 4.19, en estas se reconoce la mayor similitud entre las parcelas de este sitio bajo el método de redes entomológicas. Sin embargo, bajo el método de trampas jabonosas de colores se aprecia una similitud entre estas parcelas y la parcela GV3. Esto puede deberse a características particulares de dicha parcela que no se apreciaron en este estudio, puesto que no se observó una grave afectación en la cobertura vegetal, un cambio en la dominancia de ésta ni un factor de disturbio que pudiera causar el resultado observado (A. Hernández-Trejo, datos no publicados; obs. pers.). Debido a esto, harían falta más estudios para poder explicar este resultado.

Específicamente, el sitio EB tuvo una mayor frecuencia a la esperada de *A. mellifera* y *Perdita* sp. 1 y una frecuencia menor a la esperada de *As. bequaerti*, contrario a lo encontrado en los demás sitios (Figura 4.20). Sin embargo, a pesar del evidente daño a la cobertura vegetal en el sitio EB, es importante aclarar que al sólo contar conseudorélicas no se puede asegurar que los resultados obtenidos se deban a éste disturbio. Para comprobar la hipótesis haría falta contar con réplicas del disturbio, esto es, otros sitios que se

encuentren en el mismo tipo de vegetación, alejados lo suficiente del sitio EB como para asegurar la independencia de los resultados y que hayan sido afectados por el depósito y posterior retiro de basura.

Las mayores TCE, TCS y diversidad de abejas en el sitio EB que se obtuvieron con redes entomológicas (Figuras 4.7 y 4.10; Tabla 4.4) concuerdan con lo obtenido en otros estudios, donde se ha visto que las abejas se ven atraídas naturalmente por zonas afectadas por disturbios, respondiendo, en algunos casos, a la hipótesis del disturbio intermedio (Liow *et al.*, 2001; Winfree *et al.*, 2007; Yoshihara *et al.*, 2008). Dicha hipótesis propone que la mayor diversidad de especies se encuentra en niveles intermedios de disturbio, donde éste afecta a una frecuencia, en un espacio y a una intensidad en las que se permite la colonización de numerosas especies y, por otro lado, los mejores competidores no pueden excluir a las demás especies, lo que en conjunto incrementa la diversidad (Roxburgh *et al.*, 2004; Begon *et al.*, 2006). Sin embargo, sigue habiendo confusión en cuanto al mecanismo que permite la coexistencia entre las diferentes especies (Roxburgh *et al.*, 2004)

En el sistema estudiado en esta tesis y con base en las características de historia de vida de las abejas y las características que presenta la localidad EB, las abejas que anidan en el suelo en apariencia podrían verse atraídas a este sitio por la gran cantidad de suelo desnudo disponible (A. Hernández-Trejo, datos no publicados). No obstante, esto resulta poco probable debido a que el sustrato está constituido por roca madre, donde las abejas difícilmente pueden excavar sus nidos, lo cual concuerda con el hecho de que en ninguna de las visitas al campo se observaron nidos de abejas en este sitio. De este modo, una mejor explicación es que la poca cobertura vegetal que hay en el sitio, debido a la extracción de basura, el pisoteo por ganado y la extracción de yeso (A. Hernández-Trejo, datos no

publicados), permite a los polinizadores ubicar fácilmente las especies en floración, tanto por la vista como por el olfato, debido a la ausencia de obstáculos (Yoshihara *et al.*, 2008; Hagen *et al.*, 2012; González-Varo *et al.*, 2013). Las mismas condiciones también pueden facilitar la captura por parte de los colectores, al facilitar la observación de abejas y que la red corre menor riesgo de atorarse en la vegetación, sin embargo sólo en este sitio se observó plantas con una alta visita de polinizadores, sobresaliendo *Melochia tomentosa* y *Prosopis laevigata* en los muestreos de septiembre y junio. Además, gracias al muestreo con red entomológica se pudo colectar especies dominantes de la comunidad de abejas como lo son *Apis mellifera*, *Nannotrigona perilampoides* y *Perdita* sp. 1, las cuáles además presentan varias interacciones con diferentes especies vegetales.

Ya que la mayoría de las abejas que se capturó en el sitio EB encontrarían difícil anidar ahí, se puede asumir que el hábitat natural circundante es la fuente de servicios de polinización, tal como se ha observado en campos de agricultura (Alves *et al.*, 2013). El tamaño del sitio EB (2 ha aproximadamente) facilita el que sea atravesado fácilmente por las especies de abejas que recorren largas distancias durante el forrajeo (Proctor *et al.*, 1996; Michener, 2007), así como por abejas de vuelo a cortas distancias a partir de los hábitats más conservados que rodean al sitio.

El disturbio por el depósito y posterior retiro de basura no afecta el paisaje de la RBTC, pues su extensión de 2 ha es relativamente pequeña en comparación con la extensión de la RBTC (490 000 ha; Turner *et al.*, 1993; SEMARNAT-CONANP, 2013). Sin embargo, hace falta conocer el tiempo de recuperación después de un disturbio como el que presentó este sitio y el intervalo del disturbio, es decir cada cuando se repite en el paisaje, pues si presenta una tasa de repetición alta puede

afectar el sistema a nivel de paisaje y provocar una gran variación en éste (Turner *et al.*, 1993).

La mayor TCE en EB (Figura 4.7) se debe también a la captura de una gran cantidad de ejemplares de *A. mellifera* y *Perdita* sp.1 en este sitio en particular (Figura 4.21). Esto concuerda con otros estudios donde se ha encontrado que las abejas sociales, al ser generalistas y presentar una mayor abundancia, tienen una mayor resistencia al disturbio que las abejas solitarias, que suelen ser oligolécticas (Yoshihara *et al.*, 2008; Hagen *et al.*, 2012). *Apis mellifera* es, además, una especie exótica que se ve atraída por el disturbio mediado por la afectación a las especies de abejas nativas y, en contraste, reduce su abundancia en ambientes más conservados (Brosi *et al.*, 2008; González-Varo *et al.*, 2013).

A pesar de la observación anterior, las trampas jabonosas no detectaron una diferencia en la densidad de individuos ni de especies entre sitios (Figuras 4.1 y 4.4), lo cual seguramente se debe a la comunidad de especies que este tipo de muestreo captura. Se ha observado que *A. mellifera*, las abejas de la familia Megachilidae y los géneros *Bombus* y *Colletes* no se ven atraídos por estas trampas (Brosi *et al.*, 2007; Roulston *et al.*, 2007; Wilson *et al.*, 2008). Otras abejas que en este estudio se detectaron con esta conducta fueron *Nannotrigona perilampoides*, *Perdita* sp. 1 y *Plebeia mexicana*, pues fueron raramente capturadas en las trampas jabonosas de colores (Figura 4.23). En estos grupos poco recolectados con trampas jabonosas se encuentran especies que fueron dominantes en la colecta con redes entomológicas. Los hallazgos anteriores justifican la importancia de usar más de un método de muestreo de abejas para reflejar los rasgos de sus comunidades (Williams *et al.*, 2001; Roulston *et al.*, 2007; Wilson *et al.*, 2008).

*Ashmeadiella bequaerti* llama la atención, pues siendo la especie más abundante en SR, GV y PR, se registró poco en el sitio EB, lo que puede deberse a la falta de plantas del género *Opuntia* en este sitio, pues *As. bequaerti* interactuó con especies de este género de plantas en sitios con menor disturbio (Figuras 4.13 a 4.15). Además, es posible que *A. mellifera*, al ser una especie exótica pueda estar afectando la presencia y los enlaces de *As. bequaerti* en este sitio, tal como se ha demostrado que hace con algunas especies nativas en otros estudios (Burkle y Alarcón, 2011). En contraste, esta especie exótica no parece afectar a *As. bequaerti* en los sitios SR, GV y PR, ya que tiene una frecuencia muy baja (Figura 4.21)

La mayor riqueza y abundancia de abejas en EB (Figuras 4.7 y 4.10) es favorable para las plantas ya que aumenta su éxito reproductivo al haber una mayor diversidad en hábitos y eficiencia en la polinización (Fontaine *et al.*, 2006), lo que es relevante ya que en el futuro próximo se plantea realizar un proyecto de restauración ecológica. Sin embargo, la presencia de *A. mellifera* en una gran proporción (Figura 4.21) puede traer consecuencias a la comunidad vegetal, pues se ha observado que esta especie es un polinizador de baja eficacia, que promueve la geitonogamia (esto es, la fecundación entre flores de un mismo individuo) y que puede llegar a cambiar la dominancia de especies vegetales (Kearns *et al.*, 1998; González-Varo *et al.*, 2013). Debido a esto, es necesario también un monitoreo de la comunidad vegetal de los sitios de estudio, lo cual se realizó a la par del presente trabajo y está a cargo de A. Hernández-Trejo (datos no publicados). Dicho estudio comprende la comparación de la estructura de la comunidad vegetal entre las localidades SR, GV, PR y EB y la determinación del nivel de disturbio por ganado caprino en las cuatro localidades.

Por otra parte, el análisis de anidamiento, al igual que los análisis del muestreo con trampas jabonosas detectaron similitudes entre los cuatro sitios, pues ninguna red resultó significativamente anidada (Tabla 4.2) y los ANDEVA factoriales de trampas jabonosas no detectaron un efecto del sitio (Figuras 4.1 y 4.4). Esto puede tener dos diferentes causas: 1) la presencia de disturbio en todos los sitios, y 2) las restricciones del muestreo. La segunda causa puede ser importante pues cada método de muestreo capturó un conjunto diferente de la comunidad de abejas (Figuras 4.17 y 4.21), aunado al hecho de que cada uno de los métodos tiene sus restricciones (ver Sección 5.4).

La ausencia de anidamiento de las redes de interacción (Tabla 4.2) sugieren una fragilidad de estas redes ante los disturbios, así como la alta probabilidad de que se extirpen especies de esas localidades (ver Fortuna y Bascompte, 2006; Bascompte, 2007; Okuyama y Holland, 2008; Jordano *et al.*, 2009; Alves *et al.*, 2013).

La segunda predicción, donde se asumía que la estructura de la comunidad de abejas, así como la conectividad de las redes de interacción de las localidades SR, GV y PR tendrían un mayor parecido entre sí que con la localidad EB sí se cumplió (Figuras 4.7, 4.10, 4.17 y 4.18). Esto sugiere, de algún modo que, exceptuando al sitio Ex Basurero las comunidades de abejas de cada parcela tienen una variabilidad tan grande que los ensamblajes de todo el ejido pueden considerarse como uno solo (Figuras 4.7, 4.10, 4.17, 4.18, 4.19 y 4.20). La similitud entre los sitios no se correlacionó con la distancia entre estos (Figura 4.20), es decir que no son los sitios más cercanos los que presentan un mayor parecido en la comunidad de abejas, y es posible que la similitud se deba más bien al forrajeo por ganado caprino que presentan los sitios (A. Hernández-Trejo, datos no publicados), que afecta negativamente la abundancia de las abejas y modifica la

dominancia vegetal (Kearns *et al.*, 1998; Vázquez *et al.*, 2008; Kearns y Oliveras, 2009). Sin embargo, hace falta la comparación con sitios no afectados por disturbio para poder aseverar esta idea.

Así, aunque PR tiene la tendencia de presentar una menor incidencia de ganado (medida por métodos indirectos como heces fecales y área cubierta por caminos; A. Hernández-Trejo, datos no publicados), éste tiene posiblemente un efecto sobre la comunidad de abejas. Los datos de Vázquez y Simberloff (2003), Yoshihara *et al.* (2008), Kearns y Oliveras (2009) prueban que el forrajeo por ganado caprino afecta indirectamente a la comunidad de abejas al modificar las abundancias relativas de las especies vegetales por la preferencia en el consumo de ciertas especies de plantas. Además, el ganado puede consumir las flores, reduciendo los recursos de alimentación para las abejas (Yoshihara *et al.*, 2008). Debido a esto, el forrajeo por ganado caprino puede favorecer la presencia de algunas especies (Yoshihara *et al.*, 2008). Sin embargo, en el presente estudio es difícil conocer cuáles son estas especies, pues no hay sitios totalmente libres de disturbio con los cuales comparar. Por otra parte, a pesar del efecto del forrajeo por ganado caprino, el análisis de conectancia permite observar que, aunque el pastoreo afecta la abundancia relativa de las especies vegetales dominantes, la estructura de la red es similar (Tabla 4.2), muy probablemente por tratarse del mismo disturbio (Vázquez y Simberloff, 2003; Burkle y Alarcón, 2011).

Por otro lado, el muestreo con trampas jabonosas no reconoció esta mayor similitud entre los sitios SR, PR y GV (Figuras 4.1, 4.4 y 4.19), lo cual puede deberse, como ya se ha referido, a las restricciones que tiene este método de captura (Williams *et al.*, 2001; Roulston *et al.*, 2007; Wilson *et al.*, 2008). Sobre todo en su ineficiencia para capturar

especies que presentaron gran variación entre sitios, tal como es el caso de *A. mellifera*, *Nannotrigona perilampoides* y *Perdita* sp.1 (Figura 4.20).

La menor conectividad en la red de PR (Tabla 4.2) refleja una mayor frecuencia de abejas especialistas, lo que se debe a la mayor riqueza de especies vegetales en floración encontradas en esta localidad (18; Figura 4.15), pues se ha observado que una gran riqueza de especies vegetales está relacionada con un aumento en la especialización de las abejas solitarias y por lo tanto una disminución en la conectividad (Vázquez *et al.*, 2009; Ebeling *et al.*, 2011). De este modo, el aumento de la conectividad, a través del aumento en el disturbio, se debe a la pérdida de especies especialistas en la red que no se encuentran en el sitio o no florecieron en sitios con mayor disturbio (Yoshihara *et al.*, 2008; Vázquez *et al.*, 2009; Klein, 2011; Hagen *et al.*, 2012). El sitio EB tiene menos especialistas, sobretodo de especies vegetales, en relación con SR y GV; así como un recambio en las interacciones de algunas especies (como *Me. tomentosa* y *As. bequaerti* que se comportaron como generalistas en EB), lo cual ha sido también registrado en otras redes de interacción que sufren recambios, donde la mayoría son hacia interactuar con especies generalistas y/o las más abundantes (Hagen *et al.*, 2012). Esto trae consigo un aumento en la proporción de enlaces en la red, pero implican un aumento en su fragilidad (Hagen *et al.*, 2012).

Esta pérdida de especies generalistas en EB (Figura 4.16) aumenta la probabilidad de perder una especie con una gran cantidad de enlaces, lo que, aunado a la ausencia de anidamiento, traería consigo graves problemas a la estructura de la red (Ebeling *et al.*, 2011). Así, aunque en realidad es difícil que una red llegue a colapsar (Fortuna y Bascompte, 2006), en esta red se registraron cambios importantes que necesitan ser

revertidos para obtener una comunidad funcional y más resistente al disturbio (Burkle y Alarcón, 2011).

El recableado en la red puede provocar que la polinización de algunas especies se realice de forma menos efectiva (Kearns *et al.*, 1998; Hagen *et al.*, 2012; González-Varo *et al.*, 2013). Por otro lado, muchas especies (tanto vegetales como animales) no pueden participar en este recableado y se ven fácilmente afectadas por el disturbio (Hagen *et al.*, 2012). Esto se debe a que las flores tienen que sobrepasar cierto umbral de calidad para que una especie de polinizador las visite, pues los animales tienen diferentes preferencias (Hagen *et al.*, 2012). Además, el fenómeno ocurrido en EB puede mostrar que las redes de planta-abeja de PR, GV y SR presentan redundancia funcional; es decir, si llegara a faltar alguna especie vegetal, es posible que las abejas que se alimenten de ella podrán alimentarse de las flores de otra especie (Ebeling *et al.*, 2011; Burkle y Alarcón, 2011). Este proceso de recableado es importante para el futuro proyecto de restauración ecológica, pues se debería observar una reversión en las interacciones de estas especies hacia sus interacciones originales.

Por último, es relevante notar que las respuestas de cada especie en cada una de las localidades pueden deberse a características particulares de los taxa como son: sitios de anidación, tamaño corporal, otras características anatómicas, el ser oligoléticas o poliléticas y el ser sociales o solitarias (Brosi *et al.*, 2008; Winfree *et al.*, 2009; Williams *et al.*, 2010; Banaszak-Cibicka y Zmihorski, 2012; Hagen *et al.*, 2012).

En suma, los resultados obtenidos en el sitio EB pueden ser muestra de un profundo efecto del disturbio ocurrido, sin embargo es imposible estar seguros del efecto de este disturbio debido a la falta de réplicas. La mayor riqueza y diversidad de abejas en este sitio (Figuras 4.7 y 4.10) es un dato benéfico para el futuro proceso de restauración, pues se ha observado que una gran diversidad de polinizadores (que incluye diversidad en su grado de especialización, tamaño, forma, conducta de forrajeo, entre otras características) favorece la reproducción de las especies vegetales (Fontaine *et al.*, 2006). Sin embargo, la alta incidencia de *A. mellifera* (Figura 4.21), así como la estructura inestable de la red de interacciones (Figura 4.16 y Tabla 4.2), puede traer consecuencias negativas, como un cambio en la dominancia vegetal, por lo que son dos variables que es necesario seguir monitoreando. Así mismo, es necesario monitorear el anidamiento de las redes de interacción presentes en los cuatro sitios, pues ninguna muestra un anidamiento significativo (Tabla 4.2), lo que las hace sensibles a cambios ambientales. Por otra parte, se coincide con Reyes-Novelo (2009) en que las abejas son buenos bioindicadores de disturbio que responden a cambios ambientales incluso a pequeña escala, tal como lo demostró la comunidad de abejas en el sitio EB. Sin embargo, no todas las abejas responden de la misma manera, algunas se ven beneficiadas por el disturbio mientras otras son muy sensibles a éste (Meléndez-Ramírez *et al.*, 2014); además no presentan una respuesta lineal al disturbio, sino que es posible que respondan a la hipótesis del disturbio intermedio (Winfrey *et al.*, 2007; Yoshihara *et al.*, 2008). Por esto, en su uso como bioindicadores es necesario tomar en cuenta el régimen de disturbio y el grupo de abejas estudiado (Meléndez-Ramírez *et al.*, 2014).

### 5.3. Fenología

Basados en los resultados promedio del total de individuos capturados con ambos tipos de muestreo podemos observar que la riqueza y la abundancia de las abejas disminuye significativamente en diciembre (Figuras 4.27 y 4.28). El mes de mayor densidad es junio, pero no hay diferencias en la TCS entre septiembre, marzo y junio. No obstante, la abundancia capturada en los diferentes meses dependió del tipo de muestreo, como se refirió anteriormente se encontró un pico de abundancia en junio usando trampas jabonosas (Figura 4.2) y en marzo usando redes entomológicas (Figura 4.8), pero, para ambos tipos de muestreo la menor abundancia se registró en diciembre (Figuras 4.2, 4.8 y 4.29). Mientras que la riqueza con trampas jabonosas fue mayor en junio (Figura 4.5) y con redes entomológicas fue en septiembre y marzo (Figura 4.11). Por otro lado, la diversidad mostró un pico en septiembre (Tabla 4.3).

De este modo, a pesar de que hay una mayor cantidad de especies en época de lluvias (junio y septiembre) los adultos de varias especies se encuentran forrajeando en la época seca (Figuras 4.26 y 4.27). Esto concuerda con los reportes de algunas especies en las que los adultos sobreviven durante periodos poco favorables (Michener, 2007). Además, en esta época se encontraron varias especies en floración que son una fuente de recursos importante para las abejas. Algunas especies que presentaron flores en este mes fueron *Opuntia pilifera*, *O. rastrera*, *O. depressa* (Cactaceae), *Sanvitalia procumbens* (Asteraceae) y *Prosopis laevigata* (Fabaceae). Diciembre, por otro lado, se caracterizó por una baja abundancia y riqueza de individuos adultos sin importar el método de muestreo usado, lo que seguramente se debe a las condiciones secas y a que florecen pocas especies de plantas, entre las que destaca *Ceiba aesculifolia* (Bombacaceae) y unos pocos individuos de *Acacia*

*farnesiana*, *A. cochliacantha* (Fabaceae) y *Cordia curassavica* (Boraginaceae). Sin embargo, es posible que durante este periodo muchas de las especies se encuentren en alguna etapa de desarrollo, no presentándose la forma adulta, sobre todo es posible que se encuentren en estado de prepupa que es la etapa que normalmente sobrevive en épocas poco favorables (Michener, 2007). Esto demuestra la sensibilidad de las abejas a cambios en los factores ambientales en el tiempo, que es una de las características que las vuelve buenos bioindicadores del estado del ambiente (ver Reyes-Novelo *et al.*, 2009; Meléndez-Ramírez *et al.*, 2014).

Se observó un recambio de especies a través del tiempo (Apéndice). Los individuos adultos de cada especie, que son los encargados del forrajeo, tuvieron una frecuencia mayor a la esperada en distintos meses (Figura 4.22). Se encontró pocas especies presentes durante todo el año y ninguna mostró dominancia durante todo el año, lo que puede reflejar una especialización a determinadas plantas en floración.

La época seca afecta negativamente la actividad de forrajeo de la mayoría de las abejas, excepto la de *A. mellifera* que tuvo una frecuencia mayor a la esperada en diciembre (Figura 4.22), la cual se observó visitando las flores de *C. aesculifolia* que, a pesar de ser una de las plantas más abundantes en las parcelas, fue difícil de muestrear con redes entomológicas por tratarse de un árbol. También en diciembre se observó a *A. mellifera* visitando los troncos de *Bursera morelensis* Ramírez (Burseraceae), lo cual puede ser una conducta de defensa contra patógenos al incorporar la resina de esta especie como propóleos en la construcción del nido (Simone-Finstrom y Spivak, 2010).

Por otro lado, se observó un pico de diversidad en septiembre (Figura 4.22 y Tabla 4.3), el cual puede deberse a la diversidad de flores presente (12 especies), que aumenta la riqueza de especies. En contraste, en junio se registró una dominancia de *Perdita* sp. 1 y en marzo de *As. bequaerti* y *Lasioglossum (Dialictus)* sp. 1 (Figura 4.22), lo que reduce la medida de diversidad en estos meses.

#### **5.4. Los métodos de muestreo**

*5.4.1. Comparación entre trampas y redes.* Las comunidades de abejas capturadas por cada uno de los métodos fue diferente (Figura 4.23 y 4.17), tal como ya se ha observado en otros estudios (Roulston *et al.*, 2007; Domínguez, 2009).

En el presente estudio en trampas jabonosas hubo una frecuencia mayor a la esperada de *As. bequaerti*, *Diadasia* sp. 2, *Exomalopsis aff. binotata* y *Lasioglossum (Dialictus)* sp. 1; mientras que con el uso de redes entomológicas hubo una mayor frecuencia de *A. mellifera*, *Diadasia* sp. 1, *Nannotrigona perilampoides*, *Perdita* sp. 1 y *Plebeia mexicana* (Figura 4.23). Esta diferencia en la captura de abejas nos permite tener un mayor conocimiento de la comunidad de abejas y superar las restricciones de cada uno de los métodos usados (Roulston *et al.*, 2007; Wilson *et al.*, 2008).

A su vez, el uso de trampas jabonosas permite apreciar una gran parte de la comunidad de abejas que no fueron capturadas con red entomológica y por lo tanto se ignora con qué especies vegetales interactúan. Por otro lado, las especies capturadas en EB por este método y no con redes entomológicas, también pueden representar especies que

llegan a cruzar esta localidad aunque no visiten ninguna flor, pero que podrían hacerlo potencialmente.

Con las redes entomológicas se capturaron más ejemplares al mediodía (Figura 4.9), lo cual nos permite tener un mayor conocimiento de la biología de las abejas de esta región, lo que será de ayuda en futuros estudios. Además, permite tener una mayor claridad sobre el horario de forrajeo de este grupo de polinizadores en la zona de estudio, pues esto puede variar dependiendo de las condiciones ambientales y climáticas. Hendrix *et al.* (2010) en Allamakee, Iowa, E.U.A. señalan una disminución en la actividad de forrajeo a medio día, exactamente lo contrario a lo ocurrido en este trabajo. Sin embargo, las condiciones, como el tipo de vegetación que es pastizal y el clima más frío, de este lugar son muy diferentes a las del presente estudio.

*5.4.2. El color de las trampas.* El color morado de las trampas fue el más eficiente en este ambiente, capturó una mayor densidad de individuos y especies de abejas que el color amarillo en tres de los cuatro meses (Figura 4.3 y 4.6), esta mayor eficiencia concuerda con los datos obtenidos por Domínguez (2009) en su estudio sobre fenología de abejas en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F.

Este resultado, además puede sugerir una mayor frecuencia de flores de color morado en este ambiente, pues las abejas normalmente se ven atraídas por el color más frecuente en las flores de su ambiente (Leong y Thorp, 1999; Wilson *et al.*, 2008). Las especies vegetales con flores afines al morado en la zona de estudio fueron *Me. tomentosa* (Sterculiaceae; flor púrpura), *Mimosa luisana* (flor rosa a púrpura), *M. polyantha* (Fabaceae; flor blanca a lila), *Opuntia pilifera* (Cactaceae; flor rosa) y las especies no

identificadas 1 (flor morada), 7 (flor lila) y 8 (flor lila). Dentro de esta lista hay especies generalistas (Figuras 4.14 y 4.16) o muy abundantes en la zona de estudio.

Por otra parte, a pesar de que los colores de las trampas fueron seleccionados por ser las que más diversidad de abejas atraen (Domínguez, 2009; Gollan *et al.*, 2011), éstos parecen no complementarse en la captura de la comunidad de abejas como se hubiera esperado (Leong y Thorp, 1999; Gollan *et al.*, 2001). Pues, sólo *As. bequaerti* presentó un cambio en su frecuencia relativa al comparar con la tabla de contingencia (Figura 4.24).

*5.4.3. Factores que afectan el muestreo y sugerencias para mejorarlo.* A pesar de las ventajas mencionadas al usar ambos métodos de muestreo, éstos aún se pueden mejorar.

En el caso de las redes entomológicas se puede solicitar el apoyo de colectores con experiencia y que tengan un mayor conocimiento de la biología de las abejas y puedan reconocerlas fácilmente en vuelo, tal como se ha hecho en otros estudios (*e.g.* Roulston *et al.*, 2007; Wilson *et al.*, 2008), pues algunas especies pueden volar a gran velocidad o ser muy pequeñas, de modo que para ojos no entrenados pueden confundirse con otro grupo de insectos o pasar desapercibidas (Roulston *et al.*, 2007; Wilson *et al.*, 2008).

Además, sería importante continuar el muestreo de las redes de interacción, e incluso incrementar el número de grupos de polinizadores (lepidópteros, dípteros y coleópteros) para tener una idea más clara de los procesos que están ocurriendo en estos sistemas, los patrones de la red de interacción y las respuestas de los diferentes grupos. Además se realizaría un muestreo más completo, pues se ha encontrado que la mayoría de las redes presentan una relación 4:1 de polinizadores y plantas (Vázquez *et al.*, 2009),

respectivamente, lo que contrasta con las redes encontradas en este estudio (con valores que variaron entre 0.72 y 2.75 especies de abejas por especie vegetal; Figuras 4.13 a 4.16).

Una limitante del muestreo realizado es que sólo se tomó en cuenta las visitas florales, pero se ignora si realmente se está llevando a cabo el proceso de polinización y si éste se lleva a cabo qué tan efectivo es, de modo que no se puede saber si la reproducción de las plantas se está viendo afectada, para lo cual se necesitarían estudios más detallados (Yoshihara *et al.*, 2008; Burkle y Alarcón, 2011). Además, se debe tomar en cuenta que para medir la conectividad de las redes se usaron datos agrupados de todo un año, lo que reduce la medida real de este parámetro, pues se toman en cuenta interacciones que no pueden existir por características fenológicas de las especies involucradas (Burkle y Alarcón, 2011).

Por otro lado, a pesar de que los colores usados en las trampas jabonosas han sido descritos como los que mayor diversidad de abejas atrapan, también se ha reportado que las trampas de color fluorescente y el uso de pintura que refleja la luz ultravioleta aumenta la eficiencia de captura de este tipo de trampas (Wilson *et al.*, 2008; Hendrix *et al.*, 2010; Gollan *et al.*, 2011).

### **5.5. Consideraciones finales y recomendaciones.**

Estudios como el presente trabajo son importantes por varias razones. En primer lugar es importante estudiar aspectos relevantes de la ecología de diferentes especies de polinizadores y, con esto, su respuesta a los disturbios antropogénicos; ya que la actual crisis de la polinización pone en riesgo la producción de diferentes cultivos y, por tanto, la

seguridad y diversidad alimentaria (Klein, 2011). Aunado a esto, a pesar de que la crisis de la polinización se reconoce principalmente sobre los cultivos, también es importante estudiar a los polinizadores en su hábitat natural, ya que la polinización es un proceso importante que mantiene el funcionamiento de diferentes ecosistemas (Freitas *et al.*, 2009).

En segundo lugar, desde una perspectiva de la restauración ecológica y del efecto del disturbio sobre las comunidades, es importante no sólo tener un enfoque puramente estructural, ya que los procesos ecológicos (en este caso, las redes de interacción planta-abeja) permiten el funcionamiento del ecosistema y su medición nos permite conocer, no solamente si están o no presentes las especies, sino también qué están haciendo éstas y si las interacciones que mantienen con otras especies permitirán su permanencia en la comunidad (Jordano *et al.*, 2009; Burkle y Alarcón, 2011; Olesen *et al.*, 2011).

En tercer lugar, es importante el uso de ambos métodos de muestreo (trampas jabonosas de colores y redes entomológicas), ya que al ser complementarios en la captura de especies, permiten tener una representación más cercana de la comunidad de abejas. Además, los diferentes métodos brindan diferente información sobre la biología de las abejas y su relación con el ecosistema (Roulston *et al.*, 2007; Wilson *et al.*, 2008).

En cuarto lugar, este estudio nos permitirá desarrollar estrategias de restauración y conservación más eficaces a un nivel de comunidad, pero resaltando la importancia de determinadas especies clave para dichas comunidades (Lara-Rodríguez *et al.*, 2012). Para el proceso de restauración ecológica y basándose en los resultados obtenidos se recomienda lo siguiente:

1. Impedir la entrada de ganado en las parcelas de estudio mediante un enrejado, lo que permitirá la recuperación de la vegetación de forma natural.
2. Realizar jornadas de retiro de basura, pues aún se pueden encontrar cúmulos de desechos en el sitio EB, incluyendo botellas de vidrio y plástico y material de equipo médico.
3. Cultivar en el invernadero y trasplantar al sitio Presa Purrón Ex-Basurero (EB) las especies *Opuntia pilifera*, *O. depressa* y *O. rastrera*, con el objetivo de atraer a individuos de *Ashmeadiella bequaerti*, pues es una especie dominante en los sitios Guadalupe Victoria (GV), San Rafael (SR) y Presa Purrón Referencia (PR), donde interactuó principalmente con las especies de nopal mencionadas.
4. Trasplantar individuos de especies generalistas que puedan dar mayor robustez a la red y atraer a diferentes especies de abejas, como *Herissantia crista* y *Sanvitalia procumbens*, que tengan el desarrollo fisiológico necesario para establecerse y sobrevivir.
5. En la medida de lo posible, transportar suelo o trasplantar plantas nativas generadoras de suelo al sitio EB, con el objetivo de proporcionar sustrato donde las abejas puedan construir sus nidos, de forma tal que este sitio tenga su propia fuente de polinizadores y deje de ser dependiente de la zona circundante.

Por último, y muy importante en un sentido social en estudios como el aquí presente, se requiere el apoyo por parte de especialistas en proyectos sociales, basándose en una relación de respeto mutuo, donde se apoye la economía de las comunidades humanas, se tome en cuenta el cuidado del ambiente y que exista una responsabilidad para con las futuras generaciones, como se hace ver en la declaración sobre la ciencia y el uso del saber

científico de la conferencia mundial sobre ciencia: “Ciencia para el siglo 21 un nuevo compromiso” (UNESCO, 1999). El apoyo por parte de especialistas también puede tener un impacto en la visión y conocimiento de la naturaleza, y en la responsabilidad y respeto que tengan estas comunidades humanas sobre su ambiente natural. Además, se abre un espacio para el intercambio de conocimientos entre comunidades rurales y comunidades científicas que enriquecen la cultura de ambas partes, asientan un vínculo y una confianza recíproca que permitirá la cooperación en futuros proyectos y el desarrollo de ambos sectores.

Con base en los resultados y experiencias durante el estudio se realizan las siguientes recomendaciones para futuros trabajos:

1. Incluir en el muestreo de las redes de interacción cactáceas columnares y árboles altos, para comprobar si las redes presentan una estructura anidada y tener un mejor conocimiento de la biología de las abejas en la zona de estudio.
2. Solicitar el apoyo de colectores con experiencia en el uso de redes entomológicas para atrapar abejas.
3. Cambiar las trampas de color amarillo por otro color, debido a que éstas no se complementaron con las trampas de color morado en la captura de especies y resultaron menos eficaces que éstas. Otros colores usados en la colecta de comunidades de abejas que se pueden recomendar son azules y blancas (Leong y Thorp, 1999; Hendrix *et al.*, 2010; Gollan *et al.*, 2011).
4. Monitorear el efecto de *A. mellifera*, sobre todo en el sitio EB donde hay una mayor abundancia a la esperada, pues se ha demostrado que puede traer consecuencias negativas en la comunidad vegetal

## 5.6. Conclusiones

Con base en los resultados obtenidos se formulan las siguientes conclusiones:

1. Hubo una mayor riqueza, abundancia y diversidad de abejas en el sitio Presa del Purrón Ex-Basurero (EB), donde se formó un tiradero de basura que posteriormente se retiró. Existe la posibilidad de que esto se deba a que el forrajeo de las abejas se facilita y a que el tamaño de este sitio es relativamente pequeño (2 ha, aprox.). Sin embargo, hacen falta réplicas de sitios con condiciones similares para poder comprobar que este régimen de disturbio puede incrementar la diversidad de abejas.
2. La red de interacción en PR presenta una mayor cantidad de especies vegetales (18) que pueden hacer a la red de interacciones más robusta ante modificaciones del ambiente.
3. La riqueza y abundancia de las abejas se ve favorecida por la temporada de lluvias y la floración de especies.
4. Hubo un gran recambio de especies entre sitios y meses de muestreo, que refleja la sensibilidad de las abejas al cambio ambiental incluso a escalas pequeñas, por lo que se reafirma que las abejas son buenos bioindicadores.
5. El uso simultáneo de redes entomológicas y trampas jabonosas permite tener un conocimiento mayor y complementario de la comunidad de abejas.
6. Las trampas jabonosas de color morado son más eficientes en este ambiente que las trampas de color amarillo, pues las primeras capturaron en promedio 3.5 más ejemplares y 3.37 más especies en comparación con las trampas amarillas.
7. Las trampas de color morado y amarillo no se complementan en la captura de especies en la zona de estudio.

8. Se encontró un total de 65 especies de abejas y se obtuvo 15 nuevos registros para la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, en la cual se reconocen ahora 274 especies y morfoespecies.

Investigaciones como las realizadas en el presente estudio, en las que se evalúe la estructura de la comunidad de abejas y su red de interacciones con plantas en sitios con disturbio, son importantes debido a que permite generar conocimiento que se pueda usar para enfrentar la actual crisis de la polinización. Por otro lado, estos estudios se deben encaminar hacia la realización de proyectos de conservación, restauración ecológica y aprovechamiento sustentable del ambiente natural.

## LITERATURA CITADA

Almeida-Neto, M., P. Guimarães, P.R. Guimarães, R.D. Loyola y W. Ulrich. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117: 1227-1239. doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x.

Alves, P., D. Boscolo y B. Felipe. 2013. What do we know about the effects of landscape changes on plant-pollinator interaction networks? *Ecological Indicators*, 31: 35-40.

Ashworth, L., M. Quesada, A. Casas, R. Aguilar y K. Oyama. 2009. Pollinator-dependent food production in Mexico. *Biological Conservation*, 142: 1050-1057.

Aspinet, Aspíhost y RFG Desarrollo Web. 2012. Coxcatlán, Puebla, Tehuacán. <<http://www.tehuacan.com.mx/2012/02/coxcatlan-puebla-tehuacan/>>, consultado el 05/06/2014.

Ayala, R. 2004. Fauna de abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea). En: García Aldrete, A. N. y R. Ayala (eds.). *Artrópodos de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 193-219.

Banaszak-Cibicka, W. y M. Zmihorski. 2012. Wild bees along an urban gradient: winners and losers. *Journal of Insect Conservation*, 16: 331-343.

Bascompte, J., P. Jordano, C. J. Melián y J. M. Olesen. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (USA)*, 100: 9383-9387.

Bascompte, J. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Rev. R. Acad. Cien. Serie A. Mat.*, 101: 221-223.

Bastolla, U., M. A. Fortuna, A. Pascual-García, A. Ferrera, B. Luque y J. Bascompte. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, 458: 1018-1020.

Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. Ecology from individuals to ecosystems. Blackwell Publishing Ltd., Oxford. 738 pp.

Blüthgen, N., F. Menzel, T. Hovestadt, B. Fiala y N. Blüthgen. 2007. Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology*, 17: 341-346.

Brosi, B. J., G. C. Daily y P. R. Ehrlich. 2007. Bee community shifts with landscape context in a tropical countryside. *Ecological Applications*, 17: 418-430.

Brosi, B. J., G. C. Daily, T. M. Shih, F. Oviedo y G. Durán. 2008. The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. *Journal of Applied Ecology*, 45: 773-783.

Bullock, S. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forest. En: Bullock, S., H. A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 277-303.

Burkle, L. A. y R. Alarcón. 2011. The future of plant-pollinator diversity: Understanding interaction networks across time, space, and global change. *American Journal of Botany*, 98: 528-538.

Canales, M. M., T. Hernández D., J. Caballero N., A. Romo de Vivar R., A. Durán D. y R. Lira S. 2006. Análisis cuantitativo del conocimiento tradicional de las plantas medicinales en San Rafael, Coxcatlán, Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, México. *Acta Botanica Mexicana*, 75: 21-43.

Carboni, M. y G. LeBuhn. 2002. Effect of distance among bowls on numbers of bees captured. Disponible en: <<http://online.sfsu.edu/~beeplot/>>, consultado el 12/09/2012.

Chao, A. 2005. Species richness estimation. En: (Balakrishnan, N., C. B. Read y B. Vidakovic (eds.). *Encyclopedia of statistical science*. Wiley, Nueva York, pp. 7909-7916.

CONAGUA, Comisión Nacional del Agua. 2011. *Semblanza histórica del agua en México*. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, México. 82 pp.

Dávila, P., M. del C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J. L. Villaseñor, A. Casas y R. Lira, 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 11: 421-442.

Del Val, E., y K. Boege. 2012. ¿Por qué estudiar las interacciones bióticas? En: Del Val, E. y K. Boege (coords.). *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Fondo de Cultura Económica, México, pp. 11-13.

Domínguez, A. 2009. Fenología de las abejas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y su relación con la fenología floral. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 93 pp.

Ebeling, A., A. M. Klein y T. Tscharne. 2011. Plant-flower visitor interaction webs: Temporal stability and pollinator specialization increases along an experimental plant diversity gradient. *Basic and Applied Ecology*, 12: 300-309.

FAO, Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. 2012. Polinizadores. Disponible en: <<http://www.fao.org/biodiversity/componentes/polinizadores/es/>>, consultado el 02/11/2012.

Fierros L., H. E. 1996. Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) de dos localidades del volcán de Tequila, Jalisco, México. Tesis profesional. División de Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad de Guadalajara, Guadalajara, México. 128 pp.

Finnamore, A. T. y C. D. Michener. 1993. Superfamily Apoidea. En: Goulet H. y J. T. Huber (eds.). *Hymenoptera of the world: an identification guide to families*. Agriculture Canada Publication, Ottawa, pp.307-308.

Fontaine, C., I. Dajoz, J. Meriguet y M. Loreau. 2006. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biol*, 4: 0129-0135.

Fortuna, M. A. y J. Bascompte. 2006. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology Letters*, 9: 278-283.

Freitas, B. M., V. L. Impertatriz-Fonseca, L. M. Medina, A. de M. P. Kleinert, L. Galetto, G. Nates-Parra y J. J. G. Quezada-Euán. 2009. Diversity, threats and conservation of native bees in the neotropics. *Apidologie* 40: 332-346.

García de M., E. 2004. *Modificaciones al sistema climático de Köppen: para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 90 pp.

Godínez, G. L. M. 1991. Algunos aspectos de la fenología de abejas silvestres (Hymenoptera Apoidea) de San Gregorio, Guanajuato. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 55 pp.

Gollan, J. R., M. B. Ashcroft y M. Batley. 2011. Comparison of yellow and white pan traps in surveys of bee fauna in New South Wales, Australia (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila). *Australian Journal of Entomology*, 50: 174-178.

González-Varo, J. P., J. C. Biesmeijer, R. Bommarco, S. G. Potts, O. Schweiger, H. G. Smith, I. Steffan-Dewenter, H. Szentgyörgyi, M. Woyciechowski y M. Vilà. 2013. Combined effects of global change pressures on animal-mediated pollination. *Trends in Ecology and Evolution*, 28: 524-530.

Guevara R., M. L. 2011. Tipos de vegetación de Puebla. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). *La Biodiversidad en Puebla: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Puebla y Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, pp. 75-90.

Guimarães, P. R. Jr. y P. Guimarães. 2006. Improving the analyses of nestedness for large set of matrices. *Environmental Modelling & Software*, 21: 1512-1513.

Hagen, M., W. D. Kissling, C. Rasmussen, M. A. M. De Aguilar, L. E. Brown, D. W. Carstensen, I. Alves-Dos-Santos, Y. L. Dupont, F. K. Edwards, J. Genini, P. R. Guimarães, G. B. Jenkins, P. Jordano, C. N. Kaiser-Bunbury, M. E. Ledger, K. P. Maia, F. M. Darcie, O. Mclaughlin, L. P. C. Morellato, E. J. O’Gorman, K. Trøjelsgaard, J. M. Tylianakis, M. M. Vidal, G. Woodward, J. M. Olesen. 2012. Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. *Advances in Ecological Research*, 46: 89-210.

Hegland, S. J., J. Dunne, A. Nielsen y J. Memmott. 2010. How to monitor ecological communities cost-efficiently: The example of plant-pollinator networks. *Biological Conservation*, 143:2092-2101.

Heink, U. e I. Kowarik. 2010. What criteria should be used to select biodiversity indicators? *Biodiversity and Conservation*, 19: 3769-3797.

Hendrix S. D., K. S. Kwaiser y S. B. Heard. 2010. Bee communities (Hymenoptera: Apoidea) of small Iowa hill prairies are as diverse and rich as those of large prairie preserves. *Biodiversity and Conservation*, 19: 1699-1709.

IABIN, Red Inter-Americana de Información de la Biodiversidad. 2009. Pollinator partnership. Disponible en <<http://pollinators.iabin.net>>, consultado el 02/11/2012.

Johnson, R. A. y D. W. Wichern. 2007. *Applied multivariate statistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, Nueva Jersey. 773 pp.

Jordano, P., D. Vázquez y J. Bascompte. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En: Medel, R., M. A. Aizen y R. Zamora (eds.). *Ecología y*

*evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, pp. 17-41.

Kearns, C. A. y D. M. Oliveras 2009. Environmental factors affecting bee diversity in urban and remote grassland plots in Boulder, Colorado. *Journal of Insect Conservation*, 13: 655-665.

Kearns, C. A., D. W. Inouye y N. M. Waser. 1998. Endangered mutualism: the conservation of plant-pollinator interaction. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 83-112.

Kevan, P. G. 1999. Pollinators as bioindicators of the state of the environment: species, activity and diversity. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 74: 373-393.

Klein, A. M. 2011. Plant-pollinator interactions in changing environments. *Basic and Applied Ecology*, 12: 279-281.

Lara-Rodríguez, N. Z., R. Díaz-Valenzuela, V. Martínez-García, E. Mauricio-López, S. Anaid-Díaz, O. Israel, A. D. Fisher-de León, C. Lara y R. Ortiz-Pulido. 2012. Redes de interacción colibrí-planta del centro-este de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 569-577.

Leong, J. M. y R. W. Thorp. 1999. Colour-coded sampling: the pan trap colour preferences of oligolectic and nonoligolectic bees associated with a vernal pool plant. *Ecological Entomology*, 24: 329-335.

Liow, L. H., N. S. Sodhi y T. Elmqvist. 2001. Bee diversity along a disturbance gradient in tropical lowland forests of south-east Asia. *Journal of Applied Ecology*, 38: 180-192.

Maass, M., A. Búrquez, I. Trejo, D. Valenzuela, M. A. González, M. Rodríguez y H. Arias. 2010. Amenazas. En: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury Creel y R. Dirzo (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Fondo de Cultura Económica (FCE), México, pp. 321-346.

Majer, J. D. 1997. Invertebrates assist the restoration process: an Australian perspective. En: Urbanska, K. M., N. R. Webb y P. J. Edwards (eds.). *Restoration ecology and sustainable development*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 212-237.

Majer, J. D., E. C. Brennan y L. Bisevac. 2002. Terrestrial invertebrates. En: Perrow, M. R. y A. J. Davy (eds.). *Handbook of ecological restoration*, vol. 1. *Principles of restoration*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 279-299.

Meave, J. A., M. A. Romero-Romero, S. H. Salas-Morales, E. A. Pérez-García, J. A. Gallardo-Cruz. 2012. Diversidad, amenazas y oportunidades para la conservación del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca, México. *Ecosistemas. Revista Científica de Ecología y Medio Ambiente*, 21:85-100.

Medina, J. S. 2000. Determinación del vigor y el estado reproductivo de *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) a lo largo de una cronosecuencia edáfica en un abanico aluvial en Coxcatlán, Valle de Tehuacán. Tesis profesional. Facultad de Estudios Superiores-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla, Estado de México. 48 pp.

Meléndez-Ramírez, V., R. Ayala y H. Delfín-González. 2014. Abejas como bioindicadores de perturbaciones en los ecosistemas y el ambiente. En: González, C. A., A. Vallarino, J. C. Pérez y A. M. Low (eds.). *Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental*. El

Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC), México, pp. 347-369.

Michener, C. D. 2007. *The bees of the world*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore. 953 pp.

Montoya, J. M., R. V. Solé y M. Á. Rodríguez. 2001. La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. *Ecosistemas. Revista Científica de Ecología y Medio Ambiente*, 10: 2. Disponible en: <<http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=369>>.

Montoya, J. M., S. L. Primm y R. V. Solé. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442: 259-264.

NAPPC, Campaña de Protección de los Polinizadores de América del Norte. 2012. About us. Disponible en: <<http://pollinator.org/nappc/aboutus.htm>>, consultado el 02/11/2012.

Novelo-Rincón, L. F., H. Delfín-González, R. Ayala y H. H. Contreras-Acosta. 2003. Community structure of native bees in four vegetation types in the dry tropics of Yucatan, Mexico. *Folia Entomol. Mex.*, 42: 177-190.

Okuyama, T. y J. N. Holland. 2008. Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities. *Ecology Letters*, 11: 208-216

Olesen, J. M., Y. L. Dupont, M. Hagen, C. Rasmussen y K. Trøjelsgaard. 2011. Structure and dynamics of pollination networks: the past, present and future. En: Patiny, S. (ed.). *Evolution of plant-pollinator relationships*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 374-391.

Proctor, M., P. Yeo y A. Lack. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press, Portland. 479 pp.

Quesada, M., F. Rosas, M. Lopezaraiza-Mokel, R. Aguilar, L. Ashworth, V. Rosas-Guerrero, G. Sánchez-Montoya y S. Martén-Rodríguez. 2012. Ecología y conservación biológica de sistemas de polinización de plantas tropicales. En: del Val, E. y K. Boege (eds.). *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Fondo de Cultura Económica, México, pp. 75-100.

Ramírez-Freire, L. 2012. Abejas nativas (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila) asociadas a la vegetación del estado de Nuevo León, México. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México. 152 pp.

Randall, H. A. J. E. Byrnes, D. L. Kimbro y J. J. Stachowicz. 2007. Reciprocal relationships and potential feedbacks between biodiversity and disturbance. *Ecology Letters*, 10: 849-864.

Rencher, E. C. 2002. *Methods of multivariate analysis*. John Wiley & Sons, Nueva York. 738 pp.

Reyes-Novelo, E., V. Meléndez, H. Delfín y R. Ayala. 2009. Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) como bioindicadores en el Neotrópico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 10: 1-13

Reyes-Novelo, E., V. Meléndez-Ramírez, R. Ayala y H. Delfín-González. 2010. Bee faunas (Hymenoptera: Apoidea) of six natural protected areas in Yucatan, México. *Entomological News*, 120: 530-544.

Roulston, T. H., S. A. Smith y A. L. Brewster. 2007. A comparison of pan trap and intensive net sampling techniques for documenting a bee (Hymenoptera: Apiformes) fauna. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 80: 179-181

Roxburgh, S. H., K. Shea y J. B. Wilson. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: Patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*, 85: 359-371.

Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. Limusa, México. 505 pp.

Scarborough, V. L. 1991. Water management adaptations in nonindustrial complex societies: an archeological perspective. *Archeological Method and Theory*, 3: 101-154.

Schauff, M. E. 2001. *Collecting and preserving insects and mites. Techniques and tools*. Systematic Entomology Laboratory, USDA National Museum of Natural History, Washington. 68 pp.

SEMARNAT y CONANP, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales y Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2013. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, México. 329 pp.

Simone-Finstrom, M. y M. Spivak. 2010. Propolis and bee health: the natural history and significance of resin use by honey bees. *Apidologie*, 41: 295-311.

Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 353-391.

Tepedino, V. J. 1979. The importance of bees and other insect pollinators in maintaining floral species composition. *Great Basin Naturalist Memoirs*, 3: 139-150

Trejo, I. 1999. El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas, Boletín*, 39: 40-52.

Turner, M. G., W. H. Romme, R. H. Gardner, R. V. O'Neill y T. K. Kratz. 1993. A revised concept of landscape equilibrium: Disturbance and stability on scaled landscape. *Landscape Ecology*, 8: 213-227.

Ulian, T., M. Sacandé y E. Mattana. 2014. Conservation and restoration of indigenous plants to improve community livelihoods: the Useful Plants Project. *Geophysical Research Abstracts*, 16: EGU2014-7610. Disponible en: <<http://meetingorganizer.copernicus.org/EGU2014/EGU2014-7610.pdf>>.

Ulrich, W., M. Almeida-Neto y N. J. Gotelli. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 118: 3-7.

UNESCO, Organización de las Naciones para la Educación, la Ciencia y la Cultura. 1999. Declaración sobre la ciencia y el uso del saber científico. <[http://www.unesco.org/science/wcs/esp/declaracion\\_s.htm#](http://www.unesco.org/science/wcs/esp/declaracion_s.htm#)>, consultado el 09/12/2014.

Valenzuela, D., O. Dorado y R. Ramírez. 2010. Sierra de Huautla, Morelos, Guerrero y Puebla. En: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury Creel y R. Dirzo (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Fondo de Cultura Económica (FCE), México, pp. 477-481.

Vázquez, D. O., N. Blüthgen, L. Cagnolo y N. P. Chacoff. 2009. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, 103: 1445-1457.

Vázquez, D. P. y D. Simberloff. 2003. Changes in interaction biodiversity induced by an introduced ungulate. *Ecology Letters*, 6: 1077-1083.

Vázquez, D. P., V. Ashero y E. L. Stevani. 2008. Livestock grazing, habitat protection and diversity of bees and wasp in the Central Monte desert. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 67: 3-4.

Vergara, C. H. y R. Ayala. 2002. Diversity, phenology and biogeography of the bees (Hymenoptera: Apoidea) of Zapotitlán de las Salinas, Puebla, Mexico. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 75: 16-30.

Williams, K. S. 1997. Terrestrial arthropods as ecological indicators of habitat restoration in Southwestern North America. En: Urbanska, K. M., N. R. Webb y P. J. Edwards (eds.). *Restoration ecology and sustainable development*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 238-258.

Williams, N. M., E. E. Crone, T. H. Roulston, R. L. Minckley, L. Packer y S. G. Potts. 2010. Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biological Conservation*, 143: 2280-2291.

Williams, N. M., R. L. Minckley y F. A. Silveira. 2001. Variation in native bee faunas and its implications for detecting community changes. *Conservation Ecology*, 5: 57-89.

Wilson, J. S., T. Griswold y O. J. Messinger. 2008. Sampling bee communities (Hymenoptera: Apiformes) in a desert landscape: are pan traps sufficient? *Journal of the Kansas Entomological Society*, 81: 288-300.

Winfree, R., R. Aguilar, D. P. Vázquez, G. LeBuhn y M. A. Aizen. 2009. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, 90: 2068-2076.

Winfree, R., T. Griswold y C. Kremen. 2007. Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conservation Biology*, 21: 213-223.

Yoshihara, Y., B. Chimeddorj, B. Buuveibaatar, B. Lhaguasuren y S. Takatsuki. 2008. Effects of livestock grazing on pollination on a steppe in Eastern Mongolia. *Biological Conservation*, 141: 2376-2386.

Zar, J. H. 2010. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, Nueva Jersey. 944 pp.

Zaragoza C., S., F. A. Noguera, E. González Soriano, E. Ramírez G. y A. Rodríguez-Palafox. 2010. Insectos. En: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury Creel y R. Dirzo (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Fondo de Cultura Económica (FCE), México, pp. 195-214.